

Сравнительный анатомический анализ видов *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus*, произрастающих в Заилийском Алатау

Comparative anatomical analysis of *Eremurus robustus* and *E. tianschanicus* growing in the Zailiyskiy Alatau

Даulet К. А.^{1,2}, Осмонали Б. Б.²

Daulet K. A.^{1,2}, Osmonali B. B.²

¹ Казахский национальный университет имени Аль-Фараби, г. Алматы, Казахстан. E-mail: dauletova1211@mail.ru

¹ Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan

² Институт ботаники и фитоинтродукции, г. Алматы, Казахстан. E-mail: be96ka_kz@mail.ru

² Institute of Botany and Phytointroduction, Almaty, Kazakhstan

Реферат. Род *Eremurus* (Asphodelaceae) является одной из характерных групп флоры Центральной Азии, отличающейся декоративной ценностью и прикладным значением в народной медицине. Однако, анатомическая структура его представителей в различных экотопах изучена недостаточно. Целью работы был сравнительный анатомический анализ двух видов, произрастающих в пределах Заилийского Алатау. В качестве материала использованы листья и стебли растений, фиксированные в 70%-м спирте и обработанные по стандартной гистологической методике с парафиновой заливкой. Поперечные срезы толщиной 40 мкм были изготовлены с помощью микротома и изучены методом световой микроскопии с цифровой фотодокументацией. Морфометрические измерения включали толщину эпидермиса, размеры палисадного мезофилла, диаметр водоносных клеток листа, а также толщину эпидермиса, размеры клеток первичной коры и водосборных клеток стебля. Исследование показало, что оба вида обладают ксероморфными признаками: однослойный эпидермис с утолщённой кутикулой и погруженными устьицами, наличие палисадного мезофилла и водоносных клеток в листьях, хорошо развитые проводящие пучки. В стебле выявлены плотный эпидермис, первичная кора и коллатеральные пучки с водоносными клетками. Между видами обнаружены различия: у первого более крупные клетки первичной коры и водоносные элементы, что указывает на влагозапасающую стратегию, у второго – более развитый палисадный мезофилл и стабильность размеров тканей, отражающие фотосинтетический тип адаптации. Полученные результаты позволяют уточнить экологическую пластичность и внутривидовую изменчивость рода *Eremurus* в условиях горных и предгорных экосистем Центральной Азии.

Ключевые слова. Адаптации, анатомия, Заилийский Алатау, ксероморфизм, морфометрия Asphodelaceae, *Eremurus*.

Summary. The genus *Eremurus* (Asphodelaceae) represents one of the characteristic groups of the flora of Central Asia, distinguished by its ornamental value and practical significance in traditional medicine. However, the anatomical structure of its representatives under different ecological conditions remains insufficiently studied. The aim of this study was to conduct a comparative anatomical analysis of two species occurring in the Ile Alatau. Leaves and stems were used as study material, fixed in 70% ethanol and processed according to a standard histological protocol with paraffin embedding. Transverse sections 40 μm thick were prepared using a rotary microtome and examined by light microscopy with digital photodocumentation. Morphometric measurements included epidermal thickness, the size of palisade mesophyll, the diameter of water-storage cells in the leaf, as well as epidermal thickness, the size of primary cortex cells, and the diameter of water-storage cells in the stem. The study revealed that both species exhibit xeromorphic traits: a uniseriate epidermis with a thickened cuticle and sunken stomata, the presence of palisade mesophyll and water-storage cells in the leaves, and well-developed vascular bundles. In the stem, a dense epidermis, a distinct primary cortex, and collateral vascular bundles with water-storage cells were observed. Interspecific differences were also identified: the first species had larger primary cortex cells and water-storage elements, reflecting a water-accumulating adaptive strategy, while the second exhibited a more developed palisade mesophyll and greater stability in tissue dimensions, indicating a photosynthetic type of adaptation. The results contribute to a better understanding of the ecological plasticity and intraspecific variability of *Eremurus* in the mountainous and foothill ecosystems of Central Asia.

Key words. Adaptations, anatomy, asphodelaceae, *Eremurus*, Ile Alatau, morphometry, xeromorphism.

