

УДК 581.821

## Структура эпидермы алтайских ксероморфных мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dumort.

### Epidermal structure of xeromorphic bluegrasses of section *Stenopoa* Dumort. in Altai

Селезнева А. Е., Мезина Н. С., Олонова М. В.

Seleznyova A. E., Mezina N. S., Olonova M. V.

Томский государственный университет, г. Томск, Россия.  
E-mail: alexandra\_seleznyova@mail.ru, n.s.mezina@gmail.com, olonova@list.ru

Tomsk State University, Tomsk, Russia

**Реферат.** Представлено исследование эпидермы листовых пластинок 14 алтайских ксероморфных и криоксероморфных видов секции *Stenopoa*. Анализ показал, что различия между видами секции наиболее ярко проявляются в области между жилками. Они носят количественный характер и зависят не только от степени ксероморфности вида, но и от конкретных условий произрастания.

**Summary.** The study of the leaf blades epidermis of 14 xeromorphic and cryoxeromorphic species of the *Stenopoa* section from Altai is presented. The analysis showed that the differences between species are the most pronounced in the area between the veins. These differences are mainly quantitative and depend not only on the degree of xeromorphism of the species, but also on the specific conditions of the growth.

Секция *Stenopoa* Dum. является одной из наиболее крупных в роде мятлик; на территории Алтая по последним данным она насчитывает 20 видов, из них 14 – ксероморфные (Олонова, 2016). Представители этой группы играют важную фитоценологическую роль, нередко являются доминантами и эдификаторами растительных сообществ внутропической Азии. Как известно, эволюция в секции *Stenopoa* шла по пути ксерофилизации (Серебрякова, 1965; Цвелев, 1972), и современные представители секции занимают самые разнообразные экологические ниши, встречаясь от переувлажненных лугов до сухих каменистых степей. Все это делает представителей секции чрезвычайно удобным объектом для исследования этапов эволюции, но с другой стороны, склонность видов к гибридизации обогащает генотип и приводит к заметным анатомо-морфологическим изменениям и стиранию границ между видами. Все это заставляет искать новые признаки, пригодные как для дискриминации таксонов, так и для филогенетических реконструкций. Появившиеся и широко распространившиеся в последние годы молекулярно-генетические исследования обеспечили настоящий прорыв в исследовании филогении, однако решить проблему до конца они не могут: успех применения этих методов определяется тщательным подготовительным этапом исследований при помощи классических методов.

Как известно, сложность изучения злаков, и, в частности, мятликов, состоит в том, что строение как вегетативных, так и репродуктивных органов чрезвычайно однообразно, невелико и число признаков, использующихся в систематике, и число состояний этих признаков. Между тем методы анатомических исследований (главным образом, листовой пластинки) находят широкое применение в систематике и диагностике злаков, как в нашей стране, так и за рубежом (Duval-Jouve, 1870; Grob, 1897; Пробатова, 1974; Clifford, Watson, 1977 и др.). Из числа изученных с различных территорий видов мятликов 14 входят в состав сибирской флоры, однако, несмотря на такое углубленное изучение анатомического строения рода в целом, сибирские, и особенно, алтайские мятлики в анатомическом отношении остаются изученными недостаточно, хотя некоторые работы в этом направлении проводились (Олонова, 1983).

Из всех органов мятликов самому внимательному изучению подвергались листовые пластинки, в особенности их строение на поперечном срезе (Vucoloff, 1929; Metcalfe, 1960; Константинова, 1960; Пояркова, 1966; Пробатова, 1974, Галкин, 1974 и др.). Между тем, эпидерма является более перспективной в отношении полезных признаков, поскольку она граничит непосредственно с окружающей средой, и в ее структуре находят отражение как особенности, жестко детерминированные генетически, так и в большей мере обусловленные средой обитания (Мирославов, 1962, 1974 и др.). Известно, что количественные признаки, такие как размеры клеток и толщина их стенок, количество устьиц на единицу площади, длина их замыкающих клеток, пористость наружных стенок эпидермы во многом зависят от условий существования и близкородственные растения, произрастающие в разных условиях, могут существенно различаться по этим признакам (Мирославов, 1974). Наибольшую ценность для систематики представляют качественные признаки, являющиеся индикаторами генетического родства (Davis, 1977).

Целью настоящей работы было изучение возможности использования признаков строения эпидермы для систематики и диагностики сибирских мятликов секции *Stenopoa*.

