

SUMMARY

Fruit productivity of *Sambucus ebulus* L. partial generative shoots have been investigated in four populations of this species in Krasnodar region. The most productive population is located in neighborhood of the Khadyzhensk town, in which the highest characteristics of flowers and fruits number (3900 and 3500 correspondingly) and raw fruit mass (143.7 ± 97.8 g) in one generative shoot are recorded. Three other coenopopulations are characterized by considerably smaller productivity. They are the following: Psou (52.3 ± 25.6 g), Majkopskaja (50.2 ± 16.7 g), Mzymta (47.8 ± 11.2 g).

In all coenopopulations studied a percent of fruit formation per one generative shoot was rather high (89—95%). Sizes of fruits determine seeds masses. In large fruits (with a diameter more than 7 mm) the seeds with a mass of 1000 pieces from 2.4 to 3.8 g are formed.

Раст. ресурсы, вып. 3, 2001

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ МЕЗОСТРУКТУРЫ ЛИСТА У ПЛАНТАЦИОННОГО РАНАХ GINSENG С. А. МЕУ.

© Ю. А. Хроленко, О. Л. Буриндукова

Женьшень настоящий *Rapax ginseng* С. А. Меу — растение, характеризующееся медленным ростом и развитием. В условиях культуры его развитие значительно ускоряется, однако корни достигают товарной зрелости только на 6-й год жизни. Основной целью плантационного возделывания женьшея является повышение продуктивности растения и сокращение периода достижения его зрелости. У женьшея настоящего наблюдается широкое фенотипическое разнообразие по продукционным и структурно-функциональным параметрам ассимиляционного аппарата (Zhigayev et al., 1994; Буриндукова и др., 1996), что может служить основой для селекции. Решающее значение в продукционном процессе принадлежит фотосинтезу, который зависит от видовых особенностей структурной организации ассимиляционного аппарата. Данные о возрастных изменениях организации структуры листа женьшея настоящего в литературе отсутствуют.

Целью настоящей работы было изучение возрастных изменений параметров мезоструктуры листа женьшея настоящего *Rapax ginseng*, выращиваемого на промышленной плантации г. Дальнего (Приморский край).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 1992 г. Для исследования брали по 10 растений женьшея настоящего разного возраста (от 1 до 6 лет). Все растения выращивали в одинаковых условиях светового режима и агротехники. При определении возраста растений использовали схему периодизации индивидуального развития женьшея настоящего, разработанную И. В. Грушвицким (1961). С каждого растения отбирали терминальный листочек, у которого определяли площадь весовым методом. Анато-

в 3.5%-ном растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН 7.0), с последующей мацерацией тканей в 50%-ном растворе КОН при нагревании (для подсчета числа клеточек) и в 5%-ном растворе оксида хрома в 1н HCl (для определения числа хлоропластов в клетке). В соответствии с требованиями методики количество измерений числа хлоропластов в клетке составляло 50. Определение числа клеточек в мацератах (для расчета числа клеточек в единице листовой поверхности) производили в 20-кратной повторности в 90 квадратах камеры Горяева.

При изучении устьичного аппарата учитывали длину устьиц и их число в единице площади листа. Определение числа устьиц в поле зрения микроскопа (в 1 см²) производили в 20-кратной повторности. Число измерений длины устьиц для каждой пробы составляло 30.

