

Анатомическое строение листа и проростка редкого вида *Dorema microcarpum* (Apiaceae)

Anatomical structure of a leaf and seedling of a rare species *Dorema microcarpum* (Apiaceae)

Мирзаолимова М. М.¹, Шарипова В. К.²

Mirzaolimova M. M.¹, Sharipova V. K.²

¹ НамГУ, г. Наманган, Узбекистан. E-mail: mohizar_95@mail.ru

¹ Namangan State University, Namangan, Uzbekistan

² Институт ботаники АНРУз, г. Ташкент, Узбекистан. E-mail: vasila_82@mail.ru

² Institute of botany Academy of science of U. R., Tashkent, Uzbekistan

Реферат. В данной статье приведены исследования по морфо-анатомическому строению *Dorema microcarpum* Korovin, являющегося единственным в Узбекистане представителем семейства Apiaceae, который встречается только во флоре Ферганской долины. Ареал вида охватывает в основном Наманганскую область. Особое внимание уделено анатомии черешочка листа, эпидермы листа и проростка. Изученный вид имеет амфистоматичные листья, и выявлен аномоцитный и анизокитный устьичный аппарат. Анатомические исследования проводились по общепринятой методике. В результате изучения морфо-анатомического строения пластинки листа, эпидермиса и проростка растений найдена взаимосвязь с их экологической принадлежностью и выявлена степень приспособленности к условиям обитания.

Ключевые слова. Анатомическое строение, лист, Наманганская область, проросток, эпидерма, *Dorema microcarpum*.

Summary. This article presents studies on the morpho-anatomical structure of *Dorema microcarpum* Korovin, which is the only representative from the family Apiaceae in Uzbekistan that is found only in the flora of the Ferghana Valley. The range of the species covers mainly the Namangan region. Particular attention is paid to the anatomy of the leaf petiole, leaf epidermis, and seedling. The studied species has amphistomatic leaves and revealed anomocytic and anisocytic stomatal apparatus. Anatomical studies were carried out according to the generally accepted methodology. As a result of studying the morpho-anatomical structure of the leaf blade, epidermis, and seedling of plants, a relationship was found with their ecology, and the degree of adaptability to living conditions was revealed.

Key words. Anatomical structure, *Dorema microcarpum*, epidermis, leaf, Namangan region, seedling.

Введение. Вид *Dorema microcarpum* Korovin – крупное многолетнее монокарпическое растение, которое относится к роду *Dorema* Don семейства Apiaceae Lindl. Это одно из самых важных эндемичных редких растений в своем семействе, произрастающее в засушливых и полузасушливых районах Узбекистана и в других странах Азии, таких как Туркменистан, Таджикистан и Кыргызстан. Род насчитывает всего 12 видов растений, из которых только 2 встречаются на территории Узбекистана: *D. microcarpum* и *D. sabulosum* Litv.

Наиболее пластичным органом считается лист, внутренняя структура которого является результатом длительной эволюции (Паутов, 2002). Изучение анатомического строения листа помогает понять строение различных тканей листа, так как можно выявить адаптивные признаки, которые вырабатываются у растений в процессе приспособления к современным условиям обитания (Krstic et al., 2008; Ellis et al., 2009).

При аридизации климата или продвижении растений в более суровые условия обитания появляются различные признаки, которые считаются ксероморфными: наличие склеренхимы, плотная сомкнутость тканей, прямые или слабоизвилистые стенки эпидермальных клеток, погруженность устьиц и др. (Бутник и др., 2009; Albert, Sharma, 2013). Одним из наиболее общих признаков является мощное развитие палисадной паренхимы (Zoric et al., 2012), которая является высокопроизводительным типом ткани и вносит основной вклад в фотосинтез листа.

