

Сравнительный анализ анатомического строения листьев яблонь *Malus baccata* и *M. niedzwetzkyana*, произрастающих в одинаковых условиях

Comparative analysis of the anatomical structure of the leaves of apple trees (*Malus baccata* and *M. niedzwetzkyana*) growing under the same conditions

Астраханцева Н. В., Стасова В. В.

Astrakhantseva N. V., Stasova V. V.

Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия. E-mails: astr_nat@mail.ru; vistasova@mail.ru
Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. В уличных посадках, скверах и парках города Красноярска широко представлены яблоня ягодная (или сибирская) – *Malus baccata* (L.) Borkh. и яблоня Недзвецкого – *M. niedzwetzkyana* Dieck. Одним из способов оценки состояния посадок яблони служит изучение анатомических характеристик листа. В отличие от яблони ягодной, исследований по анатомическому строению листа яблони Недзвецкого почти не проводилось. Данные по сравнению анатомических характеристик листьев яблонь с ауксибластами и брахибластами в литературе практически отсутствуют. Целью данной работы было изучение анатомических характеристик листьев яблонь с ауксибластами и брахибластами яблони ягодной и Недзвецкого, использующейся при озеленении г. Красноярска. Модельные деревья произрастили в посадках (возраст около 40 лет) в наиболее чистом районе города – Академгородке. Листья отбирали со средней части ауксибластов и брахибластов из нижней части кроны по её периметру. Определяли среднюю площадь листьев и удельную поверхность площадь листа (УППЛ). На поперечных и парадермальных срезах в средней части листа измеряли толщину верхнего и нижнего эпидермиса, палисадного и губчатого мезофилла, площади клеток эпидермиса, размеры устьиц и их количество на 1 mm^2 . Анатомическая структура листьев яблонь обоих видов различается незначительно, различия носят количественный характер.

Ключевые слова. Лист, палисадный и губчатый мезофилл, устьица, эпидерма, яблоня ягодная, яблоня Недзвецкого.

Summary. The Siberian crab apple tree (*Malus baccata* (L.) Borkh.) and Niedzwetzky's apple tree (*M. niedzwetzkyana* Dieck) are widely represented in street plantings, squares and parks of the city of Krasnoyarsk. One of the ways to assess the condition of apple tree plantings is to study the anatomical characteristics of the leaf. In contrast to the Siberian crab apple tree, almost no research has been carried out on the anatomical structure of the leaf of the Niedzwetzky's apple tree. There are practically no data in the literature comparing the anatomical characteristics of apple tree leaves from auxiblasts and brachyblasts. This survey aimed to study the anatomical characteristics of leaves from auxiblasts and brachyblasts of the Siberian crab apple and Niedzwetzky's apple trees, which are used in landscaping the city of Krasnoyarsk. Model trees grew in plantings (about 40 years old) in the most ecologically clean area of the city – Akademgorodok. Leaves were selected from the middle part of the auxiblasts and brachyblasts from the lower part of the crown along its perimeter. The average leaf area and specific leaf weight (SLW) were determined. On transverse and paradermal sections in the middle part of the leaf, the thickness of the upper and lower epidermis, palisade and spongy mesophyll, the area of epidermal cells, the size of stomata and their number per 1 mm^2 were measured. The anatomical structure of the leaves of apple trees of both species differs slightly; the differences are quantitative.

Key words. Epidermis, leaf, *Malus baccata* (L.) Borkh., *Malus niedzwetzkyana* Dieck, palisade and spongy mesophyll, stomata.

Введение. При озеленении городов особое внимание уделяется лиственным видам, особенно в придорожных посадках, где предпочтительны кустарниковые формы. В уличных посадках, скверах и парках города Красноярска широко представлены яблоня ягодная (или сибирская) – *Malus baccata* (L.) Borkh. и яблоня Недзвецкого – *M. niedzwetzkyana* Dieck.

Яблоня ягодная – небольшое дерево высотой 4–8 (10) м, с низкой, округло-шаровидной кроной и кривым стволом диаметром около 15 см. Кора ствола серая, трещиноватая. Ветви прутьевидные, распростертые, восходящие, с красно-коричневой, пурпурово-бурой или серо-коричневой корой; побеги голые. Листья овальные, яйцевидные или короткоэллиптические, с округло-клиновидным основанием, острой или заостренной верхушкой, длиной 3–8(2–5) см, шириной 2,5(1,5) см, по краю тупогородчато-зубчатые, обычно голые или слегка опущенные лишь в молодости и по главной жилке. Черешки тонкие и сравнительно длинные – 2–4(6) см, голые, с голыми, рано зеленеющими прилистниками. Цветки белые по 4–8(10) в зонтиковидных соцветиях. Плоды мелкие, желтые, на солнце краснеющие (*Malus baccata*. URL: <https://www.plantarium.ru>).