Введение. Род *Eremurus* M. Bieb. (Asphodelaceae) представляет собой одну из наиболее характерных групп флоры Центральной Азии, отличающуюся от близкородственных таксонов уникальными морфологическими признаками, в частности безлистным соцветием, состоящим более чем из 50 цветков, а также развитым корневищем (Naderi Safar et al., 2014). Внутри рода выделяют два подрода. Подрод *Eremurus* характеризуется наличием светло-коричневато-зеленых или кремовых трубчатых и колокольчатых цветков с вогнутыми листочками околоцветника, на нижней стороне которых расположено три или пять жилок; тычиночные нити в большинстве случаев выступающие. Подрод *Heningia*, напротив, включает виды с белыми, розовыми или жёлтыми цветками вращающегося типа, обычно с включёнными тычиночными нитями и листочками околоцветника, имеющими по одной жилке (Чукавина, 1985; Naderi Safar et al., 2014).

Виды рода *Eremurus* обладают высокой декоративной ценностью и известны в культуре под названиями «лисохвостая лилия» или «пустынная свеча» благодаря крупным и ярким соцветиям-кошельям (Hadizadeh et al., 2020). Наряду с декоративным использованием, они имеют и прикладное значение: некоторые виды используются для получения биомасла (Aysu et al., 2015), клеевых веществ и как источник фармакологически активных соединений с антибактериальными, противовоспалительными и антитропозойными свойствами (Gaggeri et al., 2015; Zare et al., 2018). В традиционной медицине в странах Центральной Азии корни и листья *Eremurus* применяются в качестве лечебного средства при ряде заболеваний (Дущанова и др., 2023а).

Анатомические исследования представителей рода проводились неоднократно и показали наличие как общих, так и специфических признаков. Так, Bahrim et al. (2020), исследуя анатомическое строение листьев *E. himalaicus*, *E. robustus* и *E. stenophyllum*, выявили филлодную структуру листа с обратной ориентацией проводящих пучков, однослойный эпидермис с тонким кутикулом и многочисленными устьицами, а также мезофилл, представленный крупными округлыми паренхимными клетками. В то же время устьичные аппараты у *E. stenophyllum* и *E. himalaicus* располагаются на одном уровне с эпидермисом, тогда как у *E. robustus* они погружены ниже поверхности. Кроме того, ассимиляционная паренхима у первых двух видов развита значительно лучше, чем у *E. robustus*.

Подобные адаптивные черты выявлены и у *Eremurus lactiflorus*, изученного на материалах растений Ташкентского ботанического сада (Дущанова и др., 2023б). У этого вида эпидермис представлен одним слоем клеток с тонким кутикулом и многочисленными устьицами, мезофилл состоит из крупных паренхимных клеток с обширными межклеточными пространствами, что свидетельствует о ксероморфных адаптациях к условиям засушливого климата.

Несмотря на имеющиеся данные, сравнительные анатомические исследования видов рода *Eremurus*, произрастающих в Заилийском Алатау, остаются ограниченными. Между тем, этот регион является одним из центров их разнообразия и представляет интерес как для понимания адаптаций растений к горно-ксерофитным условиям, так и для уточнения внутривидовой изменчивости.

Целью настоящей работы является сравнительный анатомический анализ двух видов рода *Eremurus* (*E. robustus* и *E. tianschanicus*), произрастающих в условиях Заилийского Алатау, с выявлением общих и специфических анатомических признаков, отражающих их адаптацию к горным экосистемам региона и позволяющих уточнить таксономическое и экологическое значение данных структур.

Материалы и методы. Объектом исследования являются два близкородственных вида рода *Eremurus* M. Bieb. (Asphodelaceae), произрастающие в пределах Заилийского Алатау – *Eremurus robustus* Regel и *Eremurus tianschanicus* Pazij et Vved. ex Pavlov. Оба таксона относятся к числу характерных представителей горной флоры Средней Азии и играют важную роль в формировании луговых и опушечных сообществ предгорных и нижнегорных поясов (Голосков, 1958; Чукавина, 1985).

