

УДК 581.522.5:581.8

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *RORIPPA*×*ANCEPS* (CRUCIFERAЕ)

© 2016 С.В. Шабалкина

Вятский государственный университет, г. Киров

Статья поступила в редакцию 09.05.2016

Описана анатомия стебля, корней и листьев срединной формации у особей генеративного периода *Rorippa*×*anceps*, произрастающих в условиях подзоны южной тайги Кировской области. Стебель в базальной части выполненный, выше полый. Междоузлия базальных метамеров покрыты перидермой. Изначально стебель имеет пучковое строение, позднее становится непучковым. Проводящие пучки открытые, коллатеральные. Главный и придаточные корни имеют вторичное анатомическое строение. Кроме опорной функции у корней усилена запасающая. Листовые пластинки с анизотичным типом устьичного аппарата в нижней эпидерме, бифациальные. Анатомии вегетативных органов *Rorippa*×*anceps* свойственно также: наличие пронизывающей все тело растения системы воздухоносных межклетников; кутикулы на эпидерме стебля и листьев; большого количества запасных питательных веществ в коровой паренхиме и сердцевине; оптимальное соотношение механических и проводящих тканей в стебле и корне. Особенности внутреннего строения свидетельствуют об адаптации особей к произрастанию на супесчаных почвах с умеренно и сильно переменным увлажнением.

Ключевые слова: *Rorippa*×*anceps*, анатомия, стебель, корень, лист, клетка

Значимость анатомических признаков растений благодаря их относительной консервативности для биоморфологии, систематики (в первую очередь эволюционной), физиологии, экологии, палеоботаники, эмбриологии и других областей ботанической науки отмечали многие ученые. В связи с совершенствованием микроскопической техники изучение анатомической структуры стало одним из доступных и признанных методов выявления адаптационных возможностей растений к различным условиям среды. По мнению В.К. Василевской [1], такие исследования дают представление о степени специализации вида, позволяют судить о его происхождении и путях адаптации к условиям обитания.

Несмотря на значительное число работ, посвященных анатомии растений отдельных таксонов и разных экологических групп, по большинству представителей встречается ограниченная информация. Одним из таких объектов является жерушник обоюдоострый – *Rorippa*×*anceps* (Wahlenb.) Reichenb. из семейства Cruciferae Juss. – евро-западноазиатский, сорно-прибрежный гибридогенный вид [5], встречающийся по заливным лугам, берегам рек с очень изменчивым уровнем воды и озер, влажным сорным местам, на отмелях, песчаных залежах, в оврагах, зарослях кустарников, по обочинам дорог [2, 4]. Согласно индексу толерантности, определенному по методике Л.А. Жуковой [3], *R.*×*anceps* является мезостенобиотом ($It=0,48$) в совокупности к 10 факторам, т.е. особи приспособлены к произрастанию в строго определенных условиях и имеют небольшую возможность использования конкретного местообитания, наиболее требовательно относясь к показателю увлажнения почвы ($Hd=0,17$). Ранее нами описаны эколого-биоморфологические особенности [8] и онтогенез [10] особей.

Цель работы: выявить особенности анатомического строения вегетативных органов *R.*×*anceps* в связи с местообитанием.

Шабалкина Светлана Вениаминовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии и методики обучения биологии. E-mail: Olchuk2011@yandex.ru

Материалы и методы исследования. Материал для исследования собирали в течение вегетационных сезонов 2011–2013 гг. на пойменном злаково-разнотравном лугу (ассоциация *Phleeto pratensis*-*Cirsietum setosi*), расположенном в подзоне южной тайги Кировской области. Сообщество находится на дерново-подзолистой супесчаной, кислой ($pH=4,6$), достаточно бедной ($NO_3 + NH_4=(3,20+2,60)$ мг/кг) почве с умеренно и сильно переменным увлажнением. Анализ условий местообитания по шкалам Д.Н. Цыганова [6] показал, что амплитуда экологического пространства не выходит за пределы диапазонов экологического ареала. Однако значения шкал – термоклиматической, омброклиматической и увлажнения почвы – расположены близ минимального предела, а континентальности климата – максимального. В целом, особи произрастают в условиях нормальной жизнедеятельности и близким к пессимальным в пределах выносливости по отдельным факторам.

В лаборатории исследовали анатомическое строение осевых органов и листьев срединной формации у особей генеративного периода. Все срезы сделаны вручную со свежего или фиксированного материала. Временные микропрепараты изучали под бинокулярным микроскопом Motic BA 300 со встроенной цифровой камерой, измерения линейных размеров проводили при помощи программного обеспечения, разработанного научным сотрудником лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН, к.т.н. Г.Я. Кантором.

