



УДК 581.821

Д.В. Нехайченко, И.М. Кокшеева, Д.Е. Кислов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ СТРУКТУР ЛИСТА *HYDRANGEA PANICULATA* (HYDRANGEACEAE)
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Проанализирована изменчивость эпидермальных структур листа *Hydrangea paniculata* в условиях культуры на юге российского Дальнего Востока. Уровень и амплитуда изменчивости количественных и морфометрических признаков, парные корреляции показали, что такие признаки не имеют таксономической значимости. Высокий полиморфизм количественных и морфометрических признаков эпидермы листа, а также зависимость размеров клеток и устьиц от их количества и размера листа отражают адаптационный потенциал и широкую экологическую пластичность *Hydrangea paniculata*.

Ключевые слова: *Hydrangea*, эпидерма листа, устьица, изменчивость.

D.V. Nekhaychenko, I.M. Koksheeva, D.E. Kislov

VARIABILITY OF THE HYDRANGEA PANICULATA (HYDRANGEACEAE) LEAF EPIDERMIS STRUCTURE IN
THE CULTURE CONDITIONS

The variability of the leaf epidermis structure of *Hydrangea paniculata* in the culture conditions on the south of the Russian Far East is analyzed. The variability level and the amplitude of the quantitative and morphometric characteristics, pairwise correlations showed that such features do not have taxonomic significance. High polymorphism of quantitative and morphometric characteristics of the leaf epidermis as well as the dependence of the cell and stomasize on their number and leafsize, reflect the adaptive potential and wide ecological plasticity of *Hydrangea paniculata*.

Key words: *Hydrangea*, leaf epidermis, stomata, variability.

Введение. Строение эпидермы листа представляет интерес для систематики и является классическим направлением в экологической анатомии растений, так как наиболее наглядно ответные реакции растений проявляются в структуре эпидермы листа. К важным для таксономии признакам относят: форму, размеры, количество клеток эпидермы, их соотношение, строение устьичного аппарата, устьичный индекс, строение трихом [Волкова, Горовой, Салохин, 2005; Волкова, Дудкин, Горовой, 2008; Царенко, 2008; Волкова, Пшениникова, 2011; Половинский, Полонская, Козловская, 2013 и др.]. Также структурные особенности покровной ткани и устьичного аппарата отражают адаптацию растений к условиям внешней среды и коррелируют с комплексом экологических факторов [Соколова, 2000; Барыкина, 2005; Седельникова, 2014].

Особое внимание привлекают виды, перспективные для введения в культуру как лекарственные, декоративные или пищевые. Одним из широко используемых в озеленении является род *Hydrangea* L. (Hydrangeaceae Dumort.). Изучение внутривидовой изменчивости растений, культивируемых в новых климатических условиях, является важным направлением биоэкологических исследований, позволяющих разработать новые подходы к изучению процессов адаптации. С.А. Мамаев (1972, 1975) выделяет несколько форм внутривидовой изменчивости древесных растений, при этом рекомендует изучать изменчивость признаков поэтапно, начиная с эндогенной и в последующем – внутрипопуляционной и межпопуляционной. На первом этапе дается оценка характера и степени варьирования признаков в пределах организма.

Цель работы. Изучить амплитуду изменчивости признаков эпидермы листа и определить значимость признаков для выявления структурной адаптации и таксономии.

Объекты и методы исследований. Объект исследований – *Hydrangea paniculata* Siebold в условиях культуры на юге российского Дальнего Востока в коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН (БСИ ДВО РАН).

Для исследования эпидермальных структур использовали сформированные листовые пластинки. С одного модельного растения брали 10 листьев со средней части побега с юго-западной стороны куста, так как, по закону В.Р. Заленского, чем выше на стебле расположен лист, тем меньше размеры всех входящих в его состав клеток, больше число устьиц на единицу поверхности.