Eremurus robustus – одно из самых крупных растений рода, отличающееся высокими генеративными побегами, достигающими 200 см, и широкими ремневидными листьями до 3–6(–8) см шириной. Соцветие плотное, многоцветковое, длиной до 40–100 см. Цветки крупные, колокольчатые, розовые (реже белые), околоцветник достигает 15–17 мм длиной и несет жёлтое пятно у основания долей. Тычинки слегка короче околоцветника. Плод – округлая гладкая коробочка шаровидной формы, сравнительно крупная, диаметром до 20–30 мм. Семена серые, с широко развитым крылом (Голосков, 1958; Павлов, 1961) (рис. 1).

Eremurus tianschanicus в целом уступает предыдущему виду по размерам, достигая 50–150(200) см высоты. Листья линейные или линейно-продолговатые, более узкие, шириной 1–3 см, сизовато-зелёно-

го оттенка. Соцветие, как правило, более узкое и менее плотное, чем у *E. robustus*. Цветки бледно-розовые, околоцветник 10–12 мм длиной, также с жёлтым пятном у основания долей. Характерной особенностью является различная длина тычинок: две нити заметно превышают длину околоцветника, тогда как остальные равны или короче его. Плод – шаровидная коробочка, значительно меньше, чем у *E. robustus*, диаметром до 10 мм, что является одним из ключевых диагностических признаков. Семена серые, с узким крылом (Голосковов, 1958; Чукавина, 1985) (рис. 1).

