

## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА *HEDYSARUM GMELINII* (FABACEAE)

Н.А. Карнаухова

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

Изучены анатомические особенности строения листовой пластинки широко распространенного в Южной Сибири полиморфного вида *Hedysarum gmelinii* в 10 местообитаниях Хакасии и Бурятии. Проанализированы структурные и количественные изменения, происходящие в анатомическом строении листа при адаптации растений к различным условиям влагообеспеченности.

**Ключевые слова:** *Hedysarum gmelinii*, Fabaceae, ксеромезофит, анатомия листа, адаптация, Хакасия, Бурятия.

## THE ANATOMICAL FEATURES OF LEAF OF *HEDYSARUM GMELINII* (FABACEAE)

N.A. Karnaukhova

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

According to the anatomical features of the structure of the leaf in 10 natural populations *Hedysarum gmelinii* of Khakassia and Buryatia been studied. It is widespread in southern Siberia polymorphic species growing in different conditions of moisture. Structural and quantitative analyzes of restructuring taking place in the anatomical structure of the leaf and given their ranking point.

**Key words:** *Hedysarum gmelinii*, Fabaceae, xeromesophyte, anatomy leaf, adaptation, Khakassia, Buryatia.

### ВВЕДЕНИЕ

*Hedysarum gmelinii* (копеечник Гмелина) из секции *Multicaulia* (Конспект..., 2012) – широко распространенный в пределах Южной Сибири вид: в Западной Сибири (юг Новосибирской области, Кемеровская область, Алтайский край, Горный Алтай), Средней Сибири (Хакасия, Тыва), Восточной Сибири (Иркутская область, Бурятия). Ареал *H. gmelinii* захватывает также юго-восток Восточной Европы, Среднюю Азию и Монголию.

Копеечник Гмелина – ксеромезофит по исходной экологической природе (Пленник, Попова, 1990), занимает местообитания с периодическим или небольшим постоянным недостатком влаги в степном, горно-степном и лесостепном поясах, изредка заходит в лесной и высокогорный пояс, встречается в степях, на каменистых, щебнистых, крутых склонах (Флора Сибири, 1994). Анатомическое строение листа *H. gmelinii* отличается полиморфизмом и большой пластичностью и в зависимости от условий влагообеспеченности приобретает большую мезо- или ксероморфность. Это послужило основанием для изучения анатомических структурно-количественных показателей листа в качестве адаптивных экологических сис-

тем. Лист избран как наиболее пластичный орган, внутренняя структура которого является результатом длительной эволюции (Пленник, 1976; Паутов, 2002; и др.).

Наиболее существенными общими признаками, возникающими в процессе адаптации к суровым условиям среды, являются уменьшение размеров и перестройка структуры листа. Увеличивается толщина пластинки листа и палисадной ткани, появляется 1–2 дополнительных слоя палисадной паренхимы в нижней части листовой пластинки, структура листа по своему строению приближается к изолатерально-палисадной. Изопалисадное строение считается вторичным, приспособительным признаком к условиям сухости воздуха и сильного освещения. Развитие в мезофилле крупных идиобластов и многолопастных клеток, служащих запасующей тканью, рассматривают как специфичный ксероморфный признак рода *Hedysarum* (Василевская, 1954; Пленник, 1976; и др.).

Наши подходы к изучению анатомических особенностей строения листа видов рода *Hedysarum* рассмотрены на примере вида секции *Gamotion* *Hedysarum theinum* Krasnob. (Карнаухова,

2016). Анализ 10 анатомических показателей листа *H. theinum* в различных условиях произрастания Ивановского хребта и Проходного Белка (Западный Алтай) показал определенную связь с условиями обитания в высотном градиенте от 1700 до 2018 м над ур. м.: в альпийских местообитаниях отмечена тенденция к формированию более мелких, но утолщенных листочков; увеличению числа слоев палисады, утолщению эпидермиса и умень-

шению объема идиобластов и многолопастных клеток по сравнению с субальпийскими и лесными местообитаниями.

Цель настоящей работы – проанализировать структурные и количественные изменения, происходящие в анатомическом строении листа при адаптации растений *H. gmelinii* к различным условиям влагообеспеченности в пределах Хакасии и Бурятии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение 10 ценопопуляций *H. gmelinii* проводилось в центральной части ареала (8 местообитаний) в подтаежном, лесостепном и степном поясах растительности в Хакасии (Ширинский район: окрестности поселков Шира, Сонский, озер Шира, Беле и Аир, долина р. Сохочул; Боградский район: окрестности пос. Боград) и в северо-восточной части ареала в двух лесных местообитаниях Бурятии (Курумканский район: окрестности курортов “Алла” и “Умхэй”).

