

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТА
HEDYSARUM ALPINUM (FABACEAE) В БУРЯТИИ**

Н.А. Карнаухова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

По анатомическим особенностям строения листовой пластинки прослежена адаптация *Hedysarum alpinum* к различным условиям произрастания в Бурятии. Проанализированы структурные и количественные изменения, происходящие в анатомическом строении листа, и дана их балловая оценка соответственно величине каждого признака как ксероморфного или мезоморфного.

Ключевые слова: *Hedysarum alpinum*, Fabaceae, анатомия листа, размеры и число клеток, устьица, идиобластов, ксероморфные и мезоморфные признаки, Бурятия.

**ANATOMO-MORPHOLOGICAL FEATURES OF LEAF
OF *HEDYSARUM ALPINUM* (FABACEAE) IN BURYATIA**

N.A. Karnaukhova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

The adaptation of *Hedysarum alpinum* to different growth conditions in Buryatia is traced by anatomical features of the leaf blade structure. Structural and quantitative changes in the anatomical structure of the leaf are analyzed, and their score is given according to the value of each trait as xeromorphic or mesomorphic.

Key words: *Hedysarum alpinum*, Fabaceae, anatomy leaf, size and number of cells, stomata, idioblasts, xeromorphic and mesomorphic features, Buryatia.

ВВЕДЕНИЕ

Копеечник альпийский (*Hedysarum alpinum* L.) – многолетнее стержнекорневое травянистое растение семейства Бобовые (Fabaceae) из секции *Gamotion* Basin. высотой 50–100 см. Это растение в России встречается в Арктике, на севере европейской части, в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Произрастает на лесных и сырых лугах, в разреженных лесах, кустарниковых зарослях и по берегам рек (Курбатский, 1994).

Особенности анатомического строения листьев растений достаточно полно отражают их адаптацию к условиям произрастания, в связи с этим изучение их структуры способствует более глубокому познанию экологической природы растительных организмов (Зверева, 1985). В.К. Василевская (1954, 1965) заостряет внимание на значении анатомических структур в формировании свойств засухоустойчивости растений и физиологических особенностях ксероморфных тканей; накоплении в эпидермисе, обкладках проводящих пучков и идиобластах слизистых, дубильных и маслообразных веществ у представителей семейства Бобовые, в том числе и копеечников. Анатомическое строение листа видов секции *Gamotion*, занимающих

разные экологические ниши в горах и межгорных котловинах Южной Сибири, претерпевало сходные изменения в процессе приспособления к современным условиям произрастания (Карнаухова, 2018). Возникли ксероморфные изменения в общем мезоморфном строении видов: увеличилась толщина и объем листовой пластинки, общий объем идиобластов, число рядов и высота палисадных клеток. Эти признаки являются вторичными и связаны с возникновением их в процессе адаптации к суровым условиям обитания или с высокой инсоляцией в высокогорных районах (Schields, 1950; Бутник и др., 2009).

По анатомическому строению листа все изученные виды секции *Gamotion*, произрастающие в разнообразных условиях Южной Сибири, характеризуются однотипным строением и являются мезофитами по исходной экологической природе (Пленник, Попова, 1990; Карнаухова, 2016). Ю.В. Гамалей (1984) описывает мезоморфные листья в своей классификации как довольно крупные по площади (более 2 см²), плоские, с черешком и пластинкой. Тип мезофилла – дорсовентральный, эпидерма крупноклеточная. Известно о связи

этого показателя с условиями местообитания вида в зависимости от увлажненности (Максимов, 1931; Тюрина, 1976). У мезофитов эпидермальные клетки крупные, причем на верхней стороне листа они значительно крупнее, чем на нижней (Максимов, 1931). Устьица обычно аномоцитные, неориентированные. Число их варьирует от 60 до 120 шт. на 1 мм^2 ; размер различен и, как правило, обратно пропорционален плотности распределения (Jones, 1987). Опушение отсутствует. Среди клеток палисадной паренхимы, чередуясь с 2–3 рядами палисады, располагаются крупные овальные прозрачные клетки с порами на боковых стенках – идиобласты. Как считает Р.Я. Пленник (1976; Пленник, Попова, 1990), присутствие у всех видов специальных приспособлений в анатомической структуре – идиобластов и многолопастных клеток, свидетельствует об очень специфическом обмене веществ у этих растений. Это слизевые танниносодержащие клетки (Dural, Citak, 2015), роль их неясна; обычно она сводится к резервуарной, т. е. запастись водой (Александров, 1926; Василевская, 1940, 1954). Чис-