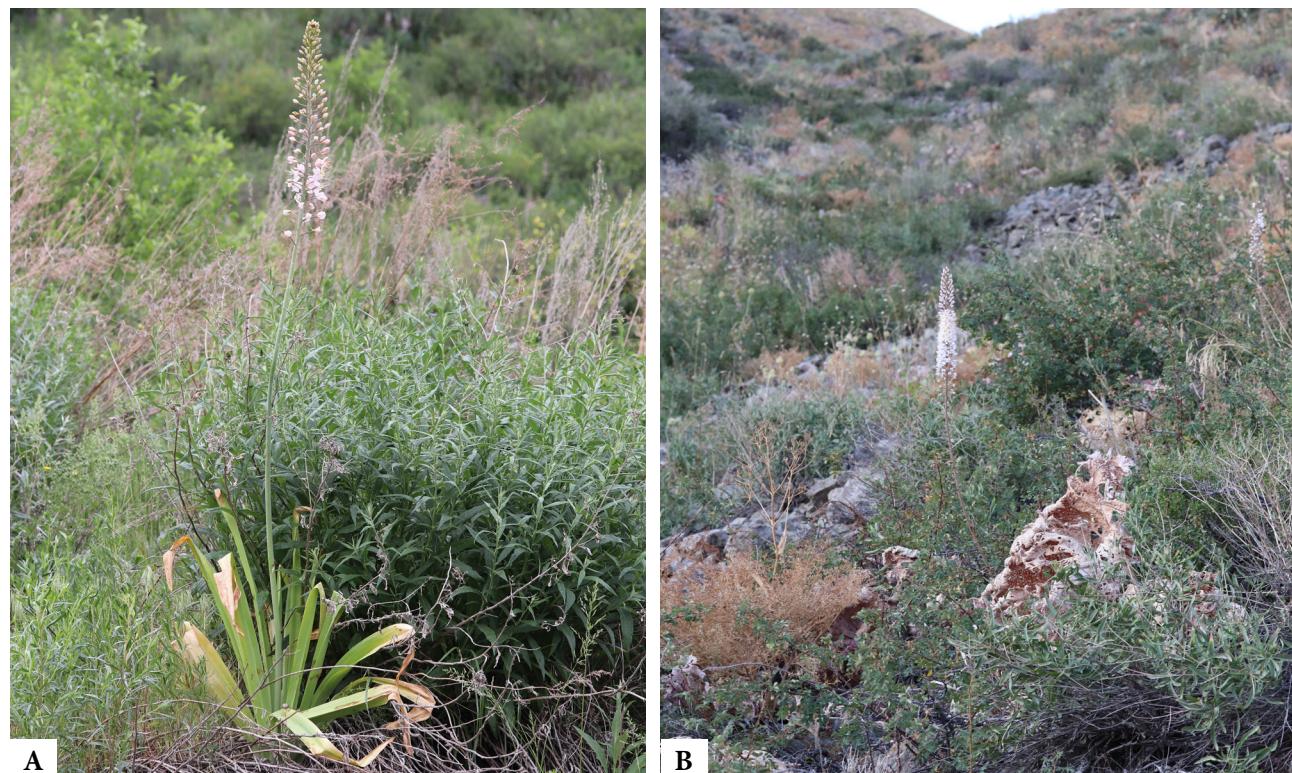


Рис. 1. Виды рода *Eremurus*. А – *Eremurus robustus*; В – *E. tianschanicus*.

Оба вида цветут в июне–июле, приурочены к различным экотопам Заилийского Алатау. *E. robustus* встречается преимущественно на луговых склонах и в субальпийских сообществах, тогда как *E. tianschanicus* приурочен к каменистым и лёссовым предгорным склонам с более ксерофитными условиями произрастания (Чукавина, 1985; Дущанова и др., 2023а).

Материалы для анатомического среза обрабатывались в 70%-м спирте. Для фиксации объекта был использован гистологический парафин в специальных формах размером 15 × 15 мм. Поперечные срезы образцов производились с помощью «Ротационного полуавтоматического микротома». Толщина поперечного среза составила 40 мкм. Просмотр поперечных срезов осуществлялся с использованием микроскопа Levenhuk Zoom Joy (Китай). Снимки поперечных срезов были выполнены камерой Levenhuk D740T 5.1 с помощью программы LevenhukLite. Биометрические данные были получены также с использованием данной программы.

Результаты и обсуждение. Анатомическое строение вегетативных органов *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus* характеризуется типичными признаками ксероморфных растений, отражающими их адаптацию к условиям аридных местообитаний. Листья обоих видов имеют чётко выраженную кутикулу и однослоинный эпидермис с устьицами, погруженными в ткань, что снижает транспирацию. В мезофилле различим палисадный слой, обеспечивающий фотосинтетическую активность, и специализированные водоносные клетки, выполняющие функцию аккумуляции влаги. Проводящие пучки хорошо развиты и равномерно распределены, что гарантирует эффективный транспорт воды и ассимилятов (рис. 2).

Стебель обоих видов характеризуется наличием плотной кутикулы и эпидермиса, под которым располагается первичная кора с паренхимными клетками. Внутри выделяются проводящие пучки коллатерального типа с ксилемой и флюэмой, а также хорошо выраженные водоносные клетки, придающие органам дополнительную устойчивость к засушливым условиям (рис. 3).

