

ЭКОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ ПРИБРЕЖНЫХ ОТМЕЛЕЙ ВОДОТОКОВ И ВОДОЕМОВ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2024 г. Д. Ю. Цыренова^{а, *}

^аТихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

^{*}e-mail: duma@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 24.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Представлены результаты эколого-анатомического исследования растений прибрежных отмелей рек и озер Нижнего Приамурья для выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. Изучено семь стенотопных видов. Установлено, что вегетативные органы растений сочетают типичные гидроморфные и специфические адаптивные признаки. Адаптация видов к песчано-илистым отмельным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям основных тканей. Узкая специализация видов не затрагивает типичного строения органов и не вызывает упрощения их внутренней структуры. Изученным видам в большей степени свойственны признаки сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей), нежели гидрофитной. Предполагается, что специфический комплекс отмельной флоры сложился преимущественно из наземных видов.

Ключевые слова: *Coleanthus subtilis*, *Dichostylis micheliana*, *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Symphylocarpus exilis*, *Centipeda minima*, экологическая анатомия, Нижнее Приамурье, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0320965224030053, **EDN:** ZPOZID

ВВЕДЕНИЕ

Речная экосистема р. Амур находится под непосредственным влиянием муссонного климата Восточной Азии и подвергается относительно стабильным и пульсирующим сезонным наводнениям (Батурина, 2019). В меженный период периодически обнажаются отмельные зоны по берегам водотоков и водоемов. Водоносные прирусловые наносы песчаной, глинистой и галечниковой фракций оказываются ареной активных процессов первичной сукцессии растительности. В частности, здесь формируются эфемерные сообщества однолетних растений, которые успевают до затопления паводковыми водами завершить свой жизненный цикл. В дальневосточной научной литературе их называют “меженными эфемерами”, представителями “отмельной флоры”. Многие исследователи подчеркивают своеобразие этого регионального флористического комплекса (Нечаев, Гапека, 1970; Нечаев, Нечаев, 1973; Ворошилов, 1986; Кожевников, 2001; Крюкова, 2013).

Отмечено высокое таксономическое разнообразие флоры из-за экотонного расположения отмелей в зоне контакта между водными и на-

земными экосистемами. В частности, на отмелях пойменных водоемов вблизи г. Хабаровск нами выявлено 108 видов из 26 семейств и 56 родов (Цыренова, Касаткина, 2013). Среди них 16 видов (14.8%) с высокой частотой встречаемости и экологической специфичностью. Именно они обладают выраженной эфемерностью. Остальные обнаруженные нами в ходе исследования 92 вида (85.2%) характеризовались низкой частотой встречаемости и эвритопностью (рудеральные, прибрежно-водные, лугово-болотные виды).

Эндемичных видов в отмельной флоре амурского бассейна насчитывают ~15 видов (Кожевников, 2001; Крюкова, 2013; Цыренова, Касаткина, 2013). Многие из них находятся в классическом местонахождении “locus classicus”.

В монографическом обзоре сытовых Дальнего Востока России А.Е. Кожевников (2001) подчеркивает, что в составе отмельной флоры бассейна р. Амур встречаются виды тропического происхождения (в числе 6), объясняя их присутствие условиями муссонного климата и близостью к субтропической флоре Восточной Азии.

В настоящее время актуальность изучения отмельной флоры бассейна р. Амур сохраняется.

Требуются дальнейшая инвентаризация биоразнообразия и мониторинг структуры и динамики популяций стенотопных видов. Актуальна оценка антропогенной трансформации отмельной флоры при искусственном зарегулировании гидрологического режима р. Амур.

Цель настоящей статьи — эколого-анатомический анализ вегетативных органов отменных растений для выявления их устойчивости и адаптированности к условиям существования. В наши задачи входила характеристика микроструктуры корня, стебля и листа растений, а также оценка конституционных, адаптивных и таксоноспецифических признаков видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили семь стенотопных видов — *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Plantaginaceae), *Symphylocarpus exilis* Maxim. и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (сем. Asteraceae). Некоторые из них — *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica* и *Centipeda minima* — кроме отмелей, встречаются в периодически затопляемых понижениях поймы. По биоморфологическим особенностям все изученные виды — однолетние эфемеры. Виды *Coleanthus subtilis*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* и *Centipeda minima* характеризуются широким плюрирегиональным распространением и на всем протяжении ареала имеют преимущественно отшельную экологию (Иванина, 1991а, 1991б, 1991в; Баркалов, 1992а; Цвелев, Пробатова, 2019). Из эндемичных видов бассейна р. Амур нами исследованы *Symphylocarpus exilis* — вид, находящийся в “locus classicus” (Баркалов, 1992б), представитель преимущественно тропического рода *Dichostylis* Beauv. (Кожевников, 2001), а также редкий из-за своей неежегодной вегетации в дальневосточной части ареала вид *Coleanthus subtilis* (Цвелев, Пробатова, 2019).