Для изготовления препаратов использовали метод отпечатков. На абаксиальную и адаксиальную поверхность листовых пластинок гербарных образцов наносили тонкий слой лака, через 2 часа снимали лаковую пленку пинцетом и помещали на предметное стекло. Исследование эпидермы проводили с помощью электронного микроскопа AxioPlan 2 с компьютерной микрофотосъемкой при 5x-, 10x-, и 20x-кратном увеличении. Анализ изображения и получение метрических данных (длина, ширина основных клеток эпидермы и устьиц) осуществляли с использованием компьютерной программы AxioVision Rel. 4.8.

Измерение и количественный учет клеток и устьиц проводили на 10 листьях в 5 полях зрения на каждом листе, по 30 замеров для каждого поля зрения. Подсчитывали количество клеток верхней (Nve) и нижней (Nne) эпидермы и устьиц (Nu) на 1 мм². Измеряли восемь морфометрических признаков: длину (Lli) и ширину (Wli) листа, длину (Lve) и ширину (Wve) основных клеток верхней эпидермы, длину (Lne) и ширину (Wne) основных клеток нижней эпидермы, длину (Lu) и ширину устьиц (Wu). Изменчивость количественных и морфометрических признаков оценивали по коэффициенту вариации. Типы устьиц определяли по классификации М.А. Барановой (1985), описание формы эпидермальных клеток проводили по методике С.Ф. Захаревича (1954), описание волосков – по методике Н.А. Анели (1975). Устьичный индекс (Ui) для нижней эпидермы листа определяли по формуле

$$Ui = Nu \times 100\% / (Nne + Nu),$$

где Nu – число устьиц на 1 мм²; Nne – число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм².

Статистический анализ данных (среднее значение, его ошибка, коэффициент вариации) выполнен в программе Microsoft Excel, корреляционный анализ в программе SciPy. Критическое значение коэффициента корреляции при 5%-м уровне значимости принималось равным 0,433 [Кобзарь, 2006]. Для оценки уровня изменчивости использовали классификацию С.А. Мамаева (1975): очень низкий (Cv < 7%), низкий (Cv = 7–12%), средний (Cv = 13–20%), высокий (Cv = 21–40%), очень высокий (Cv > 40%).

Результаты исследований и их обсуждение. Результаты исследования эпидермальных структур показали, что у *Hydrangea paniculata* гипостоматный тип листа (устыица на верхней поверхности листа отсутствуют), характерный для большинства мезофитных растений, и аномоцитный тип устьичного аппарата (устыица окружены 3–8 клетками, не отличающимися от основных клеток эпидермы размерами и формой) (рис.1).

На абаксиальной стороне листа основные клетки эпидермы многоугольной или неправильной формы, с прямолинейными или прямолинейно-округлыми очертаниями. Антиклинальные стенки прямые, дуговидные или вогнутые, углы в смежных границах тупые, острые или прямые (рис. 1, а, в). Размер эпидермальных клеток в среднем 46,26 (20,35–92,66) мкм длиной и 28,34 (12,99–54,68) мкм шириной (табл. 1). Количество клеток на 1мм² в среднем 973 (685–1384) шт. Волоски одноклеточные конусовидные двух типов: конусообразные тупоконечные и хоботообразные с острым концом и шипиками по всей его длине (рис. 1, а). Волоски окружены многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

На адаксиальной стороне листа основные клетки эпидермы двух типов: неправильной (амебоидной) формы с извилистыми очертаниями и волнистыми антиклинальными стенками, образующими лопасти, углы в смежных границах тупые, прямые или острые и многоугольной или неправильной формы, с прямолинейными или прямолинейно-округлыми очертаниями (рис. 1, б, г). Размеры клеток в среднем 33,42 (4,69–94,27) мкм длиной, и 20,12 (3,23–63,93) мкм шириной (табл. 1). Количество клеток на 1 мм² в среднем 1487 (1119–1916) шт. Устьица – вытянуто-округлой формы, окружены 3-8 клетками, по форме и размерам не отличающимися от основных клеток нижней эпидермы, одиночные, расположены хаотично. Определенной ориентации околоустычных клеток не выявлено. Размеры устьиц в среднем 26,74 (17,37–46,1) мкм длиной, и 14,15 (8,13–24,52) мкм шириной. Количество устьиц на 1мм² в среднем 139 (81–197) шт. Устьичный индекс – 8,61 % (6,22–11,57%). Волоски одноклеточные конусовидные хоботообразные с острым концом и шипиками по всей его длине (рис. 1, б). Волоски окружены многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

