



УДК 58.087: 634.511

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *JUGLANS* В УСЛОВИЯХ ЮГО-ЗАПАДА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Т.А. Резанова
В.Н. Сорокопудов
Н.В. Назарова

Белгородский государственный
национальный исследовательский
университет, Россия,
г. Белгород, ул. Победы, 85

e-mail: Rezanova@bsu.edu.ru
sorokopudov@bsu.edu.ru
nazarova@bsu.edu.ru

Проведено морфо-анатомическое исследование листа видов рода *Juglans* в условиях Белгородской области: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cordiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm. Определяли особенности распределения кутикулярного слоя, размеры и форма основных клеток эпидермиса, параметры устьичного аппарата, строение мезофилла, размеры и форма мезофилла. Растения со средней и высокой степенью засухоустойчивости обладают наиболее выраженным кутикулярным слоем на адаксиальной и абаксиальной поверхностях листа, меньшей пропускной способностью устьиц, а также многослойностью столбчатой паренхимы, имеющей клетки вытянутой формы, что имеет существенное значение в эффективности фотосинтеза.

Ключевые слова: *Juglans*, эпидермис, устьица, кутикула, основные клетки, мезофилл.

Введение

Глобальные изменения климата: повышение концентрации CO₂, температуры и засухи – оказывают влияние на физиологические процессы: рост, развитие и продуктивность растений. В современной литературе рассматриваются стратегии повышения жаро- и засухоустойчивости культурных растений, обсуждается вопрос о возможных изменениях в географическом распространении и биоразнообразии видов растений в связи с изменениями климата [9]. Необходимы объективные критерии оценки уровня засухоустойчивости видов и условия их интерпретации. Ряд факторов свидетельствует в пользу того, что в биологии растительного индивидуума имеет немалое значение степень ксероморфности строения его органов. Лист для исследований возникновения ксероморфной структуры объект весьма удобный. Пластичность листа велика. Ксероморфия во многих случаях может появляться, как следствие соответствующих комбинаций окружающих условий.

Для увеличения разнообразия пищевой продукции, особенно в годы с аномальными погодными условиями, проводится интродукция растений в Белгородскую область. Виды из рода *Juglans* наиболее интересны, так как обладают высокими вкусовыми, пищевыми и лечебными качествами [2, 3, 5]. Ядра спелых орехов содержат до 75% масла, белка до 22%, углеводов до 10%, витамины: А, В и С, они очень питательны, используются в пищу свежими и в переработанном виде. Листья содержат дубильные вещества, эфирное масло, инулин, витамины С, В, и Р, провитамины А и фитонциды [16]. В Белгородской области нет ни одной орехоплодной плантации, грецкий орех встречается в основном в частных хозяйствах и изредка используется в озеленении улиц.

Материалы и методы

Объектами исследования стали растения семи видов рода *Juglans*, произрастающих в Ботаническом саду БелГУ, 2001 года посадки: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cordiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm. Контроль – растения вида *J. regia* L., произрастающий в течение длительного времени в Белгородской области.

Учитывалось происхождение видов. Для исследования отбирались листья с годичных приростов (7-й от основания прироста) с учетом их морфологического



адреса, освещенности в утренние часы. Консервация листьев проводилась общепринятым способом в смеси: спирт, вода, глицерин (1:1:1) [14]. Приготовление препаратов эпидермиса проводилось по модифицированной методике [15].

Изучение эпидермиса и его структур проводилось с помощью СМ «Биолам С 13», Микромед-5, бинокля МБС 10 и РЭМ Quanta 200 3D в центре коллективного пользования научным оборудованием БелГУ, программы «ВидиоТест-Мастер».

При анатомическом исследовании учитывались признаки зрелых, полностью сформированных структур при 50-кратной повторности измерений. В средней части листа между жилками подсчитывали концентрацию устьиц абаксиального эпидермиса, измеряли их длину и ширину, степень открытости устьиц (СОУ) [8], их ориентацию и степень погруженности. Находили площадь, удлиненность и степень извилистости антиклинальных стенок основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса. Для этого очерченный периметр клетки делили на ее площадь. РЭМ позволил описать форму основных клеток эпидермиса в трехмерной системе координат. При описании мезофилла находили толщину губчатого и столбчатого мезофилла, число слоев, коэффициент палисадности [1]. Дополнительно измеряли высоту и ширину клеток столбчатой паренхимы, находили их объем [4].

При анализе полученных данных использовалась статистическая обработка по Г. Н. Зайцеву (1984), при помощи пакета программ Microsoft Office.

