



УДК: 58.032.3: 58.036.1

АДАПТИВНАЯ РЕАКЦИЯ ЭПИДЕРМИСА ЛИСТА ВИДОВ РОДА *JUGLANS* НА ДЕЙСТВИЕ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

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

Белгородский государственный
национальный исследовательский
университет, 308015,
г. Белгород, ул. Победы, 85.

e-mail: sorokopudov@bsu.edu.ru

Установлено, что наименьшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. regia*, *J. nigra*. Устьица *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* обладают высокой термореактивностью. Устьица *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* характеризуются большой проводимостью при действии 35° С. Основные клетки абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере влаги уменьшают площадь, увеличивается коэффициент извилистости антиклинальных стенок. Основные клетки *J. manshurica* отличаются наименьшей устойчивостью к водному дефициту.

Ключевые слова: *Juglans*, род, виды, устьица, поверхность листа, вода.

Введение

Засуха, приводящая к возникновению водного дефицита в растении, вызывающая временное завядание, отражается на продуктивности растений. Особую чувствительность к засухе растения проявляют в критические периоды потребности в воде. Выживаемость организмов, способность сохранять продуктивность в крайних условиях существования, несомненно, зависит от молекулярных, клеточных и тканевых систем. Физиологические функции должны гарантировать приспособленность растений к определенным интервалам колебаний факторов среды [6].

Наземные растения постоянно теряют огромное количество воды через устьица, которые они должны держать открытыми для поддержания нормального газообмена и фотосинтеза. Понимание того, как растения регулируют водный обмен очень важно для разработки подходов к повышению устойчивости растений в изменяющихся условиях внешней среды [4]. В литературе основное внимание сосредоточено на изучение роли устьиц в регуляции водного обмена.

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]. В Белгородской области нет ни одной орехоплодной плантации, грецкий орех встречается в основном в частных хозяйствах и изредка используется в озеленении улиц.

Задача исследования – изучить роль устьиц и основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса в регуляции водного обмена листа видов рода *Juglans*.

Методы исследований

Объектами исследования стали растения семи видов рода *Juglans*, произрастающих в Ботаническом саду НИУ «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. в фенофазу формирования плодов. Контроль – растения вида *J. regia* L., произрастающий в течение длительного времени в Белгородской области. Учитывалось происхождение видов.



Исследовались листья после воздействия температур 27, 30, 35, 40° С в течение 40 минут при влажности воздуха 54% при исключении подачи воды корневой системы. Находили водный дефицит, взвешивая лист до и после термического воздействия. Комплексная оценка засухоустойчивости осуществлялась согласно методике Никитского ботанического сада (Кормилицын, Голубева, 1970).

Для исследования отбирались листья с годичных вегетативно-плагиотропных приростов (7-й от основания прироста), из средней части кроны, с учетом их морфологического адреса, освещенности в утренние часы. Консервация листьев проводилась общепринятым способом в смеси: спирт, вода, глицерин (1:1:1). Приготовление препаратов эпидермиса проводилось по модифицированной методике [8].

Изучение эпидермиса и его структур проводилось с помощью СМ «Биолам С 13», Микромед-5, бинокюляра МБС 10 и РЭМ Quanta 200 3D в центре коллективного пользования научным оборудованием БелГУ, программы «ВидеоТест-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) [5], 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 анализе полученных данных использовалась статистическая обработка по Г. Н. Зайцеву (1984), при помощи пакета программ Microsoft Office.