ло и размеры идиобластов у копеечников могут значительно различаться, а многолопастные идиобласты, расположенные на абаксиальной стороне листа, часто сливаются в сплошную сетку.

Сравнение анатомических показателей листа у видов секции *Gamotion* в различных условиях произрастания Южной Сибири показало, что в высотном градиенте местообитаний у *H. consanguineum* DC. и *H. theinum* Krasnob. гелиоморфные черты нарастают: уменьшаются размеры растений и листа, увеличиваются толщина листовой пластинки, слойность палисадного мезофилла, высота палисадных и эпидермальных клеток, число устьиц и общий объем идиобластов (Карнаухова, 2016, 2018). Растения лесного (*H. neglectum* Ledeb.) и предгорно-равнинного (*H. alpinum*) поясов претерпевают такие же изменения в экстремальных условиях произрастания.

Цель настоящей работы – сравнить анатомические показатели листа *Hedysarum alpinum* L. в различных условиях произрастания Байкальской Сибири и дать их балловую оценку.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2004 и 2012 гг. в пяти ценопопуляциях (ЦП) *H. alpinum* в различных местообитаниях Бурятии. Краткая характеристика ценопопуляций приведена ниже.

ЦП 1. Бурятия, Закаменский р-н, окр. с. Харацай. Погремково-бобово-хвощовый пойменный луг.

ЦП 2. Бурятия, Закаменский р-н, окр. с. Бортой (1), берег р. Дархинтуй, 1-я надпойменная терраса. Осоково-злаково-разнотравный луг.

ЦП 3. Бурятия, Закаменский р-н, окр. с. Бортой (2), берег ручья возле трассы в отрогах Хамар-Дабана. Бобово-разнотравно-полевичевый луг.

ЦП 4. Бурятия, Закаменский р-н, окр. с. Цакир. Закустаривающийся осоково-разнотравный луг на опушке лиственнично-березового леса.

ЦП 5. Бурятия, Курумканский р-н, окр. с. Ягдыг. Пойменный копеечниково-хвощово-разнотравный луг.

В ранее опубликованных работах дана оценка состояния 16 ценопопуляций на основе изучения комплекса организменных и популяционных показателей *H. alpinum* (Санданов и др., 2009; Карнаухова, Санданов, 2015).

В каждой ЦП собирали по 3–5 листьев со средней части побегов у 10 средневозрастных особей. Материал фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды в равных количествах (Наумов, Козлов, 1954). Поперечные срезы из средней части листочка сложного листа *H. alpinum* изготавливали при помощи салазочного микротома с термоэлектрическим охлаждающим столиком (ТОС-1 с селено-

вым выпрямителем). Препараты изучали и фотографировали с помощью микроскопа Axioskop-40 (Carl Zeiss) с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений.

Для количественной оценки проанализированы следующие морфологические и анатомические признаки листовой пластинки: размеры и толщина, высота клеток верхнего и нижнего эпидермиса, толщина столбчатого и губчатого мезофилла, число слоев палисадных клеток и их высота, число рядов клеток губчатого мезофилла, размеры устьиц, плотность устьиц на 1 мм^2 эпидермы, размеры бочковидных идиобластов, высота многолопастных клеток и занимаемая ими площадь на единицу площади листовой пластинки. Густоту опушения определяли путем подсчета числа волосков на 1 мм^2 абаксиального эпидермиса, так как на адаксиальном эпидермисе они отсутствуют. Объем бочковидных идиобластов в каждом местообитании рассчитывали по формуле, предложенной Т.К. Горышиной (1989) для подсчета объема конусообразной клетки: $V = 1/3\pi(d/2)^2 \cdot (h + d/2)$, где d – диаметр; h – высота (длина) клетки.