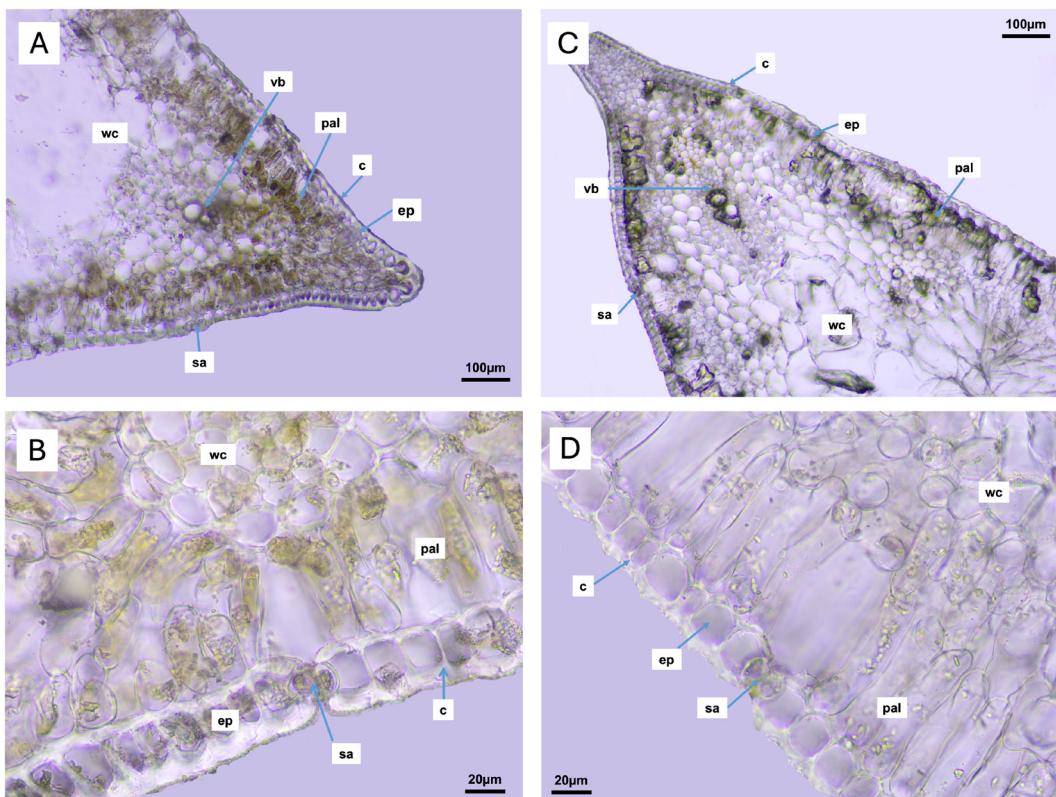


Рис. 2. Анатомическое строение листьев двух видов рода *Eremurus*. А–Б: *Eremurus robustus*; С–Д: *E. tianschanicus*: с – кутикула; ер – эпидермис; са – устьица; пал – палисадный мезофилл; вб – проводящий пучек; вс – водоносные клетки.