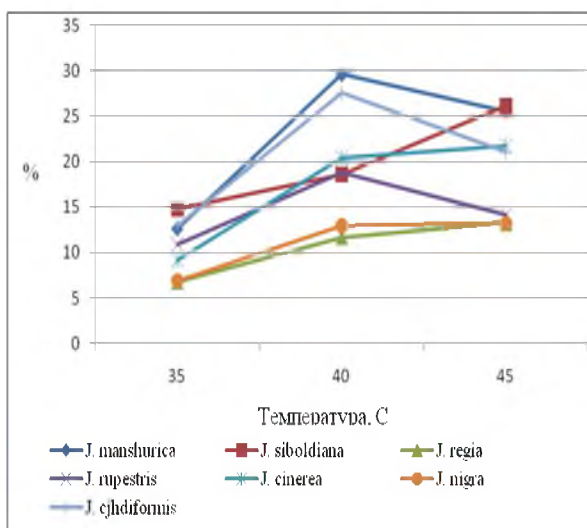
Результаты исследований

Термическое воздействие на листья видов рода *Juglans* приводят к увеличению водного дефицита (рис. 1 А). Наименьшая водоудерживающая способность листа при всех температурах отмечается у видов *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. siboldiana* (ткани листа теряют до 30% воды от своей массы), а наименьшая – для *J. regia*, *J. nigra* (до 14% воды от своей массы). Для видов *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. rupestris*

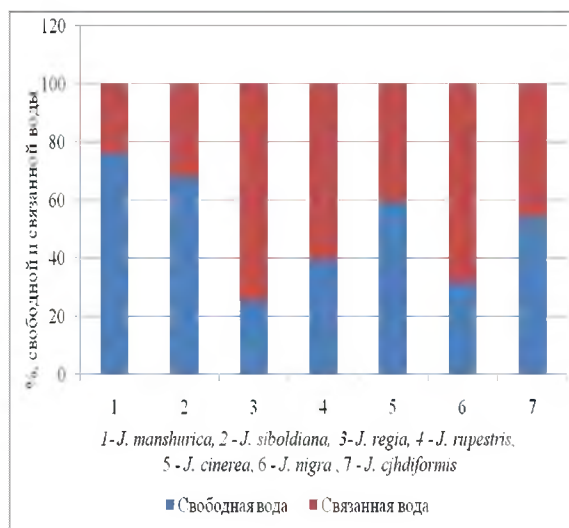
интенсивность транспирации максимальна при воздействии 40°С, а при воздействии

45°С потеря влаги существенно снижается. Для *J. siboldiana*, *J. regia*, *J. nigra*, *J. cine-*

rea влагопотеря наибольшая при воздействии 45°С.



А. Влагопотеря при термическом воздействии



Б. Соотношение свободной и связанной воды

Рис. 1. Характеристика водного режима листьев видов рода *Juglans*

Водоудерживающая способность имеет прямую зависимость от соотношения свободной и связанной воды. По нашим данным *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. siboldiana*, *J. cinerea* имеют наибольшую долю свободной воды по отношению к оводненности тканей листа, чем у других видов (рис 1 Б).

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. Большое значение имеет утолщение кутикулярного слоя между выростами основных клеток эпидермиса, а также особенность распределения кутикулы вокруг устьиц. Устьица на абаксиальной поверхности *J. regia*, *J. nigra*, *J. rupestris* отличаются утолщенным на поверхности слоем кутикулы, устьица *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. siboldiana*, *J. cinerea* находятся на поверхности эпидермиса и не имеют выраженного кутикулярного слоя [7].

Реакция устьиц на изменение температуры при постоянной влажности воздуха (54%). Состояние устьичного аппарата в значительной степени определяет водный баланс растений и интенсивность ассимиляции CO_2 , что отражается на характере продукционного процесса. В условиях глубокой засухи возможны нарушения структура устьичного аппарата и снижалась способность устьиц регулировать ширину устьичной щели. При нарастании засухи наблюдается изменение интенсивности фотосинтеза, что обусловлено закрыванием устьиц и уменьшением поглощения CO_2 , что ведет к падению синтеза крахмала и сахаров [9].

Высокая интенсивность транспирации обусловлена увеличением устьичной проводимости. При 27⁰С наибольшая устьичная проводимость наблюдалась у *J.*

manshurica, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* (рис. 2).

