

БОТАНИКА

УДК 582.998.2:581.821
doi: 10.17223/19988591/23/3

А.Н. Воробьёва¹, Д.Д. Басаргин²

¹ Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Благовещенск)

² Горнотаёжная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН
(с. Горнотаёжное, Приморский край)

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. И *S. neopulchella* Lipsch.

Исследование проведено при финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (соглашение № 14.В37.21.2004).

Изучена эпидерма листа таксономически трудно дифференцируемых дальневосточных видов *Saussurea pulchella* и *S. neopulchella*. Представлены результаты морфометрического анализа основных клеток эпидермы и устьиц. Сравнительное исследование эпидермальных клеток и устьичного аппарата листа *S. pulchella* и *S. neopulchella* позволило выявить признаки, константные на уровне рода (форма околоустьичных и основных эпидермальных клеток, тип и форма устьиц), а также признаки, позволяющие идентифицировать виды (тип листа, размер основных эпидермальных клеток по продольной (длинной) оси, устьичный индекс). Выявленные особенности строения эпидермы могут использоваться в качестве дополнительных диагностических признаков при идентификации видов.

Ключевые слова: *Saussurea*; эпидерма; морфометрический анализ.

Введение

Во флористических сводках России, Кореи и Китая нет единого мнения в отношении видовой самостоятельности вида *Saussurea neopulchella*, описанного С.Ю. Липшицем в 1961 г. по сборам 1861 г. с острова Сахалин. Для Дальнего Востока России В.Н. Ворошилов [1–2] указывает *S. pulchella*, отмечая распространение вида на территории Приморья, Приамурья и острова Сахалин. М. Kitagawa [3] для Приамурья, Маньчжурии, Кореи и Японии указывает *S. pulchella* f. *latifolia* (Maxim.) Kitag., а *S. neopulchella* рассматривается им как синоним этого таксона. В сводках по флоре Кореи [4–5] и Китая [6–7] приводится только *S. pulchella*. В «Определителе растений Приморья и Приамурья» [8] приводятся оба вида. В.Ю. Баркалов, обрабатывая род *Saussurea* для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [9], также приводит два самостоятельных вида, отмечая, однако, что на островах

залива Петра Великого и на побережье материковой части встречаются растения *S. pulchella*, габитуально сходные с *S. neopulchella*. В сводке С.К. Черепанова [10] для Дальнего Востока России указываются оба вида.

Так как видовая самостоятельность *S. neopulchella* оказалась спорной, автором были предприняты исследования эпидермы листа для выявления дополнительных диагностических признаков и оценки обособленности вида от *S. pulchella*. Таксономическая ценность стоматографических признаков в семействе *Asteraceae* весьма значительна и отмечена рядом авторов [11–15]. Например, исследуя структуру эпидермиса листа различных экологических форм 23 видов *Carlina* L., A. Kästner [12] установил стойкие особенности различных видовых групп, характерные особенности строения эпидермиса листа мезоморфного и ксероморфного типа. Д. Нинова [13] описала эпидермис листа 35 видов рода *Centaurea* L. и выявила, что комбинации таких признаков, как число устьиц, их размер, форма покровных клеток эпидермы и их число характеризуют собой отдельные секции, группы видов или отдельные виды и, следовательно, имеют таксономическую ценность. К. Napp-Zinn и M. Eble [14] изучили строение устьичного аппарата у 29 видов из 15 родов трибы *Anthemideae* (*Achillea* L., *Anacyclus* L., *Anthemis* L., *Artemisia* L., *Dendranthema* (DC.) Des Moul., *Leucanthemum* Mill., *Matricaria* L.) и установили, что аномоцитный тип устьичного аппарата является преобладающим. Э.В. Бойко с соавт. [15] исследовали структуру поверхности листа дальневосточных видов родов *Atractylodes* DC., *Serratula* L., *Synurus* Iljin, *Stemmacantha* Cass., а также 10 видов рода *Serratula* из других регионов. Изучение эпидермы дальневосточных видов рода *Saussurea* ранее не проводилось.

Цель исследования – изучить строение эпидермы листа *S. pulchella* и *S. neopulchella* для выявления дополнительных диагностических признаков.