При сравнении анатомического строения листа в различных ЦП *H. alpinum* мы учитывали наиболее значимые диагностические показатели, выбранные для вида секции *Gamotion* *H. theinum* (Карнаухова, 2016) с некоторыми модификациями:

1) показатель S/V листочка (отношение его поверхности к объему) – один из наиболее отлич-

тельных признаков ксероморфного (гелиоморфного) листа, так как вследствие увеличения мезофила толщина листа у растений сухих и солнечных мест обычно больше, чем у обитателей влажных участков;

2) длина палисадных клеток – в благоприятных условиях клетки палисады имеют максимальные значения коэффициента формы и характеризуются наибольшим отношением длины к ширине, что обуславливает увеличение отношения поверхность/объем и способствует более эффективному газообмену;

3) показатель П/Г – отношение толщины палисадной ткани к толщине губчатой ткани на поперечном срезе листа характеризует степень развития палисадной ткани в листе;

4) устьичный индекс – отношение числа устьиц на верхнем эпидермисе листа к числу устьиц на нижнем эпидермисе;

5) значение эпидермиса как защитно-регуляторной системы прослеживали по показателям высоты клеток эпидермиса.

Диапазон каждого признака разбивали на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивали балл: наименьший – соответствовал наименьшим или наибольшим показателям в зависимости от значения этого признака как ксероморфного или мезоморфного. Положение каждой исследованной ценопопуляции оценивали в баллах соответственно величине каждого признака.

Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета программ "Excel".

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При анатомическом изучении поперечного среза листа *H. alpinum* (табл. 1) отмечена довольно тонкая листовая пластинка – 176.2–181.7 мкм. Размеры листочков сложного непарноперистого листа при этом достаточно вариабельны: длина – 2.3–3.1 см и ширина 0.6–0.9 см.

Густота опушения обусловлена экологией (Панкова, Никитин, 1962). Опушение считается ксероморфным признаком, ему приписывается защитная роль. У *H. alpinum* листочки сверху голые, снизу рассеянно прижато-волосистые или почти голые (Курбатский, 1994). Подсчет волосков на