Исследовалось 12 из 14 ксероморфных мятликов секции, произрастающих на территории Алтая. Недавно описанные *P. x levitskyi* Nosov и *P. x navashinii* Nosov не исследовались из-за недостатка материала. Для получения сопоставимых результатов изучались только гербарные образцы, по 2–5 особей из каждого гербарного листа; в зависимости от характера географического распространения вида и его экологической пластичности исследовалось от 6 (*P. actruensis* (Olonova) Olonova) до 70 (*P. stepposa* (Kryl.) Kom.) гербарных листов. Для сравнения также исследовался мезоморфный вид секции – *P. palustris* L. – в количестве 178 особей. При изучении эпидермы просматривалось по 10 полей зрения каждого растения. Для исследования отбирались растения, соответствующие типу, с хорошо развитыми верхними листьями. Препараты были изготовлены по общепринятым методикам (Барыкина и др., 2004), исследования проводились с помощью микроскопа «Биолам». Для изучения эпидермы отобранные образцы вымачивались в течение 10–15 мин в 20 % растворе NaOH, затем промывались водой и помещались на предметное стекло адаксиальной стороной вверх, после чего абаксиальная эпидерма вместе с мезофиллом аккуратно соскабливалась при помощи бритвы. Полученные препараты переворачивались и помещались в глицерин.

По степени ксероморфности изучаемая группа делится на две подгруппы – относительно слабо специализированные ксеромезоморфные и мезоксероморфные, полностью адаптированные к сухим условиям высокогорий Алтая. К первой группе относятся степные равнинные и среднегорные виды, *P. stepposa*, *P. botryoides* Trin., *P. reverdattoi* Roshev. Ко второй – высокоспециализированные, как правило, низкорослые, сочетающие ксероморфные черты с криоморфными – *P. attenuata* Trin., *P. dahurica* Trin. Несколько обособленно располагаются ксерокриоморфные представители агрегата *P. glauca* Vahl – *P. glauca*, *P. litvinoviana* Reverd., *P. altaica* Trin., а также виды, образовавшиеся предположительно в результате их гибридизации с другими видами секции – *P. pseudoaltaica* Olonova, *P. albertii* Regel, *P. tshuensis* (Serg.) Olonova. Исследования полностью подтвердили данные Е. А. Мирославова (1974): с нарастанием ксероморфности происходят заметные изменения и в анатомической структуре: в целом увеличивается число шипиков и окремненных бугорков над жилками, стенки клеток становятся более толстыми и более извилистыми (это касается длинных клеток как над жилками, так и между жилками), наряду с парными и непарными короткими клетками появляются короткие клетки, длина которых несколько больше ширины, содержащие внутри удлиненные извилистые структуры, по-видимому, кремниевые тельца. В области между жилками также наблюдаются изменения: короткие клетки практически исчезают, длинные клетки нередко приобретают почти шестиугольную или неправильную форму, устьица располагаются значительно гуще: если у мезоморфного *P. palustris* в самом длинном ряду поля зрения их насчитывается обычно 4–5, то у *P. stepposa*, соответственно, 5, и, нередко, 6 (рис. 1.1).

Исследование наиболее специализированных видов, *P. attenuata* и *P. albertii*, произрастающих в высокогорном поясе, выявило следующие отличия: наряду с образцами, которые в целом мало отличались от предыдущей группы, были обнаружены популяции как со значительно более крупными длинными клетками в области между жилками, так и с более мелкими, и почти шестиугольными клетками. (Российский Алтай). По-видимому, действительно в высокогорьях на растения действуют 2 фактора,

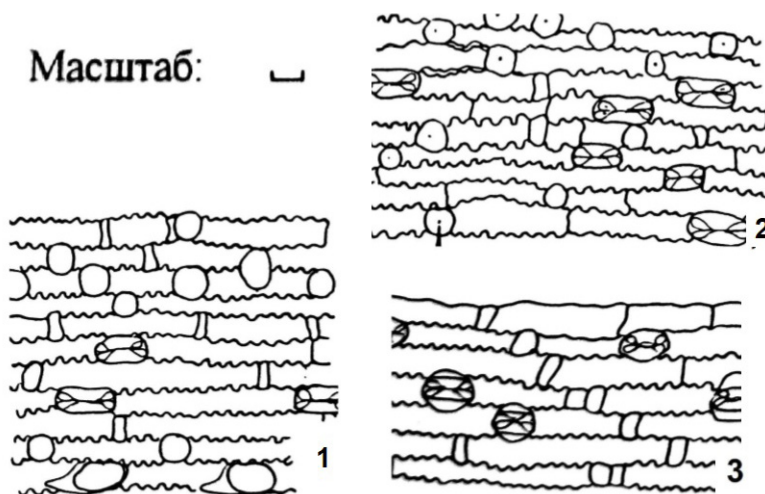


Рис. 1. Анатомическое строение абаксиальной эпидермы ксероморфных мятликов секции *Stenopoa*.

вызывающих противоположные изменения в анатомической структуре листьев: наряду с недостатком тепла, способствующим увеличению клеток растений, на растения действуют высокая освещенность и высокие дневные температуры, нередко недостаток влаги, вызывающие формирование ксероморфных признаков, одним из которых является мелкоклеточность. При этом и между жилками, и над жилками длинные клетки в своем большинстве были с толстыми и извилистыми стенками (рис. 1.3).