Результаты и их обсуждение. Стебель *R.*×*anceps* многогранный, выполненный в базальной части (до 3–5 см длиной), выше полый (рис. 1).

Междоузлия первых метамеров, выносящих верхушечную почку на поверхность субстрата, покрыты пробкой из ровных рядов клеток (рис. 1Б). Глубже находится слой феллогена, два слоя феллодермы и коровая рыхло расположенная с большими межклетниками крупноклеточная паренхима с крахмальными зёрнами. Стебель непучковый с радиальным кольцом камбия из 2–4 рядов. Он имеет изначально пучковое строение, что заметно по группам лубяных волокон, ограничивающих флоэму. Центр стебля занимает крупноклеточная рыхлая сердцевинная паренхима с крахмальными зёрнами, подстилаемая кольцом одревесневших клеток.

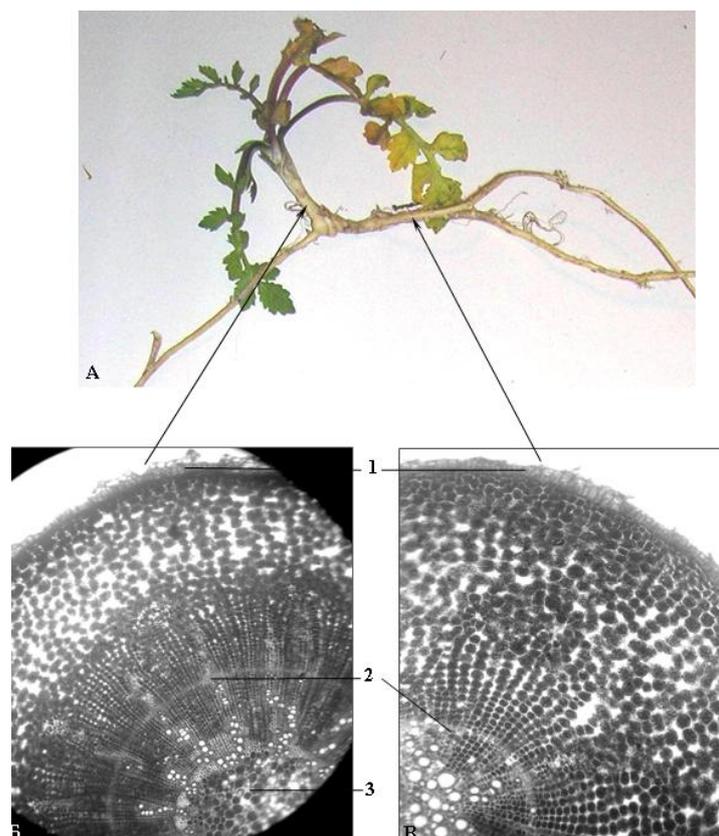


Рис. 1. Внешний вид и анатомическое строение вегетативных органов у парциального побега *Rorippa x anceps*: А – внешний вид; Б – поперечный срез стебля; В – поперечный срез корня (увел. 7×8): 1 – перидерма; 2 – центральный цилиндр; 3 – сердцевинная паренхима

Междоузлия первых метамеров, выносящих верхушечную почку на поверхность субстрата, покрыты пробкой из ровных рядов клеток (рис. 1Б). Глубже находится слой феллогена, два слоя феллодермы и коровая рыхло расположенная с большими межклетниками крупноклеточная паренхима с крахмальными зернами. Стебель непучковый с радиальным кольцом камбия из 2–4 рядов. Он имеет изначально пучковое строение, что заметно по группам лубяных волокон, ограничивающих флоэму. Центр стебля занимает крупноклеточная рыхлая сердцевинная паренхима с крахмальными зернами, подстилаемая кольцом одревесневших клеток.

Выше стебель сохраняет первичное анатомическое строение. На поперечном срезе выделяются три анатомо-топографические зоны: покровная ткань, первичная кора и центральный цилиндр. Эпидерма однослойная, толщиной $11 \pm 3,79$ мкм (табл. 1) из плотно расположенных цилиндрических клеток, покрытых тонкой кутикулой (рис. 2А, Б). Первичная кора представлена хлорофиллоносной паренхимой, первые один-два наружных ряда которой сложены некрупными более или менее плотно сомкнутыми тонкостенными клетками (рис. 2А), центростремительно сменяющаяся аэренхимой с крупными межклетниками (рис. 2А, Б). Ограничивает ее крахмалоносное влагище из крупных паренхимных клеток (рис. 2А, Б).