Таблица 1

Анатомическое строение листа *Hedysarum alpinum*

Показатель		ЦП 1 Харацай	ЦП 2 Бортой-1	ЦП 3 Бортой-2	ЦП 4 Цакир	ЦП 5 Ягдыг
Толщина, мкм:						
листа	–	179.3 ± 1.8	181.7 ± 1.8	176.2 ± 4.1	178.1 ± 3.6	180.3 ± 3.1
эпидермиса	адаксиального абаксиального	12.2 ± 0.6 11.9 ± 0.5	12.7 ± 0.6 15.9 ± 0.5	11.6 ± 0.4 12.9 ± 0.7	9.0 ± 0.5 13.0 ± 0.6	13.5 ± 0.4 12.4 ± 0.5
паренхимы	палисадной (П) губчатой (Г)	86.1 ± 2.2 56.4 ± 2.9	89.3 ± 3.0 47.5 ± 2.9	83.1 ± 3.3 53.0 ± 1.6	76.6 ± 3.8 51.4 ± 2.9	83.2 ± 2.5 55.1 ± 2.2
Число слоев клеток паренхимы	палисадной губчатой	2.7 ± 0.2 3.8 ± 0.15	2.5 ± 0.1 3.6 ± 0.2	2.6 ± 0.1 3.5 ± 0.1	2.2 ± 0.2 2.9 ± 0.2	2.5 ± 0.2 3.5 ± 0.15
Высота клеток палисадной паренхимы, мкм	1 слоя 2 слоя 3 слоя	32.5 ± 1.3 33.0 ± 1.1 23.2 ± 1.0	30.1 ± 1.3 32.9 ± 1.7 –	28.2 ± 0.8 30.7 ± 0.9 22.0 ± 2.3	29.1 ± 1.7 26.2 ± 2.8 17.0	34.0 ± 1.0 43.7 ± 14.7 21.4 ± 0.7
Бочковидные идиобласты, мкм	высота диаметр	105.6 ± 5.3 38.5 ± 1.1	107.2 ± 4.4 37.4 ± 1.4	85.0 ± 2.9 32.9 ± 1.3	94.0 ± 5.5 38.3 ± 1.5	89.0 ± 3.6 33.2 ± 1.5
V идиобластов, мкм ³		48115.3	46034.1	28715.4	43404.3	30438.1
Многолопастные клетки, мкм	высота S сети на 1 мм ² V сети на 1 мм ³	28.6 ± 1.4 5862.2 167658.9	23.9 ± 0.6 6068.0 145026.2	23.9 ± 0.8 5773.7 137991.4	25.5 ± 0.9 6152.3 156883.65	25.6 ± 0.9 6333.2 162129.92
Число устьиц на 1 мм² эпидермиса, шт.	адаксиальном абаксиальном	283.6 ± 12.9 68.7 ± 2.1	176.9 ± 4.3 61.8 ± 4.4	182.3 ± 5.2 67.2 ± 2.5	283.6 ± 8.3 88.4 ± 4.5	151.9 ± 3.5 59.6 ± 2.1
Сумма устьиц на 1 мм ² эпидермиса		352.3	238.7	249.5	371.8	211.5
Устьичный индекс		4.12	2.95	2.71	3.21	2.55
Размер устьиц, мкм						
на адаксиальном	длина ширина	24.1 ± 0.5 21.5 ± 0.3	23.9 ± 0.3 21.3 ± 0.5	23.3 ± 0.3 18.9 ± 0.2	26.1 ± 0.5 21.3 ± 0.6	24.2 ± 0.4 21.4 ± 0.3
на абаксиальном эпидермисе	длина ширина	27.8 ± 0.4 20.1 ± 0.5	29.0 ± 0.4 21.29 ± 0.3	26.5 ± 0.6 17.33 ± 0.3	27.8 ± 0.5 18.94 ± 0.4	26.8 ± 0.2 20.35 ± 0.2
S устьиц на эпидермисе, мкм ²	адаксиальном абаксиальном	427.4 438.0	400.4 485.3	345.6 361.0	437.4 413.0	407.4 427.5
Число волосков на 1 мм ² эпидермиса		4.6 ± 1.4	8.0 ± 1.2	7.3 ± 1.6	12.9 ± 1.4	20.1 ± 2.4

абаксиальном эпидермисе показал, что больше всего их приходится на 1 мм^2 поверхности листа растений *H. alpinum*, произрастающих в самой северной ЦП 5 в окрестностях курорта Ягдыг (см. табл. 1).

Эпидермис листа у *H. alpinum* однослойный, высота клеток адаксиального эпидермиса чаще всего меньше (9.0–12.7 мкм), чем абаксиального (11.9–15.9 мкм). Наибольшие показатели высоты клеток с верхней стороны листа (толщина эпидермиса) оказались в северной ЦП 5 и в ЦП 2 на 1-й надпойменной террасе р. Дархинтуй и в ЦП 1. В пойменных местообитаниях ЦП 1 и 5 толщина адаксиального эпидермиса больше (12.2–13.5 мкм), чем абаксиального (11.9–12.4 мкм), что характерно для мезофитов – более крупные эпидермальные клетки на верхней стороне листа, чем на нижней. Зато с нижней стороны листа в трех изученных ЦП 2, 3, 4 высота клеток эпидермиса в 1.1–1.4 раза больше, чем с верхней стороны листа (см. табл. 1).

Палисадная ткань на верхней стороне листа *H. alpinum* 2–3-слойная. Губчатая ткань на поперечном срезе представлена 3–4 рядами клеток округлой формы. Несколько больше выражена палисадность тканей листа ($P/G = 1.88$) растений, произрастающих в луговой ЦП 2, расположенной на 1-й надпойменной террасе р. Дархинтуй (см. табл. 1).