Начальный этап развития любого растения – процесс прорастания семени. С морфологической точки зрения прорастание – это преобразование зародыша в проросток. По Ф. М. Куперману (1973), период прорастания семян соответствует I этапу органогенеза. Прорастание семени и формирование проростка являются критическим периодом в жизненном цикле растений. По мнению И. Г. Строны (1966), сформированный проросток – это появившийся росток с первичными корешками. Корешок является основным показателем метаболических процессов, так как интенсивность роста зависит на начальных этапах онтогенеза от длины корней.

В своих работах М. Г. Пименов провел таксономический анализ и выявил 16 признаков, по которым виды рода *Dorema* отличаются друг от друга (Пименов, 1988).

По данным Hong et al. (2018), увеличение или уменьшение количества и размера устьиц связано с изменениями условий произрастания видов растений.

Цель исследования – изучить морфо-анатомическое строение листа и проростка у вида *D. microcarpum*. Сведения об анатомическом строении вегетативных органов растения *D. microcarpum* в условиях Узбекистана отсутствуют, что послужило основанием для выполнения данного исследования.

Материалы и методы. Материалом для исследования послужили образцы, собранные авторами статьи. Для изучения морфо-анатомического строения листьев и других органов для сравнения разновозрастных особей материал был собран 2022 г. в городе Намангане в естественных условиях среды обитания и зафиксирован в 70%-м этиловом спирте. Поперечные срезы черешков стеблевых листьев и проростков взяты из срединной формации. Розеточные листья растений исследовали в генеративном периоде онтогенеза. Для приготовления парадермальных срезов взяты фрагменты пластинки листа с центральным проводящим пучком из средней части, которые обработаны по общепринятой методике, затем окрашены метиленовой синью и далее заключены в глицерин-желатине (Барыкина, Чубатова, 2005). Эпидерму изучали на парадермальных и поперечных срезах. Парадермальные срезы эпидермы листа приготовлены ручным способом с помощью пинцета и безопасного лезвия. Описания основных тканей и клеток приведены по Л. И. Лотовой (2007), эпидермы – по Н. А. Анели (1975). Микрофотографии анатомических признаков вегетативных органов сделаны на микроскопе KERN OBN 1327241.

Результаты и обсуждение. Непарные сложные листья *D. microcarpum* с черешком, седовато-зеленого цвета, цельными краями, с нижней части слегка опушены, с тупым концом или овальные от 12 до 15–20 см длины, а ширина от 8 до 10–12 см. Листочки первого порядка располагаются супротивно с длиной от 3 до 5–10 см длины, ширина от 2 до 3–6 см. Трिжды-перисторассеченные листочки второго порядка тоже расположены друг против друга или поочередно без черешка с длиной от 1 см до 2–3 см, шириной от 0,4 до 0,8–1 см. Мезофилл листа изолатерально-палисадный. В листьях *D. microcarpum* палисадные клетки с обеих сторон 2–3-рядные высокие, узкие, затем идет губчатая ткань. Между колленхимой и проводящим пучком с абаксиальной стороны находятся схизогенные вместилища, содержащие продукты метаболизма (смоляные входы), с округлой формой. На поперечном срезе толщина пластинки листа 500–530 мкм, толщина мезофилла 450–490 мкм, в главной жилке расположены 4 проводящих пучка: 2 крупных, в которых более 16–20 сосудов на абаксиальной стороне, и 2 мелких на адаксиальной стороне листа, и так до окончания листа с двух сторон имеются проводящие пучки. В доле листа имеются как крупные, так и мелкие вместилища. В средней части листа имеются межклетники (воздухоносные полости). Устьиц в основном много на абаксиальной стороне (4–5).

Между двумя слоями эпидермы находится мезофилл или хлоренхима, составляющая основную массу листа. Мезофилл изолатерально-палисадный. Палисадные клетки с обеих сторон 2-рядные. Около главной жилки водоносные клетки крупные, 8-рядные, в мезофилле пластинки мелкоклеточные, 2-рядные. Палисадная ткань представлена 2–3 слоями вытянутых, плотно расположенных клеток, отношение длины к ширине 4,5–5 : 1. Между палисадными клетками расположено 2–3 ряда губчатой паренхимы. Колленхимные клетки располагаются с верхней и нижней стороны проводящего пучка. Секреторные вместилища располагаются над и под пучками по всей доле листа. Над ними группы клеток колленхимы (рис. 1).