Для сравнительно-анатомического исследования использовали живые образцы растений из естественных популяций видов в окрестностях г. Хабаровска (железнодорожные платформы Тельмана и Покровка, рек Черная и Сита, оз. Петропавловское). Общий объем ~50 экз. растений. Материалы хранятся в Тихоокеанском государственном университете.

Видовая принадлежность растений определена по многотомному изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (1985–1996 гг.) (тома 1–8). Использованы данные сайтов “Плантариум” и iNaturalist.org.

Исследования проводили по общепринятой методике эколого-анатомических исследований

растений (Барыкина, Чубатова, 2005). Образцы фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды. Изготавливали поперечные срезы органов лезвием бритвы от руки. Срезы окрашивали сафранином. Готовые препараты просматривали с помощью микроскопа Биолам-ЛОМО и цифрового микроскопического Комплекса Альтами БИО 8. Визуализацию микропрепаратов производили с использованием цифровой камеры для микроскопа TourCam и программного обеспечения TourView.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Coleanthus subtilis (сем. Poaceae). Строение листа (рис. 1а). Эпидермальные клетки однослойные, крупные бесцветные, одинаково пузыревидные, склерифицированные и кутинизированные. Лист амфистоматный. Устьица поверхностные или неглубоко погруженные, располагаются параллельными рядами вдоль жилок листа. Тип устьичного аппарата — парацитный. Мезофилл листа устроен по фестукоидному типу. Основные клетки мезофилла прямоугольной формы располагаются субэпидермально тремя–пятью слоями. В области жилок клетки мезофилла — округлой формы, окружают проводящие пучки в виде обкладок. Проводящие пучки закрытые коллатеральные. В ксилеме имеется воздушная полость.

Строение стебля (рис. 1б). Эпидерма стебля однослойная. Наружные стенки клеток эпидермы подвержены целлюлозному утолщению и покрыты тонкой кутикулой. Первичная кора представлена двумя–тремя слоями более или менее плотно сомкнутой колленхиматозной паренхимы. Содержатся хлоропласты. Пограничные ткани — эндодерма и перицикл — не выражены. Стела пучкового типа. Проводящие пучки закрытые коллатеральные, соединены склерифицированной межпучковой паренхимой и располагаются одним кругом. В сердцевине формируется небольшая воздушная полость. Медуллярные пучки отсутствуют.

Строение корня (рис. 1в). Паренхима первичной коры подвергается суберинизации. Имеются рексигенные воздушные полости. Хорошо заметна однослойная эндодерма с подковообразными лигнифицированными утолщениями. Стела сплошь склерифицированная. Имеются один широкопросветный сосуд в самом центре органа, а вокруг него более узкопросветные сосуды в числе четырех–шести.

Dichostylis micheliana (сем. Cyperaceae). Строение листа (рис. 2а). На поперечном срезе листовой пластинки клетки верхней эпидермы по размеру примерно в десять раз крупнее, чем клетки нижней эпидермы. Кутикула хорошо развита. На плоскостном препарате клетки верхней эпидермы с волнистыми стенками. Клетки нижней эпидермы прямостенные. Лист эпистоматный:

