

УДК 574 + 581.5 (571.6)

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ОТМЕЛЬНОГО
ЗЛАКА–ЭФЕМЕРА *COLEANTHUS SUBTILIS* (POACEAE)
НА НИЖНЕМ АМУРЕ****Д.Ю. Цыренова, А.П. Касаткина***ФГБОУ ВПО Дальневосточный государственный гуманитарный ун-т,
г. Хабаровск Duma@mail.ru, pakas@itraco.kht.ru*

Представлены результаты анатомического исследования вегетативных органов стенопотного отшельного голарктического вида злаков *Coleanthus subtilis* на материале с Нижнего Амура. Выявлено, что вид характеризуется микроструктурой сухопутного гигрофита. Об этом свидетельствует присутствие в стебле колленхиматозной кортикальной паренхимы и механической межпучковой паренхимы, в корне – типичной эндодермы и склерифицированного цилиндра, в листе – склерифицированной эпидермы, компактного мезофилла и склеренхимной обкладки пучков. Обнаружено сочетание типичных и специфических адаптивных микропризнаков как гигроморфной, так и гелиоморфной природы. Адаптация вида к песчано-илистым межленным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растений. При этом узкая специализация вида не затрагивает типичного строения органов и не вызывает упрощения их внутренней структуры. У *Coleanthus subtilis* выявляются некоторые особенные микроморфологические черты: четырехлучевая первичная ксилема в корне, круговое расположение пучков и выраженная зона первичной коры.

Ключевые слова: *Coleanthus subtilis*, Poaceae, отшельный эфемер, экологическая анатомия, Нижний Амур, Хабаровский край.

**ECOLOGICAL ANATOMY OF THE RIVERBANK EPHEMER *COLEANTHUS SUBTILIS*
(POACEAE) FROM THE LOWER AMUR RIVER****D.Ju. Tzyrenova, A.P. Kasatkina***Far Eastern State University of Humanities, Khabarovsk, Russia
DUMA@MAIL.RU, PAKAS@ITRACO.KHT.RU*

The paper presents results of anatomy research of vegetative organs of *Coleanthus subtilis*, stenotopic riverbank grass species from the Lower Amur River. It is shown that the species has the microstructure of the land hygrophyte: collenchymatous cortical parenchyma

and ground fascicular parenchyma between fascicles in the stem, typical endoderma and sclerenchyma in the central cylinder in the root, sclerophytic epiderma, compact mesophyll and sclerenchyma covering of fascicles in the leaf. This is the combination of typical and specific adaptive characters of hygromorphic and heliomorphic nature. Adaptation of the species to sandy-mud lower marsh habitat conditions is effected by way of histological transformation of tissues. With that, narrow specialization of the species does not affect the typical structure of plant organs and does not provoke the reduction of their internal structure. *Coleanthus subtilis* has some unusual characters: primary xylem with 4 radials in the root, expressed primary area of the cortex and circular arrangement of fascicles.

Key words: *Coleanthus subtilis*, Poaceae, riverbank ephemere, ecological anatomy, Lower Amur, Khabarovskii Krai.

Объект наших исследований – голарктический отшельный вид *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Siedel (сем. Poaceae). Находки вида в природе чрезвычайно редки. Причина кроется в эколого-биологических особенностях вида, обусловленных узкой специализацией к песчано-илистым межленным берегам рек и озер, где вид встречается в составе низкорослых эфемерных сообществ пойменной растительности (Ворошилов, 1968; Нечаев, Нечаев, 1973; Таран, 1995; 2001). На российском Дальнем Востоке вид отмечается в бассейне Амура (Пробатова, 1985). Общее распространение: Евразия, Северная Америка.