Обсуждение результатов

Засухоустойчивость – способность растительного организма как можно меньше изменять процессы обмена веществ в условиях недостаточного водоснабжения [7]. Адаптивные возможности организма во многом определяет степень структурированности его тканей. Физиологические функции растительного организма тесно связаны с его морфологическими и анатомическими признаками. Водный дефицит вызывает быструю дифференцировку тканей, что при замедлении общего роста приводит к развитию ксероморфизма.

Цель настоящего исследования – выделить наиболее информативные ксероморфные признаки листа.

По комплексу физиологических показателей нами выяснено, что наиболее засухоустойчивым видом в условиях юга Среднерусской возвышенности оказался орех грецкий, у орехов скального, черного и Зибольда – средняя степень засухоустойчивости, у орехов маньчжурского серого и сердцевидного – низкая степень засухоустойчивости.

Анатомическая структура органа формируется не автономно, не изолированно от внешней среды, она зависит от филогенеза вида и в онтогенезе отражает в какой-то степени весь комплекс биохимических и физиологических процессов, протекающих в растении как едином целом организме в период роста и формирования органа [7].

Устьица. Регуляция водного обмена растений происходит за счет изменения проводимости устьиц [16]. Устьичный аппарат аномоцитный. Замыкающие клетки возвышаются над основными клетками эпидермиса ореха маньчжурского, Зибольда, серого и сердцевидного.

Устьица ореха грецкого и черного находятся на одном уровне с основными клетками эпидермиса, что можно считать проявлением ксероморфизма, так как эти виды более засухоустойчивые, чем другие (рис. 1).

С повышением ксероморфности листьев число устьиц на единицу поверхности снижается [9]. У растений рода *Juglans* концентрация устьиц на единицу поверхности абаксиального эпидермиса по стандартным обозначениям [1] относится к малому и очень малому [7].