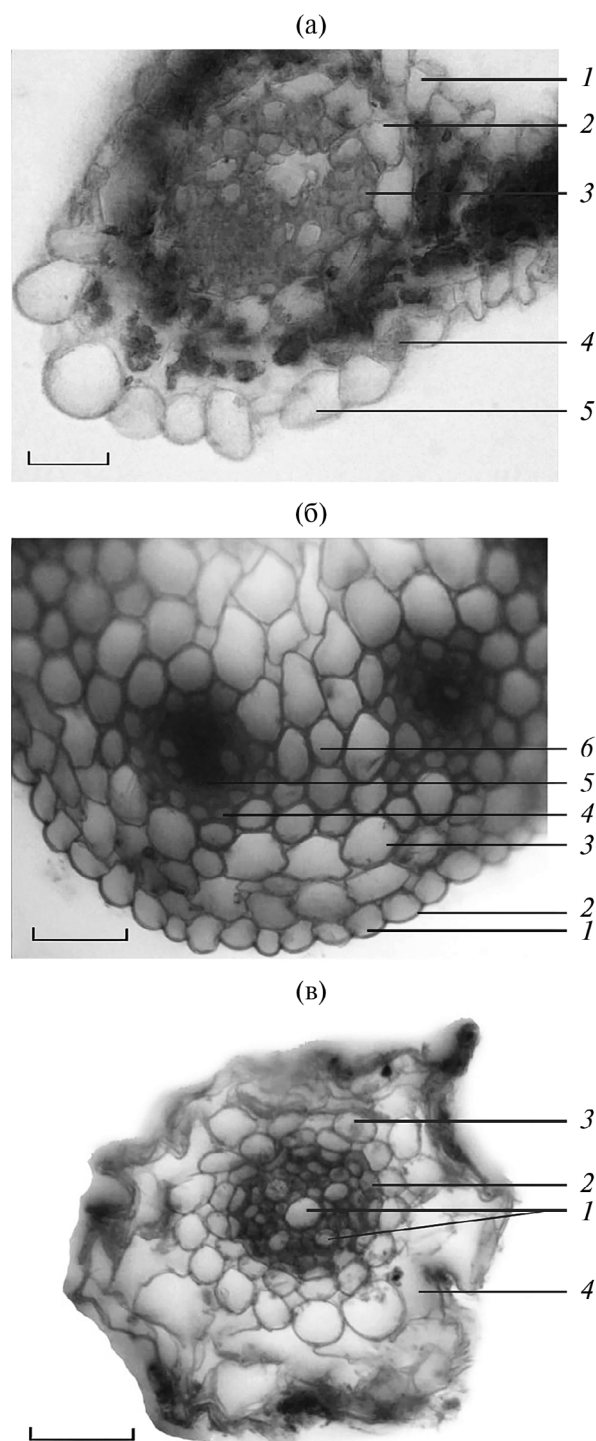


Рис. 1. Микрофотографии *Coleanthus subtilis*: а — лист (1 — верхняя эпидерма, 2 — нижняя эпидерма, 3 — устьице, 4 — хлоренхима, 5 — наружная паренхимная обкладка пучка, 6 — внутренняя склеренхимная обкладка пучка, 7 — проводящий пучок); б — стебель (1 — эпидерма, 2 — кутикула, 3 — паренхима первичной коры, 4 — склеренхимная обкладка пучка, 5 — проводящий пучок, 6 — межпучковая паренхима); в — корень (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — паренхима первичной коры, 4 — рексигенные воздушные полости). Масштабная линейка: 4.7 мкм.