Вид наиболее подробно изучали на Нижнем Амуре А.П. Нечаев и А.А. Нечаев (1973). Авторами цитируются гербарные экземпляры вида, собранные с берегов Амура и крупных его притоков Сунгари и Амгунь в разные годы, многими коллекторами, среди них Р.К. Маак, К.И. Максимович, Н.А. Десулави, Н. Скворцов, В.Н. Ворошилов. На основании исторических сборов и собственных исследований Нечаевы очертили ареал *Coleanthus subtilis* в пределах Нижнего Приамурья: от Хабаровска ниже по течению до окрестностей Николаевска, нижнего отрезка р. Амгунь, устьев рр. Хунгари, Анюй, Горин, Бельго и др. Названные выше авторы изучали морфологию, биологию и экологию амурских популяций вида близ с. Мариинского. Было установлено, что наибольшего развития и численности растения вида достигали в августе, при избыточном увлажнении субстрата у уреза воды. При уменьшении обводненности субстрата растения постепенно начинают увядать и заканчивать свою вегетацию.

В настоящее время актуальность изучения *Coleanthus subtilis* сохраняется. Аутоэкологические исследования вида на микроморфологическом уровне до сих пор не проводились. Требуются детальные исследования экологии вида, структуры и динамики локальных популяций вида. В современных условиях гидрологического режима рек и

озер бассейна Амура, в том числе после катастрофического наводнения 2013 года, изучение вида становится крайне необходимым.

Цель настоящих исследований: анализ микроморфологии вегетативных органов *Coleanthus subtilis* для выявления устойчивости и адаптированности вида к условиям существования на амурских отмелях.

Задачи: 1 – характеристика микроструктуры корня, стебля и листа; 2 – оценка конституционных признаков типичного строения органов; 3 – выявление адаптивных признаков; 4 – анализ микроморфологических адаптаций вида к условиям существования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования брались гербарные образцы, собранные в 2001 и 2012 гг. вблизи Хабаровска в пойме основного русла Амура и его левого притока Тунгуски, по берегам пойменных озер Петропавловское и Большое.

Микроморфологические исследования проведены по общепринятой методике (Фурст, 1979). Образцы размачивали в смеси спирта, глицерина и воды в равных соотношениях и выдерживали около месяца. Поперечные срезы органов изготавливались лезвием бритвы от руки. Срезы окрашивали сафранином и помещали в каплю глицерина. Препараты анализировали с помощью цифрового микроскопа «Микромед-2». Фотографирование срезов производили с использованием программного обеспечения «ScopePhoto», камеры DCM 130. Измерения выполнены с помощью окуляр-микрометра. При описании микроструктур применяли современную терминологию (Барыкина, Чубатова, 2005; Тимонин, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Строение корня (рис. 1А). В первичной коре имеются рексигенные воздухоносные полости, образованные путем отмирания групп клеток и последующего разрыва их стенок в ходе разрастания окружающей ткани. Внутренние слои паренхимы первичной коры суберинизированы. Эндодерма однослойная, с подковообразными лигнифицированными утолщениями. Центральный цилиндр сплошь склерифицированный. В нем имеются один широкопросветный сосуд в самом центре органа, а вокруг него – более узкопросветные сосуды в числе 4–6.

Строение стебля (рис. 1В). Стебель покрыт однослойной эпидермой с тонкой кутикулой. Устьица поверхностные, замыкающие