Материалы и методики исследования

Чтобы исключить зависимость строения эпидермиса листа от внешних условий местообитания, сезонных метеорологических условий и возраста, для исследования использовали растения *S. pulchella* и *S. neopulchella*, выращенные из семян на коллекционном участке Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН в одинаковых условиях и одного возраста. Семена *S. pulchella* были собраны в Забайкальском крае, в окрестностях с. Кавыкучи, на разнотравном лугу, 29.08.2007 г.; семена *S. neopulchella* собраны в Приморском крае, окрестностях г. Владивостока, на железнодорожной насыпи у моря, 16.08.2008 г.

Для изучения брали участки эпидермы средней части нижних стеблевых листьев, готовили временные препараты нижнего и верхнего эпидермисов. Изучение препаратов проводили на микроскопе «Axioskop 40» (Германия) при увеличении 10 × 40. Фотографии сделаны с помощью фотоаппарата «Canon PS G7» (Япония), измерения проведены в 20-кратной повторности

с помощью программы AxioVision Rel. 4.7, статистическая обработка (среднее значение, его ошибка, коэффициент вариации) выполнена в программе Microsoft Excel. Анатомические показатели эпидермы считаются маловариабельными, если коэффициент вариации C_v менее 20%, средневариабельными – при $C_v > 20\%$, сильновариабельными – при $C_v > 40\%$ [16]. Типы устьичных аппаратов определяли по классификации М.А. Барановой [17], описание эпидермальных клеток проводили по методике С.Ф. Захаревича [18], устьичный индекс рассчитывали по формуле А. Kastner [12].

Результаты исследования и обсуждение

Морфометрические характеристики эпидермальных структур видов приведены в таблице. Ниже дано подробное описание эпидермы изученных видов.

S. neopulchella. Верхний эпидермис листа (рис. 1, А).

Лист гипостоматный (устьица на верхней поверхности листа отсутствуют). Основные эпидермальные клетки многоугольной или неправильной формы, с прямолинейными или прямолинейно-округлыми очертаниями. Антиклинальные стенки прямые или дуговидные. Размеры эпидермальных клеток изменяются в пределах от 51,24 до 78,84 мкм длиной и от 24,52 до 51,56 мкм шириной. Проекция эпидермальных клеток в плане многоугольная или распластанная. Эпидермальные клетки тонкостенные, их количество варьирует от 362 до 474 на 1 мм². Углы в смежных границах тупые, заостренные или прямые. Устьица отсутствуют. Устьичный индекс 0%. Встречаются однорядные многоклеточные простые волоски. Волоски образованы клетками кубовидной формы с удлинённой апикальной клеткой. В основании волоска находится клетка округлой формы, которая окружена многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

Нижний эпидермис листа (рис. 1, Б).

Основные эпидермальные клетки неправильной (амебоидной) формы с извилистыми очертаниями и волнистыми антиклинальными стенками, образующими лопасти. Частота волн и их амплитуда непостоянны. Размеры эпидермальных клеток изменяется в пределах от 27,93 до 56,4 мкм длиной и от 19,01 до 42,7 мкм шириной. Проекция эпидермальных клеток в плане распластанная. Эпидермальные клетки тонкостенные, их количество варьирует от 418 до 576 на 1 мм². Углы в смежных границах тупые, прямые, заостренные. Устьица одиночные, располагаются хаотично. Устьичный аппарат аномоцитного типа. Устьица окружены 3–7 клетками. Размеры, амплитуда и частота волн околоустьичных клеток соответствует параметрам основных эпидермальных клеток, примыкающие к замыкающим клеткам по форме и размерам не отличаются от основных эпидермальных клеток. Определённой ориентации околоустьичных клеток не наблюдается. Устьица вытянуто-округлой формы, 24,97–32,96 мкм длиной и 15,27–24,83 мкм шириной. Ко-

личество устьиц на 1 мм^2 варьирует от 71 до 158. Устьичный индекс 19,93%. Встречаются однорядные многоклеточные простые волоски. Волоски образованы клетками кубовидной формы с удлинённой апикальной клеткой. В основании волоска находится клетка округлой формы, которая окружена многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