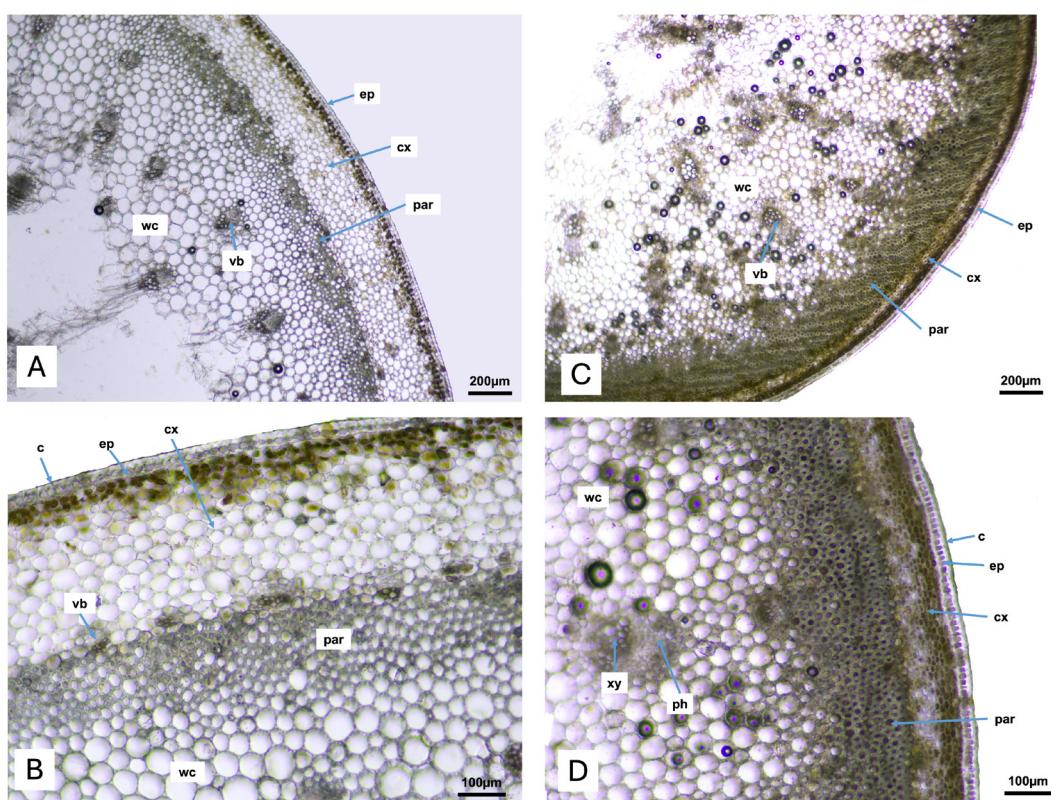


Рис. 3. Анатомическое строение стебля двух видов рода *Eremurus*. А–Б: *Eremurus robustus*; С–Д: *E. tianschanicus*: с – кутикула; ер – эпидермис; сх – первичная кора; пар – паренхима; вб – проводящий пучек; ху – ксилема; ф – флоэма; вс – водоносные клетки.

Для выявления межвидовых различий в анатомическом строении листа и стебля у *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus* были проведены морфометрические измерения основных тканевых компонентов. В таблице приведены показатели толщины эпидермиса, размеров палисадного мезофилла и водоносных клеток листа, а также толщины эпидермиса, диаметра клеток первичной коры и водосборных клеток стебля. Использование статистических параметров (среднее значение, стандартная ошибка, стандартное отклонение, минимальные и максимальные значения, доверительный интервал) позволило объективно оценить степень варьирования признаков и установить характерные отличия каждого вида (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические измерения основных тканевых компонентов *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus*

<i>Eremurus robustus</i>						
	лист			стебель		
	Толщина эпидермиса, мкм	Палисадный мезофилл, мкм	Диаметр водоносных клеток, мкм	Толщина эпидермиса, мкм	Диаметр клеток пер- вичной коры, мкм	Диаметр водосборных клеток, мкм
Среднее	21,54	65,61	62,12	22,38	32,99	55,69
Стандартная ошибка	0,41	1,91	18,34	0,39	4,03	7,09
Стандартное отклонение	0,92	4,27	41,02	0,87	9,01	15,86
Минимум	20,73	61,15	21,52	21,60	22,06	35,84
Максимум	22,94	70,95	126,21	23,73	44,26	78,14
Уровень надежности (95,0%)	1,14	5,30	50,93	1,08	11,19	19,69
<i>E. tianschanicus</i>						
	лист			стебель		
	Толщина эпидермиса, мкм	Палисадный мезофилл, мкм	Диаметр водоносных клеток, мкм	Толщина эпидермиса, мкм	Диаметр клеток пер- вичной коры, мкм	Диаметр водосборных клеток, мкм
Среднее	20,36	70,03	60,97	21,88	13,35	49,73
Стандартная ошибка	0,96	1,93	10,81	0,68	1,04	7,32
Стандартное отклонение	2,15	4,32	24,18	1,52	2,34	16,38
Минимум	17,46	65,81	34,62	19,39	10,80	29,27
Максимум	23,02	76,02	97,42	23,24	16,42	70,25
Уровень надежности (95,0%)	2,66	5,36	30,02	1,88	2,90	20,34

Анатомическое строение листа и стебля *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus* демонстрирует как общие черты, присущие представителям рода, так и ряд межвидовых различий, отражающих их адаптационные стратегии.

При анализе эпидермиса листа установлено, что у *E. robustus* его толщина несколько выше (в среднем 21,54 мкм) по сравнению с *E. tianschanicus* (20,36 мкм). Хотя различие не носит принципиального характера, оно указывает на более плотную наружную оболочку клеток у первого вида, что может повышать устойчивость к испарению влаги. При этом у *E. tianschanicus* наблюдается более широкий диапазон варьирования толщины эпидермиса (от 17,46 до 23,02 мкм), что отражает более высокую экологическую пластичность данного признака.

Палисадный мезофилл у *E. tianschanicus* развит значительно лучше: его толщина составляет в среднем 70,03 мкм, тогда как у *E. robustus* этот показатель равен 65,61 мкм. Увеличенная толщина мезо-

филла указывает на большую площадь фотосинтетически активной ткани, что может способствовать более интенсивному усвоению солнечной радиации в условиях горных и предгорных биотопов, где данный вид распространён.