В каждом из 10 местообитаний у 10 средневозрастных особей собирали по 3–5 листьев со средней части побегов. Материал фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды в равных количествах (Наумов, Козлов, 1954).

Поперечные срезы из средней части листочка сложного листа *H. gmelinii* изготавливали при помощи салазочного микротомы с замораживающим устройством. Препараты изучали и фотографировали с помощью микроскопа Axioskop-40 (Carl Zeiss) с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой Axio-Vision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений.

Для количественной оценки были проанализированы следующие морфологические и анатомические признаки листа: толщина листовой пластинки, высота клеток верхнего и нижнего эпидермиса, толщина столчатого и губчатого мезофилла, число слоев палисадных клеток и их высота и диаметр, число рядов клеток губчатого мезофилла, плотность устьиц на 1 мм<sup>2</sup> эпидермы, размеры идиобластов и занимаемые ими площадь (*S*) и объем (*V*) на единицу площади и объема листовой пластинки, выраженные в процентах.

Для оценки состояния диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался балл: наименьший балл соответствовал наименьшим или наибольшим показателям в зависимости от значения этого признака как ксероморфного или мезоморфного. Положение каждой исследованной ценопопуляции (ЦП) оценивалось в баллах соответственно величине каждого признака.

Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета программ “Excel”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В пределах Хакасии *H. gmelinii* встречается в различных условиях влагообеспеченности. По мере увеличения ксерофитизации изменяется степень развития палисадной паренхимы и структура мезофилла листа – от дорсивентрального до изопалисадного типа (см. рисунок, а–в).

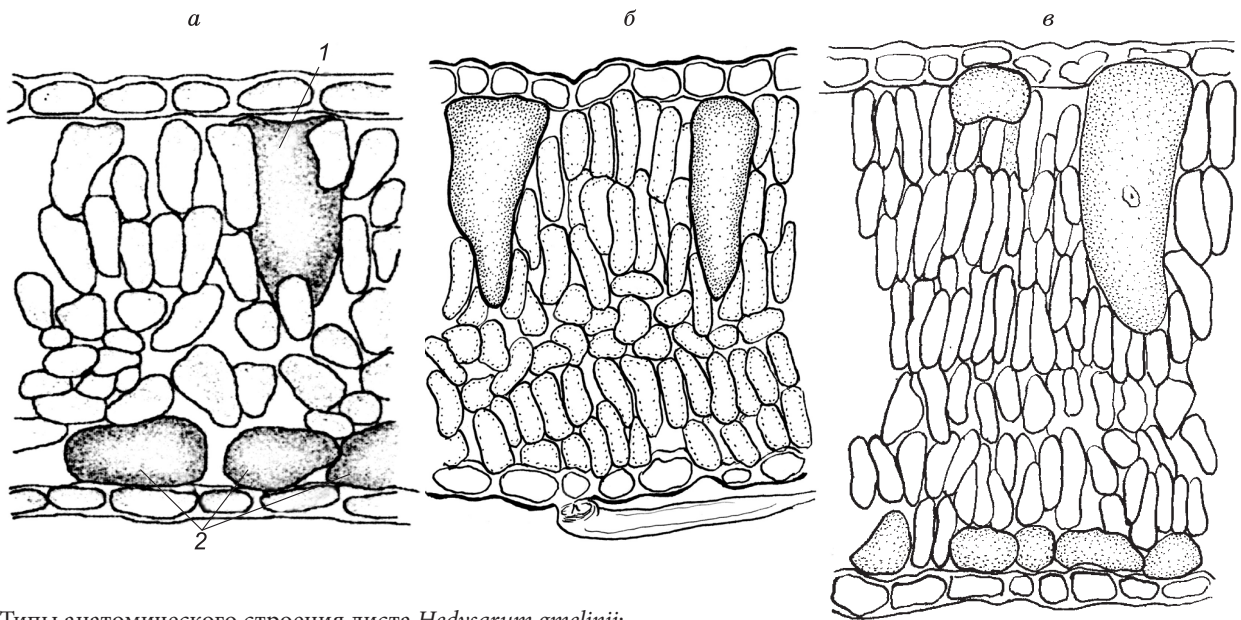
Наиболее ксероморфное строение листа имеют растения из степных местообитаний в лесостепном поясе растительности Хакасии (табл. 1): в ЦП 1 по обочине дороги в окрестностях оз. Аир, в ЦП 2 на склоне юго-западной экспозиции в урочище Сохочул, в ЦП 3 на крутом каменистом склоне юго-восточной экспозиции в долине р. Сохочул. Вся паренхима листа палисадная (см. рисунок, в) и построена длинными или более короткими палисадными клетками (изопалисадный или изолатеральный подтипы изопалисадного типа).