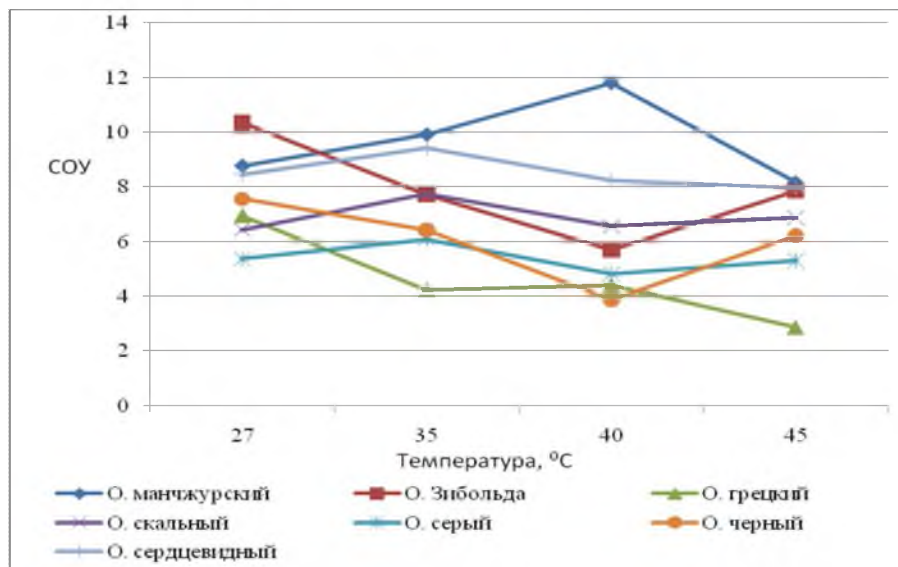


Рис. 2. Динамика степени открытости устьиц при термическом воздействии

При 35-40⁰С наибольшая СОУ у *J. manshurica*, *J. siboldiana*, что сопоставимо с

высокой интенсивностью транспирации листьев этих видов при воздействии температур (рис. 1 А), а так же наибольшей долей свободной воды в тканях листа (рис. 1Б). Среди изучаемых видов наименьшей интенсивностью транспирации и пропускной способностью устьиц обладают листья ореха грецкого (рис. 2), для которого доля свободной воды в тканях листа наименьшая.

Для **грецкого ореха** потеря воды не превышает 12 % от массы листа

(рис. 1 А). Проводимость устьиц снижается при повышении температуры на 8⁰С,

держится на одном уровне при 35-40⁰С и значительно уменьшается при 45⁰С. Усть-

ица полностью закрываются при 40⁰С (рис. 3 Б). Площадь замыкающих клеток уве-

личивается к 35⁰С и резко падает к 40С (рис. 3 А). Таким образом, устьица листьев *J.*

regia обладают высокой термореактивностью, что подтверждает литературные данные [10], и некоторой устойчивостью тургора замыкающих клеток при температуре



27-35⁰С. Доказано, что быстрое закрытие устьиц у грецкого ореха при глубоком водном дефиците предотвращает кавитацию сосудов ксилемы [11]. Кавитация может вызвать раннее опадение листьев.

Орех черный характеризуется также высокой реактивностью устьиц и поддержанием тургора замыкающих клеток при действии температур 27-35⁰С (рис. 3).

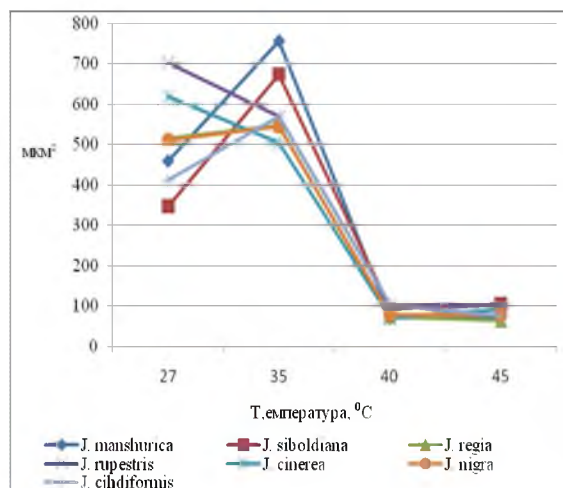
Однако при критическом термическом воздействии (45⁰С) нарушается регуляторная способность устьиц, они открываются (рис. 3 Б).