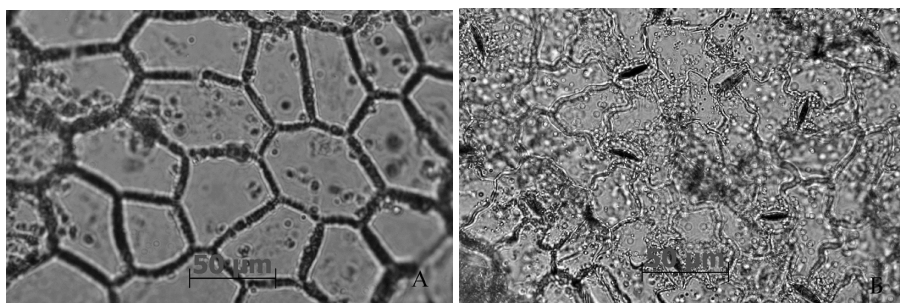


Рис. 1. Эпидерма листа *S. neopulchella*: А – верхний эпидермис; Б – нижний эпидермис. Масштабная линейка 50 мкм

S. pulchella. Верхний эпидермис листа (рис. 2, А).

Лист амфистоматный (устьица присутствуют на верхней и нижней поверхностях листа). Основные эпидермальные клетки многоугольной или неправильной формы, с прямолинейно-округлыми или извилистыми очертаниями, от 48,89 до 84,28 мкм длиной и от 22,66 до 50,34 мкм шириной. Антиклинальные стенки дуговидные или волнистые. Проекция эпидермальных клеток многоугольная, округлая или распластанная. Основные эпидермальные клетки тонкостенные, их количество варьирует от 331 до 479 на 1 мм^2 . Углы в смежных границах тупые, закругленные, заостренные, прямые. Устьица одиночные, располагаются хаотично. Устьичный аппарат аномоцитного типа. Устьица окружены 3–5, чаще 4 клетками. Околоустьичные клетки, примыкающие к замыкающим клеткам, по форме и размерам не отличаются от основных эпидермальных клеток. Определенной ориентации околоустьичных клеток не наблюдается, однако в некоторых случаях околоустьичные клетки располагаются определенным образом: две клетки примыкают к боковым сторонам замыкающих клеток (параллельно длинной оси устьица) и две – к полюсам устьица, но так как околоустьичные клетки не отличаются по структуре, форме и размерам от остальных клеток эпидермы, то в данном случае этот тип устьичного аппарата мы также относим к аномоцитному. Устьица вытянуто-округлой формы, 29,16–40,82 мкм длиной и 13,1–24,82 мкм шириной, их количество на 1 мм^2 варьирует от 25 до 51 шт. Устьичный индекс 8,48%. Встречаются однорядные многоклеточные простые волоски. Волоски образованы клетками кубовидной формы с удлинённой апикальной клеткой. В основании волоска находится клетка округлой формы, которая окружена многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

Нижний эпидермис листа (рис. 2, Б).

Основные эпидермальные клетки неправильной формы с нерегулярно крупно-волнистыми антиклинальными стенками и крупно-извилистыми очертаниями.

**Морфометрическая характеристика эпидермальных структур
S. pulchella и *S. neopulchella***

Признак / Вид		<i>S. neopulchella</i>		<i>S. pulchella</i>	
Поверхность листа		Верхняя	Нижняя	Верхняя	Нижняя
Тип листа		Гипостоматный		Амфистоматный	
Характер АС ЭКЛ		Прямолинейные, прямолинейно-округлые	Извилистые	Прямолинейно-округлые, извилистые	Крупно-извилистые
Характер проекции площади ЭКЛ		Многоугольный, распластаный	Распластаный	Многоугольный, распластаный, округлый	Вытянутый, распластаный
Среднее количество ЭКЛ на 1 мм ² , шт.		421,67 ± 13,23	505,76 ± 22,55	406,5 ± 26,8	451,18 ± 35,55
Коэффициент вариации, %		9,4	11,8	14,76	20,85
Средний размер ЭКЛ, мкм	Длина	59,91 ± 1,65	46,87 ± 1,45	66,92 ± 2,39	62,7 ± 2,3
	Коэф. вариации, %	12,34	13,85	15,96	16,41
	Ширина	39,42 ± 1,47	30,27 ± 1,46	36,21 ± 1,5	32,73 ± 1,74
	Коэф. вариации, %	16,64	21,63	18,5	23,72
Средняя площадь ЭКЛ, мм ²		0,002345 ± 0,000085	0,001427 ± 0,000089	0,002423 ± 0,000142	0,002039 ± 0,00013
Тип УА		–	Аномоцитный	Аномоцитный	Аномоцитный
Средний размер устьиц, мкм	Продольная ось	–	27,89 ± 0,45	35,5 ± 0,65	30,34 ± 0,43
	Коэффициент вариации, %	–	7,27	8,25	6,35
	Поперечная ось	–	20,94 ± 0,59	18,21 ± 0,72	21,66 ± 0,31
	Коэффициент вариации, %	–	12,64	17,61	6,44
Среднее число устьиц на 1 мм ² , шт.		0	125,89 ± 11,75	37,7 ± 4,14	133,17 ± 11,03
Коэффициент вариации, %		–	24,69	24,55	21,91
УИ, %		0	19,93	8,48	22,79

Примечание. АС – антиклинальные стенки эпидермальных клеток; ЭКЛ – эпидермальные клетки листа; УА – устьичный аппарат; УИ – устьичный индекс; – отсутствие признака.