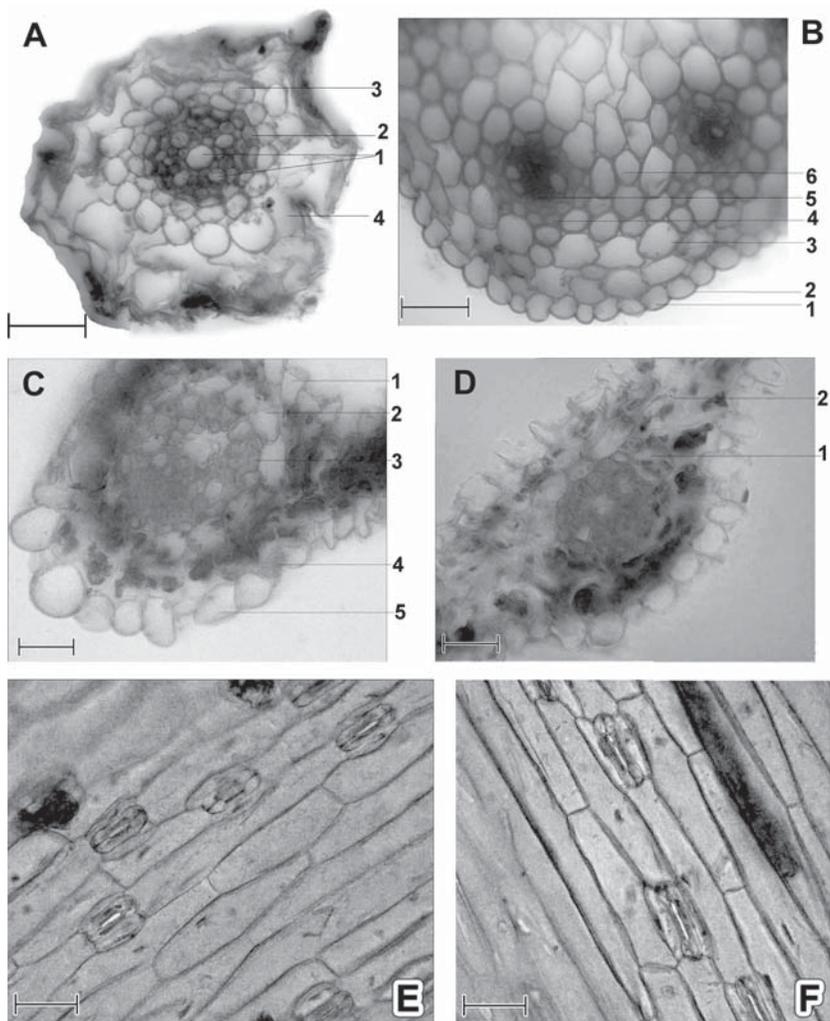


Рис. 1. Анатомическое строение вегетативных органов *Coleanthus subtilis*.

Fig. 1. Anatomy of vegetative organs of *Coleanthus subtilis*.

A – поперечный разрез корня / cross-section of the root: 1 – сосуды ксилемы / xylem vessels; 2 – эндодерма / endoderm; 3 – паренхима первичной коры / primary bark parenchyma; 4 – рексигенные воздушные полости / rexigenic air cavity.

B – поперечный срез стебля / cross-section of the stem: 1 – эпидерма / epidermis; 2 – кутикула / cuticle; 3 – паренхима первичной коры / primary bark parenchyma; 4 – склеренхимная обкладка пучка / sclerenchyma covering fascicles; 5 – проводящий пучок / conducting fascicle; 6 – межпучковая паренхима / interfascicular parenchyma.

окончание подписи к рис.

- С – поперечный срез листа через крупную жилку / cross-section of the leaf: 1 – верхняя эпидерма / upper epidermis; 2 – нижняя эпидерма / lower epidermis; 3 – устьице / stoma; 4 – хлоренхима / chlorenchyma; 5 – наружная паренхимная обкладка пучка / outer parenchyma facing of the vascular bundle; 6 – внутренняя склеренхимная обкладка пучка / internal sclerenchyma facing of the vascular bundle; 7 – проводящий пучок / vascular bundle.
- D – строение хлоренхимы на поперечном срезе листа через мелкую жилку / structure of chlorenchyma: 1 – обкладочные клетки / facing cells; 2 – субэпидермальные клетки / subepidermal cells.
- E – верхняя эпидерма / upper epidermis.
- F – нижняя эпидерма / lower epidermis.
- Масштабная линейка / Scale bar – 4,7 мкм / mkm.

