

УДК 581.8

СТРУКТУРА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ВИДОВ РОДА PHLOX L. (POLEMONIACEAE), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

¹Бутенкова А.Н., ²Беляева Т.Н.

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, e-mail: das2y5@yandex.ru;

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, Сибирский ботанический сад, Томск, e-mail: tbel10@sibmail.com

Приводятся результаты исследования анатомического строения листовых пластинок 5 видов рода *Phlox* L., интродуцированных в Сибирском ботаническом саду. Изученные виды отличаются по комплексу анатомических и морфологических признаков строения листовых пластинок. Общими чертами являются дорсовентральные листья, закрытые коллатеральные пучки, 1–3-слойный столбчатый мезофилл, аномоцитный тип устьичного аппарата. Наиболее стабильными характеристиками анатомии листьев являются толщина листа в районе срединной жилки, длина клеток верхнего слоя мезофилла, число эпидермальных клеток, которые, наряду с особенностями строения мезофилла, проводящих пучков и характеристиками устьичного аппарата, могут служить дополнительными диагностическими признаками при определении видов. В соответствии с анатомо-морфологическими особенностями листа виды подразделены на 3 морфотипа: преобладают мезофитные характеристики (*Ph. maculata*, *Ph. paniculata*); сочетают мезофитные и ксерофитно-гелиофитные признаки (*Ph. divaricata*); ксерофитно-гелиофитные (*Ph. amoena*, *Ph. subulata*). Полученные данные позволяют разработать рекомендации культивирования в зависимости от их экологических особенностей и адаптационных возможностей.

Ключевые слова: анатомия листа, флокс, проводящий пучок, эпидерма, экологические группы

LEAF STRUCTURE OF PHLOX SPECIES (PHLOX L., POLEMONIACEAE), GROWING IN THE SIBERIAN BOTANICAL GARDEN

¹Butenkova A.N., ²Belyaeva T.N.

¹National Research Tomsk State University, Tomsk, e-mail: das2y5@yandex.ru;

²Siberian Botanical Garden Tomsk State University, Tomsk, e-mail: tbel10@sibmail.com

The results of leaf anatomy study of 5 phlox species (*Phlox* L.) growing in the Siberian Botanical Gardens, are given in this article. The research was aimed at comparative study of leaf anatomical structure of phloxes in order to identify their ecological plasticity and adaptive ability. In this study we present observations made in the 2007–2013 period. The objects of study are perennial phloxes, their habitat being eastern of North America. Study species have dorsoventral mesophyll, closed collateral vascular bundles, 1–3-layer palisade layer, anomocytic type of stomata. Among the most stable anatomical characteristics are leaf thickness near major veins, length of the upper layer mesophyll cells, the number of epidermal cells. These parameters and the structural features of the mesophyll and vascular bundles, stomata characteristics can be used as additional diagnostic features at identification of species. According to the anatomical and morphological features of the leaf, studied species were divided into 3 morphotypes. The first one is the dominated by mesophytic characteristics (*Ph. maculata*, *Ph. paniculata*). The second morphotype is combination of mesophytic and xerophytic-heliophytic features (*Ph. divaricata*). The third one is xerophytic-heliophytic character (*Ph. amoena*, *Ph. subulata*). Based on morphotype of each species one must take account of its adaptation. Consequently the appropriate conditions in growing should be created.

Keywords: leaf anatomy, phlox, vascular bundle, epidermis, ecological groups

Сохранение и изучение биоразнообразия растений, в том числе эколого-биологических особенностей видов, является одной из наиболее актуальных проблем современной науки. Род *Phlox* L. включает около 65 видов, распространенных преимущественно на территории Северной Америки (только 1 вид – *Ph. sibirica* L. – встречается также на территории Сибири) [8]. Многие виды рода и полученные на их основе сорта являются ценными декоративными растениями и культивируются во многих странах мира.

В условиях интродукционного эксперимента изучение анатомического строения вегетативных органов растений представляет прогностическую ценность наряду с анализом их морфологических признаков.

В процессе эволюции вида анатомо-морфологические особенности листьев формировались как приспособление к определенным местообитаниям.

Цель работы – оценить экологическую пластичность видов рода *Phlox* L., выявить их адаптационный потенциал и особенности анатомической структуры в новых для видов условиях произрастания.

Материалы и методы исследований

Исследования проводили в 2007–2013 годах на коллекционных участках Сибирского ботанического сада Томского государственного университета.

Объектами исследования послужили 5 видов и сортов многолетних флоксов, распространенных на восточном побережье Северной Америки. Данные

виды относятся к 2 секциям, 4 подсекциям рода [9] и приурочены к различным местообитаниям.