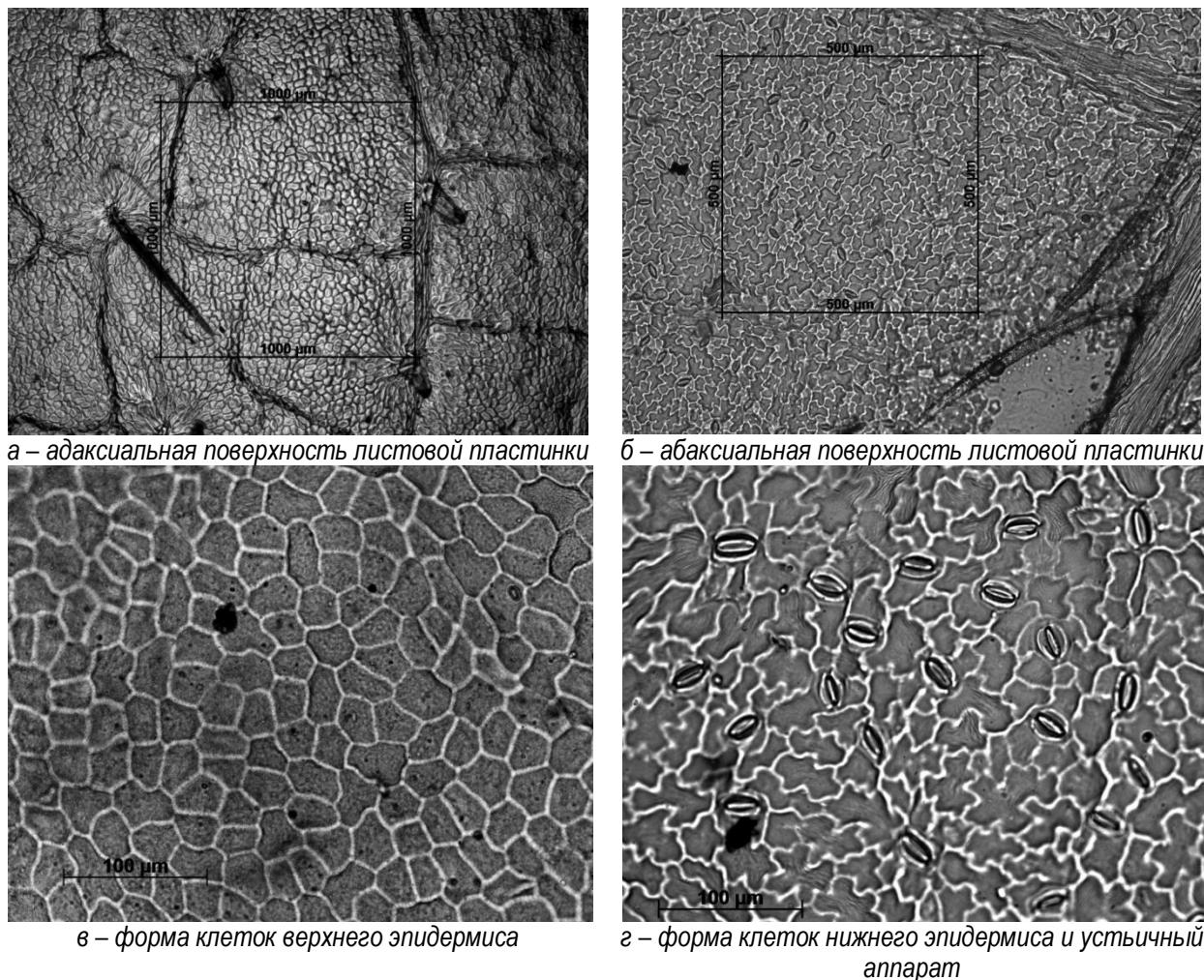


Рис.1. Строение эпидермы листа

Таблица 1

Количественные и морфометрические признаки строения эпидермы листа

Показатель	Размер клеток, мкм						Количество на 1мм ² , шт.			Ui, %
	Lve	Wve	Lne	Wne	Lu	Wu	Nve	Nne	Nu	
M±m	46,26	28,34	33,42	20,12	26,74	14,15	972,58	1487,12	138,84	8,61
Стандартная ошибка	0,26	0,15	0,35	0,23	0,13	0,08	23,51	25,34	3,85	0,25
min	20,35	12,99	4,69	3,23	17,37	8,13	685	1119	81	5,46
max	92,66	54,68	94,27	63,93	46,1	24,52	1384	1916	197	12,62
Cv, %	22	21	41	43	15	18	17	12	19	20

Примечание. Обозначения признаков: количество клеток верхней (Nve) и нижней (Nne) эпидермы и устьиц (Nu), длина (Lve) и ширина (Wve) клеток верхней эпидермы, длина (Lne) и ширина (Wne) клеток нижней эпидермы, длина (Lu) и ширина устьиц (Wu), устьичный индекс (Ui). Коэффициент вариации Cv.

Исследование эпидермы листа показало, что уровень изменчивости количественных признаков (количество клеток верхнего, нижнего эпидермиса и устьиц на 1мм²) ниже, чем у морфометрических (длина и ширина основных клеток верхнего и нижнего эпидермиса; размеры устьиц). Уровень изменчивости количественных признаков в пределах листа – низкий и имеет амплитуду 2–14 %, для особи в целом уровень изменчивости средний с амплитудой 12–20 %.

Амплитуда изменчивости морфометрических признаков в пределах особи укладывается в изменчивость признаков в пределах листа, однако уровень изменчивости морфометрических признаков различен.

Средний уровень изменчивости характерен для длины и ширины устьиц, высокий – для длины и ширины основных клеток верхней эпидермы. Очень высокий уровень изменчивости длины и ширины основных клеток нижней эпидермы обусловлен наличием 2 типов клеток, отличающихся по форме и размерам.

Стоит отметить, что показатели количества устьиц и клеток верхней и нижней эпидермы, устьичный индекс, часто используемые в таксономии, у *Hydrangea paniculata* характеризуются широкой амплитудой изменчивости (рис. 2). Так, например, крайние пределы изменчивости устьичного индекса (6–12%), количества устьиц (81–197), клеток верхней (685–1384) и нижней эпидермы (1119–1916) *Hydrangea paniculata* перекрывают средние значения этих признаков (13%, >100, >400 и ~ 750 соответственно) для *Hydrangea macrophylla* [Паутов, 2011]. Поэтому такие показатели, как устьичный индекс, количество устьиц, клеток верхней и нижней эпидермы не имеют таксономической значимости, но могут рассматриваться как показатели, отражающие адаптационный потенциал вида.