У изученного вида *D. microcarpum* абаксиальная и адаксиальная эпидерма однослойная. Клетки эпидермы распластанные и вытянутые, неправильные и многоугольные. Листья амфистоматичные, устьица непогруженные. Преобладающим типом устьиц является аномоцитный. Мезофилл дифференцированный. Устьица у данного вида овальные и округлые, расположены хаотично и окружены

3–5 клетками. К аномоцитному типу нами отнесены устьица, окруженные 3–7 соседними клетками, которые не отличаются размерами или формой от остальных клеток эпидермы. (рис. 2), кроме этого, у особой разной возрастной стадии развития встречаются также анизоцитные устьица на обеих сторонах листа. По форме устьица овальные или округло-овальные у генеративных растений. Размер устьиц крупные – от 35 до 42 мкм. Анизоцитные устьица окружены тремя клетками, из которых одна обычно меньше двух других, обычно анизоцитные устьица имеют 3 побочные клетки.

Строение черешочка листа сложное, что характерно для зонтичных (Metcalfе, Chalk, 1957). Черешки листа слегка опушенные, на поперечном срезе на адаксиальной стороне выемчатые, а абаксиальная сторона густо покрыта волосками. Диаметр черешочка достигает 95 мкм. Эпидерма толстая, после 2–3 рядов палисадных клеток расположена гиподерма. Плотная паренхима занимает среднюю часть. По краям эпидермиса по всему кругу располагаются 2-рядные палисадные клетки, затем стоит колленхима, которая окружает черешок по всей его поверхности. На поперечном срезе черешочка листа отчетливо просматривается проводящая система, где можно легко отличить малые и крупные, овальные и округлые пучки и ярко выраженную колленхиму. Флоэма находится снаружи от ксилемы и представлена мелкими клетками, а ксилема более крупными клетками. В мезокарпии имеются большое количество паренхимных клеток. Проводящие пучки расположены по кругу. В основной паренхиме проводящие пучки многочисленные, разнообразны по размеру и ориентации, около каждого проводящего пучка находятся несколько секреторных вместилищ (рис. 1).

Длина 12-дневных проростков в лабораторных условиях достигает от 4 см до 6–7 см, а ширина 0,2–0,3 см. Две семядоли светло-зеленого цвета, гипокотиль светло-розового, а корешок имеет молочно-бледный цвет. Сделаны поперечные срезы корешка, гипокотили и семядоли проростка (рис. 3).

У семенных растений зародыш является частью семени и состоит из следующих частей, которые изучены и описаны в данной работе: зародышевый корешок – часть, из которой развивается главный корень растения; гипокотиль, или зародышевый стебелёк, который расположен между корнем и стеблем; семядоли или зародышевые листья, – первые листья растения, развивающиеся у зародыша семени. Корешок как правило густо покрыт волосками, тонкий эпителий, затем малые, большие, округлые, многогранные клетки паренхимы, а среднюю часть занимает центральный цилиндр. В отличие от корешка, гипокотиль не окружен волосками, а средняя часть его открыта. Корешок у проростка *D. microcarpum* густо покрыт волосками, длина которых составляет от 73 мкм до 145 мкм. На поперечном срезе видны эпителиальные клетки высотой 15–43 мкм и шириной 18–22 мкм. Длина и ширина самого корешка 515–706 мкм. Гипокотиль состоит из тонкой эпителиальной ткани с округлой или овальной формой, с упорядоченным комплексом колленхимы с проводящими пучками и 2–3 смоляными вместилищами, и ширина и длина гипокотилия составляет от 816 до 1118 мкм.