клетки располагаются вровень с эпидермальными, подустьичные полости крупные. Трихомы не выражены. Наблюдаются целлюлозные утолщения наружных стенок клеток эпидермы. Первичная кора из 2–3-х слоев колленхиматозной паренхимы, клетки которой б.м. сомкнуты и содержат хлоропласты. Эндодерма и перицикл не выражены. Центральный цилиндр пучковый. Проводящие пучки имеют типичное для злаковых строение. Отмечается один круг пучков, соединенных склерифицированной межпучковой паренхимой. Сердцевина вначале выполнена крупноклеточной паренхимой, затем в ней формируется небольшая воздухоносная полость соломины. В сердцевине пучки отсутствуют.

Строение листа (рис. 1С, D). На поперечном разрезе листовая пластинка дорзивентральная. Верхняя сторона пластинки листа б.м. ровная, а нижняя - выпуклая на жилках. Толщина пластинки наибольшая в середине листа, особенно в области жилок (~ 208 мкм), а по краю листа она становится тонкой и двуслойной (~ 41,6 мкм). Верхняя и нижняя эпидерма с тонким слоем кутикулы. Эпидермальные клетки однослойные, крупные, бесцветные, б.м. склерифицированные, все – одинаково пузыревидные. Трихомы отсутствуют. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней сторонах. Устьица поверхностные или неглубоко погруженные, с небольшой подустьичной полостью. Проводящие пучки закрытые коллатеральные со склеренхимной обкладкой. В ксилеме имеется воздушная полость. Мезофилл листа устроен по фестукоидному типу. В области жилок одни клетки мезофилла округлой формы, располагаются вокруг пучков в виде паренхимной обкладки,

в них заметны хлоропласты. Другие клетки мезофилла более прямоугольной формы располагаются субэпидермально 3–5-ю слоями.

На плоскостном препарате листа (рис. 1Е, F) видно, что клетки верхней и нижней эпидермы одинаковы по очертаниям: четырех-шестигранные, с прямыми неутолщенными стенками. Устьица располагаются параллельными рядами вдоль жилок листа. Количество устьиц на 1 мм² верхней эпидермы ~54, нижней эпидермы ~31. Тип устьичного аппарата – парацитный с двумя мелкими побочными клетками, параллельными к цилиндрическому замыкающим клеткам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показали наши исследования, у *Coleanthus subtilis* в осевых органах наблюдается типичное строение, свойственное микроморфологической конституции корня и стебля однодольных. Отклонений в общем плане строения органов и их микроструктурного упрощения, обусловленных эфемерностью и терофитностью растений и специфическими отшельными условиями существования, не обнаружено. Набор гистологических зон и составляющих их тканей как в корне, так и стебле, типичен. О травянистом облике осевых органов свидетельствует присутствие в корне развитой первичной коры и радиального пучка, а в стебле – однослойной эпидермы и пучкового типа центрального цилиндра. У *Coleanthus subtilis* выявляются некоторые специфические признаки микроморфологии: четырехлучевая первичная ксилема в корне, круговое расположение пучков и выраженная зона первичной коры. В листе *Coleanthus subtilis* обнаружены типичные фестукоидные анатомические признаки, как у большинства представителей подсемейства Pooidae, также парацитный устьичный аппарат с особыми замыкающими клетками граминоидного типа (Цвелев, 1982).

Адаптация *Coleanthus subtilis* к песчано-илистым меженным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растения (при типичном их взаиморасположении в органах). Прежде всего, выявлен комплекс адаптивных микропризнаков гигрофитной организации вида. К ним относится обилие воздухоносных полостей в первичной коре и сердцевине органов, которые помогают растениям успешно преодолевать ограничения в газообмене и транспирации в условиях высокого увлажнения аллювиального субстрата отмелей и периодического затопления волнами и течением уреза воды. Наличие поверхностных устьиц и тонкой кутикулы также имеет адаптивное значение, способствуя активному поверхностному

водообмену. Суберинизация кортикальной паренхимы корня защищает центральный цилиндр от выщелачивающего действия воды. Вместе с тем, присутствие в стебле колленхиматозной кортикальной паренхимы и механической межпучковой паренхимы, а в корне – типичной эндодермы и склерифицированного центрального цилиндра свидетельствуют о «сухопутной» микроморфологии осевых органов у *Coleanthus subtilis*.