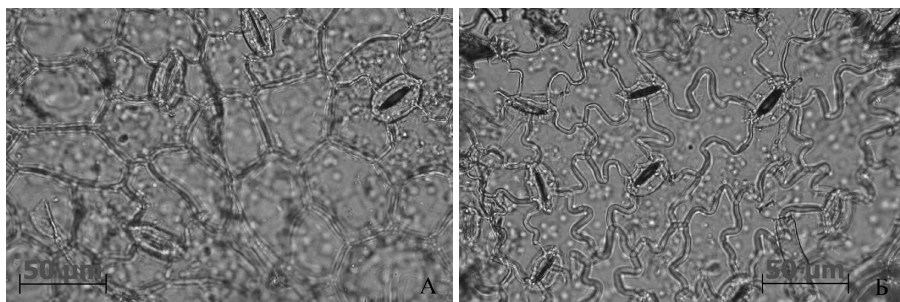


Рис. 2. Эпидерма листа *S. pulchella*: А – верхний эпидермис; Б – нижний эпидермис. Масштабная линейка 50 мкм

Частота волн и их амплитуда непостоянны. Размеры эпидермальных клеток изменяются в очень широких пределах от 42,52 до 82,97 мкм длиной и от 23,19 до 47,81 мкм шириной. Проекция эпидермальных клеток в плане вытянутая или распластанная. Эпидермальные клетки тонкостенные, их количество варьирует от 357 до 627 на 1 мм². Углы в смежных границах тупые, заостренные, закругленные. Устьица одиночные, располагаются хаотично. Устьичный аппарат аномоцитного типа. Устьица окружены 3–5, чаще 4 клетками. Околоустьичные клетки, примыкающие к замыкающим клеткам, по форме и размерам не отличаются от основных эпидермальных клеток. Определенной ориентации околоустьичных клеток не отмечено, однако в некоторых случаях околоустьичные клетки располагаются определенным образом: две клетки примыкают к боковым сторонам замыкающих клеток (параллельно длинной оси устьица) и две – к полюсам устьица, но так как околоустьичные клетки не отличаются по структуре, форме и размерам от остальных клеток эпидермы, то в данном случае этот тип устьичного аппарата мы также относим к аномоцитному. Устьица округлой формы, 26,93–33,46 мкм длиной и 19,08–24,1 мкм шириной. Количество устьиц на 1 мм² варьирует от 107 до 183. Устьичный индекс 22,79%. Встречаются однорядные многоклеточные простые волоски. Волоски образованы клетками кубовидной формы с удлинённой апикальной клеткой. В основании волоска находится клетка округлой формы, которая окружена многоугольными эпидермальными клетками, расходящимися в радиальных направлениях.

Сравнительное исследование эпидермальных клеток и устьичного аппарата листа *S. pulchella* и *S. neopulchella* позволило выявить признаки, константные на уровне рода (форма околоустьичных и основных эпидермальных клеток, тип и форма устьиц), а также признаки, позволяющие идентифицировать виды (тип листа, размер основных эпидермальных клеток по продольной (длинной) оси, устьичный индекс).

Заключение

Выявлены особенности строения эпидермы листа двух таксономически трудно дифференцируемых дальневосточных видов *S. pulchella* и *S. neopulchella*. Виды отличаются типом листа, устьичным индексом, размером основных эпидермальных клеток. Выявленные особенности строения эпидермы могут использоваться в качестве дополнительных диагностических признаков при идентификации видов.