С адаксиальной стороны листа клетки более вытянутые, чем с абаксиальной. Длина палисадных клеток 2-го и 3-го слоев превышает длину

клеток 1-го слоя, а в 4-м слое и далее уменьшается. Самые удлиненные клетки отмечены в степной ЦП 1. В этой же ЦП толщина листа и эпидермиса, а также величина бочковидных идиобластов характеризуются наибольшими показателями (см. табл. 1).

Устьица *H. gmelinii* непогруженные, ранкулоидного типа. У этого вида на верхней стороне листа устьиц гораздо больше, чем на нижней, что характерно для ксерофитов: 217.2–286.7 шт. на 1 мм<sup>2</sup> на адаксиальном эпидермисе и 146.6–185.6 шт. на 1 мм<sup>2</sup> на абаксиальном эпидермисе (см. табл. 1). Общее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листа колеблется от 360.8 до 472.3 шт., устьичный индекс 1.35–1.54. Максимальные показатели по числу устьиц отмечены в ЦП 2.

В степном поясе растительности Хакасии (Ширинский район) в разреженном березовом лесу по каменистому западному берегу соленого оз. Беле и на западном берегу соленого оз. Шира



Типы анатомического строения листа *Hedysarum gmelinii*:

а – дорсивентральный, б – изолатерально-палисадный, в – изопалисадный. 1 – бочковидные идиобласты; 2 – многолопастные клетки.

Таблица 1

**Количественно-анатомические показатели листа *Hedysarum gmelinii* изопалисадного типа строения в степных местообитаниях Хакасии**

| Показатель                               | ЦП 1. Оз. Аир | ЦП 2. Урочище Сохочул | ЦП 3. Долина р. Сохочул |
|--|---------------|-----------------------|-------------------------|
| Толщина листа, мкм                       | 345.8 ± 7.3   | 256.7 ± 7.3           | 244.5 ± 5.1             |
| Толщина эпидермиса, мкм:                 |               |                       |                         |
| адаксиального                            | 19.1 ± 0.6    | 16.3 ± 0.4            | 18.5 ± 0.6              |
| абаксиального                            | 16.5 ± 0.6    | 14.9 ± 0.4            | 15.9 ± 0.6              |
| Толщина паренхимы, мкм:                  |               |                       |                         |
| длиннопалисадной                         | 203.4 ± 5.9   | 135.6 ± 6.6           | 129.1 ± 3.4             |
| короткопалисадной                        | 113.2 ± 4.4   | 89.6 ± 3.1            | 84.0 ± 2.5              |
| Число слоев клеток, шт.:                 |               |                       |                         |
| короткопалисадных                        | 3.6 ± 0.1     | 3.3 ± 0.1             | 3.1 ± 0.1               |
| длиннопалисадных                         | 3.6 ± 0.2     | 3.2 ± 0.1             | 2.9 ± 0.2               |
| Длина клеток палисады, мкм:              |               |                       |                         |
| 1-го слоя                                | 49.1 ± 1.8    | 36.9 ± 1.8            | 38.4 ± 1.2              |
| 2-го слоя                                | 56.2 ± 1.9    | 38.5 ± 1.3            | 40.0 ± 1.2              |
| 3-го слоя                                | 51.0 ± 2.1    | 39.5 ± 1.2            | 39.8 ± 1.3              |
| 4-го слоя                                | 47.8 ± 1.6    | 36.8 ± 3.2            | 32.9 ± 1.2              |
| Длина бочковидных идиобластов, мкм       | 196.2 ± 5.9   | 135.0 ± 6.2           | 133.7 ± 4.7             |
| Ширина бочковидных идиобластов, мкм      | 57.2 ± 3.1    | 46.0 ± 2.2            | 49.5 ± 1.9              |
| Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup> , шт.: |               |                       |                         |
| верхнего эпидермиса                      | 235.5 ± 11.5  | 286.7 ± 16.5          | 217.2 ± 6.4             |
| нижнего эпидермиса                       | 174.1 ± 10.6  | 185.6 ± 7.7           | 146.6 ± 5.4             |
| Всего, шт.                               | 409.6         | 472.3                 | 360.8                   |
| Устьичный индекс                         | 1.35          | 1.54                  | 1.48                    |

встречаются растения *H. gmelinii* с анатомическим строением листа двух типов: дорсивентрального (см. рисунок, а) и изолатерально-палисадного (см. рисунок, б) с короткопалисадной формой клеток с нижней стороны листа (табл. 2).

Отношение палисадной паренхимы к губчатой (и короткопалисадной при изолатерально-палисадном строении) одинаково в обеих ЦП – 1.4

(см. табл. 2). Толщина палисады значительно больше (143.4–147.7 мкм), чем толщина губчатой ткани (103.6–107.7 мкм), хотя длинопалисадные клетки расположены в 3 слоя, а губчатые и короткопалисадные – в 3–5 слоев. Наиболее крупные клетки палисадной паренхимы длиной 48.2–49.0 мкм располагаются в среднем слое, а наиболее мелкие – в первом слое (41.5–44.5 мкм).

