

УДК 581.522.4(571.6)

Исследование микроморфологии пойменных эфемеров Нижнего Амура в связи с экологией видов

Micromorphological studies of flood-plain ephemeral species of the Lower Amur basin in their relation to specie's ecology

Цыренова Д. Ю.

Tzyrenova D. Ju.

Тихоокеанский государственный университет, г. Хабаровск, Россия. E-mail: Duma@mail.ru

Pacific National University, Khabarovsk, Russia

Реферат. В статье представлены результаты микроморфологических исследований пойменных эфемеров бассейна реки Амур в связи с экологией видов. Изучено семь видов: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). У видов обнаружено сочетание типичных гидроморфных и специфических адаптивных микропризнаков. Адаптация видов к песчано-илистым меженным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растения. При этом узкая специализация видов не затрагивает типичного строения органов растений и не вызывает упрощения их внутренней структуры. Изученным видам свойственны в большей степени признаки сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей), нежели гидрофитной. Предположено, что специфический комплекс пойменных эфемеров сложился преимущественно из сухопутных видов.

Summary. The study presents results of micromorphological studies of flood-plain ephemeral species of the Amur basin in their relation to specie's ecology. The seven species were examined: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (family Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (family Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (family Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. and *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers (family Asteraceae). A combination of typical hydromorphic and specific adaptive microscopic features is revealed. Adaptation of the species to the sandy and muddy habitats takes place through histological transformations of the plant's tissues. At the same time, narrow specialization of the species does not influence the typical organization of the plant organs and does not cause the simplification of their inner structure. The examined species exhibit more terrestrial micromorphological features (sclerification, suberization and cutinization of tissues) than hydrophytic ones. It was suggested that specific shoal complex has been mostly formed by terrestrial species.

Научный интерес к пойменным эфемерам бассейна Амура существует давно. Многие исследователи (Максимович, 1859; Комаров, 1908; Нечаев, 1970; Нечаев, Гапека, 1970; Нечаев А. П., Нечаев А. А., 1973; Ворошилов, 1986; Кожевников, 2001; Крюкова, 2005) подчеркивали флористическую и экологическую оригинальность этой группы, связанную, прежде всего, с влиянием муссонного климата Восточной Азии. Авторы обращали внимание на видовое разнообразие, ярко выраженную эфемерность, высокий эндемизм видов, присутствие тропических видов. Жизненный цикл видов связан с короткими меженными уровнями воды в реках между летними муссонными паводками. Из-за частых затоплений местопрорастаний некоторые виды то исчезают на несколько лет, то снова появляются.

В настоящее время актуальность изучения амурских пойменных эфемеров сохраняется. Требуются дальнейшая инвентаризация биоразнообразия, детальные исследования экологии видов, структуры и динамики локальных популяций, а также оценка антропогенной трансформации флоры, в том числе после катастрофического наводнения 2013 г. на р. Амуре. Аутоэкологические исследования микроморфологии пойменных эфемеров бассейна Амура ранее не проводились.

Цель исследования – анализ микроморфологии вегетативных органов некоторых видов пойменных эфемеров с целью выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. Задачи: характеристика микроструктуры корня, стебля и листа видов; оценка конституционных признаков типового строения органов; выявление адаптивных признаков; сравнительный анализ микроморфологических адаптаций видов к условиям существования.

Для сравнительно-анатомического исследования были взяты живые образцы с левобережья Амура в районе железнодорожного моста и ст. Тельмана и Покровки в 2012 г., также сухие гербарные образцы, собранные в 2001 г. в окрест. г. Хабаровска, пос. Петропавловского и Князе-Волконского и хранящиеся в кабинете ботаники Дальневосточного государственного гуманитарного университета. Изучено семь видов: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Scrophulariaceae), *Symphyllocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). Названия таксонов даны по сводке «Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения» (2012).