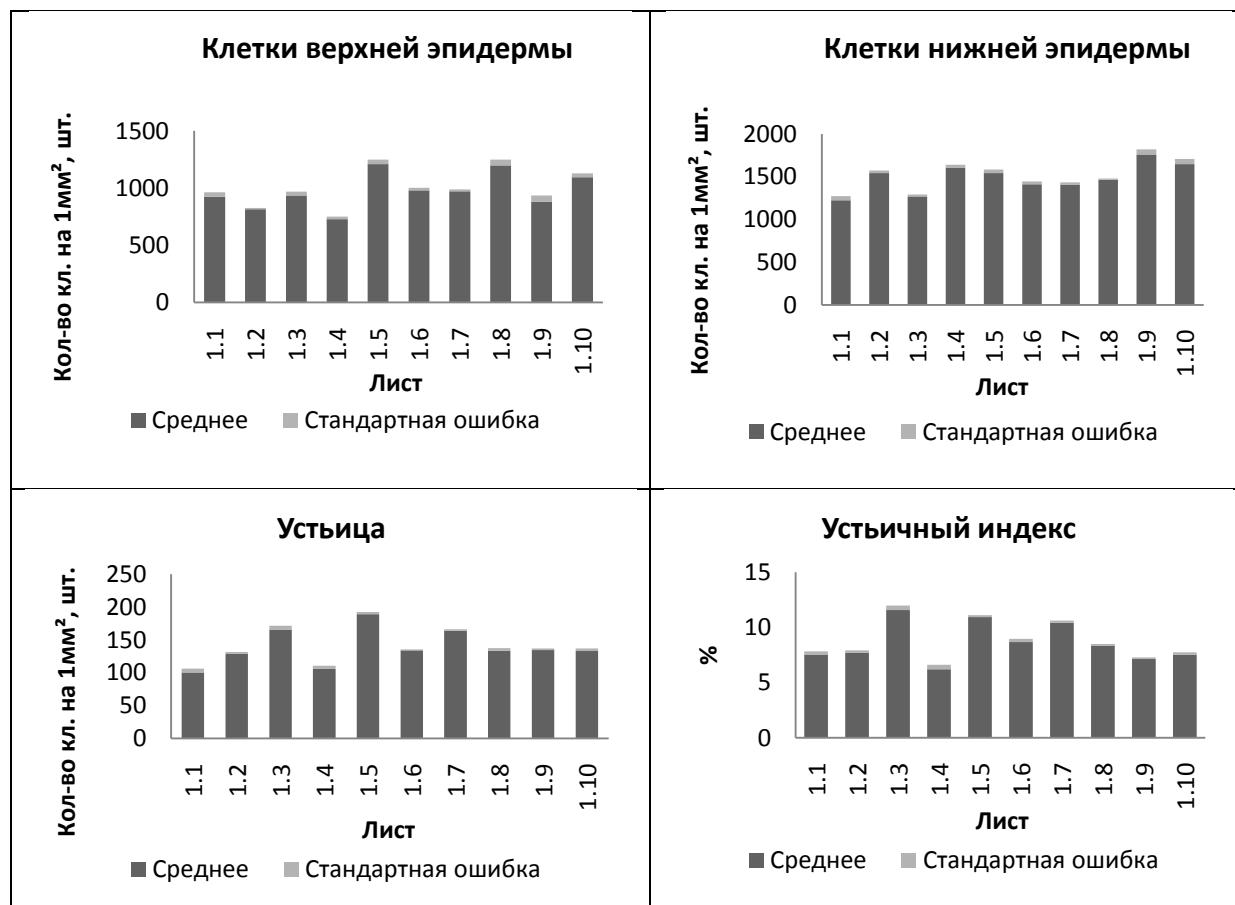
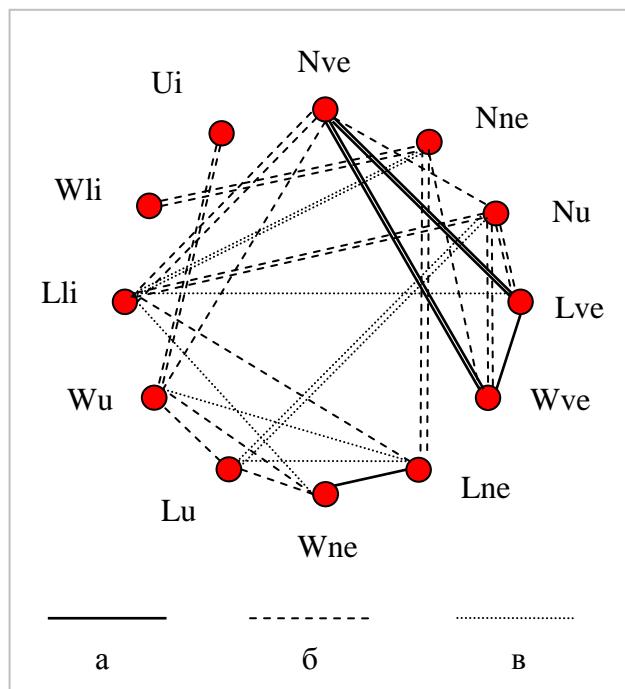