Яблоня Недзвецкого – дерево 5–6(8) м высотой, с шаровидной кроной и красновато-бурой корой. Ветви тёмно-пурпуровые, гладкие, без колючек. Молодые побеги тёмно-пурпуровые, красновато-коричневые, покрытые мелким войлочным опушением. Листья эллиптические или обратнояйцевидные, 7–10 см длиной и 3–6 см шириной, при основании закруглённые или клиновидные, плотные, тёмно-зелёные, снизу негусто опушённые, с красноватыми жилками, края пильчато-зубчатые, пильчатые или городчато-зубчатые. Листья в период распускания пурпуровые, при полном облиствении интенсивно окрашенными остаются только черешки, пластинка тёмно-зелёная сверху, снизу пурпуровая, зелёная с красноватыми жилками. Цветки в бутонах тёмно-пурпуровые, при распускании ярко-розовые, ярко-пурпуровые, 3–5 см длиной, на тонких, бело-войлочных цветоносах, что выделяет яблоню Недзвецкого из общей массы цветущих яблонь. Плоды мелкие, до 2 см, слегка шаровидные, фиолетово-тёмно-красные, фиолетово-пурпурные, с сизым восковым налётом, с розово-пурпуровой, красноватой мякотью (*Malus niedzwetzyana*. URL: <https://www.plantarium.ru>).

При изучении морфологических признаков листьев яблони разных видов были описаны различия в размерах листьев (Иванова, Сорокопудов, 2014). Для яблони Недзвецкого показано внутриструктурное разнообразие по размерам листа (длине и ширине пластинки, длине черешка) в условиях городских посадок (Кожевников, Титова, 2010). В селекции сортов яблонь используется, в том числе, показатель удельной поверхностной плотности листа (УППЛ), который выражает отношение сухой массы листа к его площади и является интегральным показателем содержания структурных и функциональных элементов мезоструктуры листа; его значение выше у зимних сортов яблони (Братилова и др., 2022). Одним из способов оценки состояния посадок яблони для выработки рекомендаций для отделов зеленого хозяйства и плодоводства служит изучение анатомических характеристик листа – количество устьиц на 1 мм² листовой поверхности, размеры устьиц и пр. У листьев яблони *Malus domestica* 'Ранет Симиренко' с укороченных побегов средней части кроны отмечена устойчивая тенденция уменьшения площади эпидермальных клеток на адаксиальной и абаксиальной сторонах листовой пластинки с увеличением высоты произрастания плодовых деревьев (Бабоша и др., 2020). Для яблони ягодной в посадках в черте г. Красноярска показано уменьшение прироста побегов и размеров устьиц при повышении уровня техногенного загрязнения (Сунцова, Иншаков, 2007). Отмечено сходство анатомической структуры листьев яблони разных видов (Ganeva, Uzunova, 2010; Бабоша и др., 2020). Проведенные электронно-микроскопические исследования поверхности листьев показали, что для яблоневых (уст., *Maloideae* C. Weber) характерны гипостоматные листья со специфической кутикулярной складчатостью, определяющей разнообразие микроморфологии поверхности листьев (Кумахова и др., 2019). Также было отмечено присутствие устьиц разного размера на одном и том же участке листа. Предполагается, что это связано с онтогенезом листа, а также функциональными различиями крупных и мелких устьиц (Бабоша и др., 2020). В отличие от яблони ягодной, исследования анатомического строения листа яблони Недзвецкого почти не проводились. Данные по различию анатомических характеристик листьев с ауксибластами (обеспечивают рост кроны, ствола и корней) и брахибластами яблони (первые начинают рост в вегетационном сезоне, на них закладываются цветки, потом развиваются плоды) в литературе практически отсутствуют.

Целью данной работы было изучение анатомических характеристик листьев с ауксибластами и брахибластами яблони ягодной и Недзвецкого, использующейся при озеленении г. Красноярска.