В микроморфологии листа *Coleanthus subtilis* также больше сухопутных микропризнаков, таких как склерифицированная эпидерма, компактный мезофилл, наличие склеренхимной обкладки проводящих пучков. Мы предполагаем, что листья *Coleanthus subtilis* устроены так, чтобы эффективно регулировать транспирацию в условиях открытых сильно освещенных и перемененно увлажненных песчаных отмельных экотопов. В листьях наблюдается сочетание гелиоморфных и гигроморфных признаков и, соответственно, микроструктуры листа могут выполнять двойные функции. Так, крупные бесцветные эпидермальные клетки, по-видимому, создают экран, уменьшающий интенсивность проникающего в лист света. Они же, возможно, могут обводняться при затоплении растений, сохраняя листовым пластинкам их форму под водой. Тонкие участки листовой пластинки увеличивают площадь поверхности, с которой испаряется вода. Напротив, при высыхании песчаного субстрата эти тонкие участки способствуют сворачиванию листовой пластинки, предотвращая их от излишней транспирации. Из-за продольной сложности листа верхняя эпидерма с большим числом устьиц оказывается внутри листовой пластинки, а нижняя эпидерма, соответственно, с меньшим числом устьиц – на поверхности. Это, в свою очередь, также способствует уменьшению транспирации при сильной солнечной инсоляции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили получить новые данные о *Coleanthus subtilis* – оригинальном представителе отмельной флоры Амура. Впервые изучена микроморфология вида. Исследовано строение корня, стебля и листа в связи с адаптациями вида к условиям существования. Выявлено сочетание типичных и специфических адаптивных микропризнаков как гигроморфной, так и гелиоморфной природы. Последние признаки обеспечивают пациентную стратегию *Coleanthus subtilis* на отмельных местообитаниях. Видимо, пациентность вида, то есть выживание с помощью специальных адаптаций, по происхожде-

нию первична, поскольку она поддерживается эволюционно устойчивыми и консервативными микроморфологическими структурами, которые, по своей сути, являются защитными и складывались в процессе длительной эволюции вида на отменях. Приобретение же видом эксплерентности, т.е. адаптаций к нарушениям экотопа, скорее всего, явление более позднее. По-видимому, вторичная жизненная стратегия выживания и является лимитирующим фактором существования вида в настоящее время. Что касается большей сухопутности микроморфологии вида, то в эволюции вида вполне вероятно существование сухопутных родственных форм.

Необходимы дальнейшие исследования биологии и экологии *Coleanthus subtilis* в разных частях его обширного голарктического ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем большую благодарность Н.С. Пробатовой (БПИ ДВО РАН), М.В. Крюковой и Л.А. Антоновой (ИВЭП ДВО РАН) за консультации и предоставление гербарных экземпляров вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений: Учебно-методическое пособие. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. 77 с.
- Ворошилов В.Н. Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. ГБС АН СССР. 1968. Вып. 68. С. 45–48.
- Нечаев А.П., Нечаев А.А. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 404–446.
- Пробатова Н.С. Род Влагилищецветник – *Coleanthus* Seidl // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / С.С. Харкевич (ред.). Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 325–327.
- Таран Г.С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР – пойменный эфемеретум (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943) // Сибирский экологический журнал. 1995. Т. 1. № 4. С. 373–382.
- Таран Г.С. Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби // Растительность России. 2001. № 1. С. 43–56.
- Тимонин А.К. Ботаника: учебник для студентов высших учебных заведений. М.: Издательский центр «Академия», 2007. Т. 3. Высшие растения. 352 с.
- Цвелев Н.Н. Порядок злаки (*Poales*) // Жизнь растений / под ред А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 341–378.
- Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 159 с.