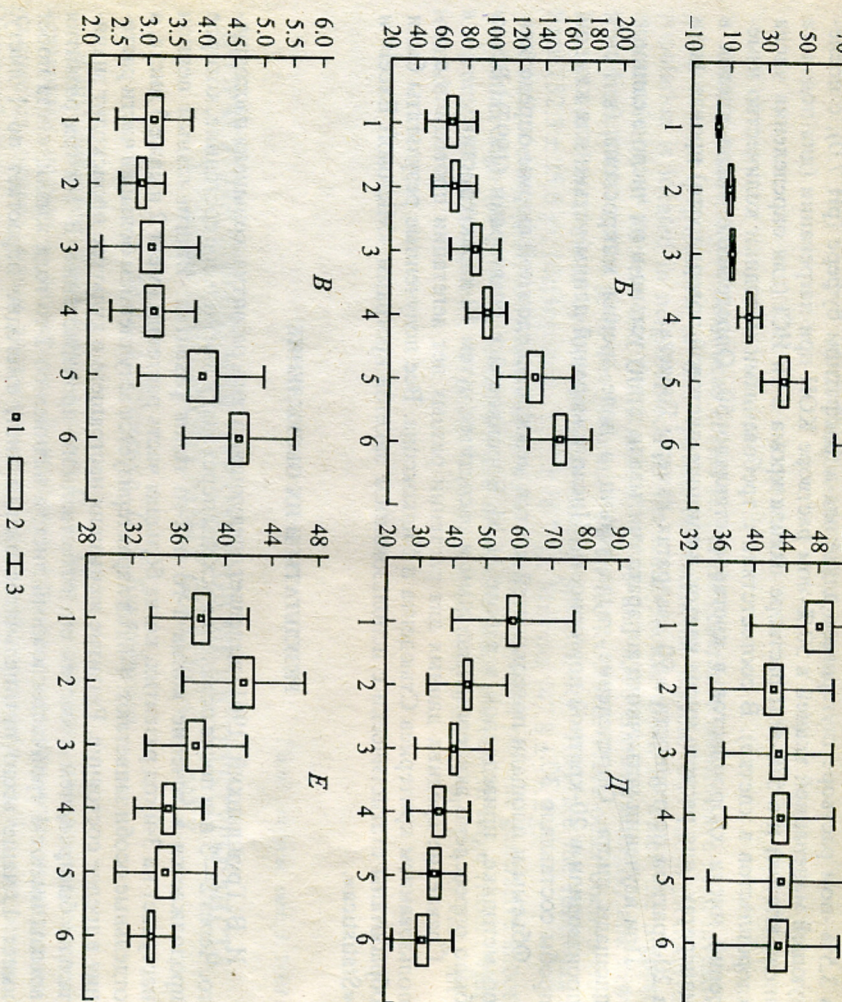
Объемы и площади поверхностей клеток мезофилла сложной формы определяли по методике, приведенной в работе Н. М. Воронковой с соавторами (1997). Всего было определено экспериментальным и расчетным путем 12 характеристик.

Сравнение средних данных для растений разных лет вегетации проводили с использованием критериев Стьюдента и Уилкоксона. Все полученные результаты были обработаны статистически с использованием пакетов программ «Microsoft Excel» и «Statistica».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

И. В. Грушвицкий (1961) выделяет следующие этапы развития женьшея настоящего. Через 2—3 нед после появления всходов переходят в ювенильное состояние, которое продолжается в течение конца 1-го и 2-го годов развития. Виргинильный период наступает на 3-й год развития, когда большая часть растений имеет 2 и даже 3 листа, а отдельные особи зацветают. 4-й год характеризуется вступлением большей части растения в зрелое состояние. Развитие женьшея настоящего в культуре происходит значительно быстрее, чем в местах его естественного произрастания. В 1-й год развития всходы имеют 1 тройчато-сложный лист, а начиная со 2-го года жизни, когда побег имеет 1, чаще всего пятипальчатосложный лист, ежегодно нарастает по 1 листу. Особенности строения надземного побега, характер его расчлененности определяются уже в состоянии почки и не меняются до осеннего отмирания.