Анализ литературных источников (Пробатова, 1985; Кожевников, 1988; Иванина, 1991; Баркалов, 1992) показывает, что объекты наших исследований представляют собой узкоспециализированные стенотопные виды, заселяющие самую низкую и узкую полосу песчано-илистых отмелей вдоль пойменных озер и стариц в период межени. Лишь некоторые из них, кроме меженных отмелей пресноводных водоемов, встречаются по морскому побережью и как сорное растение – по окраинам рисовых полей, а также по обочинам дорог (*Centipeda minima*) или в локальных периодически затопляемых понижениях поймы (*Limosella aquatica*). По жизненной форме они – низкорослые однолетники с эфемерным типом вегетации. Большинство изученных видов – *Coleanthus subtilis*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* и *Centipeda minima* – характеризуются широким плюрирегиональным распространением, причем на всем протяжении ареала виды имеют преимущественно отмельную экологию. Среди изученных видов имеется эндем бассейна Амура – *Symphyllocarpus exilis* – вид, находящийся в «*locus classicus*». Также имеется редкий и нуждающийся в охране вид на территории России и Хабаровского края – *Coleanthus subtilis* (Крюкова, 2008).

Исследования проведены по общепринятой в анатомии растений методике (Фурст, 1979). Препараты анализировали с помощью микроскопа «Микромед-2». Фотографирование срезов производили с использованием программного обеспечения «ScopePhoto», камеры DCM 130. Измерения выполнены с помощью окуляр-микрометра.

Исследования микроморфологии вегетативных органов у некоторых пойменных эфемеров бассейна Амура выявили сохранение типичного строения вегетативных органов, свойственного однодольным и двудольным растениям. Отклонений в общем плане строения органов, обусловленных эфемерностью и терофитностью растений, не обнаружено. Также не обнаружены признаки микроструктурного упрощения, связанные со специфическими отмельными условиями существования. Анатомические различия между двумя исследованными видами связаны с видоспецифичностью. Однако гистологические особенности органов подвержены, как мы считаем, адаптивным преобразованиям.

I. Строение листа

1. Функционирование эпидермы листа в качестве дополнительной ассимиляционной ткани.

У видов *Centipeda minima* и *Symphyllocarpus exilis* эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Экологическое значение – сохранение фотосинтеза при кратковременных затоплениях экотопа.

2. Равнозначность верхней и нижней эпидермы (амфистоматическая эпидерма).

3. Очертания антиклинальных стенок одинаково извилистые. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней стороне листа. Например, у видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*. Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.

4. Поверхностные устьица. У всех изученных видов наблюдаются поверхностные устьица, замыкающие клетки их расположены вровень с основными клетками эпидермиса. На поперечном срезе листа видны крупные подустыичные пространства. Устьичные щели открытые. Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.

5. Форма эпидермальных клеток. Эпидермальные клетки однослойные, крупные бесцветные б.м. склерифицированные и пузыревидные. Например, у видов *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana*. Экологическое значение – усиление поверхностного водообмена. Крупные бесцветные эпидермальные клетки, по-видимому, создают экран, уменьшающий интенсивность проникающего в лист света. Они же, возможно, могут обводняться при затоплениях растений, сохраняя листовым пластинкам их форму под водой.

6. Секретия эпидермы. У видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* на обеих сторонах листовой пластинки имеются эфирно-масличные железки с четырех-, восьми- и десятиклеточными головками. Экологическое значение – обеспечение несмачиваемости листьев.

7. Признаки кранц-анатомии. У вида *Dichostylis micheliana* хлоренхима мезофилла листа веером окружают проводящие пучки, образуя кранцевую обкладку вокруг них. Подобная связь хлоренхимы с проводящими пучками встречается у растений с C_4 -путем фотосинтеза, и установлено, что у C_4 -видов высокая фотосинтезирующая активность проявляется при высоком уровне освещенности и в засушливых местах обитания (Полевой, 1989). На прибрежных отмелях, где постоянно присутствуют такие факторы среды, мы отмечаем присутствие высоко адаптивного C_4 -пути фотосинтеза у отмельных растений.

II. Строение стебля

1. Кутикулизация эпидермы. Кутикула у представителей норичниковых (*Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*) очень толстая и мелко гофрированная. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей.

2. Наличие в первичной коре схизогенных воздушных полостей, отграниченных друг от друга живыми ненарушенными клетками паренхимы. У видов *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*. Экологическое значение – предохраняют органы растения от проникновения внутрь воды.

3. Суберинизация эндодермы. У *Symphyllocarpus exilis* эндодерма отчетливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным клеточным стенкам. Экологическое значение – защита центрального цилиндра от выщелачивающего воздействия воды.

4. Наличие воздушных полостей в сердцевине стебля. У видов *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* здесь наблюдается образование рексигенной воздушной полости. Экологическое значение – функционирование в качестве опорной системы и системы плавучести при затоплении водой.