Секция *Protophlox*, подсекция *Divaricatae*: *Ph. amoena Sims.* (флокс прелестный). Приурочен к сухим местообитаниям. В работе использован сорт *Ph. amoena f. variegata. Phlox divaricata L.* (флокс растопыренный) в природных ценозах отмечен во влажных лесах, зарослях кустарников, также встречается на бедных сухих почвах, каменистых склонах, поднимается в горы.

Секция *a-Phlox*, подсекция *Paniculatae*: *Ph. paniculata L.* (флокс метельчатый) и подсекция *Ovatae*: *Ph. maculata L.* (флокс пятнистый) произрастают в светлых сырых лесах, кустарниковых зарослях, на влажных лугах, по берегам рек и других водных источников [8]. Анатомические данные приведены для сортов *Ph. paniculata* «Blue Bird» и *Ph. maculata* «Schneerugamide» (сорт флокса пятнистого указан по Беддингаузу [1]). Подсекция *Subulatae*: *Ph. subulata L.* (флокс шиловидный) произрастает на каменистых осыпях и сухих песчаных холмах, поднимается в горы. Использован сорт «Атгоригригеа».

В качестве методической основы для изучения анатомического строения листовых пластинок флоксов использованы общепринятые методики [3], работы К. Эзау [7], Ч.Ш. Каратаевой, А.С. Дариева и А.А. Паутова [4].

Временные препараты листьев подготавливали путем нарезания на замораживающем микротоме МЗ-2. Толщину среза устанавливали на 60–90 мкм. Поперечные срезы делали в средней части листа. Эпидерму срезали опасной бритвой в средней трети пластинки между краем листа и центральной жилкой. Срезы делали в пятикратной повторности на листьях, собранных с пяти побегов; для каждого образца анализировали не менее 25 срезов.

Фотографии микропрепаратов и микроскопические измерения сделаны на световом микроскопе Carl

Zeiss Axio Lab. A1 с цифровой камерой AxioCam ERc 5s подключением к ЭВМ при помощи программы Axio Vision 4.8.

Результаты измерений обрабатывали статистически по методике Г.Н. Зайцева [5] с использованием программы Statistica 8.0. По каждому параметру приведены следующие значения: средняя арифметическая, ошибка средней и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования приняты по Г.Н. Зайцеву: CV > 20% – высокий, CV = 11 – 20% – средний, CV < 10% – низкий [5]. Анатомические показатели эпидермы считаются маловариабельными, если коэффициент вариации CV < 20%, средневариабельными – при CV > 20%, сильновариабельными – при CV > 40% [2].

Результаты исследований и их обсуждение

Листья изученных видов простые, цельные, цельнокрайные, сидячие, расположены накрест-супротивно, иногда в верхней части стебля – в очередном порядке. Форма листьев варьирует от линейной (*Ph. subulata*) до овально-ланцетовидной (*Ph. paniculata*) (табл. 1). По размерам листьев можно выделить 2 группы: с мелкими (*Ph. amoena*, *Ph. divaricata* и *Ph. subulata*) и крупными (*Ph. maculata* и *Ph. paniculata*) листьями. Самыми мелкими листьями обладает *Ph. subulata* (1,85×0,25 см), проявляющий ксерофитно-гелиофитные признаки. Размеры листьев *Ph. paniculata* значительно варьируют в зависимости от сортовой принадлежности (коэффициент вариации > 20%).

Таблица 1

Морфометрические характеристики листьев изученных видов

Вид	Форма листьев	Длина листьев, см	Ширина листьев, см	Характер опушения пластинки листа
		CV, %	CV, %	
Ph. amoena	Линейно-ланцетовидные	2,46 ± 0,18	0,60 ± 0,03	С двух сторон
		17,68	11,20	
Ph. divaricata	Ланцетовидные	3,07 ± 0,08	1,10 ± 0,08	По краю листа, на абаксиальной стороне вдоль срединной жилки
		7,21	20,33	
Ph. maculata	От линейно-ланцетовидных до ланцетовидных	8,63 ± 0,26	2,32 ± 0,11	По краю у основания листа, на абаксиальной стороне по срединной жилке
		13,54	20,32	
Ph. paniculata	Овально-ланцетовидные	7,77 ± 0,40	2,52 ± 0,13	По краю листа, характер и степень опушения пластинки варьирует в зависимости от сорта
		22,39	21,98	
Ph. subulata	Линейные, заостренные	1,85 ± 0,15	0,25 ± 0,05	По краю у основания листа*
		11,47	18,28	

Примечание. * – рассмотрены листья только вегетативных побегов.

