

УДК 581.822

Строение нектарников у некоторых видов секции *Limniris* (Tausch) Mathew рода *Iris* L.

Structure of floral nectaries in some species of section *Limniris* (Tausch) Mathew of genus *Iris* L.

Журбенко П. М., Муравник Л. Е.

Zhurbenko P. M., Muravnik L. E.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: pj_28@mail.ru

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

Реферат. Даны описания морфологического и анатомического строения, а также ультраструктуры клеток нектарников у 8 представителей секции *Limniris* рода *Iris*: *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. lactea*, *I. uniflora*, *I. brevicaulis*, *I. graminea*, *I. longipetala*. Найдены отличительные признаки для каждого вида.

Summary. The morphological and anatomical structure, as well as the ultrastructure of the cells of the nectaries are described for 8 representatives of the *Iris* section *Limniris*: *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. lactea*, *I. uniflora*, *I. brevicaulis*, *I. graminea*, *I. longipetala*. The distinctive features for each species were found.

Введение

Род *Iris* L. (*Iridaceae*) включает в себя более 260 видов, распространенных в умеренных регионах Северного полушария. Из них около 90 видов относятся к подроду *Limniris* (Tausch) Spach. Большинство видов подрода принадлежит секции *Limniris* (Tausch) Mathew, которая делится на 16 серий (Mathew, 1989). Согласно молекулярным исследованиям, данная секция является полифилетической благодаря филогенетическому положению серий *Spuria* (Diels) Lawrence и *Longipetalae* (Diels) Lawrence (Wilson, 2011; Crespo et al., 2015). В поисках новых признаков, которые позволили бы пролить свет на систематику рода, мы обратили внимание на строение нектарников. Ранее было показано, что локализация и анатомия нектарников рода *Iris* являются видоспецифичными (Daumann, 1935). Весомый вклад в углубление структурных исследований может внести электронная микроскопия.

Материалы и методы

В работе рассматриваются представители 8 серий секции *Limniris*. Материал был взят из коллекции иридация Ботанического института им. В. Л. Комарова. Цветки собирали в период активной фазы цветения. Элементы околоцветника фиксировали по стандартной методике для электронной микроскопии. Для анатомических исследований фиксированный материал дегидратировали в серии спиртов возрастающей концентрации и ацетоне, после чего заливали в эпоксидные смолы. Полутонкие срезы (2 мкм) окрашивали 0,05%-ным раствором толуидинового синего. Наблюдения осуществляли в световом микроскопе AxioCam MRc5 с программным обеспечением ZEN 2 (Carl Zeiss). Ультратонкие срезы (80 мкм) окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе Hitachi 600.

Результаты

Серия *Sibiricae* (Diels) Lawrence. *I. delavayi* Micheli. Клетки нектарника расположены на внутренней стороне трубки венчика на расстоянии 0,5 мм от ее основания. Они представляют собой слой, занимающий до 1/2 высоты и 1/5 толщины трубки.

Клетки эпидермального слоя имеют палисадную форму. Некоторые из них делятся периклиально, при этом верхняя из двух дочерних клеток оказывается приподнятой над соседними. Клетки нектароносной паренхимы сильно вакуолизированы, имеют изодиаметрическую форму и образуют 5–8 слоев. Клетки основной паренхимы составляют 15–20 слоев, при этом каждая клетка в несколько раз больше клеток нектарника. Проводящие пучки локализируются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах видно, что оболочка эпидермальных клеток покрыта кутикулой, образующей множественные выросты. В связи с этим, внутренняя поверхность трубки венчика оказывается в значительной степени шероховатой. В цитоплазме эпидермальных клеток присутствует обильный агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР), цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), лейкопласты с раздутыми ламеллами и пластоглобулами, а также митохондрии. В нектароносной паренхиме АЭР образует густую сеть, аппарат Гольджи (АГ) отчленяет многочисленные пузырьки. В цитозоле имеются осмиофильные включения.

Серия *Tripetalae* (Diels) Lawrence. *I. setosa* Pall. ex Link. В раскрывшемся цветке нектар выделяется дискретными каплями на внутренней поверхности трубки околоцветника и не заполняет трубку целиком. Клетки нектарника расположены на всем протяжении внутренней части трубки на расстоянии 1,5 мм от ее основания и до места срастания долей венчика. Нектарник представляет собой крупное образование, вдающееся в полость трубки венчика вплоть до ее середины.