Материалы и методы. Листья отбирали с пяти деревьев яблони каждого вида, произрастающих в зеленой зоне г. Красноярска (Академгородок, наиболее экологически чистый район с минимальным техногенным воздействием) в середине августа 2023 г. Возраст посадок – около 40 лет. Листья отбирали со средней части ауксибластов и брахибластов из нижней части кроны по её периметру. Ли-

стя взвешивали, определяли площадь листьев и влажность для нахождения удельной поверхностной плотности листа (УППЛ). Из общей массы свежих листьев с каждого дерева и типа побега выбирали по 5 средних по размерам и встречаемости. Листья фиксировали в смеси этанол-глицерин-вода в пропорции 1 : 1 : 1, в которой они сохранялись до анализа. В средней части листовых пластинок по обе стороны от центральной жилки делали поперечные срезы и парадермальные срезы верхнего и нижнего эпидермиса. Срезы делали вручную лезвием безопасной бритвы и заключали в глицерин. Изображения срезов получали с помощью цифрового окуляра DCM-800, установленного на световой микроскоп МБИ-3. Анализ изображений проводили в программе PhotoM 1.21 (Черниговский, 2001). На поперечных срезах измеряли толщину верхнего и нижнего эпидермиса, палисадного и губчатого мезофилла. На парадермальных срезах определяли площади клеток эпидермиса, размеры устьиц и их количество в пересчете на 1 мм^2 при площади исследуемых участков 250 × 340 $\mu\text{м}$, измерения проводили в 10-ти повторностях. Результаты измерений обрабатывали в программах MS Excel, Statistica 10.

Результаты и обсуждение. Анатомическая структура листьев яблонь обоих видов различается незначительно (рис. 1), поэтому мы приводим общее описание. Как у яблони ягодной, так и у яблони Недзвецкого, листья дорзовентральные, гипостоматические. С адаксиальной и абаксиальной сторон расположена однорядная эпидерма с кутикулой, толщина которой больше на адаксиальной стороне