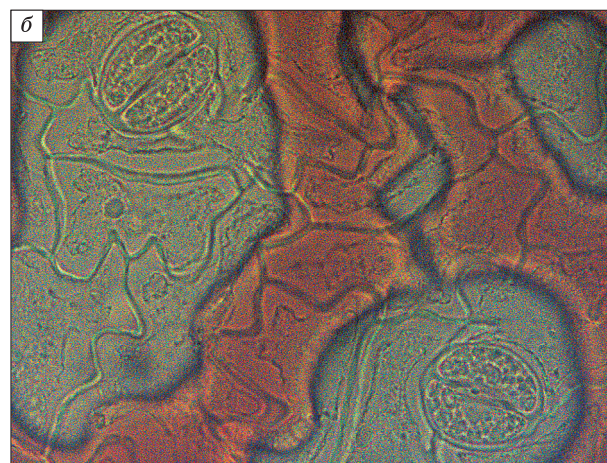
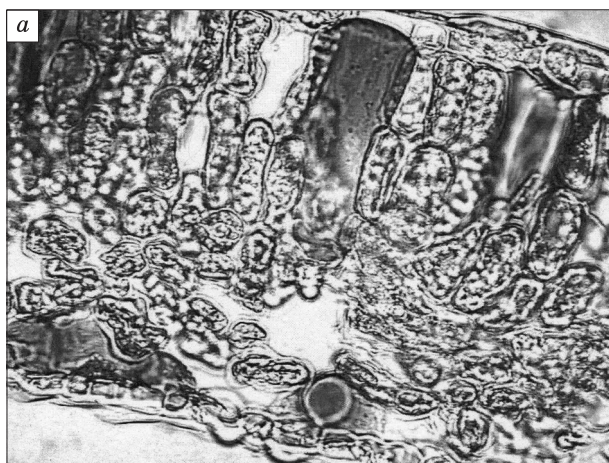
В палисадной паренхиме листа *H. alpinum* параллельно палисадным клеткам расположены крупные бочковидные идиобласты (см. рисунок, а), высотой 85.0–107.2 мкм и диаметром в средней части 32.9–38.5 мкм. Объем бочковидных идиобластов также значительно различается. Минимальные их размеры и объем зафиксированы в палисадной паренхиме листа особей *H. alpinum* в ЦП 3 на берегу ручья в отрогах Хамар-Дабана и в самом северном в Бурятии местообитании ЦП 5 в Курумканском районе (см. табл. 1).

Под нижним эпидермисом листа находятся многолопастные идиобласты, растянутые параллельно поверхности листа и перпендикулярно бочковидным идиобластам (см. рисунок). Многолопастные клетки почти смыкаются друг с другом и образуют своеобразную “сеть”, прикрывающую 58–63 % площади под нижним эпидермисом (см. рисунок, б). Подсчет объема многолопастных клеток, расплывших под нижним эпидермисом, показал, что максимум приходится на 1 мм^3 листовой пластинки *H. alpinum* из пойменных ЦП 1 и 5, меньше всего их под эпидермисом с нижней стороны листа в ЦП 3 (см. табл. 1).

Устьица ранункулоидного типа, непогруженные, расположены на обеих поверхностях пластины листа *H. alpinum*: на верхней стороне листа устьиц насчитывается примерно от 151.9 до 283.6 шт., на нижней – от 59.6 до 88.4 шт. на 1 мм^2 поверхности. В ЦП 2, 3 и 5 отмечено наиболее низкое число устьиц на единицу площади эпидермиса как с верхней, так и с нижней стороны листа. Размеры устьиц на адаксиальном эпидермисе: 23.3–26.1 мкм в длину и 18.9–21.5 мкм в ширину (площадь устьиц 345.6–437.4 мкм²), на абаксиальном эпидермисе – длина чуть больше: 26.5–29.0 и площадь устьиц так же чуть больше: $S = 361.0–485.3 \text{ мкм}^2$ (см. табл. 1).