На поперечных срезах эпидерма нектарника представлена смыкающимися столбчатыми клетками, апикальная часть которых вытягивается, приподнимаясь над соседними клетками на 1/4 высоты. Некоторые клетки эпидермы делятся периклиально. Нектароносная паренхима в наиболее развитой части представлена 20–25 слоями, содержащими слабо вакуолизированные изодиаметрические клетки. Основная паренхима состоит из 16–20 слоев вакуолизированных клеток большего размера, чем клетки нектарника. Большое число проводящих пучков образует разветвленную сеть в нектароносной паренхиме. В клетках нектароносной и основной паренхимы хорошо заметны многочисленные пластиды. Структурной особенностью нектарников у растений этого вида является формирование разрывов, которые затрагивают не только эпидермальную ткань, но и нектароносную паренхиму. При этом содержимое клеток выбрасывается в полость трубки венчика.

На электронных фотографиях наружная стенка эпидермальных клеток покрыта кутикулой, образующей выросты. Под ней иногда формируется субкутикулярная полость. В местах разрывов эпидермы наблюдаются извержения содержимого клеток, в результате которых в секрете обнаруживаются остатки органелл и фрагменты мембран. В клетках эпидермы присутствуют ядра неправильной формы, рибосомы, собранные в полисомы, обильный АЭР, цистерны ГЭР, активный АГ, от диктиосом которого отделяются крупные секреторные пузырьки, и амилопласты, содержащие не только крахмальные зерна, но и многочисленные пластоглобулы. В клетках нектароносной паренхимы ядра имеют неправильную форму; основными органеллами цитоплазмы являются цистерны ГЭР, трубочки АЭР, амилопласты, митохондрии и пероксисомы.

Серия *Laevigatae* (Diels) Lawrence. *I. laevigata* Fisch. Внутренняя поверхность трубки венчика имеет холмистую поверхность с узкими щелеобразными углублениями. Как и у *I. setosa*, нектарник расположен на расстоянии 1,5 мм от основания трубки и до места срастания долей венчика, занимая до 2/5 ширины трубки. Клетки эпидермального слоя изодиаметрической формы, некоторые из них делятся периклиально. Клетки нектароносной паренхимы имеют высокую степень вакуолизации и представлены 18–23 слоями. Клетки основной паренхимы составляют 20–25 слоев, при этом каждая клетка в несколько раз больше клеток нектарника.

На ультратонких срезах в клетках нектароносной паренхимы присутствуют элементы ГЭР и АЭР, диктиосомы с секреторными пузырьками, две популяции пластид (лейкопласты и амилопласты), митохондрии, пероксисомы, липидные капли. Для лейкопластов характерно формирование чашевидных инвагинаций и наличие мелких пластоглобул.

Серия *Ensatae* (Diels) Lawrence. *I. lactea* Pall. В период цветения наблюдается активное выделение нектара, который после заполнения трубки венчика вытекает наружу в местах срастания долей

околоцветника. Нектарник расположен компактно на внутренней стороне трубки околоцветника, в ее базальной части, на расстоянии 0,2 мм от основания трубки венчика. На продольном срезе хорошо заметны размеры: высота 1–1,5 мм и выпячивание внутрь трубки до 1/3 ее ширины. Клетки эпидермы почти полностью смыкаются друг с другом. Они имеют изодиаметрическую форму и покрыты кутикулой, которая может отходить от поверхности стенки, образуя субкутикулярную полость, общую для нескольких соседних клеток. В период активной секреции слой эпидермы целиком отходит от подлежащих клеток паренхимы, образуя заметную щель. Клетки нектароносной паренхимы слабо вакуолизованы, составляют 11–15 слоев и не отличаются от клеток эпидермы по форме и размерам. Основная паренхима состоит из 30–35 слоев более крупных, сильно вакуолизованных клеток. Крупные проводящие пучки подходят к нектароносной ткани и разветвляются в ней.

Наружная стенка эпидермальных клеток местами образует протуберанцы. Кутикула извилистая, формирует складки. Нижняя стенка клеток эпидермы, обращенная в сторону нектароносной паренхимы, имеет темное уплотнение. Для цитоплазмы эпидермальных клеток характерен обильный АЭР, пронизывающий весь цитозоль. В клетках нектароносной паренхимы присутствуют ядра неправильной формы, лейкопласты с пластоглобулами и митохондрии.