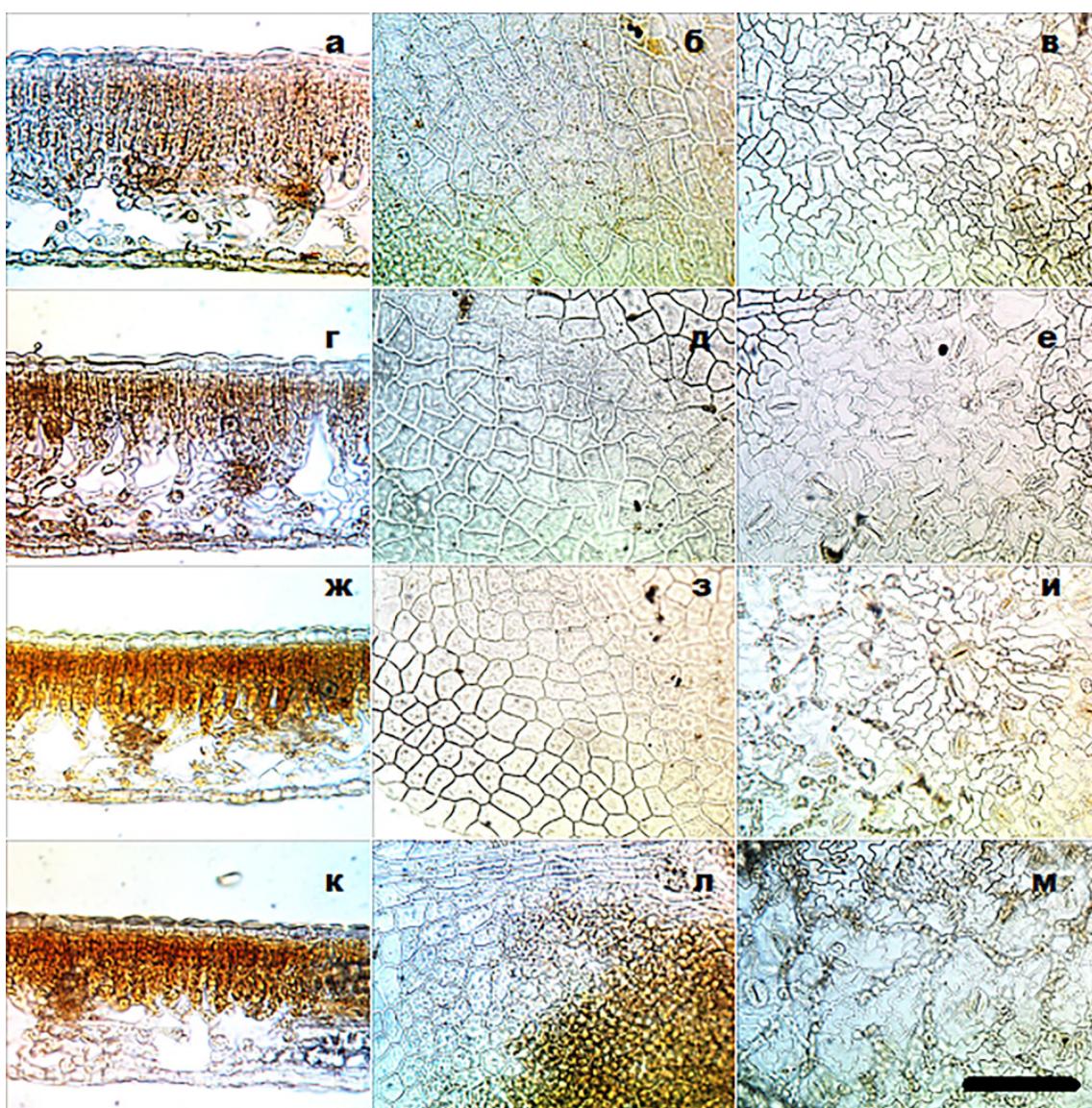


Рис. 1. Поперечные (а, г, ж, к) и парадермальные срезы листьев яблони ягодной (а–е), яблони Недзвецкого (ж–м) с ауксибластами (а–в, ж–и) и брахибластами (г–е, к–м), верхнего (б, д, з, л) и нижнего (в, е, и, м) эпидермиса. Масштаб линейки 100 $\mu\text{м}$.

листовой пластинки. Палисадный мезофилл состоит из палочковидных клеток, расположенных перпендикулярно поверхности листа в 2–3 слоя. Клетки первого слоя расположены очень плотно, второго и третьего чуть более рыхло. Губчатый мезофилл сложен продолговатыми клетками (иногда с выростами или неправильной формы), соединяющимися в рыхлую трехмерную сеть. Гиподермы нет. Проводящие пучки проходят по границе между палисадной и губчатой тканью, окружены обкладками со склеренхимными тяжами с верхней и нижней стороны. Более крупные пучки (жилки) проходят под палисадной тканью, занимая место губчатой, их обкладки содержат кристаллы оксалата кальция кубической и призматической формы. Адаксиальная эпидерма однородная. Форма проекции клеток – от квадратной до шестиугольной, над жилками – вытянутый прямоугольник. Антиклинальные стени ровные или почти ровные. Абаксиальная эпидерма состоит из основных эпидермальных клеток и устьиц. Основные клетки неправильной формы, размеры клеток сильно варьируют, стени их крупно-извилистые. Устьица овальные или ладьевидные, аномоцитного типа. На одном и том же участке листа размер устьиц варьирует. На препаратах эпидермиса хорошо видно, что поверхность кутикулы неровная, видны складки, образующие тяжи. Результаты измерений морфологических и анатомических показателей листьев двух видов яблони представлены в таблице 1.

Таблица 1

Морфолого-анатомические показатели листа яблони ягодной и яблони Недзвецкого

Характеристики листовой пластинки	Яблоня ягодная		Яблоня Недзвецкого	
	Ауксибласти	Брахибласти	Ауксибласти	Брахибласти
Площадь листовой пластинки, см ²	16,8 ± 1,2	9,7 ± 0,8	25,7 ± 1,5	15,6 ± 1,1
УППЛ, мг/см ²	5,7	6,0	4,2	4,0
Толщина листа, мкм	194,2 ± 8,6	189,7 ± 7,7	152,1 ± 7,0	158,0 ± 5,1
Толщина верхнего эпидермиса, мкм	15,52 ± 1,08	14,43 ± 0,65	15,14 ± 0,36	15,93 ± 0,29
Толщина палисады, мкм	74,4 ± 6,5	73,4 ± 4,4	53,8 ± 4,3	56,4 ± 2,8
Толщина губчатого мезофилла, мкм	92,2 ± 4,1	90,7 ± 3,5	72,2 ± 3,1	74,1 ± 2,8
Индекс палисадности	0,807	0,808	0,745	0,761
Толщина нижнего эпидермиса	12,18 ± 0,54	11,32 ± 0,38	11,06 ± 0,12	11,62 ± 0,28
Площадь клетки верхнего эпидермиса, мкм ²	739 ± 80	584 ± 64	588 ± 28	645 ± 41
Площадь клетки нижнего эпидермиса, мкм ²	394 ± 32	336 ± 31	354 ± 13	432 ± 12
Средняя длина устьиц, мкм	29,15 ± 1,07	31,24 ± 0,95	27,32 ± 0,43	28,52 ± 0,55
Средняя ширина устьиц, мкм	19,09 ± 0,26	19,62 ± 0,52	18,29 ± 0,29	19,61 ± 0,30
Количество устьиц на 1 мм ²	234,1 ± 25,2	230,9 ± 38,9	238,4 ± 8,9	190,2 ± 11,7