Анализ и подсчет баллов у наиболее значимых анатомо-морфологических признаков для оценки состояния *H. alpinum* (S/V листочка, высота клеток двух слоев палисады, а также индексы, отражающие долю палисадной паренхимы по отношению к губчатой; числа устьиц и величины клеток адаксиального эпидермиса к абаксиальному) приведены в табл. 2.

Значения первого показателя “отношение площади поверхности листа к его объему” (S/V) в изученных ЦП достаточно стабильны – 5.49–5.69, что свидетельствует о небольших колебаниях по этому



Анатомическое строение листа *Hedysarum alpinum*:

а – поперечный срез; б – нижний эпидермис с устьицами и многолопастными клетками под ним.

признаку в достаточно выровненных местообитаниях *H. alpinum* в отличие от высокогорных видов секции *Gamotion*, изученных в высотном градиенте местообитаний (Карнаухова, 2016, 2018). Балловая оценка этого признака показала, что более низкое значение S/V у растений ЦП 2 – сухого для *H. alpinum* местообитания, расположенного на 1-й надпойменной террасе р. Дархинтуй. Это согласуется с литературными данными, так как многие авторы (McDougall, Penfound, 1928; Weaver, Clements, 1929; Вознесенская, 1958; и др.) считают низкие отношения поверхности листа к объему одним из наиболее отличительных признаков ксероморфного листа. Вследствие увеличения толщины палисадной ткани у растений в этом местообитании также самая низкая оценка показателя индекса палисадности – отношение толщины палисадной ткани к губчатой. Длина клеток палисады двух слоев также получила всего 2 балла (см. табл. 2).

Показатель “устычный индекс” (отношение числа устьиц адаксиального эпидермиса к абаксиальному на единицу площади) свидетельствует о значительном (в 2.5–4 раза) преобладании устьиц на верхнем эпидермисе листа *H. alpinum* (см. табл. 2). Максимальные показатели по этому признаку оказались в пойменной ЦП 1, а минимальные – в северной ЦП 5 и горной ЦП 3 (см. табл. 1). При этом наименьшие размеры устьиц зафиксированы у растений из горной ЦП 3, затем идут ЦП 2 и 5 (см. S устьиц в табл. 1).

По данным Н.А. Максимова (1931) и др., у мезофитов эпидермальные клетки значительно крупнее, чем у ксерофитов, особенно на верхней стороне листа. У *H. alpinum* толщина верхнего эпидермиса листа чуть больше, чем нижнего, только в пойменных местообитаниях ЦП 1 и ЦП 5 (см. табл. 1). В остальных местах произрастания этого вида толщина нижнего эпидермиса листа больше,

чем верхнего. Поэтому мы оценивали толщину эпидермиса с верхней и нижней стороны листа из расчета отношения величины клеток адаксиального эпидермиса к величине клеток абаксиального эпидермиса, назвав этот показатель “индекс мезоморфности эпидермальных клеток”. Балловая оценка по этому признаку показала максимум в пойменных местообитаниях ЦП 1 и ЦП 5 (см. табл. 2).

Суммарная оценка показателей анатомического строения листа *H. alpinum* в ЦП 2 минимальна и составляет всего 8 баллов. В этой ЦП самый маленький и самый толстый листочек, небольшая длина клеток палисады, но максимальная толщина палисадной ткани; небольшая высота клеток и число устьиц адаксиального эпидермиса. Оценка большинства показателей по 1 или 2 балла. Минимальная балловая оценка в ЦП “Бортой-1” свидетельствует об усилении черт ксероморфности листа растений ЦП 2 по сравнению с другими ЦП. Это местообитание характеризуется наименьшей влагообеспеченностью, так как расположено на возвышенной 1-й надпойменной террасе р. Дархинтуй.

Максимальные баллы по сумме показателей отмечены в пойменной ЦП 1 – 20 баллов. По этим результатам можно охарактеризовать средневозрастных особей *H. alpinum* из этой ЦП как растения с небольшими и довольно толстыми листочками с толстой эпидермой, примерно одинаковой с обеих сторон листа, с тонкой палисадной тканью, сложенной небольшими клетками палисады, и самой большой разницей в числе устьиц на верхней и нижней стороне листа.