Стебель переходного типа: между крупными сосудисто-волокнистыми открытыми коллатеральными проводящими пучками образуются мелкие добавочные пучки (рис. 2А, Б). Пучковый камбий двух-четырёхслойный, межпучковый закладывается позднее. Из клеток последнего центростремительно

дифференцируются в основном волокна либриформа и небольшое число сосудов (рис. 2А, Б).

Таблица 1. Значения некоторых биометрических показателей у вегетативных органов *Rorippa x anceps*

Признак	Размеры, мкм
толщина эпидермы стебля	$11,00 \pm 3,79$
толщина первичной коры стебля	$867,00 \pm 225,83$
толщина листовой пластинки	$151,43 \pm 98,52$
толщина верхней эпидермы листа	$17,80 \pm 0,84$
толщина нижней эпидермы листа	$14,50 \pm 2,93$
толщина перидермы корня	$37,50 \pm 8,80$

На поперечном срезе базальной части стебля отчетливо выделяется толстое механическое кольцо, окаймляющее изнутри зону проводящих тканей, из-за чего сосудисто-волокнистые проводящие пучки становятся сложно вычленимыми (рис. 2А). Развитие мощного радиального механического кольца (в отличие от других видов *Rorippa* [7, 9]) закономерно: побеги у *R. x anceps* длиннее по сравнению с таковыми у *R. palustris*, а у *R. amphibia* опорную функцию частично выполняет вода. Сердцевина многоугольно-извилистая в очертании, образована крупными тонкостенными паренхимными рыхло расположенными клетками (рис. 2А).

Такое строение имеет часть стебля длиной 3–5 см. Выше по побегу он становится полым и отличается рядом особенностей (рис. 2Б): 1) меньшая толщина коровой паренхимы и аэренхимы соответственно; 2) тоньше радиальное механическое кольцо; 3) выделяемые сосудисто-волокнистые проводящие пучки; 4) наличие центральной воздухоносной полости.

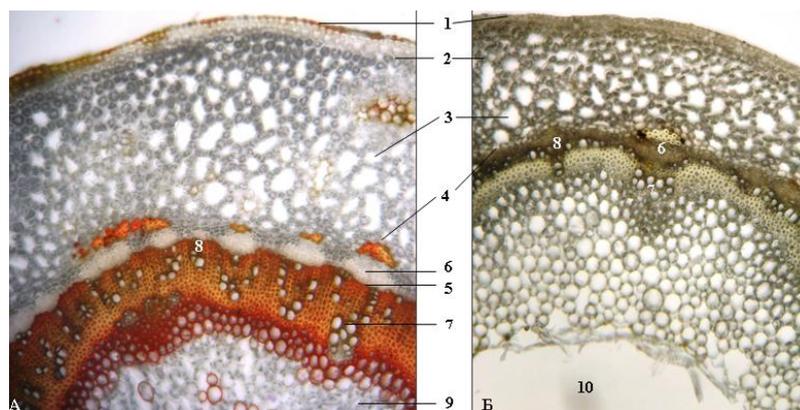


Рис. 2. Анатомическое строение стебля *Rorippa xanceps* (увел. 10×10):

А – базальная часть; Б – часть стебля выше 5 см; 1 – эпидерма; 2 – коровая паренхима; 3 – межклетники аэренхимы; 4 – крахмалоносное влагалитце; 5 – сосудисто-волокнистый проводящий пучок; 6 – флоэма; 7 – ксилема; 8 – добавочный проводящий пучок; 9 – сердцевинная паренхима; 10 – центральная воздухоносная полость

Верхняя эпидерма черешковых перисто-рассеченных листьев однослойная, без опушения, покрыта кутикулой. Нижняя эпидерма также с кутикулой, однослойная, с более мелкими клетками (табл.), анизотипным типом устьичного аппарата (рис. 3А, Б, В). Основные эпидермальные клетки вытянутые, многогранные, побочные – разной формы и размера, замыкающие – бобовидной формы. В области главной жилки под верхней и нижней эпидермой располагаются по одному-два слоя плотно сомкнутых клеток, центростремительно сменяющихся паренхимными клетками с крупными межклетниками. Главная жилка образована двумя-тремя закрытыми коллатеральными проводящими пучками, имеющими общую обкладку из механических волокон (рис. 3Г). Листовая пластинка бифациальная: под верхней эпидермой располагаются два слоя палисадного мезофилла, глубже – губчатый мезофилл (рис. 3А, Д).