Основные параметры мезоструктуры листа женьшея настоящего разного возраста представлены на рисунке. В течение периода развития растений наибольшим изменениям подвержена площадь терминального листочка. С возрастом растений его площадь достоверно увеличивается и у 6-летних особей достигает 81.6 см², что в 20 раз больше, чем у однолетних. Коэффициент вариации этого показателя составляет 10.4%. Число клеточек и устьиц в единице листовой поверхности (в 1 см²) также увеличивается с возрастом растений, коэффициенты вариации составляют 3.4 и 18% соответственно. Число клеточек в единице площади листа шестилетних растений превышает таковое у однолетних растений в 2.2 раза и составляет в среднем 151 тыс. шт. Однако разницы этого показателя между отдельными парами лет, как правило, не находится в пределах ошибок измерения. Число устьиц в единице поверхности листа увеличивается в 1.4 раза к 6-му году вегетации растения, но достоверных различий этого показателя в период от 1 до 5 лет не выявлено. Размеры устьиц имеют тенденцию к уменьшению с возрастом растения, и коэффициент вариации составляет 7.8%. По этому показателю достоверно отличаются только растения в генеративной фазе. Аналогичные данные были получены П. П. Воробьевой (1960) в опыте при выращивании разновозрастных растений женьшея настоящего при различной степени освещенности, где независимо от характера притенения с возрастом растений наблюдали уменьшение размеров устьиц и увеличение их количества в единице площади листа.



Количественная анатомия и площадь терминального листочка *Pinus ginseng*. 1 — среднее, 2 — стандартная ошибка, 3 — доверительный интервал. По оси абсцисс — годы жизни растения. По оси ординат: А — площадь терминального листочка, см²; В — число клеток в 1 см², тыс. шт.; В — число устьиц в 1 см², тыс. шт.; Г — число хлоропластов в клетке, шт.; Д — объем клеток мезофилла, тыс. мкм³; Е — длина устьиц, мкм.

Наиболее крупные клетки мезофилла обнаруживаются у однолетних растений (в среднем 58,4 тыс. мкм³), которые в 2 раза больше, чем клетки мезофилла у шестилетних особей (см. рисунок). Изменчивость объема клеток достаточно высокая, и коэффициент вариации составляет 24%.

Число хлоропластов в клетках у растений разных лет достоверно не различаются, и коэффициент вариации составляет 4,7%. Исключение составляют всходы, для которых характерно максимальное число пластид в клетке. А. Т. Мокроносов (1978) считает этот показатель стабильным, генетически закрепленным, а его фенотипическое варьирование в рамках одного генотипа может быть 1,5—2-кратным.

Производные параметры мезоструктуры листьев женщины настоящего разного возраста представлены в таблице. С ростом числа клеток в единице листовой поверхности повышается и число хлоропластов в единице площади листа (см. рисунок, таблицу). К 6-му году жизни растения этот показатель увеличивается в 2 раза, а клеточный объем хлоропластов (КОХ) уменьшается в 1,7 раза. Индекс поверхности наружных мембран клеток (ИМК) у 6-летних растений в 1,7 раза больше, чем у 1-летних.

Возраст растений, лет	Число хлоропластов в единице площади листа, млн шт./см²	ИМК	КОХ, тыс. мкм³
1	3,3 ± 0,2	6,1 ± 0,4	1,22 ± 0,05
2	3,0 ± 0,2	6,7 ± 0,4	1,06 ± 0,04
3	3,8 ± 0,2	7,1 ± 0,3	0,95 ± 0,04
4	4,1 ± 0,2	7,8 ± 0,5	0,85 ± 0,03
5	5,8 ± 0,3	9,4 ± 0,5	0,80 ± 0,03
6	6,5 ± 0,3	9,7 ± 0,4	0,71 ± 0,02

Примечание. ИМК — индекс мембран клеток мезофилла, КОХ — клеточный объем хлоропласта.

Известно, что в ходе онтогенеза многолетних растений анатомическое строение листа изменяется (Барыкина, Лутеров, 1982). От всходов до генеративного состояния у растений происходит увеличение толщины листа, числа устьиц и проводящих пучков в черешке, высоты палисадной паренхимы и т. д. Строение наземного побега у женщины настоящего отличается от многих других травянистых растений тем, что у него отсутствует ярусность, а имеется одна мутовка биологически равноценных листьев (Грушвицкий, 1961). Тем не менее с возрастом состав мутовки меняется и обнаруживаются изменения анатомических структур листа, направленные в сторону ксероморфности.