Орех скальный характеризуется незначительным уменьшением проводимости устьиц при действии температур 27-45⁰С (рис. 2). Потеря влаги не превышает

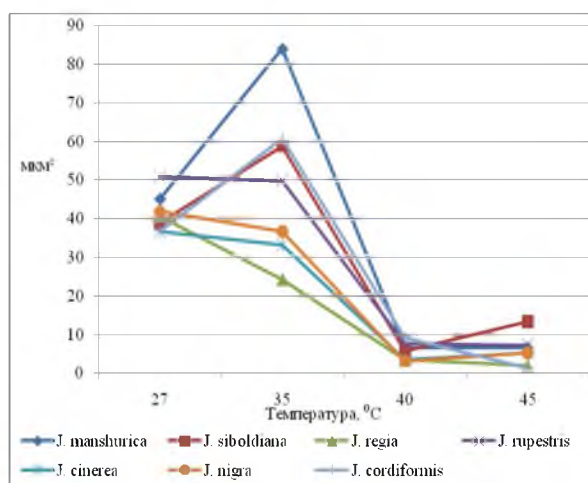
20%, снижется при действии 45⁰С. С повышением силы стрессового воздействия уменьшается размер замыкающих клеток (в следствие снижения тургора), а также

закрывается устьичная щель (рис. 3). Таким образом, при 27-35⁰С проводимость

устьиц не уменьшается, сохраняются условия для оптимального газообмена и фотосинтеза.



А. Площадь замыкающих клеток



Б. Площадь устьичной щели



Рис. 3. Характеристика устьиц при температурном воздействии

Ткани *J. siboldiana* при увеличении стрессового воздействия температур увеличивают потерю воды (до 30% от массы листа) (рис. 1 А). При повышении темпе-

ратуры на 8⁰С площадь устьичной щели и замыкающих клеток растёт при действии

27-35⁰С и резко снижается при 40-45⁰С (рис. 3).

Ткани *J. cinerea* при повышении температуры увеличивают потерю воды (до 22% от массы листа) (рис. 1 А). СОУ практически не изменяется при увеличении стресса (рис 2). Размеры замыкающих клеток и устьичной щели значительно снижа-

ются к 40⁰С (рис. 3).

Орех маньчжурский отличается высокой потерей влаги при действии температур (27-45⁰С). Наибольшая потеря влаги при действии 40⁰С (30% от массы листа)

(рис. 1 А). СОУ ореха маньчжурского достоверно больше, чем у *J. regia* (рис. 2). Про-

водимость устьиц увеличивается к 40⁰С, только при действии 45⁰С снижается. При

35⁰С пропускная способность устьиц увеличивается (растет площадь замыкающих

клеток и устьичной щели). При 40-45⁰С площадь устьица и устьичной щели значи-

тельно снижается (рис. 3).

Ткани листа *J. cordiformis* при температурном воздействии теряют до 30% влаги от массы листа (рис. 1 А). СОУ при температурном воздействии незначительно снижается (рис. 2). Площадь устьичной щели и замыкающих клеток растёт при дей-



ствии температур до 35⁰С и значительно снижается при действии температур 40-45⁰С (рис. 3).

В нашем исследовании не всегда наблюдается отрицательная корреляция между нарастанием водного дефицита и проводимостью устьиц. У *J. siboldiana*, *J. nigra* с увеличением водного дефицита устьица не снижают свою проводимость, что свидетельствует о нарушении структуры устьичного аппарата при термическом стрессе и снижении способности устьиц регулировать ширину устьичной щели.