Исследованные корни имели вторичное анатомическое строение. На поперечном срезе выделяются: покровная ткань – перидерма, паренхимная зона и центральный цилиндр (рис. 4А). Феллема многорядная, плотно сложена параллельно расположенными цилиндрическими пробковевшими клетками (рис. 4Б). Чем больше возраст корня, тем большее число слоев ее образуют. Феллоген и феллодерма однорядные. Паренхимная зона с большим числом крахмальных зерен, из-за чего при окрашивании раствором йода в йодистом калии она чернеет практически вся. Периферические клетки ее мельче, плотно сомкнуты, глубже сменяются крупными рыхло расположенными клетками. По всему радиусу паренхимной зоны встречаются отдельные волокна или их группы, наибольшее сосредоточение которых наблюдается в поверхностных слоях под перидермой (рис. 4Б).

К паренхимной зоне примыкают радиальные тяжи флоэмы, прерываемые сердцевинными лучами. Камбий в виде сплошного кольца из двух-трех радиальных рядов клеток. Клетки его центростремительно дифференцируются в сосуды и клетки древесной паренхимы, позднее одревесневающие. Во время интенсивной вегетации на поперечном срезе двух-трехлетнего корня под камбием отчетливо выделяются кольцо с сосудами и живыми клетками древесины, глубже сменяющееся кольцом из одревесневших клеток и сосудов. Центр корня занимают многочисленные разного диаметра сосуды, паренхима с крахмальными зернами и клетки механической ткани (рис. 4В).

Ширина сердцевинных лучей превышает ширину проводящих более, чем в 4-5 раз.

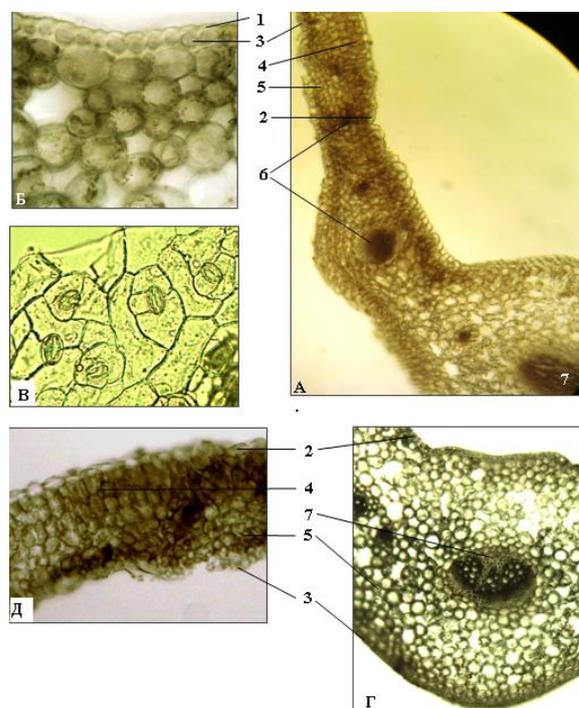


Рис. 3. Анатомическое строение перисто-рассеченного листа *Rorippa xanceps*:

А – общий вид (увел. 10×10); Б – нижняя эпидерма и мезофилл (увел. 40×10); В – парадермальный срез нижней эпидермы (увел. 40×10); Г – фрагмент листа через главную жилку (увел. 4×10); Д – фрагмент листа через мезофилл (увел. 40×10); 1 – кутикула; 2 – верхняя эпидерма; 3 – нижняя эпидерма; 4 – палисадный мезофилл; 5 – губчатый мезофилл; 6 – проводящие пучки боковых жилок; 7 – проводящие пучки главной жилки

Выводы: анатомическому строению *R. xanceps* свойственно наличие: 1) пронизывающей все тело растения системы воздухоносных межклетников; 2) устьиц, расположенных в нижней эпидерме листовых пластинок; 3) кутикулы на эпидерме стебля и листьев; 4) центральной воздухоносной полости выше по побегу; 5) большого количества запасных питательных веществ; 6) оптимальное соотношение механических и проводящих тканей в стебле и корне. Большинство отмеченных признаков свидетельствуют об адаптации