Таблица 2

**Количественно-анатомические показатели листа  
*Hedysarum gmelinii* дорсивентрального  
и изолатерально-палисадного типов строения**

| Показатель                               | ЦП 4.<br>Оз. Шира | ЦП 5.<br>Оз. Беле |
|--|-------------------|-------------------|
| Толщина листа, мкм                       | 274.1 ± 8.0       | 285.1 ± 8.0       |
| Толщина эпидермиса, мкм:                 |                   |                   |
| адаксиального                            | 17.9 ± 0.4        | 17.6 ± 0.6        |
| абаксиального                            | 16.4 ± 0.6        | 15.1 ± 0.4        |
| Толщина паренхимы, мкм:                  |                   |                   |
| палисадной (П)                           | 143.4 ± 3.7       | 147.7 ± 3.7       |
| губчатой (Г)                             | 103.6 ± 3.7       | 107.7 ± 5.3       |
| Отношение П/Г                            | 1.4               | 1.4               |
| Число слоев:                             |                   |                   |
| палисадных клеток                        | 3.0 ± 0.1         | 3.1 ± 1.3         |
| губчатых клеток (+короткопалисадных)     | 4.3 ± 0.2         | 3.4 ± 0.1         |
| Длина клеток палисады, мкм:              |                   |                   |
| 1-го слоя                                | 41.5 ± 1.5        | 44.5 ± 1.8        |
| 2-го слоя                                | 49.0 ± 1.5        | 48.2 ± 1.8        |
| 3-го слоя                                | 43.5 ± 2.2        | 46.6 ± 1.2        |
| Длина бочковидных идиобластов, мкм       | 150.5 ± 6.5       | 161.7 ± 3.7       |
| Ширина бочковидных идиобластов, мкм      | 51.9 ± 1.9        | 57.9 ± 2.5        |
| Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup> , шт.: |                   |                   |
| верхнего эпидермиса                      | 189.8 ± 13.1      | 190.7 ± 8.2       |
| нижнего эпидермиса                       | 145.0 ± 13.6      | 150.4 ± 4.0       |
| Всего, шт.                               | 334.8             | 341.1             |
| Устьичный индекс                         | 1.31              | 1.27              |

Общее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листа значительно меньше (334.8–341.1), чем у растений с изопалисадным типом строения. Число устьиц на верхнем эпидермисе равно 190 шт. на 1 мм<sup>2</sup>, на нижнем – 145–150 шт. на 1 мм<sup>2</sup> и устьичный индекс в обеих ЦП в окрестностях соленых озер равен 1.3 (см. табл. 2).

В лесных местообитаниях Хакасии (ЦП 6–8) и Бурятии (ЦП 9 и 10) анатомическое строение листа *H. gmelinii* дорсивентрального типа (см. рисунок, а). Палисадная паренхима толщиной 138.5–163.3 мкм составлена в основном 3 рядами клеток, губчатая ткань толщиной 91.1–106.5 мкм – 3–4 рядами клеток (табл. 3). Толщина палисадной паренхимы в 1.4–1.6 раза больше, чем толщина губчатой паренхимы (П/Г).

Число устьиц в хакасских ЦП в 1.2–1.3 раза больше на верхнем эпидермисе, чем на нижнем, при общем числе устьиц от 290 до 317 шт. на 1 мм<sup>2</sup> листа. В лесных местообитаниях Бурятии общее число устьиц на обеих поверхностях листа значительно меньше, чем в лесных местообитаниях Хакасии, но устьичный индекс, равный 1.5 и 1.6, свидетельствует об их неравномерном распределении: на адаксиальном эпидермисе их 103.2–147.5, на абаксиальном – 63.1–99.3 шт. на 1 мм<sup>2</sup> листовой поверхности.

Подсчет числа устьиц на единицу поверхности листа показал зависимость этого показателя от экологических условий произрастания вида. Самое большое число устьиц отмечено у растений степных местообитаний Хакасии (см. табл. 1), причем большая часть их находится на верхнем эпидермисе (472.3 устьица на 1 мм<sup>2</sup> листа, устьичный индекс 1.5), что характерно для ксерофитов. Наименьшее число устьиц (290) для *H. gmelinii* отмечено у растений из лесных местообитаний Хакасии (см. табл. 3) и число их на верхней и нижней стороне не слишком различается: на адаксиальном эпидермисе больше только в 1.2 раза. На северо-восточной границе ареала *H. gmelinii* в лесных местообитаниях общее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листа минимальное, но на верхней стороне листа их в 1.5 раза больше, чем на нижней.