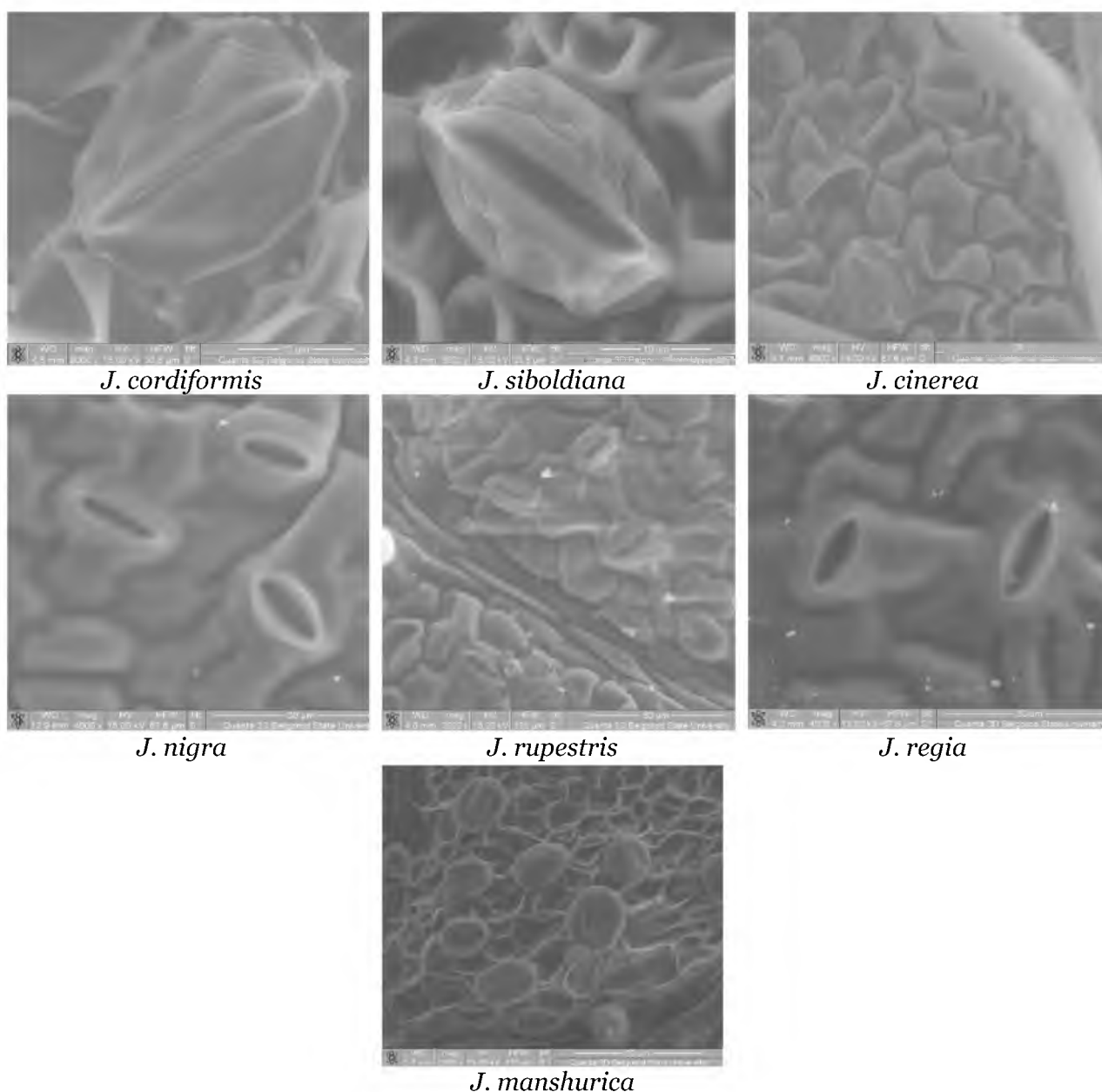


Рис. 1. Абаксиальный эпидермис листьев видов рода *Juglans* (x 8000).

Наибольшая концентрация устьиц наблюдается на нижней поверхности листьев ореха маньчжурского, Зибольда, скального, а наименьшая у ореха сердцевидного, грецкого, серого.

С увеличением ксероморфности строения листовой пластинки отмечается уменьшение размеров устьиц [1]. В нашем эксперименте не найдено прямой зависимости между размерами устьиц и параметрами засухоустойчивости. Наименьшая площадь устьиц отмечена у ореха грецкого и черного, но и у ореха Зибольда и маньчжурского.

Под контролем мезофилла находится открытость устьиц (СОУ). Уменьшение устьичного сопротивления сопряжено с увеличением интенсивности фотосинтеза.

Наименьшая пропускная способность устьиц ореха грецкого, скального и черного (табл. 1). Наибольшая степень открытости устьиц отмечена у ореха маньчжурского и Зибольда, что сопоставимо с высокой интенсивностью транспирации и влагопотерей при шестичасовом увядании.



Особенности кутикулярного слоя. На примере водного статуса клеток и водного потока через клетки, окружающие устьичные поры, в литературных обзорах показано, что кутикула влияет на устьичные реакции через изменение транспирации [13].

Таблица 1

Параметры устьичного аппарата листа видов рода *Juglans* в условиях Белгородской области

Вид	S устьица, мкм ²	СОУ	Число устьиц на 1 мм ²
<i>J. manshurica</i>	265,82±8,64	10,47±1,35	150,0±13,50
<i>J. siboldiana</i>	278,50±17,29	15,35±3,30*	155,5±33,0
<i>J. regia</i>	274,55±17,25	6,17±1,65	81,3±33,0
<i>J. rupestris</i>	375,57±13,43**	8,74±0,466	120,3±4,66
<i>J. cinerea</i>	357,54±16,89**	7,91±1,27	83,33±12,7
<i>J. nigra</i>	250,62±11,27	8,12±0,958	101,5±9,58
<i>J. cordiformis</i>	307,06±8,81	7,48±0,847	73,5±8,47

* – достоверные отличия при уровне вероятности 0,95; ** – при уровне вероятности 0,99 (контроль – *J. Regia*); СОУ – степень открытости устьиц.

Листья ореха грецкого, черного и скального покрыты мощным слоем кутикулы, которая утолщается на эпидермальных клетках, прилегающим к замыкающим клеткам устьиц.

При изучении ультраструктуры оболочки замыкающих клеток устьиц была обнаружена продольная ориентация микрофибрилл (орех маньчжурский, серый, Зибольда, сердцевидный). Диаметр их находится в пределах 430,37-677,26 нм. У ореха грецкого, скального и черного микрофибриллы на поверхности замыкающих клеток устьиц плохо различимы из-за мощного кутикулярного слоя (рис. 1).