Водоносные клетки листа у обоих видов имеют близкие средние значения (62,12 мкм у *E. robustus* и 60,97 мкм у *E. tianschanicus*). Однако у *E. robustus* данный показатель отличается высокой амплитудой колебаний (от 21,52 до 126,21 мкм), что указывает на неоднородность структуры и, вероятно, на способность формировать клетки-резервуары различной величины в зависимости от гидротермических условий. Для *E. tianschanicus* вариации менее выражены (34,62–97,42 мкм), что свидетельствует о более стабильной организации данной ткани.

В строении стебля различия между видами выражены ещё отчетливее. Толщина эпидермиса у обоих видов близка по значению (22,38 мкм у *E. robustus* и 21,88 мкм у *E. tianschanicus*), что соответствует общей закономерности для рода. Однако клетки первичной коры у *E. robustus* значительно крупнее (32,99 мкм) по сравнению с *E. tianschanicus* (13,35 мкм). Это свидетельствует о более выраженном развитии паренхимных тканей у первого вида, выполняющих функцию механической опоры и хранения питательных веществ.

Диаметр водосборных клеток в стебле также выше у *E. robustus* (55,69 мкм против 49,73 мкм у *E. tianschanicus*). Увеличенные размеры этих клеток позволяют накапливать больший объём влаги, что представляет собой важный признак ксероморфной адаптации. У *E. tianschanicus* водосборные клетки меньше, но более однородны по строению, что может быть связано с оптимизацией распределения влаги при произрастании в условиях более стабильного увлажнения.

Анатомические различия в строении листьев и стеблей *Eremurus robustus* и *E. tianschanicus* тесно связаны с особенностями их экологических ниш.

Eremurus robustus является более мощным и крупным видом, встречающимся на предгорных равнинах и в нижних поясах Заилийского Алатау. Эти территории характеризуются континентальным климатом с резкими колебаниями температуры и длительными периодами засушливости. В таких условиях ключевое значение приобретает способность растения к аккумуляции и экономному расходованию влаги. Именно этим объясняется более крупный диаметр клеток первичной коры и водосборных клеток у *E. robustus*. Их размеры позволяют запасать значительные объёмы воды и питательных веществ, что обеспечивает устойчивость к засушливым периодам и поддержание тургора в тканях. Широкая вариабельность размеров водоносных клеток указывает на высокую пластичность данного признака, отражающую приспособляемость вида к неравномерному увлажнению и сезонным колебаниям водного баланса.

Вместе с тем более толстый эпидермис листа у *E. robustus* обеспечивает дополнительную защиту от интенсивного солнечного излучения и снижает транспирационные потери. Таким образом, анатомическая структура этого вида формирует ксероморфный комплекс адаптаций, ориентированных прежде всего на влагозапасание и устойчивость к стрессовым условиям аридных экосистем.

Eremurus tianschanicus, напротив, приурочен к горным и предгорным районам Заилийского и Кунгей Алатау, где условия увлажнения относительно более стабильны благодаря большему количеству атмосферных осадков и снегового питания почв. В этих биотопах ключевым фактором адаптации является не столько влагозапасание, сколько повышение эффективности фотосинтетических процессов в условиях сильной солнечной радиации. Более развитый палисадный мезофилл у *E. tianschanicus* отражает данную стратегию: увеличенная толщина фотосинтетически активной ткани обеспечивает более полное использование световой энергии и способствует накоплению органического вещества.

У этого вида отмечается меньший диаметр клеток первичной коры и водосборных клеток, что компенсируется их структурной стабильностью и более равномерным распределением. Это указывает на то, что *E. tianschanicus* не столько хранит влагу в больших объёмах, сколько оптимизирует её использование при относительно благоприятных условиях увлажнения. Более широкий диапазон вариации толщины эпидермиса и палисадного мезофилла свидетельствует о высокой экологической пластичности вида, что позволяет ему адаптироваться к различным микроклиматическим условиям горных склонов.