Семядоля у данного вида имеет светло-зеленую окраску на поперечном срезе, как правило, удлиненную форму, 402–626 мкм длиной и 170–224 мкм шириной. Мезофилл семядоли разделен на два слоя: 1 – палисадный слой состоит из вертикально расположенных клеток прямо под верхним слоем эпидермиса, с верхней и нижней сторон расположены по 2 слоя плотные палисады; 2 – губчатый слой расположен рыхло, и вследствие этого губчатая ткань обладает большой внутренней поверхностью благодаря развитой системе межклетников, сообщающихся друг с другом и с устьицами. Тонкий эпителий, покрывающий семядольный лист, имеет размер от 36 до 63 мкм. В главной жилке семядоли при поперечном срезе расположен самый большой проводящий пучок, а по всей длине более маленькие, их количество достигает 9–11, кроме этого, с двух сторон проводящего пучка окружают по 2 схизогенных вместилища (СВ), два крупных СВ в средней части с размером от 53 до 83 мкм.

Происхождение семейства Ариасеае мезофильное, после образования настоящих листьев они адаптируются постепенно на ксероморфность.

Гипокотиль как переходная зона от стебля к корню может иметь в своих разных частях разную анатомию. В нижней части он имеет характерную для корня, а в верхней части – характерную для стебля анатомическую структуру. Между этими частями можно заметить переходную зону, на протяжении которой единый центральный выделенный окраской ксилемный тяж корня разветвляется на 4 тяжа. Эпителий однослойный, занимает небольшую часть гипокотилия. По кругу располагаются коллатеральные проводящие пучки, число которых, как правило, кратно четырем. На поперечных срезах корешка мы можем видеть, что наибольшую площадь на поперечном срезе занимает паренхима сердцевинны.

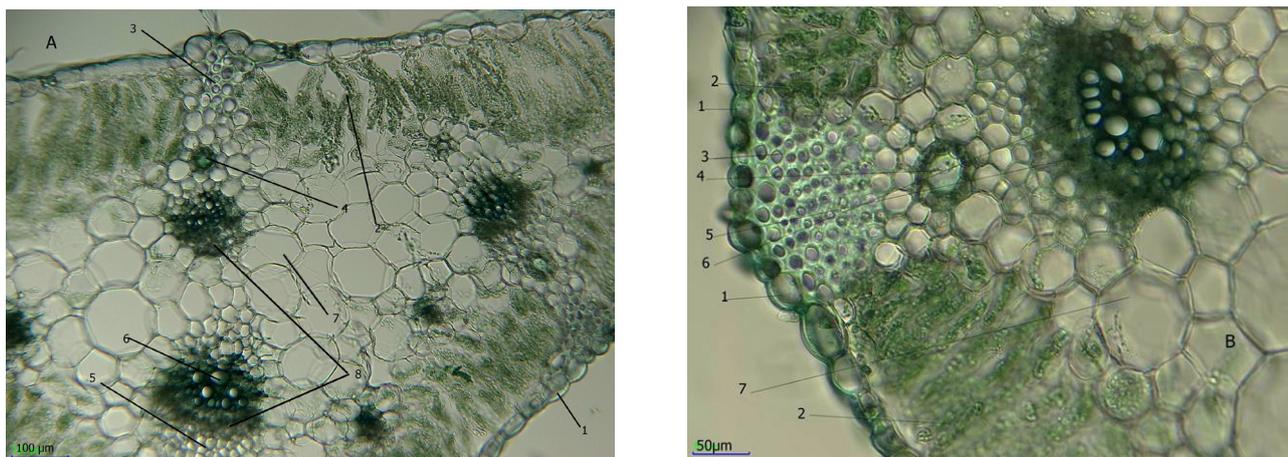


Рис. 1. Анатомические срезы листа и черешка *D. microcarpum*: А – лист, В – черешок: 1 – эпидерма, 2 – палисадные клетки, 3 – колленхима, 4 – схизогенное вместилища, 5 – склеренхима, 6 – сосуды ксилемы, 7 – губчатая паренхима, 8 – флоэма.