Известно, что наряду с нарастанием числа слоев и плотности столбчатых клеток увеличивается толщина пластинки листа, что помогает растению противостоять засушливым условиям и большой инсоляции. У *H. gmelinii* толщина пластинки листа колеблется от 207 до 346 мкм. Наименьшее значение зафиксировано в лесном местообитании на каменистой осыпи в Бурятии (207.1 мкм), а наибольшие – в антропогенных хакасских местообитаниях (ЦП 1 и 8): в степном на обочине дороги и в сгоревшем лесу (345.8 и 303.1 мкм соответственно). Промежуточное положение по толщине листа занимают растения, встречающиеся по берегам соленых озер в Хакасии (274.1–285.1 мкм).

У мезофитов эпидермальные клетки обычно крупные, причем на верхней стороне листа они значительно крупнее, чем на нижней. Для ксерофитов характерны более мелкие клетки верхней эпидермы, наружная стенка которых по сравнению с мезофитами несколько утолщена. У *H. gmelinii* толщина адаксиального эпидермиса всегда больше, чем толщина абаксиального, на 2–5 мкм. Высота клеток верхнего эпидермиса в степных местообитаниях Хакасии колеблется от 16.3 до 19.1 мкм, в подтаежном и лесостепном поясах растительности на опушках леса – от 17.2 до 18.7 мкм; по берегам соленых озер – от 17.6 до 17.9 мкм. В лесных местообитаниях *H. gmelinii* на севере Бурятии эпидермальные клетки более крупные, причем на верхней стороне листа они значительно крупнее (20.8–22.8 мкм), чем на нижней (16.1–17.1 мкм).

Водозапасающая ткань у копеечников включает в себя бочковидные идиобласты и многолопастные клетки, распластанные под нижним эпидермисом (см. рисунок). Из табл. 1–3 следует, что наиболее крупные бочковидные идиобласты можно отметить в местообитаниях *H. gmelinii*, подвергшихся антропогенному воздействию (196.2 мкм у

**Количественно-анатомические показатели листа *Hedysarum gmelinii* дорсивентрального типа строения в лесных местообитаниях Хакасии и Бурятии**

| Показатель                               | Хакасия                       |                                |                                | Бурятия                             |                               |
|--|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
|  | ЦП 6. Пос. Сонский, сырой луг | ЦП 7. Пос. Шира, луг на опушке | ЦП 8. Пос. Боград, луг на гари | ЦП 9. Курорт "Алла", каменная осыпь | ЦП 10. Курорт "Умхэй", дорога |
| Толщина листа, мкм                       | 268.5 ± 5.1                   | 267.6 ± 4.4                    | 303.1 ± 5.8                    | 207.1 ± 3.8                         | 243.0 ± 12.9                  |
| Толщина эпидермиса, мкм:                 |                               |                                |                                |                                     |                               |
| адаксиального                            | 17.2 ± 0.4                    | 17.5 ± 0.6                     | 18.7 ± 0.6                     | 22.8 ± 0.6                          | 20.8 ± 0.6                    |
| абаксиального                            | 14.7 ± 0.6                    | 14.8 ± 0.4                     | 16.4 ± 0.4                     | 17.1 ± 0.6                          | 16.1 ± 0.5                    |
| Толщина паренхимы, мкм:                  |                               |                                |                                |                                     |                               |
| палисадной (П)                           | 138.5 ± 3.1                   | 142.5 ± 4.0                    | 163.3 ± 0.1                    | 98.0 ± 3.2                          | 134.2 ± 3.4                   |
| губчатой (Г)                             | 96.4 ± 3.4                    | 91.1 ± 4.4                     | 106.5 ± 4.7                    | 45.9 ± 2.6                          | 55.8 ± 1.9                    |
| Отношение П/Г                            | 1.4                           | 1.6                            | 1.5                            | 2.1                                 | 2.4                           |
| Число слоев клеток:                      |                               |                                |                                |                                     |                               |
| палисадных                               | 3.0 ± 0.1                     | 3.2 ± 0.1                      | 3.1 ± 0.1                      | 2.4 ± 0.2                           | 3.0 ± 0.1                     |
| губчатых                                 | 3.8 ± 0.1                     | 3.6 ± 0.1                      | 3.5 ± 0.2                      | 2.6 ± 0.2                           | 3.0 ± 0.2                     |
| Длина клеток палисады, мкм:              |                               |                                |                                |                                     |                               |
| 1-го слоя                                | 43.7 ± 1.5                    | 41.9 ± 1.6                     | 47.0 ± 1.5                     | 46.9 ± 1.0                          | 52.3 ± 1.6                    |
| 2-го слоя                                | 45.9 ± 1.5                    | 47.3 ± 1.6                     | 55.0 ± 2.4                     | 40.9 ± 1.7                          | 50.0 ± 1.1                    |
| 3-го слоя                                | 39.7 ± 0.9                    | 40.6 ± 1.8                     | 48.2 ± 1.9                     | 36.1 ± 3.6                          | 39.9 ± 0.9                    |
| Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup> , шт.: |                               |                                |                                |                                     |                               |
| адаксиального эпидермиса                 | 159.4 ± 6.1                   | 162.2 ± 11.5                   | 170.0 ± 9.4                    | 103.2 ± 4.4                         | 147.5 ± 6.1                   |
| абаксиального эпидермиса                 | 130.6 ± 5.3                   | 122.6 ± 6.7                    | 147.6 ± 7.4                    | 63.1 ± 3.8                          | 99.3 ± 4.1                    |
| Всего, шт                                | 290.0                         | 284.8                          | 317.6                          | 166.3                               | 246.8                         |
| Устьичный индекс                         | 1.2                           | 1.3                            | 1.2                            | 1.6                                 | 1.5                           |
| Длина идиобластов, мкм                   | 159.2 ± 4.0                   | 156.1 ± 5.9                    | 161.4 ± 5.0                    | 101.4 ± 5.6                         | 136.4 ± 1.4                   |
| Ширина идиобластов, мкм                  | 58.8 ± 2.2                    | 59.3 ± 2.2                     | 62.2 ± 2.2                     | 65.8 ± 5.5                          | 57.7 ± 2.2                    |