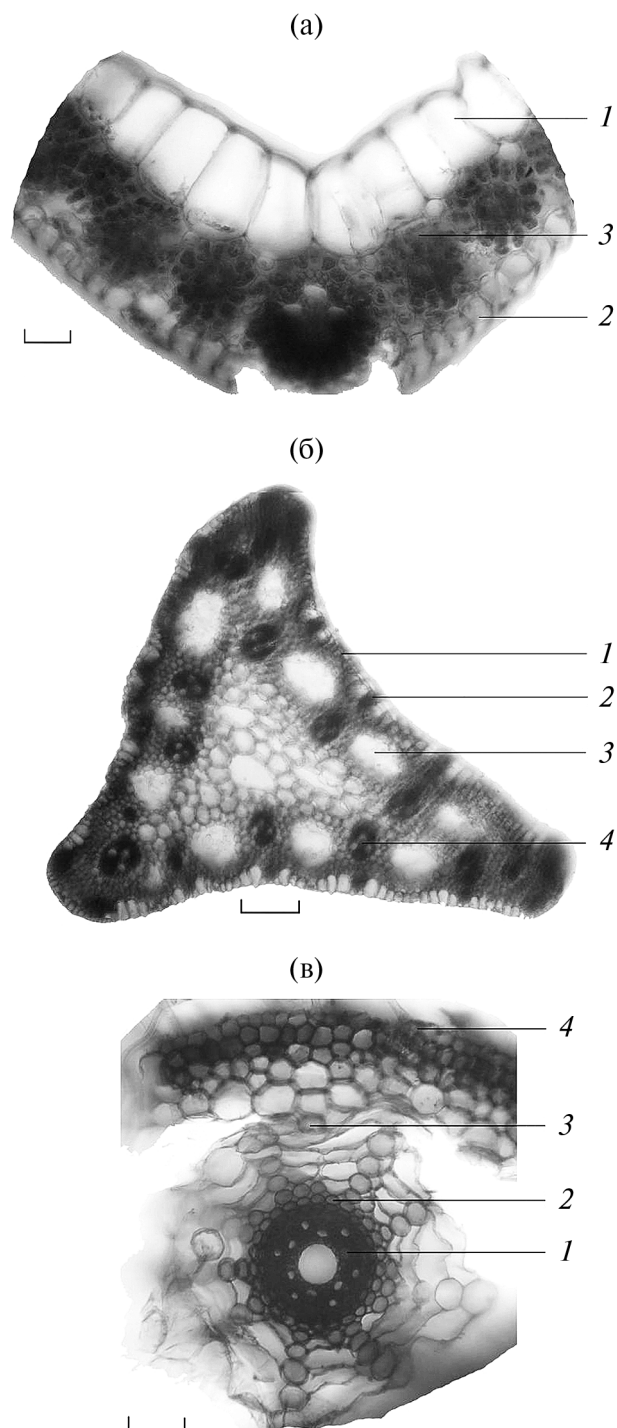


Рис. 2. Микрофотографии *Dichostylis micheliana*: а — лист (1 — верхняя эпидерма, 2 — нижняя эпидерма, 3 — обкладочные клетки); б — стебель (1 — эпидерма, 2 — устьице, 3 — аэренхима, 4 — проводящий пучок); в — корень (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — паренхима первичной коры, 4 — эпibleма). Масштабная линейка: 4.7 мкм.

устьица располагаются на нижней стороне листовой пластинки между жилками продольными полосками. Тип устьичного аппарата — парацитный. Мезофилл листа окружают проводящие пучки веером в виде “кранцевой обкладки”.

Строение стебля (рис. 2б). Форма поперечного сечения стебля треугольная. Эпидерма однослойная и состоит из крупных бесцветных клеток, среди которых выделяются поверхностные устьица с мелкими замыкающими клетками. Субэпидермально находятся небольшие участки хлоренхимы. Пограничные ткани — эндодерма и перицикл — не выражены. Стела пучкового типа. Проводящие пучки закрытые коллатеральные. Между проводящими пучками располагаются рексигенные воздушные полости в числе до десяти. Воздушные полости наблюдаются и в сердцевине стебля.

Строение корня (рис. 2в). На поперечном срезе корень округлой формы. Заметна эпиблема с корневыми волосками. Экзодерма представлена двумя-тремя слоями клеток. Паренхима первичной коры устроена по-особому и состоит из двух типов клеток. Суберинизированные из них примыкают изнутри к экзодерме двумя-тремя сплошными слоями, далее тянутся к эндодерме однослойными радиальными рядами наподобие колесных спиц. Между ними располагаются один-два вытянутых тангентально ряда тонкостенных клеток паренхимы коры. Эндодерма однослойная с подковообразными утолщениями. Стела сплошь склерифицированная. Сосудистые элементы ксилемы располагаются в два ряда. В центре корня находится крупная воздушная полость.

Gratiola japonica, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* (сем. Plantaginaceae). Строение листа (рис. 3а). Наблюдается равнозначность верхней