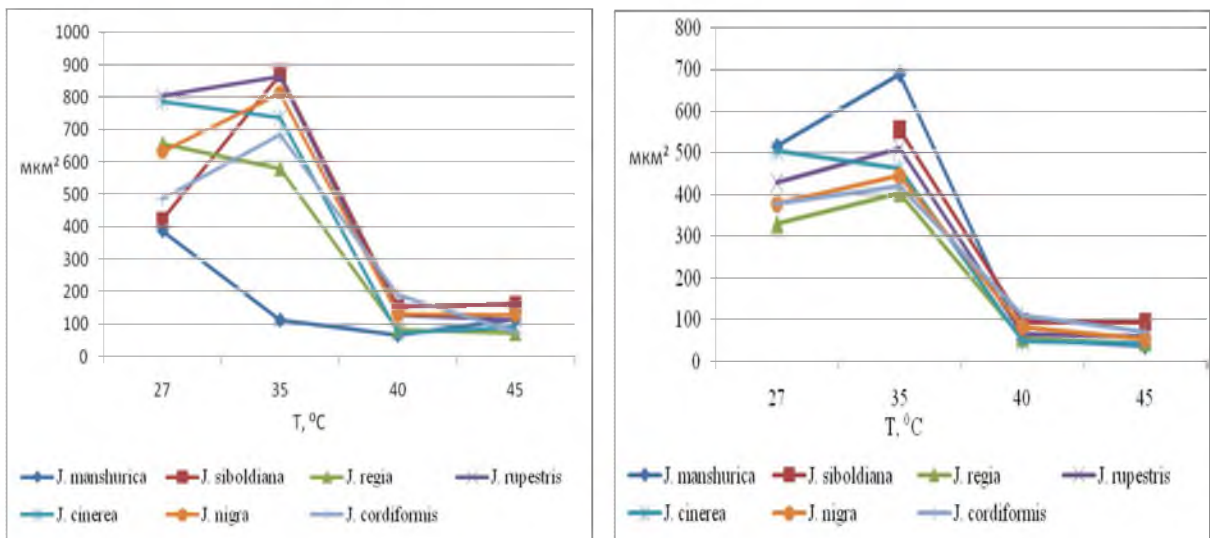
Реакция основных клеток адаксиального абаксиального эпидермиса на изменение температуры при постоянной влажности воздуха (54%). Основное внимание исследователей сосредоточено на изучении роли устьиц в регуляции водного обмена [4]. При температурном воздействии мы исследовали изменения, происходящие с основными клетками абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере тканями листа влаги. Уменьшение тургора при потере волаги ведет к уменьшению площади основных клеток, этому процессу препятствует клеточная стенка, а также кутикулярный слой на поверхности эпидермиса. Самые значи-

тельные уменьшения площади клеток происходит при действии температур 40-45⁰С.

Основные клетки адаксиального эпидермиса *J. manshurica* при увеличении стрессового воздействия значительно снижают свою площадь уже при действии 35⁰С, что свидетельствует о более низкой устойчивости к влагопотере. Причиной такой реакции может быть отсутствие кутикулярного слоя на поверхности эпидермиса, а также тонкая клеточная стенка [7].

Площадь основных клеток адаксиального эпидермиса *J. siboldiana*, *J. nigra*, *J. cordiformis*, *J. rupestris* при действии 35⁰С несколько увеличивается (рис. 4). Эти

клетки имеют выпуклую проекцию [7], при снижении тургора клетки уплощаясь увеличивают тангентальную поверхность.