растений, произрастающих в окрестностях оз. Аир по обочине дороги и 161.4 мкм у растений на гари в окрестностях пос. Боград). У растений *H. gmelinii*, произрастающих на берегах соленых озер Беле и Шира, также крупные бочковидные идиобласты (150.5–161.7 мкм). Самые короткие, но большого диаметра идиобласты оказались в листьях растений с наиболее тонкой пластинкой из окрестностей курорта "Алла" на каменной осыпи (см. табл. 3, 4).

Подсчет объема всех идиобластов (бочковидных и многолопастных клеток) в 1 мм<sup>3</sup> листа *H. gmelinii* в лесных местообитаниях Бурятии показал, что в ЦП 9 на каменной осыпи их почти в 2 раза больше, чем в ЦП 10 по обочине дороги (см. табл. 4).

Известно, что развитие в той или иной степени водоносной паренхимы, обладающей значительной водоудерживающей силой совместно с другими особенностями ксерофитов (такими, как утолщенные стенки эпидермальных клеток, наличие опушения и др.), способствует сокращению расхода воды на транспирацию в засушливые периоды вегетации. Накопление водозапасающей ткани, увеличение толщины клеток эпидермиса и сильное опушение листьев *H. gmelinii* свидетельствуют об их более ксероморфном строении в ус-

ловиях обитания на каменной осыпи (ЦП 9), чем вдоль заросшей лесной дороги (ЦП 10), расположенных в лесном поясе растительности Бурятии.

Для того чтобы оценить современное состояние вида, необходимо выявить наиболее значимые показатели, которые изменялись у исходных мезо-

Таблица 4

**Опушение, размеры идиобластов и объем, занимаемый ими в 1 мм<sup>3</sup>, листа *Hedysarum gmelinii* в различных условиях произрастания Бурятии**

| Показатель   | ЦП 9. Курорт "Алла", каменная осыпь | ЦП 10. Курорт "Умхэй", вдоль лесной дороги |
|--|-------------------------------------|--|
| <i>Бочковидные идиобласты</i>                        |                                     |  |
| Высота, мкм  | 101.4 ± 5.6                         | 136.4 ± 3.4                                |
| S на 1 мм <sup>2</sup> поверхности, мкм <sup>2</sup> | 6762.3 ± 40.1                       | 2736.8 ± 129.9                             |
| V в 1 мм <sup>3</sup> листа, мкм <sup>3</sup>        | 68 5697.2                           | 373 299.5                                  |
| <i>Многолопастные клетки</i>                         |                                     |  |
| Высота, мкм  | 26.3 ± 0.9                          | 27.6 ± 1.3                                 |
| S на 1 мм <sup>2</sup> поверхности, мкм <sup>2</sup> | 6750.8 ± 119.3                      | 6315.4 ± 415.2                             |
| V в 1 мм <sup>3</sup> листа, мкм <sup>3</sup>        | 177 546.0                           | 174 305.0                                  |
| Всего в 1 мм <sup>3</sup> листа, %                   | 41.20                               | 22.5                                       |
| <i>Опушение (число волосков на 1 мм<sup>2</sup>)</i> |                                     |  |
| Адаксиальный эпидермис                               | 3.3 ± 0.4                           | 0.37 ± 0.1                                 |
| Абаксиальный эпидермис                               | 3.8 ± 0.3                           | 2.4 ± 0.29                                 |
| Всего на 1 мм <sup>3</sup> , %                       | 7.1                                 | 2.77                                       |