На 2 балла меньше в северной пойменной ЦП 5. Анатомическое строение листа растений из этой ЦП изменилось в сторону увеличения длины палисадных клеток и толщины эпидермиса, а так-

Таблица 2

Некоторые анатомические показатели *Hedysarum alpinum* и их балловая оценка в различных условиях произрастания Бурятии (показатель/балл)

№ ЦП	Местообитание	Общее число баллов	S/V листочка	Длина клеток палисады, мкм	Индекс		
					палисадности	устычный	мезоморфности эпидермы
1	Харацай. Погремково-бобово-хвощово-пойменный луг	20	5.55/2	32.73/3	1.53/5	4.12/5	1.02/5
2	Бортой-1. Осоково-злаково-разнотравный луг, 1-я надпойменная терраса р. Дархинтуй	8	5.49/1	31.49/2	1.88/1	2.95/2	0.80/2
3	Бортой-2. Бобово-разнотравно-полевичевый луг в отрогах Хамар-Дабана	14	5.69/5	29.46/1	1.57/4	2.71/1	0.90/3
4	Цакир. Закустаривающийся осоково-разнотравный луг на опушке леса	14	5.62/4	27.63/1	1.49/5	3.21/3	0.69/1
5	Ягдыг. Пойменный копеечниково-хвощово-разнотравный луг	18	5.55/2	38.87/5	1.51/5	2.55/1	1.09/5

Примечание. S/V листочка – отношение его поверхности к объему.

же значительного снижения числа устьиц, особенно на верхнем эпидермисе.

В горной ЦП 3 в отрогах Хамар-Дабана и ЦП 4, расположенной на опушке леса под пологом кустарников, балловая оценка меньше – 14 баллов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в анатомическом строении листа *H. alpinum*, как и у других видов из мезоморфной секции *Gamotion*, проявляются вторичные ксероморфные черты и приспособления. Оценка пяти ценопопуляций из Бурятии соответственно величине каждого признака, как ксероморфного или мезоморфного, показала, что наиболее ксероморфный облик имеют растения *H. alpinum* из ЦП 2 в на 1-й надпойменной террасе р. Дархинтуй. Более мезоморфный облик характерен для листьев растений из пойменных ЦП Бурятии. При этом в ЦП, расположенной на севере Бурятии, анатомическое строение листа растений изменилось в сторону увеличения длины палисадных клеток, толщины эпидермиса и значительного снижения числа устьиц, особенно на верхнем эпидермисе. Минимальные их размеры и объем бочковидных идиобластов зафиксированы в пали-

В этих ЦП отмечен мезоморфно большой и тонкий лист с довольно тонкой палисадной тканью и небольшими клетками палисады, с тонким верхним и толстым нижним эпидермисом, что больше проявилось в ЦП 4.

садной паренхиме листа особей *H. alpinum* в самом северном в Бурятии местообитании ЦП 5 в Курумканском районе и в ЦП 3 на берегу ручья в отрогах Хамар-Дабана. Подсчет объема многолопастных клеток, распластанных под нижним эпидермисом, показал, что максимум приходится на 1 мм³ листовой пластинки *H. alpinum* из пойменных ЦП 1 и 5, меньше всего их объем под эпидермисом с нижней стороны листа в горной ЦП 3.