Площадь поверхности листьев яблони Недзвецкого была примерно в 1,5 раза больше, чем у яблони ягодной как на ауксибластах, так и на брахибластах, однако отличия в сухом весе листа не превышали 14 %. Толщина листа у яблони ягодной достоверно ($p \leq 0,05$) превышала толщину листа яблони Недзвецкого. Различий по данному параметру между типами побегов у растений одного вида не выявлено. Толщина листа обусловлена количеством мезофилла – палисадного и губчатого. Исследуемые виды различались не только по содержанию в листе этих тканей, но и по их соотношению, индексу палисадности. Более тонкая листовая пластинка и большая доля рыхлой губчатой ткани повлияла на снижение показателя УППЛ у яблони Недзвецкого. Толщина эпидермиса листа яблони обоих видов составила 14–16 мкм для адаксиальной стороны и 11–13 мкм для абаксиальной. Средняя площадь одной клетки верхнего эпидермиса у яблони ягодной больше у листьев ауксибластов, у яблони Недзвецкого у

листьев брахибластов. Клетки нижнего эпидермиса более мелкие, при этом, чем больше устьиц на единице поверхности листа, тем мельче основные клетки эпидермиса. Средние размеры устьиц у яблони ягодной несколько больше, чем у яблони Недзвецкого.

Таким образом, выявлены сходство и различие анатомических показателей листьев яблони ягодной и яблони Недзвецкого, а также особенности строения листьев удлиненных и укороченных побегов (ауксибластов и брахибластов).

Благодарности. Исследование выполнено в рамках базового проекта «Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты» (2024–2026 гг.) FWES-2024-0028.

ЛИТЕРАТУРА

Бабоша А. В., Кумахова Т. Х., Рябченко А. С., Комарова Г. И. Полиморфизм устьиц листьев яблони *Malus domestica* Borkh. в горах и на равнине // Известия РАН. Серия биологическая, 2020. – № 4. – С. 361–374. DOI: 10.31857/S0002332920040037

Братилова Н. П., Моксина Н. В., Герасимова О. А. Отбор полусибов видов рода *Malus* L. по показателям роста и формирования в пригородной зоне Красноярска // Изв. вузов. Лесн. журн., 2022. – № 3. – С. 60–72. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-3-60-72

Иванова Е. В., Сорокопудов В. Н. Морфологические особенности видов рода *Malus* (L.) Mill. при интродукции в условиях Белгородской области // Современные проблемы науки и образования, 2014. – № 3. – С. 630

Кожевников А. П., Титова Ю. С. Внутривидовая дифференциация яблони Недзвецкого, таксономическое родство и различие с другими декоративными яблонями // АВУ, 2010. – № 4(70). – С. 104–107.

Кумахова Т. Х., Воронков А. С., Бабоша А. В., Рябченко А. С. Морфофункциональная характеристика листьев и плодов *Maloideae* (Rosaceae): а. Микроструктура поверхностных тканей // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 2019. – Т. 180, № 1. С. 105–112. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-105-112

Сунцова Л. Н., Инишаков Е. М. Древесные растения в условиях техногенной среды города Красноярска // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. 24, № 1. – С. 95–99.

Черниговский А. PhotoM 1.21 – программа обработки изображений для цитофотометрии, 2001. URL: http://t_lambda.chat.ru/download.html

Ganeva Ts., Uzunova K. Comparative leaf epidermis study in species of genus *Malus* Mill. (Rosaceae) // Botanica Serbica, 2010. – Vol. 34(1). – P. 45–45.

Malus baccata (L.) Borkh. // Плантирум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. URL: <https://www.planarium.ru/page/view/item/23635.html> (дата обращения: 08.05.2024).

Malus niedzwetzkyana Dieck // Плантирум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. URL: <https://www.planarium.ru/page/view/item/23664.html> (дата обращения: 08.05.2024).