Листья всех видов имеют опушение; общим является наличие по краю листа многоклеточных трихом, образующих подобие реснитчатого края, при этом характер их распределения различается по видам.

Листья *Ph. amoena* и *Ph. subulata* в поперечном сечении треугольно-серповидные, вогнутые на абаксиальной стороне и выпуклые на абаксиальной в районе центральной жилки. Листья *Ph. divaricata*

имеют более выровненную форму в поперечном сечении. Толщина листа флоксов прелестного и растопыренного в районе центральной жилки меньше, чем

в средней части листа между жилкой и краем, что связано со слабым развитием проводящего пучка и развитой хлоренхимой (табл. 2, 3).

Таблица 2

Анатомические характеристики листовых пластинок флоксов

Вид	Толщина листа, мкм		Размеры клеток верхнего слоя мезофилла, мкм		Число слоев	
	Центральная жилка	Пластинка листа	Длина	Ширина	СМ	ГМ
<i>Ph. amoena</i>	596,91 ± 7,25	630,41 ± 5,56	77,28 ± 1,52	30,59 ± 0,84	2	5
CV, %	6,08	4,41	9,82	13,80		
<i>Ph. divaricata</i>	286,81 ± 2,59	336,54 ± 3,05	42,36 ± 0,79	23,60 ± 0,99	2	5
CV, %	4,52	4,53	9,38	20,88		
<i>Ph. maculata</i>	868,66 ± 4,94	383,71 ± 20,65	83,71 ± 2,79	22,04 ± 0,73	2	8
CV, %	2,84	26,91	16,66	16,48		
<i>Ph. paniculata</i>	522,09 ± 2,93	185,11 ± 7,49	34,68 ± 0,68	17,57 ± 0,68	1–2	5–6
CV, %	2,81	20,24	9,83	19,34		
<i>Ph. subulata</i>	709,83 ± 2,75	421,93 ± 4,46	34,31 ± 1,00	23,04 ± 0,65	2–3	5–7
CV, %	1,94	4,46	14,51	14,06		

Примечание. СМ – столбчатый мезофилл, ГМ – губчатый мезофилл.

Листья *Ph. maculata* и *Ph. paniculata* ровные, в середине листа несколько серповидно-изогнутые, на абаксиальной стороне имеется четко выступающая центральная жилка, толщина листа в районе которой, в отличие от предыдущих видов,

в 2–3 раза превышает толщину пластинки листа. Данный факт обусловлен сильным развитием центрального проводящего пучка (табл. 3), а также наличием тяжелой колленхимы, в совокупности образующих ребра жесткости.

Таблица 3

Характеристика проводящих пучков

Вид	Площадь поперечного сечения, мкм ²	Отношение площади поперечного сечения ксилемы к флоэме
<i>Ph. amoena</i>	5234,81 ± 107,35	0,87 ± 0,03
CV, %	10,25	14,52
<i>Ph. divaricata</i>	9180,86 ± 301,06	0,88 ± 0,03
CV, %	16,40	16,5
<i>Ph. maculata</i>	86157,44 ± 3130,63	2,63 ± 0,09
CV, %	18,17	17,3
<i>Ph. paniculata</i>	38548,79 ± 869,98	0,85 ± 0,03
CV, %	11,28	17,29
<i>Ph. subulata</i>	12112,95 ± 263,50	1,08 ± 0,03
CV, %	10,88	15,7

Мезофилл изученных видов дорсоцентральный, однако у *Ph. amoena* и *Ph. subulata* нижний слой губчатого мезофилла образует подобие палисадного, в результате мезофилл напоминает изолатеральный. Клетки нижнего слоя достоверно мельче, чем клетки верхнего слоя мезофилла; средняя длина составляет 30,41 ± 0,62 мкм (CV = 10,15%), ширина – 20,88 ± 0,64 мкм (CV = 15,40%),

t-value = 3,33 при $df = 48$, $p = 0,002$ (данные приведены для *Ph. subulata*).

Мезофилл листа имеет от 7 до 10 слоев клеток независимо от толщины листа, при этом число слоев столбчатого мезофилла незначительно варьирует от 1–2 у более мезофитных видов (*Ph. paniculata*) до 3 и более у ксерофитно-гелиофитных. Число слоев клеток столбчатого мезофилла по краям листьев *Ph. subulata* может дости-

гать 4–5, занимая все пространство между краем листа и ближайшей к ней второстепенной жилкой, губчатый мезофилл в этой области не выражен, что в совокупности с мелкими размерами клеток столбчатого мезофилла (длина $34,31 \pm 1,00$ мкм) свидетельствует о гелиофитности вида. Под эпидермой *Ph. amoena* и *Ph. subulata* располагается гиподерма, являющаяся также отличительным признаком гелиофитов. Небольшие размеры клеток *Ph. paniculata* (длина $34,68 \pm 0,68$ мкм) в сочетании с малым числом слоев столбчатого мезофилла (1–2) и его слабой дифференциацией характеризуют вид как сциофито-мезофитный.