Исследования мезоструктуры листа совместно с оценкой его функциональной активности позволили выявить, какие именно структуры фотосинтетического аппарата напрямую или косвенно связаны с функцией фотосинтеза и продуктивностью растения (Цельникер, 1978). Эти связи проявляются на световых кривых фотосинтеза, которые весьма изменчивы даже у одного и того же вида, отражая функциональную перестройку фотосинтетического аппарата с условиями освещенности (Горышина, 1979). Поскольку у женщины настоящего отмечен рост числа клеток и устьиц в единице листовой поверхности, то, вероятно, можно ожидать увеличения уровня плато световой кривой фотосинтеза (плато насыщения), т. е. световое насыщение будет наступать при более высокой интенсивности освещения.

Изучая мезоструктуру листа женщины настоящего, несмотря на очевидные признаки теневыносливого растения, была выявлена возрастная динамика параметров количественной анатомии его листа, направленная в сторону гелиоморфности, т. е. структуры фотосинтетического аппарата более «светового типа». Следовательно, можно предположить, что с возрастом растения этого вида становятся более светостойкими.

Полученные нами данные позволяют объяснить ряд фактов, известных из литературы. Изучение светового режима этого реликта показало, что всходы и однолетние побеги страдают от прямых солнечных лучей и даже могут погибнуть, а по мере дальнейшего их роста становятся более выносливыми к повышению интенсивности света и хорошо развиваются при 50—60%-ной солнечной радиации (Беликов и др., 1960; Воробьева, 1960). И. В. Грушвицкий (1961) отмечал, что в корейской практике выращивание однолетних растений (расады) в питомниках проводится отдельно от взрослых особей на плантации. Такая система оправдана различиями в требованиях к условиям среды между растениями первого и последующих лет развития. Судя по нашим данным, характер искусственного притенения растений на дальнесторской плантации, который был одинаковым в течение всего периода развития женщины, ограничивает потенциальные фотосинтетические возможности этого реликта. Вероятно, регуляция светового режима способствовала бы более эффективному использо-