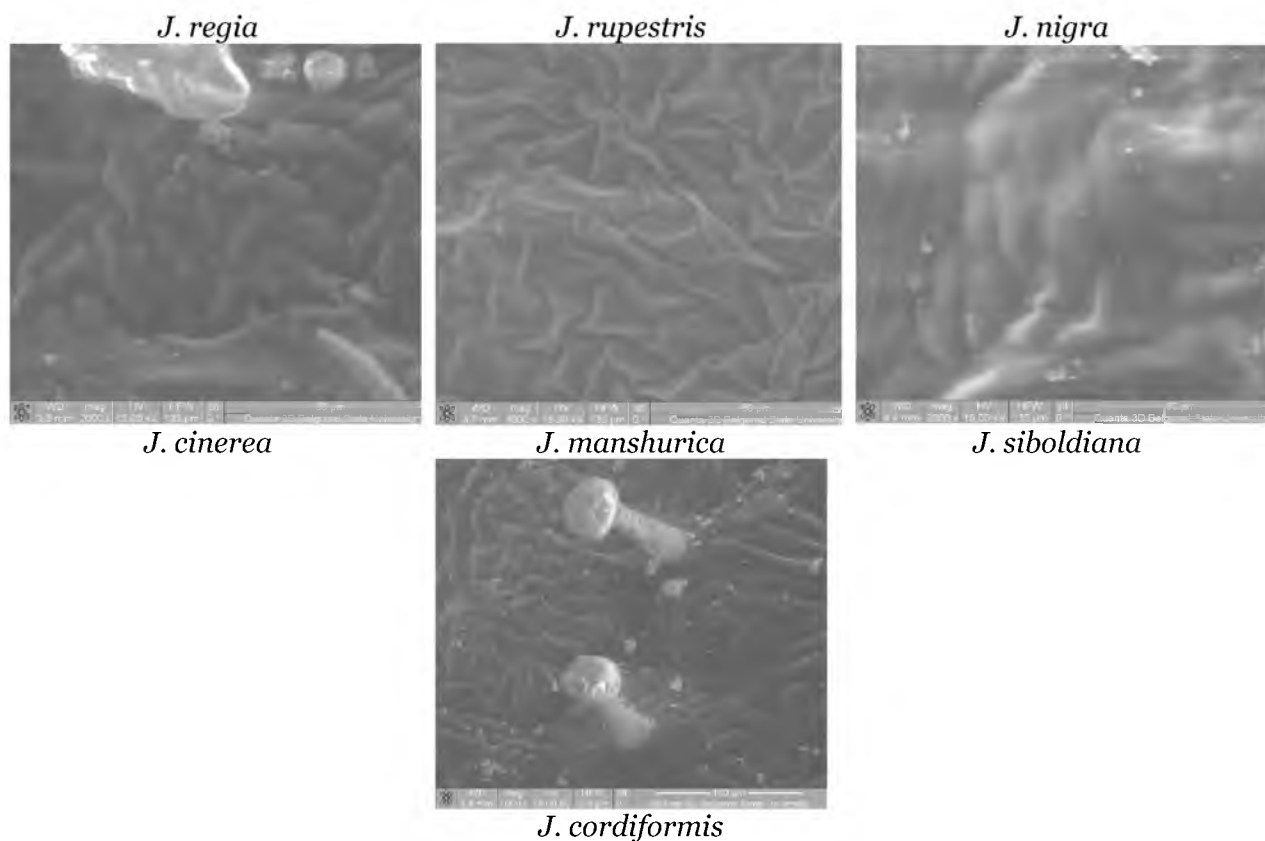


Рис. 2. Адаксиальный эпидермис листьев растений рода *Juglans* в условиях Белгородской области



Орех грецкий, скальный и черный отличаются наиболее мощной кутикулой на поверхности абаксиального эпидермиса. Очертания антиклинальных стенок основных клеток эпидермиса практически не просматриваются. Кутикула образует радиальную складчатость от основания трихом и вокруг крупных устьиц.

Использование компьютерного моделирования показало, что наличие складок микрорельефа изменяет структуру и величину механических напряжений и деформаций в стенках окружающих устьице клеток [13]. Складчатому рельефу на поверхности эпидермиса может принадлежать определенная роль в распространении устьиц. В этом случае он выступает в качестве носителя позиционной информации согласно концепции позиционной информации [11,12].

На адаксиальной поверхности листа кутикула более мощная, чем на абаксиальной (рис. 2). Больше всего она выражена на листьях ореха грецкого, скального, черного и Зибольда, меньше – у ореха маньчжурского, серого, сердцевидного. У ореха скального клетки верхнего эпидермиса образуют складки на поверхности листа, между которых кутикула более мощная. Антиклинальные стенки клеток верхнего эпидермиса неразличимы. У ореха черного распределение воскового налета неравномерное, а у ореха грецкого и Зибольда – однородное.

Заключение

1. Наиболее информативным ксероморфным признаком у видов рода *Juglans* являются особенности распределения кутикулярного слоя по поверхности абаксиального и адаксиального эпидермиса, степень открытости устьиц и их погруженность.

2. Большое значение имеет утолщение кутикулярного слоя между выростами основных клеток эпидермиса, а также особенность распределения кутикулы вокруг устьиц.