Проведенные предварительные визуальные исследования изменчивости признаков в популяциях мезоморфного *P. palustris* и ксероморфного *P. reverdattoi* показали, что у последнего наблюдалось большее постоянство признаков (рис. 1.2). Визуальный анализ большого числа препаратов также показал, что внутри популяций мезоморфного вида *P. palustris* наблюдается большее варьирование таких признаков, как количество и форма коротких клеток как над жилками, так и между ними, значительно больше варьирует длина длинных клеток в пределах поля зрения, а так же их форма, пористость и извилистость их стенок, количество рядов клеток между жилками, хотя при этом внутривидовая изменчивость этих признаков у *P. argunensis* Roshev. также довольно высока. Проведенные исследования показали, что между двумя видами, находящимися на разных стадиях приспособительной эволюции, существуют достоверные статистические различия по анатомическим признакам. Вместе с тем, *P. palustris*, как менее специализированный вид, и в анатомическом отношении проявляет большую пластичность, чем высокоспециализированный *P. argunensis*.

То же самое можно сказать и о видах в целом: у мезоморфных видов изменчивость признаков была значительно выше, чем у ксероморфных, так, *P. palustris*, как менее специализированный вид, и в анатомическом отношении проявляет большую пластичность, чем высокоспециализированный *P. reverdattoi*.

Анализ показал, что между видами секции существуют в основном, количественные различия, и наиболее ярко они проявляются в области между жилками. Исследованные образцы различаются по количеству устьиц в поле зрения, по их расположению (в одну или в 2 линии), по размеру устьичной щели, размерам и форме длинных клеток между жилками, толщине и степени извилистости их стенок, наличию коротких клеток. Над жилками – главным образом, по количеству и величине шипиков и кремневых бугорков, длине длинных клеток, толщине и степени извилистости их стенок. Однако при этом наблюдается и существенное варьирование этих признаков и внутри видов. Короткие клетки над жилками у исследованных видов бывают как одиночными, так и парными, но, похоже, что по этому признаку внутривидовых различий нет. В дальнейших поисках анатомических признаков, пригодных для систематики, следует сосредоточить внимание на коротких клетках, располагающихся над жилками, и на исследовании кремневых телец. Различия в структуре эпидермы в основном носят количественный характер и зависят не только от степени ксероморфности вида, но и от конкретных условий произрастания.

**Благодарности.** Исследования поддержаны грантами РФФИ (16-04-01605 и 16-34-00537) и Фондом им. Д. И. Менделеева ТГУ.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г.** и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
- Галкин М. А.** К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. – Ставрополь, 1974. – Вып. 2. – С. 329–333.
- Мирославов Е. А.** Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Ботан. журн., 1962. – Т. 47, № 9. – С. 1339–1342.
- Мирославов Е. А.** Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. – Л.: Наука, 1974. – 184 с.
- Олонова М. В.** Анатомическое строение листьев мятликов Южной Сибири. – Томск, 1983. – 13 с. Деп. ВИНТИ. М., 1983. № 809-83
- Олонова М. В.** Конспект мятликов (*Poa* L., *Poaceae*) Алтайской горной страны // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. – Томск, 2016. – № 113 – С. 68–88.
- Пояркова Е. Н.** Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Ботан. журн., 1966. – Т. 51, № 6. – С. 841–844.
- Пробатова Н. С.** О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. Л., 1974. – С. 44–54.
- Серебрякова Т. И.** Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 11. – С. 1536–1556.
- Цвелев Н. Н.** К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Новости сист. высших раст., 1972. – Т. 9. – С. 47–54.
- Константинова А. Г.** Анатомічні особливості деяких видів р. тонконіг (*Poa* L.) української флори. // Укр. ботан. журн., 1960. – Т. 17, № 1. – С. 51–58.
- Clifford H. T., Watson L.** Identifying grasses. Data, methods and illustrating. – Brisbane, 1977. – 146 p.
- Davis J. A.** Genetic and environmental determination of leaf epidermal anatomy in *Puccinellia* (*Poaceae*) // Amer. J. Bot., 1977. – Vol. 74, № 11. – P. 1744–1749.
- Duval-Jouve M. I.** Etude anatomique de quelques Graminees, et en particulier des *Agropyrum* de l'herault // Mem. Acad. Montpellier, 1870. – P. 309–408.
- Grob G.** Beitrage zur Anatomie der Epidermis der gramineen Blatter // Bibl. Bot., 1897. – B.7, № 36. – S. 1–107.
- Metcalfe C. R.** Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. – Oxford: Clarendon Press, 1960. – 731 p.
- Vucoloff V.** Comparative anatomy of leaf-blade of *Poa* sp. grown in Czechoslovakia // Sbornik Ceskoslovenski Akad. Zemedelske, 1929. – № 4. – S. 417–452.