существенно выявить критерии оценки эффективности приемов выращивания не по конечным сырьевым показателям, а в ходе его развития (Прушвинский, 1961). Метод мезоструктурного анализа позволяет провести комплексную оценку функциональной активности растения на клеточном и тканевом уровнях, что невозможно было осуществить при помощи ранее предложенных критериев, таких как показатели высоты надземных побегов, диаметра листовой розетки, площади ассимилирующих органов. Тем не менее показатели мезоструктуры листа в качестве таких критериев еще не использовались, хотя из работ, выполненных на других видах растений, известно, что наблюдается прямая корреляция между индексом ИМК, числом пластид в единице площади листа и скоростью ассимиляции CO_2 (Nobel et al., 1975; Nobel 1977; Цельникер, 1978; Горышина, 1989; Бурдундукова, 1993). Для контроля освещенности на плантации по мере развития растений следует использовать в качестве критериев показатели мезоструктуры листа, которые коррелируют с возрастом растения (число клеток и хлоропластов в единице листовой поверхности).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе развития надземного побега женьшеня настоящего *Ranax ginseng* С. А. Мей, выращиваемого в условиях произвольной плантации г. Дальнего края Приморского края, у листьев обнаружено ежегодное увеличение числа клеток, устьиц и хлоропластов в единице листовой поверхности, индекса наружных мембран клеток и площади терминального листочка. Размеры устьиц и клеток мезофилла с возрастом растения уменьшались. Наблюдаемые изменения мезоструктуры листа позволяют сделать предположение о повышении с возрастом потенциальных фотосинтетических способностей ассимиляционного аппарата и его светостойчивости. Из этого следует, что практикуемое искусственное притенение растений на плантации, однако же, в течение всего периода развития женьшеня настоящего, ограничивает потенциальные фотосинтетические возможности этого растения. Постепенное повышение освещенности с увеличением возраста растений, вероятно, позволит повысить продуктивность женьшеневых плантаций. Параметры мезоструктуры листа могут быть использованы в качестве дополнительных диагностических признаков при регуляции светового режима при выращивании женьшеня настоящего в условиях культуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П., Дуферова А. Н. Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Triteritum* DC. рода *Thalictrum* L. // Бот. МОИП. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 91—102.
- Беликов И. Ф., Им Рок Зе, Грушвицкий И. В., Хон Ен. Предварительные результаты исследований по стратификации семян и световому режиму женьшеня // Материалы к изучению женьшеня и лимонника. Л., 1960. Вып. 4. С. 97—104.
- Бурдундукова О. Л. Структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата сортов риса разного происхождения и морфотипа в условиях Приморья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993.
- Бурдундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Зайцева Ю. Н., Неупокова Е. В. Изменчивость мезоструктуры листа женьшеня настоящего // Тр. Первой Всерос. конф. по бот. ресурсоведению. СПб., 1996. С. 179—180.
- Воробьева П. П. Развитие и некоторые анатомо-физиологические особенности женьшеня в зависимости от освещенности // Материалы к изучению женьшеня и лимонника. Л., 1960. Вып. 4. С. 64—86.
- Воронкова Н. М., Бурдундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Нестерова С. В., Абанькина М. Н. Структурно-функциональные особенности некоторых редких и исчезающих видов растений // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 44. С. 72—88.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61, вып. 3. С. 119—133.

Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978.

Nobel P. S., Zaragoza G. J., Smith W. K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel // Plant Physiol. 1975. Vol. 55, N 4. P. 1067—1070.

Nobel P. S. Internal leaf area and cellular CO_2 resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species // Plant Physiol. 1977. Vol. 40, N 1. P. 137—144.

Zhuravlev Y. N., Burdudkova O. L., Koren O. G., Zaytseva Y. A., Kovalova L. V. *Ranax ginseng* C. A. Meyer: Biodiversity evaluation and conservation. Vancouver, 1994. P. 162—168.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Поступило 23 VIII 2000

AGE DIFFERENCES OF LEAF MESOSTRUCTURE PARAMETERS IN CULTIVATED *RANAX GINSENG* C. A. MEY.

Yu. A. Khrolenko, O. L. Burdudkova

SUMMARY

The quantitative anatomy of photosynthetic tissues of 6 groups of cultivated ginseng from seedlings to six-year-old plants has been studied. The results show large differences between these groups. The main differences are associated with leaf size, number of cells, stomata and chloroplasts per unit of the leaf area, and cell size. Six-year-old plants have the highest number of cells, stomata, chloroplasts per unit of the leaf area and area of middle leaflets. On the other hand, the six-year-old plants have the lowest cell size and cell volume per one chloroplast.

The differences in quantitative leaf anatomy might be associated with productivity and photosynthetic of ginseng plants.

СОДЕРЖАНИЕ 20-ТИДРОКСИДЖИЗОНА В ВИДАХ РОДОВ *KNARONTISUM* LUDW. И *SERRATULA* L. ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© Е. В. Зареждо, Л. И. Соколова, П. Г. Горовой

Раст. ресурс, вып. 3, 2001

Фитоэджидстероиды, выделенные из насекомых и некоторых видов растений, обладают стимулирующим и адаптационным свойствами (Краснов и др., 1976; Якунина, Краснов, 1987), проявляют анаболическую активность по отношению к человеку и млекопитающим (Slama et al., 1996; Тодоров и др., 2000), вызывают значительное уменьшение содержания холестерина в сыворотке крови (Холодова, 1979). Показана