R. ×anceps к произрастанию в открытых местах с избыточным увлажнением почвы и непостоянной влажностью воздуха.

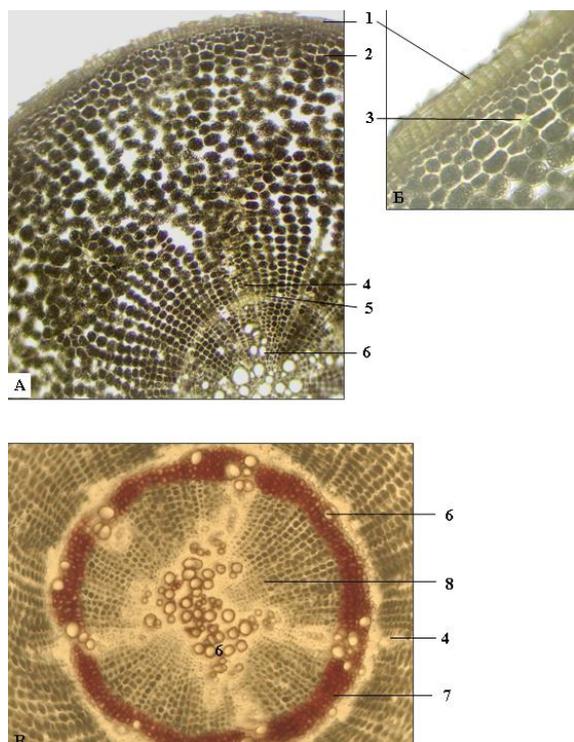


Рис. 4. Анатомическое строение корня *Rorippa ×anceps*:

А – внешний вид поперечного среза (увел. 7×8); Б – перидерма и паренхимная зона (увел. 10×10); В – центральный цилиндр двухлетнего корня (увел. 10×10); 1 – перидерма; 2 – паренхимная зона; 3 – лубяное волокно; 4 – флоэма; 5 –

камбий; 6 – ксилема; 7 – кольцо одревесневших клеток; 8 – сердцевинный луч

Исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ (проекты № 13-04-01057, 16-04-01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Василевская, В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 184 с.
2. Дорофеев, В.И. Род *Rorippa* (Brassicaceae) во флоре Кавказа // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 8. С. 98-106.
3. Жукова, Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточно-европейский леса. История в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 256-270.
4. Овчинникова, С.В. Семейство Brassicaceae, или Cruciferae – Капустовые, или Крестоцветные // Флора Сибири. – Новосибирск: ВО «Наука», Сибир. издат. фирма, 1994. Т. 7. С. 43-151.
5. Цвелев, Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПбХФА, 2000. 781 с.
6. Цыганов, Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. 197 с.
7. Шабалкина, С.В. Особенности анатомического строения некоторых органов *Rorippa palustris* (L.) Bess. (Cruciferae) // Modern Phytomorphology. – Lviv, 2013. P. 195-199.
8. Шабалкина, С.В. Эколого-биоморфологические особенности *Rorippa ×anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Cruciferae) // Современная фитоморфология. – Львов, 2012. С. 93-97.
9. Шабалкина, С.В. Особенности анатомического строения некоторых органов *Rorippa amphibia* (L.) Bess. в связи с местообитанием / С.В. Шабалкина, Н.П. Савиных // Актуальные проблемы альгологии, микологии и гидробиологии. – Ташкент, 2009. С. 272-274.
10. Шабалкина, С.В. Особенности онтогенеза *Rorippa ×anceps* (сем. Cruciferae) в подзоне южной тайги / С.В. Шабалкина, Н.П. Савиных // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 31, № 23. С. 143-155.

THE ANATOMICAL STRUCTURE OF VEGETATIVE ORGANS OF *RORIPPA ×ANCEPS* (CRUCIFERAE)

© 2016 S.V. Shabalkina

Vyatka State University, Kirov

The anatomy of the stem, roots and leaves of the middle formation in individuals generative period *Rorippa ×anceps* growing under the southern taiga subzone of the Kirov region is described. The stem is made in the basal part, above the hollow. Basal internodes metameris covered periderm. The stem has a bundles structure initially, later becomes nepuchkovym. Vascular bundles opened, collateral. The main and adventitious roots are of secondary anatomical structure. In them are singled out periderm, cortical parenchyma and vascular cylinder. In addition to supporting function the roots is strengthened to stock. Leaf blades with anisocytic type of stomatal apparatus in the lower epidermis, bifacially. Anatomy of the vegetative organs *Rorippa ×anceps* characterized as the following regularities. The presence of permeates the whole plant system of intercellular spaces; cuticle on the epidermis of the stem and leaves; a large number of reserve nutrients in cortical parenchyma and core; characterized by an optimal ratio of the mechanical and conductive tissues in the stem and root. Features of the internal structure indicate that individuals adapt to growing on sandy loam soils with moderately and highly variable moisture.

Key words: *Rorippa ×anceps*, anatomy, stem, root, leaf, cell