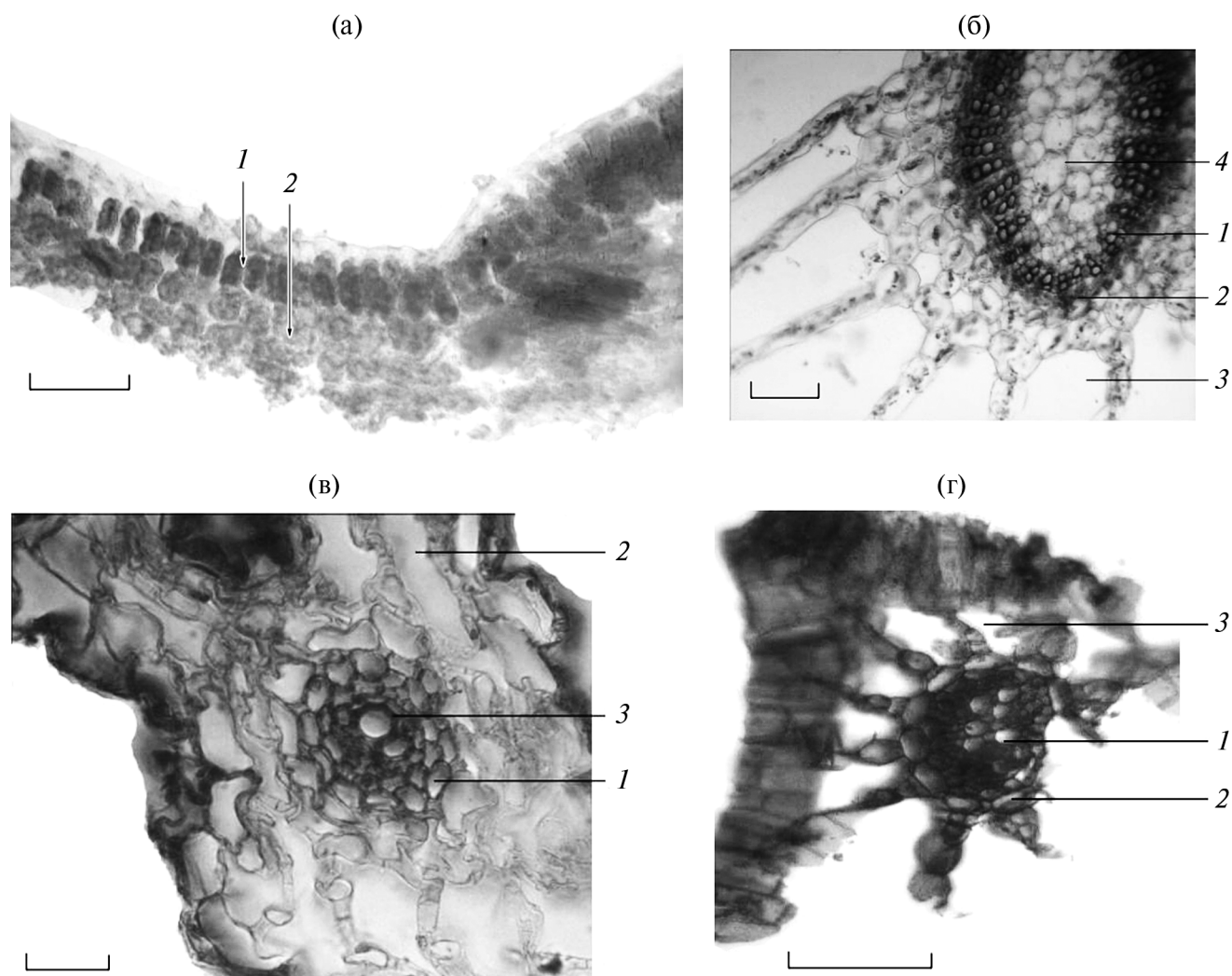


Рис. 3. Микрофотографии видов *Lindernia procumbens* (а), *Gratiola japonica* (б), *Limosella aquatica* (в), *Lindernia procumbens* (г): а — лист (1 — столбчатый мезофилл, 2 — губчатый мезофилл; б — стебель (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — аэренхима, 4 — основная паренхима); в — корень (1 — эндодерма, 2 — аэренхима, 3 — стела); г — корень (1 — сосуды ксилемы, 2 — эндодерма, 3 — аэренхима). Масштабная линейка: а, г — 12 мкм; б, в — 4.7 мкм.