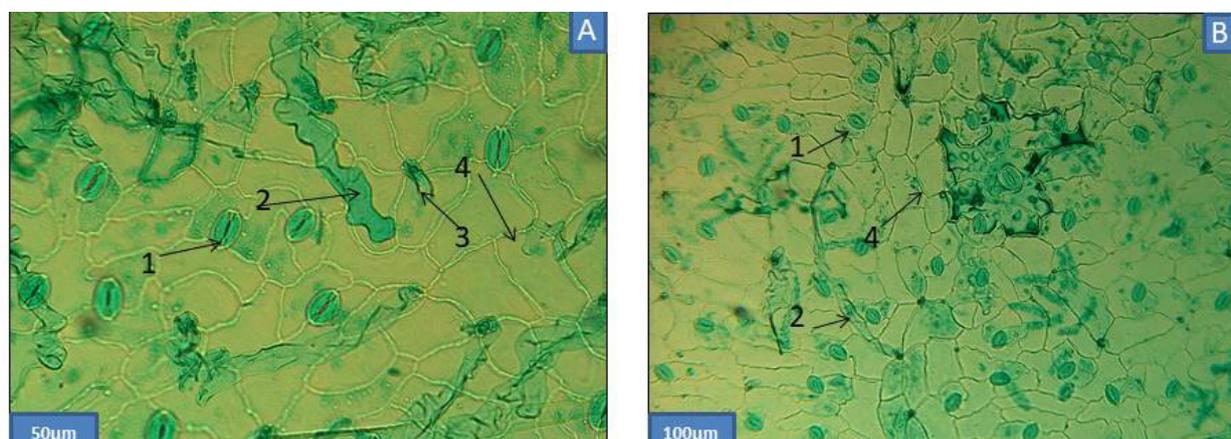


Рис. 2. Анатомические срезы листа *D. microcarpum*: А(50 μm), В(100 μm) – верхний эпидермис. 1 – устьице, 2 – трихома, 3 – основания трихом, 4 – эпидерма.

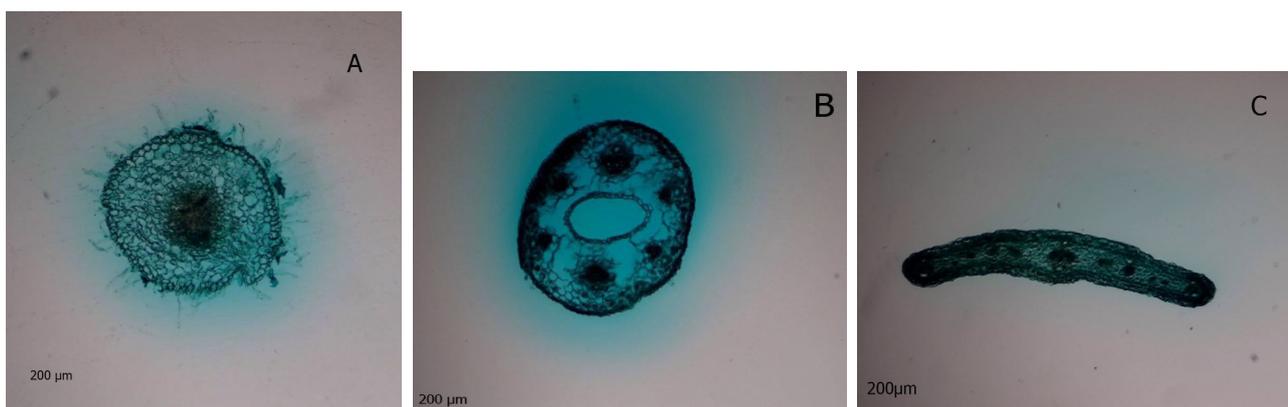


Рис. 3. Анатомические срезы проростка *D. microcarpum*: А – корешок, Б – гипокотиль, С – семядоля.