Рис. 2. Эндогенная изменчивость количественных признаков эпидермы листа *Hydrangea paniculata*

Результаты парных корреляций показали, что изменение размеров устьиц, клеток верхней и нижней эпидермы; размеров устьиц и размеров клеток нижней эпидермы; количества устьиц и количества клеток верхней эпидермы; ширины устьиц и количества клеток верхней эпидермы; ширины клеток верхней эпидермы и количества клеток нижней эпидермы; длины листа и размеров клеток нижней эпидермы; длины листа и длины клеток верхней эпидермы носит согласованный характер (рис.3). Обратная зависимость установлена между размерами клеток верхней эпидермы и их количеством; размерами клеток верхней эпидермы и количеством устьиц; длиной клеток нижней эпидермы и их количеством; длиной устьиц и их количеством; длиной листа и количеством клеток верхней эпидермы и устьиц; размерами листа и количеством клеток нижней эпидермы; устьичным индексом и шириной устьиц (рис.3). Достоверную силу связи перечисленных выше признаков можно разбить на три группы. К числу признаков с уровнем связи $> 0,8$ относятся размеры клеток верхней и нижней эпидермы и количество клеток верхней эпидермы (табл.2). Уровнем связи 0,5–0,8 и 0,43–0,5 характеризуется большая часть морфометрических и количественных показателей (табл.2).

Анализ парных корреляций показал, что эпидермальная структура листа представляет собой сложную систему, где все количественные и морфометрические показатели взаимосвязаны. Изменение одного из вышеуказанных показателей влечет полную перестройку всей эпидермальной структуры листа. При увели-

чении длины листовой пластинки уменьшается количество устьиц, клеток верхней и нижней эпидермы, но увеличивается их размер. Такой высокий полиморфизм количественных и морфометрических признаков листа в пределах одного растения отражает высокий адаптационный потенциал и широкую экологическую пластичность *Hydrangea paniculata*.



Обозначения признаков: количество клеток верхней (*Nve*) и нижней (*Nne*) эпидермы и устьиц (*Nu*), длина (*Lli*) и ширина (*Wli*) листа, длина (*Lve*) и ширина (*Wve*) основных клеток верхней эпидермы, длина (*Lne*) и ширина (*Wne*) основных клеток нижней эпидермы, длина (*Lu*) и ширина устьиц (*Wu*), устьичный индекс (*Ui*). Одинарными линиями обозначены положительные связи, двойными – отрицательные.