Список литературы

1. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев / Под ред. В.М. Шмидта. – Л.: Изд. Ленинградского университета, 1988. — 208 с.
2. Васильев Н.П. Характеристика интродуцированных видов рода *Juglans* L. / Н.П. Васильев, Е.А. Васин // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы Третьей Международной научной конференции (23-25 сентября 2003 г., Санкт-Петербург). – 2003. – С. 179-180.
3. Васин Е.А. Перспективные формы грецкого ореха для Тульской области // Доклады ТСХА. – 2002. – Вып. 274. – С. 444-448.
4. Горышина, Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т.К. Горышина. - Л.:ЛГУ, 1989. - 204с.
5. Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*POACEAE*) и ее экологическое значение // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204-1215.
6. Ибрагимов З.А. Плодоношение ореха грецкого в лесных биоценозах // НАН Азербайджана. Баку. – 2009. – № 5. – С. 60-62.
7. Ионова Е.В. Критерии оценки уровня засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы / Ионова Е.В. // Аграрная наука. – 2009. – №7. – С. 17-18.
8. Кузнецов, М.Н. Адаптивный ответ устьичного аппарата листа черной смородины на загрязнение тяжелыми металлами / М.Н. Кузнецов, Л.В. Голышкин // Состояние и перспективы развития ягодоводства в России (Материалы Всероссийской научно-методической конф. 19-22 июня 2006). – Орел: Издательство ВНИСПК, 2006. – С. 344.
9. Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости растений / М.Д. Кушниренко, С.Н. – Кишинев: «Штиинца», 1991. – 307 с.
10. Моргун В.В. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата / В.В. Моргун, Д.А. Киризий, Т.М. Шадчина // Физиология и биохимия культурных растений к глобальным изменениям климата. – 2010. – Т. 42, № 1. – С. 3-21.



11. Паутов, А.А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей *НАМАМЕЛИДАСЕАЕ* / А.А. Паутов, В.А. Васильева // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, № 3. – С. 338-345.
12. Паутов А.А. Микрорельеф поверхности эпидермы листа цветковых растений — возможный носитель позитивной информации / Паутов А.А., Сапач Ю.Ю. // XI Съезд Русского ботанического общества. Ботанические исследования. Барнаул, 2003. – №2. – С 83.
13. Паутов А.А., Яковлева О.В. Колодяжный С.Ф. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus (Salicaceae)* // Ботанический журнал. – 2002. - Т. 87, №1. - С 63-72.
14. Резанова Т.А. Морфо-анатомические и экологические особенности *Ribes americanum* Mill. при интродукции на юге Среднерусской возвышенности. Автореферат диссертации на соискание звания кандидата наук. Саратов – 2010. – 20с.
15. Резанова Т.А., Сорокопудов В.Н. Некоторые особенности анатомо-морфологического строения *Ribes americanum* Mill. // «Биологически активные соединения природного происхождения: фитотерапия, фармацевтический маркетинг, фармацевтическая технология, ботаника» Материалы международной науч.-практ. конф., – Белгород.: БелГУ 2008. С.133-135.
16. Шведова, О.Е. Структурно-функциональное состояние устьиц при водном и температурном стрессах / О.Е. Шведова, И.Г. Шматько // Физиология и биохимия культурных растений. – 1992. – № 2, Т. 24. – С. 107-116.
17. Щепотьев, Ф.Л. Орехоплодовые лесные культуры / Ф.Л. Щепотьев, А.А. Рихтер, Ф.А. и др. – М.: Лесная пром-ть, 1978. – 256 с.

CRITERIA OF THE ESTIMATION OF LEVEL OF DROUGHT RESISTANCE OF KINDS OF SORT JUGLANS IN THE CONDITIONS OF THE BELGOROD REGION

T.A. Rezanova
V.N. Sorokopudov
N.V. Nazarova

*Belgorod National
 Research University
 Russia, Belgorod,
 Victory street, 85*

*e-mail: Rezanova@bsu.edu.ru
 sorokopudov@bsu.edu.ru
 nazarova@bsu.edu.ru*

Morfo-anatomic research of sheet of kinds of sort Juglands in the conditions of the Belgorod region is conducted: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cordiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm. Defined features of distribution culticular a layer, the sizes and the form of the basic cages epidermis, parameters stomatal the device, a structure mezofil, the sizes and the form mezofil. Plants with average and high degree of drought resistance possess the most expressed a layer on top and bottom surfaces of sheet, smaller throughput устьиц, and also it is a lot of layers paxillate the parenchyma having cages of the extended form that has essential value in efficiency of photosynthesis.

Keywords: *Juglans*, эпидермис, stomata, a cuticle, the basic cages, mezofill.