Общей особенностью изученных видов является наличие закрытых коллатеральных пучков. *Ph. maculata* обладает наиболее крупными пучками, площадь поперечного сечения которых более чем в 2 раза превышает соответствующий показатель у *Ph. paniculata* и от 7 до 16 раз превышает соответствующий показатель остальных видов. В пучке *Ph. maculata* большую площадь занимает ксилема (табл. 3), что отражает

приспособление вида к активному ксилемному транспорту и усиленной транспирации, что соответствует его обитанию в условиях с достаточным увлажнением почвы. Число устьиц на 1 мм^2 на нижней эпидерме у флокса пятнистого меньше, чем у остальных видов, за исключением *Ph. paniculata* (табл. 4), однако устьица постоянно открыты и являются самыми крупными среди изученных видов (длина $43,18 \pm 0,52$ мкм, ширина $31,88 \pm 0,55$). *Ph. amoena*, имеющий большее количество устьиц по сравнению с *Ph. divaricata*, *Ph. paniculata* и *Ph. maculata*, характеризуется обильным двусторонним опушением листьев и мелкими устьицами, сравнимыми по размерам с устьицами *Ph. subulata*, что следует считать ксероморфными признаками. *Ph. subulata* превосходит все остальные виды (до 3 раз) по числу мелких устьиц (длина и ширина которых примерно одинакова и составляет в среднем $24,13 \pm 0,17$ мкм), что отражает его адаптацию к условиям с неблагоприятным водным режимом и обеспечивает поддержание нормального водного баланса.

Таблица 4

Количественные характеристики эпидермальных структур

Вид	Число эпидермальных клеток на 1 мм^2		Число устьиц на 1 мм^2	
	ВЭ	НЭ	ВЭ	НЭ
<i>Ph. amoena</i>	$363,52 \pm 7,48$	$433,92 \pm 8,12$	$70,40 \pm 4,97$	$163,84 \pm 6,93$
CV, %	10,28	9,36	35,33	21,15
<i>Ph. divaricata</i>	$411,52 \pm 7,70$	$452,96 \pm 13,10$	0	$149,76 \pm 6,32$
CV, %	9,26	14,46	–	21,11
<i>Ph. maculata</i>	$288,64 \pm 5,50$	$245,12 \pm 4,86$	0	$135,04 \pm 3,56$
CV, %	9,53	9,92	–	13,17
<i>Ph. paniculata</i>	$387,20 \pm 8,76$	$377,60 \pm 7,16$	$0,16 \pm 0,16$	$108,16 \pm 4,36$
CV, %	11,32	9,47	500	20,16
<i>Ph. subulata</i>	$479,36 \pm 6,30$	$599,68 \pm 17,94$	$118,72 \pm 6,33$	$361,92 \pm 12,21$
CV, %	6,57	14,96	26,63	16,87

Пр и м е ч а н и е. ВЭ – верхняя эпидерма, НЭ – нижняя эпидерма.

Для всех изученных видов характерен аномоцитный тип устьичного аппарата. Листья *Ph. amoena* и *Ph. subulata* являются амфистоматными, *Ph. divaricata* и *Ph. maculata* – гипостоматными. На адаксиальной стороне листа *Ph. paniculata* были отмечены отдельные единичные устьица (табл. 4), согласно некоторым авторам [6], данный вид можно отнести к «почти гипостоматным».

Устьица изученных видов могут немного выступать над поверхностью эпидермы или располагаются в ее пределах, только у *Ph. maculata* и *Ph. subulata* были отмечены как выступающие, так и немного

погруженные (не более чем на 10 мкм) замыкающие клетки. Данный факт обусловлен особенностями выращивания растений в культуре с дополнительным искусственным поливом [7].

Боковые стенки эпидермальных клеток изученных видов извилистые в различной степени, клетки амебовидной формы. Эпидермальные клетки *Ph. maculata* и *Ph. paniculata* имеют более плавные изгибы, тонкие стенки, округлую форму и большие размеры (сциофитные признаки) по сравнению с *Ph. amoena*, *Ph. divaricata* и *Ph. subulata*, мелкие клетки которых вытянуты вдоль оси листа и имеют большое

количество изгибов, амплитуда и частота которых непостоянна. Крайним случаем являются эпидермальные клетки *Ph. subulata*, боковые стенки которых имеют множество мелких изгибов и напоминают застёжку типа «молния» (гелиофитные признаки).