морфных структур в процессе аридизации климата. Общепринято, что в пределах травянистых копеечников основная линия эволюционного развития шла по пути ксерофитизации (Гатцук, 1967; и др.). По анатомическому строению листа видов наиболее древней секции *Gamotion Basin*. можно предполагать, что предковые виды формировались в мезофильных условиях (Пленник, Попова, 1990). По классификации Ю.В. Гамалей (1984), общая характеристика мезоморфного листа следующая: лист довольно крупный по площади – более 2 см<sup>2</sup>, плоский, с черешком и пластинкой; тип мезофилла – дорсивентральный, эпидерма крупноклеточная, без опушения. Верхняя и нижняя эпидермы по размеру клеток почти не различаются. Устьица обычно аномоцитные, неориентированные. Число их варьирует от 60 до 120 на 1 мм<sup>2</sup>; размер различен и, как правило, обратно пропорционален плотности распределения. Исходя из вышеизложенного, анатомическое строение листа *H. gmelinii* отличается большей пластичностью.

В более благоприятных по влагообеспеченности условиях произрастания (лесные местообитания) мезофилл дорсивентральный, в менее благоприятных – появляются новые слои палисадной ткани с нижней стороны листа (изолатерально-палисадный тип), либо вся паренхима становится палисадной и тип мезофилла – изолатеральным (степные местообитания). Это качественные изменения, которые происходят с мезофиллом листа *H. gmelinii*, но есть и значимые количественные. Например, вследствие увеличения мезофилла толщина листа у растений сухих и солнечных мест обычно увеличивается, а площадь поверхности становится меньше, чем у обитателей влажных

участков. Эти наиболее отличительные признаки ксероморфного листа определяют закономерно низкие отношения его поверхности к объему (Вознесенская, 1958; McDougall, Penfound, 1928; Weaver, Clements, 1929; и др.). Количественные изменения также затрагивают форму палисадных клеток: наибольшее отношение их длины к ширине дает максимальные значения коэффициента формы (поверхность/объем), что способствует более эффективному газообмену и оптимальному фотосинтезу. Значение эпидермиса как защитно-регуляторной системы прослеживается через зависимость высоты клеток эпидермиса от экологических условий и количественного соотношения числа устьиц на единицу площади на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе и на всей поверхности листа. Обычно у *H. gmelinii* на верхней стороне листа устьиц гораздо больше, чем на нижней, и она покрыта более или менее густыми волосками.

Среди всех закономерностей, происходящих в анатомическом строении листа *H. gmelinii* при переходе от мезоморфного строения к более ксероморфному, мы выбрали наиболее значимые показатели: уменьшение размеров листочка при увеличении его толщины (отношение поверхности листа к его объему – S/V листочка); увеличение объема палисадной паренхимы по сравнению с губчатой (П/Г); увеличение коэффициента формы (отношение длины к ширине – Д/Ш) палисадных клеток всех слоев; увеличение числа устьиц на адаксиальном эпидермисе по сравнению с абаксиальным (устьичный индекс – УИ) и уменьшение толщины адаксиального эпидермиса. Балловая оценка каждого признака в зависимости от значения его как мезоморфного или ксероморфного и

Таблица 5

**Балловая оценка анатомических показателей листа *Hedysarum gmelinii* (показатель/балл)**

| Номер ЦП, местообитание                 | Толщина верхней эпидермы, мкм | S/V листочка | Д/Ш палисад. клеток | П/Г    | УИ     | Общее число баллов |
|---|-------------------------------|--------------|---------------------|--------|--------|--------------------|
| 1. Оз. Аир, степь                       | 19.11/3                       | 2.88/1       | 3.75/1              | 0      | 1.35/3 | <b>8</b>           |
| 2. Сохочул-1, степь                     | 16.32/1                       | 4.09/4       | 3.31/3              | 0      | 1.48/2 | <b>10</b>          |
| 3. Сохочул-2, луговая степь             | 18.52/2                       | 3.89/3       | 3.15/4              | 0      | 1.54/2 | <b>11</b>          |
| 4. Берег соленого оз. Шира              | 17.93/2                       | 2.9/1        | 3.44/2              | 1.38/5 | 1.31/4 | <b>14</b>          |
| 5. Берег соленого оз. Беле              | 17.64/2                       | 3.52/2       | 3.37/3              | 1.37/5 | 1.27/4 | <b>16</b>          |
| 6. Пос. Сонский, сырой луг в лесу       | 17.20/1                       | 3.73/3       | 3.37/3              | 1.44/5 | 1.22/5 | <b>17</b>          |
| 7. Пос. Шира, луг на опушке леса        | 17.51/1                       | 3.74/3       | 3.32/3              | 1.56/5 | 1.32/4 | <b>16</b>          |
| 8. Пос. Боград, опушка леса, гарь       | 18.70/2                       | 3.30/2       | 3.29/3              | 1.53/5 | 1.15/5 | <b>17</b>          |
| 9. Курорт “Алла”, лес, каменистая осыпь | 22.8/5                        | 4.83/5       | 2.89/5              | 2.14/2 | 1.64/1 | <b>18</b>          |
| 10. Курорт “Умхэй”, лес, вдоль дороги   | 20.8/4                        | 4.11/4       | 3.32/3              | 2.41/1 | 1.48/2 | <b>14</b>          |