Уровни связи (*r*): *a* > 0,8; *б* = 0,5 - 0,8; *в* = 0,43 - 0,5

Рис. 3. Корреляция признаков строения эпидермы листа

Таблица 2

Парные корреляции признаков строения эпидермы листа

Признак	<i>Nve</i>	<i>Nne</i>	<i>Nu</i>	<i>Lve</i>	<i>Wve</i>	<i>Lne</i>	<i>Wne</i>	<i>Lu</i>	<i>Wu</i>	<i>Lli</i>	<i>Wli</i>	<i>Ui</i>
<i>Nve</i>	1											
<i>Nne</i>	-0.059	1										
<i>Nu</i>	0.544	-0.021	1									
<i>Lve</i>	-0.897	0.021	-0.721	1								
<i>Wve</i>	-0.853	0.508	-0.589	0.879	1							
<i>Lne</i>	0.155	-0.519	-0.336	-0.168	-0.229	1						
<i>Wne</i>	0.191	-0.313	-0.41	-0.087	-0.188	0.88	1					
<i>Lu</i>	0.384	-0.151	-0.48	-0.116	-0.199	0.491	0.508	1				
<i>Wu</i>	0.522	-0.196	-0.179	-0.268	-0.422	0.428	0.534	0.789	1			
<i>Lli</i>	-0.56	-0.45	-0.56	0.46	0.37	0.62	0.46	0.13	-0.08	1		
<i>Wli</i>	-0.14	-0.58	0.25	-0.09	-0.31	-0.19	-0.31	-0.37	-0.06	-0.08	1	
<i>Ui</i>	0.2	0.32	0.28	-0.26	-0.06	-0.04	-0.15	-0.3	-0.56	-0.17	-0.41	1

Примечание. Обозначения признаков: количество клеток верхней (*Nve*) и нижней (*Nne*) эпидермы и устьиц (*Nu*), длина (*Lli*) и ширина (*Wli*) листа, длина (*Lve*) и ширина (*Wve*) основных клеток верхней эпидермы, длина (*Lne*) и ширина (*Wne*) основных клеток нижней эпидермы, длина (*Lu*) и ширина устьиц (*Wu*), устьичный индекс (*Ui*).

Выводы. Исследование эпидермы листа показало, что для *Hydrangea paniculata* характерен гипостоматный тип листа и аномоцитный тип устьичного аппарата. Таксономическое значение имеют качественные признаки, отражающие форму клеток, тип устьичного аппарата и тип волосков. Уровень и амплитуда изменчивости количественных и морфометрических признаков, их парные корреляции показали, что такие признаки не имеют таксономической значимости. Уровень полиморфизма количественных и морфометрических признаков эпидермы листа, а также зависимость размеров клеток и устьиц от их количества и размера листа отражают высокий адаптационный потенциал и широкую экологическую пластичность *Hydrangea paniculata*.

Литература

1. Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 109 с.
2. Баранова М.А. Классификации морфологических типов устьиц // Ботан. журн. – 1985. – Т. 70 – № 12. – С. 1985–1995.
3. Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2005. – 77 с.
4. Волкова С.А., Дудкин Р.В., Горовой П.Г. Строение эпидермы листьев видов рода *Megadenia* (Brassicaceae) // Ботан. журн. – 2008. – Т. 93 – № 8. – С. 1213–1219.
5. Волкова С.А., Горовой П.Г., Салохин А.В. Стоматография листьев короткокорневищных видов *Cypripedium* (Orchidaceae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Turczaninowia. – 2005. – Т.8 – № 2. – С. 67–74.
6. Волкова С.А., Пшениникова Л.М. Эпидерма листа видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) // Turczaninowia. – 2011. – Т. 14 – № 2. – С. 123–129.
7. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1954. – Вып. 2. – № 4. – С. 65–75.
8. Кобзарь А.И. Прикладная статистика для инженеров и научных работников. – М.: Физматлит, 2006. – 816 с.
9. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – С. 3–14.
10. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1972. – 284 с.
11. Паутов А.А. Расположение складок микрорельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangea) // Вестник СПбГУ. – 2011. – Вып. 2. – С. 39–44.
12. Полонский В.И., Полонская Д.Е., Козловская Т.В. Лекарственное растительное сырье Красноярской лесостепи и его идентификация на основе анатомических характеристик эпидермальных клеток листьев // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 5. – С. 86–91.
13. Седельникова Л.П. Анатомическое строение эпидермы листа у растений семейства *Hyacinthaceae* и *Liliaceae* // Вестник КрасГАУ. – 2014. – № 4. – С. 132–136.
14. Соколова Е.А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства *Prunoideae* (Rosaceae): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2000. – 28 с.
15. Царенко Н.А. Особенности анатомического строения листа у видов черемухи (*Padus* Mill., Rosaceae Juss.) // Вестник ОГУ. – 2008. – № 10 (92). – С. 192–197.