А. Адаксиальный эпидермис

Б. Абаксиальный эпидермис

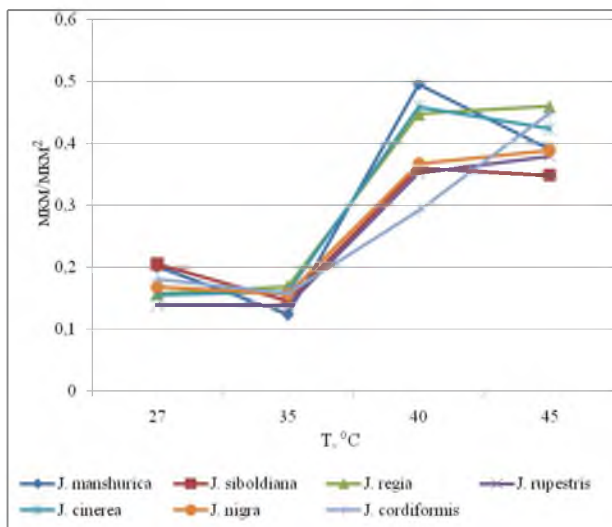
Рис. 4. Площадь основных клеток эпидермиса при температурном воздействии

Площадь основных клеток абаксиального эпидермиса при действии 35⁰С не-

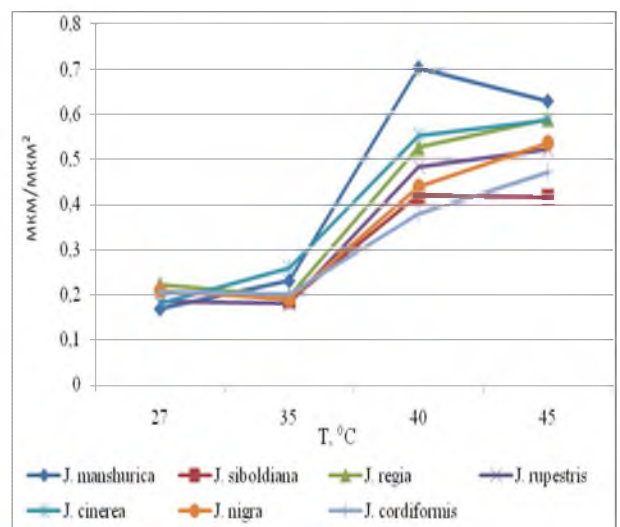
значительно увеличивается, и существенно уменьшается при 40-45⁰С.

Больше всех варьирует площадь основных клеток абаксиального эпидермиса *J. manshurica*, что объясняется отсутствием кутикулярного слоя на поверхности эпидермиса и тонкой клеточной стенкой.

Снижение тургорного давления в клетках ведет к увеличению извилистости антиклинальных стенок (рис. 5).



А. Адаксиальный эпидермис



Б. Абаксиальный эпидермис



Рис. 5. Коэффициент извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермиса при температурном воздействии.

Наиболее значимые изменения коэффициента извилистости антиклинальных стенок наблюдаются у основных клеток *J. manshurica*, что подтверждает предположение о уменьшении сопротивления клеточной стенки большой влагопотере.

Таким образом, очевидно, что основные клетки эпидермиса играют регуляторную роль в водообмене во время засухи и действия высоких температур. Тонкая клеточная стенка и невыраженный кутикулярный слой основных клеток уменьшают сопротивляемость тканей листа стрессовому действию высоких температуры, способствуют увеличению водного дефицита, что характерно для *J. manshurica*.

Принято считать уменьшение объема основных клеток эпидермиса и увеличение извилистости антиклинальных стенок – признаком ксероморфности. Для изучаемых видов, возможно, эти признаки – показатель действия засухи, высоких температур, наличия значительного водного дефицита. Признаком ксероморфности является способность сохранять высокую продуктивность в засушливых условиях.

Выводы

1. Наименьшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, что сопоставимо с большой долей свободной воды в тканях листа; наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. regia*, *J. nigra*.

2. Устьица *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* обладают высокой терморективнойностью, проводимость устьиц значительно снижается к 40⁰С, устьица имеют выраженный кутикулярный слой на поверхности. Устьица *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* характеризуются большой проводимостью при действии 35⁰С, отличительной особенностью устьиц – отсутствие выраженного кутикулярного слоя на поверхности, выступающее их положение над поверхностью эпидермиса.