Литература

1. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. : Наука, 1982. 672 с.
2. Ворошилов В.Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М. : Наука, 1985. С. 197–198.
3. Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz : J. Cramer, 1979. 715 p.
4. Lee T. Illustrated Flora of Korea. Seoul : Hyang Moon Sa, 1993. 990 p.
5. The genera of vascular plants of Korea / ed. Chong-Wook Park. Seoul : Academy Publishing Co., 2007. 1482 p.
6. Chu S. *Saussurea* DC. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Flora of China). Beijing : Science Press, 1999. Vol. 78 (2). 242 p.
7. Higher plants of China. Vol. 11: Angiospermae / Ed. Fu Likuo and Hong Tao. Qingdao : Qingdao Publ. House, 2005. 826 p.
8. Определитель растений Приморья и Приамурья / Д.П. Воробьев, В.Н. Ворошилов, П.Г. Горовой, А.И. Шретер. М. ; Л. : Наука, 1966. 491 с.
9. Баркалов В.Ю. Род Соссюрея – *Saussurea* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. : Наука, 1992. Т. 6. С. 254–296.
10. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
11. Pant D.D., Kidway P. Development of stomata in *Lactuca sativa* L. // Ann. Bot. (Lond.). 1972. № 148. P. 1005–1009.
12. Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // Flora. 1972. Bd. 161, № 3. S. 225–255.
13. Нинова Д. Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 9. С. 1357–1360.
14. Napp-Zinn K., Eble M. Beiträge zur Systematischen Anatomie der Anthemideae: Die Spaltöffnungsapparate // Plant. Syst. and Evol. 1977. Vol. 130, is. 1. P. 167–190.
15. Зарембо Е.В., Бойко Э.В., Горовой П.Г. Карпология и стоматография дальневосточных видов рода *Serratula* (Asteraceae) // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 1. С. 82–99.
16. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства Chenopodiaceae // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 8. С. 1021–1030.
17. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595.
18. Захаревиц С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского университета. 1954. № 4. С. 65–75.

Поступила в редакцию 24.04.2013 г.

¹ Amur Branch of Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Amur oblast, Russia

² The Mountain-Taiga Station of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Gornotaezhnoe, Ussuriysk district, Primorsky krai, Russia

STRUCTURAL FEATURES OF LEAF EPIDERMIS *Saussurea pulchella* (FISCH.) FISCH. AND *S. neopulchella* LIPSCH.

The leaf epidermis of taxonomically difficult Far East species of *Saussurea pulchella* and *S. neopulchella* were studied. The results of the morphometric analysis of the epidermal cells and stoma are presented. A comparative research of the epidermal cells and stoma of the leaf of *S. pulchella* and *S. neopulchella* allowed revealing constant parameters at the level of the genus: they are the form of around stomata and epidermal cells, the type and the form of stoma and trichomes. For both species of plants, the stomata of anomocytic type are characteristic. The stomata are of elongated and roundish form and they are surrounded by 3–7 cells. The size, the amplitude and the frequency of waves of around stomata cells correspond to the parameters of the epidermal cells. The form and the size of cells adjoining the guard cells do not differ from the epidermal cells. A certain orientation of around stomata cells is not observed. The epidermal cells are of a polygonal or wrong form with rectilinearly-roundish or twisting outlines. The projection of epidermal cells is polygonal, roundish or spread. Both species of plants have single-row multicellular simple trichomes on the upper and the lower surface of the leaf. They are formed by cells of a cubical form with the extended apical cell. In the basis of the trichome, there is a cell of a roundish form which is surrounded by polygonal epidermal cells dispersing in radial directions. The parameters identifying species are revealed; they are the type of the leaf, the size of the epidermal cells on the longitudinal (long) axis and the stomatal index. The leaf of *S. neopulchella* is hypostomatic (the stomata on the upper surface of the leaf are absent), whereas the leaf of *S. pulchella* is amfistomatic (the stomata are present on the upper and the lower surfaces of the leaf). The sizes of the epidermal cells on the longitudinal axis of *S. neopulchella* on the epidermis of the upper surface of the leaf change within the limits from 51.24 to 78.84 microns and on the epidermis of the lower surface of the leaf – from 27.93 to 56.4 microns. For *S. pulchella*, these indicators are within the limits from 48.89 to 84.28 microns for the epidermis of the upper surface of the leaf and from 42.52 to 82.97 microns for the epidermis of the lower surface of the leaf. The stomatal index of the species also differs: for the upper epidermis of *S. neopulchella* it is 0% and for the lower epidermis – 19.93%; for the upper epidermis of *S. pulchella* the index is 8.48% and for the lower epidermis – 22.79%. The researched parameters of the structure of the epidermis can be used as additional diagnostic signs at identification of species.

Key words: *Saussurea*; epidermis.

Received April 24, 2013