Заключение

Изученные виды рода *Phlox* L. отличаются по комплексу анатомических и морфологических признаков строения листовых пластинок. Общими чертами являются дорсовентральные листья, закрытые коллатеральные пучки, 1–3-слойный столбчатый мезофилл, аномоцитный тип устьичного аппарата. Наиболее стабильными характеристиками анатомии листьев являются толщина листа в районе срединной жилки, длина клеток верхнего слоя мезофилла, число эпидермальных клеток, которые, наряду с особенностями строения мезофилла, проводящих пучков и характеристиками устьичного аппарата могут служить дополнительными диагностическими признаками при определении видов. В соответствии с анатомо-морфологическими особенностями листа виды подразделены на 3 морфотипа: преобладают мезофитные характеристики (*Ph. maculata*, *Ph. paniculata*); сочетают мезофитные и ксерофитно-гелиофитные признаки (*Ph. divaricata*); ксерофитно-гелиофитные (*Ph. amoena*, *Ph. subulata*). Полученные данные позволяют разработать рекомендации культивирования в зависимости от их экологических особенностей и адаптационных возможностей.

Список литературы

1. Бедингауз М.П. Многолетние флоксы. – М.: Огиз-Сельхозгиз, 1948. – 64 с.
2. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства Chenopodiaceae // Ботанический журнал. – Л.: изд-во «Наука», 1987. – Т. 72, № 8. – С. 1021–1030.
3. Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 196 с.
4. Вопросы сравнительной и экологической анатомии растений: сб. ст. / Труды Биол. НИИ СПбГУ; под ред.

А.А. Паутова. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2003. – Вып. 50. – 220 с.

5. Зайцев Г.Н. Методики биометрических расчетов. – М.: Высшая школа, 1973. – 270 с.

6. Тарабаева Б.И., Заирова Б. Сравнительное изучение эпидермиса листьев видов мяты – *Mentha* L., произрастающих в Казахстане // Биол. науки. – Алма-Ата, 1971. – Вып. 2. – С. 25–32.

7. Эзау К. Анатомия семенных растений: в 2 книгах: пер. с английского; под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Мир, 1980.

8. Flora. A gardener's encyclopedia [Chief consultant Sean Hogan]. – USA, Portland, Oregon: Timber Press, Inc., 2003. – P. 1028–1030.

9. Wherry E.T. The Genus *Phlox*. Philadelphia, Pennsylvania: Morris Arboretum, 1955. 174 p.

References

1. Bedinghaus M.P. *Mноголетние флоксы* [Perennial phloxes]. Moscow, 1948. 64 p.

2. Butnik A.A., Timchenko O.V. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal]. Leningrad, 1987. Vol. 72, no. 8. pp. 1021–1030.

3. Vehov V.N., Lotova L.I., Filin V.R. *Praktikum po anatomii i morfologii vysshih rastenij* [Practical work on the anatomy and morphology of higher plants]. Moscow, 1980. 196 p.

4. *Voprosy sravnitel'noj i jekologicheskoy anatomii rastenij: Trudy Biol. NII SPbU* [Issues of comparative and ecological anatomy of plants: Proc. Biol. SSI SPbU]. SPb., 2003. no. 50. 220 p.

5. Zajcev G.N. *Metodiki biometricheskikh raschetov* [Techniques of biometric calculations]. Moscow, High School, 1973. 270 p.

6. Tarabaeva B.I., Zairova B. *Biologicheskie nauki* [Biol. Science]. Alma-Ata, 1971. no. 2. pp. 25–32.

7. Esau K. *Anatomija semennyh rastenij v 2 kn.* [Anatomy of Seed Plants, 2 vol.]. Moscow: Mir Publ., 1980.

8. *Flora. A gardener's encyclopedia* [Chief consultant Sean Hogan]. USA, Portland, Oregon: Timber Press, Inc., 2003. pp. 1028–1030.

9. Wherry E.T. *The Genus Phlox*. Philadelphia, Pennsylvania: Morris Arboretum, 1955. 174 p.

Рецензенты:

Олонова М.В., д.б.н., профессор кафедры экологического менеджмента, ТГУ, г. Томск;

Бляхарчук Т.А., д.б.н., ведущий научный сотрудник лаборатории биоморфологии и цитогенетики редких растений Сибирского ботанического сада, ТГУ, г. Томск.

Работа поступила в редакцию 21.03.2014.