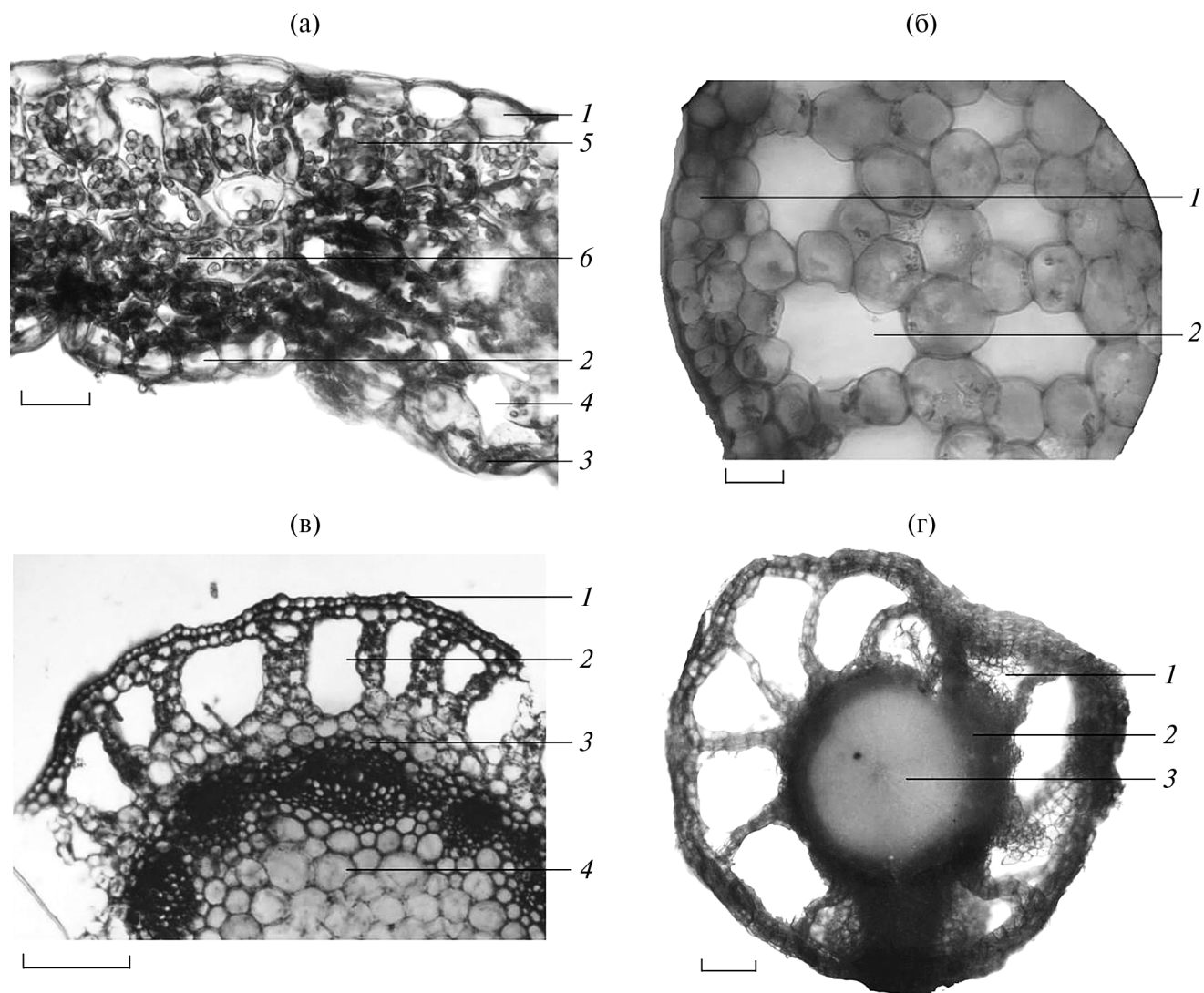


Рис. 4. Микрофотографии видов *Centipeda minima* (а, б) и *Symphylocarpus exilis* (в, г): а — лист (1 — верхняя эпидерма, 2 — нижняя эпидерма, 3 — устьице, 4 — подустьичная щель, 5 — столбчатая ткань, 6 — губчатая ткань); б — стебель (1 — эпидерма, 2 — аэренхима); в — стебель (1 — эпидерма, 2 — аэренхима, 3 — эндодерма, 4 — сердцевина); г — корень (1 — аэренхима, 2 — пробка, 3 — стела). Масштабная линейка: а, б, г — 4.7 мкм; в — 12 мкм.

и нижней стороны листовой пластинки. Лист амфистоматный. Тип устьичного аппарата — аномоцитный. На обеих сторонах листовой пластинки имеются эфиромасличные железы с четырех-, восьми- и десятиклеточными головками. Мезофилл листа дорзовентральный. Обращает внимание присутствие однослойной столбчатой паренхимы.