Из приведенного морфо-анатомического описания можно судить о мезофильном происхождении этого вида и его проростка, о чем свидетельствуют непогруженные устьица, увеличение размеров эпидермальных клеток. Но изолатерально-палисадное строение листа, утолщение пластинки листа и наружной стенки эпидермы, высокий индекс палисадности, высокая и плотно сомкнутая палисадная паренхима, одинаковое число устьиц в адаксиальном и абаксиальном эпидермисе говорят о приобретении видом ксероморфной структуры.

Закключение. Проведенные исследования анатомического строения пластинки и эпидермы листа, черешочка и проростка *D. microcarpum* позволили делать следующие заключения. Основным диагностическим признаком таксона является форма поперечного сечения черешочка, выступов на поверхности эпидермы и наличие трихом, число рядов колленхимы, а также угол расхождения выступов в адаксиальной стороне. *D. microcarpum* характеризуется следующими признаками строения листа: листья сильно рассеченные, жилкование листьев густое. Мезофилл расположен плотно; палисадность клетки, мелкие проводящие пучки, многочисленные устьица и достаточно длинные простые волоски говорят об адаптации листа к открытым и хорошо освещенным местам, дефициту влаги и высоким температурам.

Таким образом, причиной уменьшения встречаемости и редкости данного краснокнижного вида считается в основном антропогенный фактор (строительство дорог, хозяйственное освоение территорий и выпас скота).

ЛИТЕРАТУРА

- Анели Н. А.** Атлас эпидермы листа. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 108 с.
- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В.** Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – 77 с.
- Бутник А. А., Ашурметов О. А., Низманова Р. Н., Бегбаева Г. Ф.** Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 3. Травы. – Ташкент: Фан, 2009. – 155 с.
- Куперман Ф. М.** Морфофизиология растений. – М.: Высш. шк., 1973. – 256 с.
- Лотова Л. И.** Ботаника: Морфология и анатомия высших растений. – М.: КомКнига, 2007. – 512 с.
- Паутов А. А.** Структура листа в эволюции тополей // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей, 2002. – Сер. 3. Т. 78. – С. 1–164.
- Пименов М. Г.** Монографический обзор рода *Dorema* D. Don (Umbelliferae). // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 1988. – Т. 93, вып. 2. – 76 с.
- Строна И. Г.** Общее семеноведение полевых культур. – М.: Колос, 1966. – 414 с.
- Albert S., Sharma B.** Comparative foliar micromorphological studies of some *Bauhinia* (Leguminosae) species // Turk. J. Bot., 2013. – Vol. 37. – P. 276–281. DOI: 10.3906/bot-1201-37
- Ellis B., Daly D. C., Hickey L. J., Johnson K. R., Mitchell J. D., Wilf P., Wing S. L.** Manual of leaf architecture. – New York: Cornell University Press, 2009. – 190 p.
- Hong T., Lin H., He D.** Characteristics and correlations of leaf stomata in different *Aleurites montana* provenances // PLoS ONE, 2018. – Vol. 13, № 12. – e0208899. DOI: 10.1371/journal.pone.0208899
- Krstic L., Merkulov L., Lukovic J., Boza P.** Histological components of *Trifolium* L. species related to digestive quality of forage // Euphytica, 2008. – Vol. 160. – P. 277–286. DOI: 10.1007/s10681-007-957
- Metcalf C. R., Chalk L.** Anatomy of the Dicotyledons. – Oxford: Clarendon Press Oxford, 1957. – Vol. 2. – P. 725–1500.
- Zoric L., Merkulov L., Lukovic J., Boza P.** Comparative analysis of qualitative anatomical characters of *Trifolium* L. (Fabaceae) and their taxonomic implications: preliminary results // Plant Syst Evol, 2012. – Vol. 298. – P. 205–219. DOI: 10.1007/s00606-011-0538-8