Уменьшение размеров и общего числа устьиц, объема идиобластов, опушения на единицу поверхности листа *H. alpinum* и др. у представителей секции *Gamotion* связано с адаптацией вида к суровым условиям произрастания конкретных местообитаний.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме VI.52.1.1., № АААА-А17-117012610051-5.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Г.** О новом примере водоносной ткани в листьях // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1926. Т. 56, вып. 3. С. 9–15.
- Бутник А.А.** Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 3. Травы / А.А. Бутник, О.А. Ашурметов, Р.Н. Нигманова, Г.Ф. Бегбаева. Ташкент, 2009. 155 с.
- Василевская В.К.** Анатомио-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1940. Вып. 14, № 62. С. 48–158.
- Василевская В.К.** Формирование листа засухоустойчивых растений / В.К. Василевская. Ашхабад, 1954. 183 с.
- Василевская В.К.** Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. соврем. ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 5–17.
- Вознесенская Е.И.** Особенности роста побегов и анатомическое строение листьев некоторых древесных пород // Тр. АН ТаджССР. Ашхабад, 1958. Т. 97. С. 92–251.
- Гамалей Ю.В.** Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 569–584.
- Горышина Т.К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т.К. Горышина. Л., 1989. 204 с.
- Зверева Г.К.** Основные черты ассимиляционного аппарата растений Приенисейских степей: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.К. Зверева. Новосибирск, 1985. 18 с.
- Карнаухова Н.А.** Анатомио-морфологические особенности листа *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в Западном Алтае // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 414–421. [То же. Karnaukhova N.A. Anatomomorphological features of the leaves of *Hedysarum theinum* (Fabaceae) in Western Altai // Contemp. Probl. Ecol. 2016. V. 9, No. 3. P. 349–354.]
- Карнаухова Н.А.** Популяционная и морфолого-анатомическая изменчивость *Hedysarum consanguineum* DC. (Fabaceae) в Алтае-Саянском регионе // Раст. ресурсы. 2018. Т. 54, вып. 1. С. 26–41.
- Карнаухова Н.А., Санданов Д.В.** Сравнительная оценка популяционной стратегии *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) в Байкальской Сибири // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 6. С. 875–882. [То же. Karnaukhova N.A., Sandanov D.V. Comparative a sessment of population strategy of *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) in the Lake Baikal Region // Contemp. Probl. Ecol. 2015. V. 8, No. 6. P. 722–728.]
- Курбатский В.И.** *Hedysarum* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 153–166.
- Максимов Н.А.** Физиологическое значение ксероморфной структуры // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 1931. Т. 25, вып. 3. С. 152–162.
- Наумов Н.А.** Основы ботанической микротехники / Н.А. Наумов, В.Е. Козлов. М., 1954. 312 с.

- Панкова И.А., Никитин А.А.** О строении некоторых камеденосных астрагалов на ранних стадиях онтогенеза // Растительное сырье, камеденосные астрагалы. Л., 1962. С. 169–189. (Тр. Бот. ин-та АН СССР; Сер. 5, вып. 10, ч. 1.)
- Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.) / Р.Я. Пленник. Новосибирск, 1976. 216 с.
- Пленник Р.Я., Попова Н.А.** Особенности анатомического строения листа видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в связи с вопросами их адаптации // Экология. 1990. № 5. С. 3–7.
- Санданов Д.В., Карнаухова Н.А., Селютин И.Ю.** Состояние ценопопуляций *Hedysarum alpinum* (Fabaceae) в Восточной Сибири // Раст. ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 48–55.
- Тюрина Е.В.** Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции / Е.В. Тюрина. Новосибирск, 1976. 253 с.
- Dural H., Citak B.Y.** Morphology and anatomy of *Hedysarum pannosum* (Boiss.) Boiss. (Fabaceae) // Acta Bot. Croat. 2015. V. 74 (1). P. 19–29.
- Jones H.G.** Breedin for stomatal characterts // E. Zeiger, G.D. Farquhar, I.R. Cowan (Eds.). Stomatal function. Stanford (CA), 1987. P. 431–443.
- McDougall W.B., Penfound W.T.** Anatomy of deciduous forest plants // Ecology. 1928. V. 9. P. 349–353.
- Shields L.M.** Leaf zeromorphy as related to physiological and structural influences // Botan. Rev. 1950. V. 16, No. 8. P. 399–447.
- Weaver J.E.** Plant ecology / J.E. Weaver, F.A. Clements. London, 1929. 520 p.

Поступила в редакцию 17.03.2019 г.,
после доработки – 29.09.2019 г.,
принята к публикации 15.10.2019 г.