III. Строение корня

1. Суберинизация кортикальных тканей. У *Dichostylis micheliana* суберинизированные клетки располагаются радиальными рядами, образуя опорный каркас наподобие колесных спиц; у *Coleanthus subtilis* суберинизируются 1–2 паренхимных слоя, близлежащих к эндодерме, т. е. внутренние слои коровой паренхимы; у *Lindernia procumbens* опробковывают поверхностные клетки 1–2 слоя. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей и сохранение целостности структуры органа в стенобионтных условиях существования.

2. Присутствие аэренхимы. У *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana* выявлена первичная аэренхима с рексигенными или схизогенными воздушными полостями; у *Lindernia procumbens* отмечается вторичная аэренхима со схизогенными воздушными полостями. Экологическое значение – помощь при газообмене, функционирование в качестве опорного каркаса.

3. Склерификация центрального цилиндра. У *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* центральный цилиндр сплошной и выполнен развитой вторичной ксилемой. Паренхимные лучи склерифицированы и почти неразличимы от сосудов ксилемы; у *Coleanthus subtilis* центральный цилиндр также сплошь склерифицированный. Экологическое значение – закоривание растения в подвижном аллювиальном субстрате прибрежных отмелей.

Проведенные нами исследования выявили у изученных видов целый комплекс типичных и специфических адаптивных микропризнаков как гигроморфной, так и гелиоморфной природы. Несомненно, микроморфологические структуры составляют существенную часть адаптивной системы видов и способствуют выживанию их в особых условиях существования.

По стратегии выживания пойменные эфемеры – пациенты, приспособляющиеся к условиям среды с помощью специальных адаптаций. Пациентная стратегия, по-видимому, является первичной по происхождению, поскольку она поддерживается консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение же эксплерентности, т. е. адаптаций к нарушениям, скорее всего, явление более позднее, и поддерживается оно макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений.

У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, наличие секретизирующих структур листа и большая извилистость эпидермальных клеток), нежели гидрофитной. На этом основании мы предполагаем, что специфический комплекс пойменных эфемеров сложился преимущественно из сухопутных видов.

Благодарности. Автор благодарит А. П. Касаткину за помощь в сборе материала, микроскопировании и изготовлении фотографий.

ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В. Ю.** Симфолокарпус – *Symphyllocarpus* Maxim., Стоножка – *Centipeda* Lour. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1992а. – Т. 6. – С. 164–165.
- Ворошилов В. Н.** Об отшельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР. – М., 1986. – Вып. 68. – С. 45–48.
- Иванина Л. И.** Авран – *Gratiola* L., Линдерния – *Lindernia* All., Лужница – *Limosella* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 289–292.
- Кожневиков А. Е.** Род Дихостилис – *Dichostylis* Beauv. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. – Л.: Наука, 1988. – Т. 3. – С. 220–223.
- Кожневиков А. Е.** Сытевые (семейство *Syraceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 275 с.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К.С. Байкова; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центр. сиб. бот. сад. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.
- Комаров В. Л.** Введение к флорам Китая и Монголии // Тр. имп. СПб бот. сада, 1908. – Т. 29, вып. 2. – С. 179–388.
- Крюкова М. В.** Флора водоемов Нижнего Амура. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 160 с.
- Крюкова М. В.** Влагалищцветник тонкий – *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Siedel // Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: официальное издание / Министерство природных ресурсов Хабаровского края, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН. – Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2008. – С. 193–195.
- Максимович К. И.** (Maximowicz C. J.). Primitiae Florae Amurensis. St.-Petersburg, 1859. – 504 pp.
- Нечаев А. П., Гапека З. И.** Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн., 1970. – Т. 55, № 8. – С. 1127–137.
- Нечаев А. П.** Симфилокарпус тощий на берегах Амура // Учен. зап. Хабаровского пед. ин-та. Серия естественных наук. Хабаровск, 1970. – Т. 26. – С. 94–99.
- Нечаев А. П., Нечаев А. А.** *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 5. – С. 404–446.
- Полевой В. В.** Физиология растений: учебник для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.
- Пробатова Н. С.** Влагалищцветник – *Coleanthus* Seidl // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / С. С. Харкевич (ред.). – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 325–327.
- Фурст Г. Г.** Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М., 1979. – 159 с.