Строение стебля (рис. 3б). Однослойная эпидерма покрыта толстой зубчато гофрированной кутикулой. Трихомы отсутствуют. У *L. procumbens* в ребрах стебля находятся тяжи склереид. Первичная кора стебля занята схизогенными воздушными полостями, которые перемежаются клетками ассимиляционной паренхимы. Эндодерма и перицикл развиваются у видов по-разному. Эндодерма в виде крахмалоносного влагалища наблюдается только *Limosella aquatica*, у двух осталь-

ных видов эта ткань не развита. Перицикл в виде отдельных тяжей склеренхимных волокон имеется у *Lindernia procumbens*, у двух остальных видов перицикл не развивается.

Стела в стеблях у этих трех изученных видов непучкового типа. Радиальные ряды сосудистых элементов ксилемы перемежаются паренхимными лучами. Сердцевина стебля у *Gratiola japonica* представлена основной паренхимой, у *Limosella aquatica* и *Lindernia procumbens* — воздушной полостью.

Строение корня (рис. 3в, 3г). У трех изученных видов коровая паренхима аэренхиматизирована. Наружные тангенциальные клетки аэренхимы подвергаются суберинизации. Стела непучкового типа.

Symphylocarpus exilis, *Centipeda minima* (сем. Asteraceae). Строение листа (рис. 4а). У изученных видов наблюдается равнозначность верхней

и нижней сторон листовой пластинки. Очертания эпидермальных клеток одинаково извилистые. Лист амфистоматный. На поперечном срезе листа видны крупные подустыичные пространства. Устьица широко открытые. Эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Мезофилл листа однородный и представлен паренхимными округлыми клетками. Имеются крупные хлоропласты. Проводящие пучки глубоко погружены в мезофилл и отделены от него более мелкоклеточной паренхимной обкладкой.

В строении стебля (рис. 4б) обращает внимание большая протяженность зоны первичной коры по сравнению с небольшой стелой. Первичная кора подвергается аэренхиматизации. Стела пучкового типа. Коллатеральные открытые проводящие пучки располагаются в один круг. Над пучками имеются небольшие “шапочки” перициклических волокон. Межпучковый камбий отсутствует.

Различия видов проявляются по строению эндодермы: у *C. minima* она не выражена, напротив, у *Symphylocarpus exilis* эндодерма отчетливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным стенкам.

В строении корня (рис. 4г) аэренхиматизированная первичная кора занимает больший объем, чем стела. Стела представлена сплошным кольцом вторичных проводящих тканей. На границе первичной коры и стелы располагается несколько слоев молодой перидермы, закладывающейся во внутреннем слое коры.

Анализируя результаты проведенного анатомического исследования отшельных видов, следует отметить, прежде всего, что вегетативные органы сохраняют свое типичное строение, свойственное представителям однодольных и двудольных. Не обнаружены отклонения в общем плане строения органов, обусловленных существованием растений в специфических пойменных местобитаниях. Не наблюдаются также признаки микроструктурного упрощения в связи ускоренным прохождением жизненного цикла и миниатюризацией внешнего облика. Анатомические различия видоспецифичны. Однако гистологические особенности органов подвержены, на наш взгляд, адаптивным преобразованиям, представленными в табл. 1.

Таблица 1. Эколого-анатомические особенности исследованных видов

Признак	Экологическое значение	Вид
Строение листа		
Функционирование эпидермы в качестве дополнительной ассимиляционной ткани	Сохранение фотосинтеза при затоплениях экотопа	<i>Centipeda minima</i> , <i>Symphylocarpus exilis</i>
Равнозначность верхней и нижней эпидермы	Усиление транспирации и газообмена	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Наличие поверхностных устьиц	Усиление транспирации и газообмена	Все изученные виды
Наличие пузыревидных и бесцветных эпидермальных клеток	Усиление поверхностного водообмена и уменьшение интенсивности инсоляции	<i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Dichostylis micheliana</i>
Секреция эпидермы	Обеспечение несмачиваемости листьев	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Признаки кранц-анатомии	Высокоадаптивный C_4 -путь фотосинтеза	<i>Dichostylis micheliana</i>
Строение стебля		
Кутинизация эпидермы	Защита от намокания внутренних тканей	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Аэренхиматизация	Обеспечение газообмена и плавучести	<i>Gratiola japonica</i> , <i>Limosella aquatica</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Суберинизация эндодермы	Защита центрального цилиндра от выщелачивающего воздействия воды	<i>Symphylocarpus exilis</i>
Строение корня		
Суберинизация кортикальных тканей	Защита от намокания внутренних тканей и сохранение целостности структуры органа	<i>Dichostylis micheliana</i> , <i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Аэренхиматизация	Обеспечение газообмена и создание опорного каркаса	<i>Coleanthus subtilis</i> , <i>Dichostylis micheliana</i> , <i>Lindernia procumbens</i>
Склерификация стелы	Заякоривание растения в аллювиальном субстрате	Все изученные виды