*Примечание:* S/V листочка – отношение поверхности листа к его объему; Д/Ш палисадных клеток – отношение длины к ширине палисадных клеток всех слоев (коэффициент формы); П/Г – отношение объема палисадной паренхимы к губчатой; УИ – устьичный индекс (отношение числа устьиц на единицу площади адаксиального эпидермиса к числу устьиц абаксиального эпидермиса).

их сумма (табл. 5) позволили выявить положение каждой ЦП *H. gmelinii* в ряду местообитаний.

В результате балловой оценки выяснилось, что наименьшее число баллов (8–10) набрали растения из степных местообитаний *H. gmelinii* в Хакасии. В окрестностях соленых озер 14 баллов в степной ЦП 4 у оз. Шира увеличиваются до 16 баллов в разреженном лесу у оз. Беле (ЦП 5). В этих местообитаниях увеличиваются толщина палисад-

ной ткани и устьичный индекс, так же как и в луговых ЦП 6–8 Хакасии (16–17 баллов). Наиболее высокими показателями и более мезоморфным анатомическим строением листа характеризуются растения *H. gmelinii* в лесных местообитаниях. В Бурятии (18 баллов) такие показатели, как толщина адаксиального эпидермиса, S/V листочка и коэффициент формы палисадных клеток, набрали по 4–5 баллов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В анатомической структуре листа *H. gmelinii* хорошо прослеживается изменчивость мезоморфных и ксероморфных признаков в зависимости от экологических условий произрастания.

Качественные изменения в процессе ксерофитизации затронули структуру мезофилла листа, которая может меняться от дорсивентрального типа через переходные подтипы к изопалисадному типу. К значимым количественным показателям мы отнесли такие, как толщина адаксиального эпидермиса, коэффициент формы листа и палисадных клеток (S/V листочка – отношение поверхности листа к его объему и Д/Ш палисадных клеток – отношение длины к ширине палисадных клеток всех слоев); отношение объема палисадной паренхимы к губчатой и устьичный индекс (отношение числа устьиц на единицу площади адаксиального эпидермиса к числу устьиц абаксиального эпидермиса).

Оценка состояния 10 исследованных ценопопуляций соответственно величине каждого признака как ксероморфного или мезоморфного показала, что наиболее ксероморфный облик имеют растения *H. gmelinii* из степных ценопопуляций степного и лесостепного поясов растительности Хакасии, а более мезоморфный – из лесного пояса растительности Бурятии. В лесном поясе у растений, произрастающих на каменистой осыпи, появляется ряд ксероморфных черт. Местообитания *H. gmelinii* с антропогенными нарушениями (после пожара, рекреация) и по берегам соленых озер занимают промежуточное положение.

Таким образом, *H. gmelinii* можно рассматривать как ксерофитизированный мезофит, обладающий достаточно широкой экологической амплитудой в ксерофильном ряду местообитаний.

## ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В.К.** Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 183 с.
- Вознесенская Е.И.** Особенности роста побегов и анатомическое строение листьев некоторых древесных пород // Тр. АН ТССР. 1958. Т. 97. С. 92–251.
- Гамалей Ю.В.** Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 569–584.
- Гатцук Л.Е.** Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, № 3. С. 53–64.
- Карнаухова Н.А.** Анатомо-морфологические особенности листа *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 414–421.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения.** Новосибирск, 2012. 640 с.
- Наумов Н.А., Козлов В.Е.** Основы ботанической микротехники. М., 1954. 312 с.
- Паутов А.А.** Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. 164 с. (Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей; Сер. 3, Т. 78).
- Пленник Р.Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). 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.
- Флора Сибири.** Новосибирск, 1994. Т. 9. 280 с.
- McDougall W.B., Penfound W.T.** Anatomy of deciduous forest plants // Ecology. 1928. V. 9. P. 349–353.
- Weaver J.E., Clements F.A.** Plant ecology. London, 1929. 520 p.