Выводы. Сравнение анатомических особенностей двух видов позволяет заключить, что: *E. robustus* демонстрирует стратегию «влагозапасающего типа», присущую растениям аридных экосистем. Его строение ориентировано на накопление влаги и выживание в условиях резкой сезонной

аридизации. *E. tianschanicus* реализует стратегию «фотосинтетического типа», приуроченного к более увлажнённым горным местообитаниям, где акцент смещён в сторону продуктивности и эффективного использования солнечной радиации. Различия в анатомической структуре листа и стебля у этих видов отражают разные пути адаптации внутри рода *Eremurus*, что подчеркивает их экологическую специализацию в пределах аридных и предгорных экосистем Центральной Азии.

ЛИТЕРАТУРА

- Голосков В. П.** Род *Eremurus* M. Bieb. // Флора Казахстана. – Т. II. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958. – С. 110–117.
- Дущанова Г. М., Абдураимов А. А., Махмуджанов Д.** Анatomические адаптации видов рода *Eremurus* к аридным условиям // Journal of Arid Land Studies, 2023a. – Т. 33, № 2. – С. 145–153.
- Дущанова Г. М., Собирова Н. А., Абдуллаев Д. А.** *Eremurus lactiflorus* O. Fedtsch. в ботаническом саду г. Ташкента (Xanthorrhoeaceae): структурные характеристики листа // Научный вестник ФерГУ, 2023б. – Т. 29, № 1. – С. 140. https://doi.org/10.56292/SJFSU/vol29_iss1/a140.
- Павлов Н. В.** Определитель растений Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. – Т. 2. – 466 с.
- Чукавина А. П.** Морфология и систематика рода *Eremurus* M. Bieb. – Л.: Наука, 1985. – 168 с.
- Aysu T., Demirbaş A., Bengü A. Ş., Küçük M. M.** Evaluation of *Eremurus spectabilis* for production of bio-oils with supercritical solvents // Process Safety and Environmental Protection, 2015. – Vol. 94. – P. 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.psep.2014.08.005>.
- Bahrim C., Breijo F. J. G., Apostol M., Asănică A. C., Teliban G. C., Munteanu N., Rotaru L., Draghia L.** Study of some foxtail lilies species (*Eremurus* M. Bieb.) grown in the North-East of Romania // Romanian Biotechnology Letters, 2020. – Vol. 26, № 2. – P. 2489–2498. <https://doi.org/10.25083/rbl/26.2/2489.2498>.
- Gaggeri R., Rossi D., Mahmood K., Gozzini D., Mannucci B., Corana F., Daglia M., Avanzini A., Mantelli M., Martino E., Collina S.** Towards elucidating *Eremurus* root remedy: Chemical profiling and preliminary biological investigations of *Eremurus persicus* and *Eremurus spectabilis* root ethanolic extracts // Journal of Medicinal Plants Research, 2015. – Vol. 8, № 41. – P. 1038–1048. <https://doi.org/10.5897/JMPR2015.5873>.
- Hadizadeh H., Bahri B. A., Qi P., Wilde H. D., Devos K. M.** Intra- and interspecific diversity analyses in the genus *Eremurus* in Iran using genotyping-by-sequencing reveal geographic population structure // Horticulture Research, 2020. – Vol. 7. – P. 30. <https://doi.org/10.1038/s41438-020-0265-9>.
- Naderi Safar K. S., Kazempour Osaloo S., Assadi M., Zarrei M., Khoshokhan Mozaffar M.** Phylogenetic analysis of *Eremurus*, *Asphodelus*, and *Asphodeline* (Xanthorrhoeaceae–Asphodeloideae) inferred from plastid *trnL-F* and nrDNA ITS sequences // Biochemical Systematics and Ecology, 2014. – Vol. 56. – P. 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2014.04.015>.
- Townsend C. C.** Liliaceae // Flora Iranica. – Graz: Akademische Druck- und Verlagsanstalt, 1980. – Bd. 165. – P. 1–67.
- Zare H., Avan R., Sahebkar A., Eghbali S. et al.** Phytochemistry and pharmacological properties of *Eremurus* species: a review // Journal of Ethnopharmacology, 2018. – Vol. 214. – P. 230–243. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2017.12.019>.