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследовано анатомическое строение представителей специфической отшельной флоры бассейна р. Амур. Выявлен комплекс типичных и специфических адаптивных анатомических признаков. У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, наличие секретирующих структур листа и большая извилистость эпидермальных клеток), нежели гидрофитной. На основании этого предполагается, что специфический отшельный комплекс сложился преимущественно из наземных видов. По стратегии выживания отшельные виды относятся к пациентам, приспособляющимся к условиям среды с помощью специальных адаптаций. Пациентная стратегия, по-видимому, первична по происхождению, поскольку она поддерживается консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение эксплерентности, т. е. адаптаций к сильным нарушениям, скорее всего, явление более позднее и поддерживается макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.П. Касаткиной (Хабаровский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) за помощь в микроскопировании и изготовлении рисунков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке внутривузовского гранта Тихоокеанского государственного университета (проект № 13.16 — НГ ТОГУ “Исследование редких и эндемичных видов растений Дальнего Востока России”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2005. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Баркалов В.Ю. 1992а. Род Стоножка — *Centipeda* Lour. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 6. С. 164.
- Баркалов В.Ю. 1992б. Род Симфолокарпус — *Symphyllocarpus* Maxim. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 6. С. 164.
- Батурина Н.С. 2019. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутр. вод. № 1. С. 3.
<https://doi.org/10.1134/SO320965219010042>
- Ворошилов В.Н. 1968. Об отшельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР. Вып. 68. С. 45.
- Иванина Л.И. 1991а. Род Авран — *Gratiola* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 289.
- Иванина Л.И. 1991б. Род Линдерния — *Lindernia* All. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 291.
- Иванина Л.И. 1991в. Род Лужница — *Limosella* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 292.
- Кожеевников А.Е. 2001. Сытевые (сем. *Syraceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). Владивосток: Дальнаука.
- Крюкова М.В. 2013. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. Владивосток: Дальнаука.
- Нечаев А.П., Гапека З.И. 1970. Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1127.
- Нечаев А.П., Нечаев А.А. 1973. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Бот. журн. Т. 58. № 5. С. 404.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Цыренова Д.Ю., Касаткина А.П. 2013. Экологическая структура флоры прибрежных отмелей реки Амур вблизи Хабаровска (Нижний Амур) // Уч. зап. Забайкальского гуманитарно-педагогического ун-та им. Н.Г. Чернышевского. Серия “Естественные науки”. Чита: Изд-во Забайкальск. гос. ун-та. Вып. 48. № 1. С. 58.

Ecological and Anatomical Characteristics of riverbank Plants of Water Currents and Waterbodies of the Lower Amur Region

D. Ju. Tsyrenova^{1, *}

¹*Pacific National University, Khabarovsk, Russia*

^{*}*e-mail: duma@mail.ru*

The results of an ecological and anatomical study of plants in the coastal shallows of rivers and lakes of the Lower Amur region are presented in order to identify their resistance and adaptability to the conditions of existence. 7 stenotopic species were studied. It was revealed that the vegetative organs of plants are characterized by a combination of typical hydromorphic and specific adaptive features. Adaptation of species to sandy-silty shallow habitats is carried out due to histological transformations of the main tissues. The narrow specialization of species does not affect the typical structure of plant organs and does not lead to a simplification of their internal structure. The studied species are more characterized by signs of terrestrial micromorphology (sclerification, suberization and cutinization of tissues) rather than hydrophytic. It is assumed that a specific complex of shallow flora was formed mainly from terrestrial species.

Keywords: *Coleanthus subtilis*, *Dichostylis micheliana*, *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Symphyllocarpus exilis*, *Centipeda minima*, ecological anatomy, Lower Amur region, Russian Far East