3. Основные клетки абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере влаги уменьшают площадь, увеличивается коэффициент извилистости антиклинальных стенок. Увеличение толщины клеточной стенки, выраженности кутикулярного слоя на поверхности основных клеток увеличивает устойчивость клеток эпидермиса к влагопотере. Основные клетки *J. manshurica* отличаются наименьшей устойчивостью к водному дефициту (особенно основные клетки адаксиального эпидермиса).

Список литературы

1. 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.
2. Васин Е.А. Перспективные формы грецкого ореха для Тульской области // Доклады ТСХА. – 2002. – Вып. 274. – С. 444-448.
3. Ибрагимов З.А. Плодоношение ореха грецкого в лесных биоценозах // НАН Азербайджана. Баку. – 2009. – № 5. – С. 60-62.
4. Кудоярова, Г.Р. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях / Г.Р. Кудоярова, Д.С. Веселов, Р.Г. Фанзов, С.В. Веселова, Е.А. Иванов, Р.Г. Фархутдинов // Физиология растений, 2007, том 54, № 1, с. 54-58.



5. 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 ВНЛИСПК, 2006. – С. 344.

6. Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости растений / М.Д. Кушниренко, С.Н. – Кишинев: «Штиинца», 1991. – 307 с.

7. Резанова Т.А. Засухоустойчивость некоторых видов рода *Juglans* в условиях юго-запада среднерусской возвышенности / Т.А. Резанова, В.Н. Сорокопудов, Н.В. Назарова // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Естественные науки, - № 9 (104) 2011, Вып. 15/1. – С.302-307.

8. Резанова Т.А. Некоторые особенности анатомо-морфологического строения *Ribes americanum* Mill. / Т.А. Резанова, В.Н. Сорокопудов // «Биологически активные соединения природного происхождения: фитотерапия, фармацевтический маркетинг, фармацевтическая технология, ботаника» Материалы международной науч.-практ. конф., – Белгород.: БелГУ 2008. С.133-135.

9. Шведова, О.Е. Структурно-функциональное состояние устьиц при водном и температурном стрессах / О.Е. Шведова, И.Г. Шматко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1992. – № 2, Т. 24. – С. 107-116.

10. Cochard Hervé Putative Role of Aquaporins in Variable Hydraulic Conductance of Leaves in Response to Light / Herve´ Cochard, Jean-Ste´ phane Vennis, Te´ te` Se´ ve´ rien Barigah, Nicole Brunel, Ste´ phane Herbette, Agne`s Guilliot, Melvin T. Tyree, and Soulaïman Sakr // Plant Physiology, January 2007, Vol. 143, pp. 122–133. (10).

11. Cochard Hervé Unraveling the Effects of Plant Hydraulics on Stomatal Closure during Water Stress in Walnut / Herve Cochard, Lluís Coll, Xavier Le Roux, and Thierry Ameglio // Plant Physiology, January 2002, Vol. 128, pp. 282–290. (11).

ADAPTIVE REACTION ЭПИДЕРМИСА OF SHEET OF KINDS OF SORT *JUGLANS* TO ACTION OF HIGH TEMPERATURES

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

Belgorod National Research
University, Belgorod,
Pobedy str., 85.

e-mail:
sorokopudov@bsu.edu.ru

It is established that the least water-retaining ability leaves *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, the greatest water-retaining ability leaves *J. regia*, *J. nigra*. Устьица *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* possess high thermoreactance. Устьица *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* are characterized by the big conductivity at action 35 ° With. The basic cages abaxial and адаксиального эпидермиса at moisture loss reduce the area, the factor of tortuosity of anticlinal walls increases. The basic cages *J. manshurica* differ the least stability to water deficiency.

Key words: *Juglans*, a sort, kinds, coma, a sheet surface, Water.