Серия *Ruthenicae* (Diels) Lawrence. *I. uniflora* Pall. ex Link. Клетки эпидермального слоя чуть вытянуты в вертикальном направлении и смыкаются друг с другом на некотором удалении от верхней тангентальной стенки. Нектароносная паренхима представлена 7–11 слоями клеток средней степени вакуолизации. Основная паренхима представлена 12–16 слоями клеток, по размерам существенно больше, чем клетки нектарника. Проводящие пучки локализуются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах видно, что эпидермальные клетки покрыты извилистым слоем кутикулы, которая в некоторых местах образует складки. На границе между клеточной стенкой и кутикулой, а также на границе между стенкой и плазмалеммой хорошо выявляется темный слой. Такое же уплотнение присутствует на антиклинальных стенках клеток эпидермы. Ядра клеток нектароносной паренхимы имеют достаточно развитую поверхность. Среди компонентов цитоплазмы заметны цистерны ГЭР, диктиосомы с мелкими пузырьками, лейкопласты с многочисленными пластоглобулами, митохондрии, липидные капли, а также довольно крупные пероксисомы.

Серия *Hexagonae* (Diels) Lawrence. *I. brevicaulis* Raf. Мощная нектароносная ткань располагается на всем протяжении трубки венчика, от основания трубки до места срастания долей околоцветника. Клетки эпидермального слоя имеют палисадную форму. Изодиаметрические клетки нектароносной паренхимы слабо вакуолизованы и образуют слой мощностью 17–24 клеток. В них хорошо заметны многочисленные пластиды. Клетки основной паренхимы образуют 19–25 слоев и на поперечном разрезе достигают размера, в несколько раз большего нектароносных клеток. В ткани нектарника наблюдается большое количество проводящих пучков.

На ультратонких срезах в клетках нектароносной паренхимы наблюдаются цистерны ГЭР, многочисленные амилопласты, митохондрии.

Серия *Spuriae*. *I. graminea* L. В период активного цветения нектар выделяется обильно и заполняет всю полость трубки околоцветника. Отдельные капли секрета появляются и на его наружной поверхности. Следует отметить, что нектар у растений этого вида привлекателен для муравьев, которых можно встретить практически на каждом распустившемся цветке.

Нектароносная ткань располагается дискретно вдоль внутренней поверхности трубки венчика. Ее локализацию можно обнаружить по формированию отдельных групп клеток, насчитывающих от 30 до 50 шт., заметно приподнятых над уровнем эпидермы.

На поперечном срезе трубки венчика клетки эпидермального слоя нектарника смыкаются друг с другом на некотором удалении от верхней тангентальной стенки, в отличие от плотно прилегающих клеток основной эпидермы, лежащих между вздутиями. В зоне вздутий эпидерма нектарника отходит от клеток нектароносной паренхимы, образуя полости. Нектароносная паренхима представлена 6–9

слоями изодиаметрических, вакуолизированных клеток. Клетки основной паренхимы состоят из 16–20 слоев. Они большего размера, чем нектароносная паренхима, и содержат хлоропласты. Проводящие пучки локализируются в основной паренхиме и не заходят в нектароносную ткань.

На электронных фотографиях видно, что клетки эпидермы покрыты оболочкой, снаружи имеющей уплотнение. В местах, где эпидерма приподнимается, отходя от клеток нектароносной паренхимы, нижняя стенка этих клеток, обращенная внутрь трубки венчика, также образует темный слой. На поверхности кутикулы присутствуют осмиофильные отложения. В цитоплазме клеток эпидермы имеются элементы АЭР, лежащие по периферии, диктиосомы с мелкими пузырьками, митохондрии и пероксисомы. Пластиды представлены лейкопластами округлой или овальной формы, иногда с чашевидными инвагинациями. В пластидной строме находятся пластоглобулы.

Серия *Longipetalae*. *I. longipetala* Herb. Нектарник расположен на внутренней стороне трубки венчика и начинается от основания пестика. Занимает до 2/3 высоты и 1/4 ширины трубки. Клетки эпидермального слоя плотно смыкаются друг с другом, некоторые сильно вакуолизированы. Они имеют выраженную кубическую форму, так же, как и следующий за ними ряд клеток. Нектароносный слой представлен 6–9 рядами сильно вакуолизированных клеток, имеющих округлую или овальную форму, с неровными контурами. Клетки основной паренхимы образованы 18–22 слоями, имеют округлую форму, на срезе во много раз превышают клетки нектарника. Проводящие пучки локализируются на уровне нижних слоев нектароносной паренхимы.

На ультратонких срезах заметна извилистая кутикула. Ядра клеток нектароносной паренхимы имеют очень развитую форму. Среди основных органелл цитоплазмы хорошо видны цистерны ГЭР, трубочки АЭР, диктиосомы, лейкопласты с пластоглобулами, митохондрии, крупные пероксисомы и липидные капли. В вакуолях присутствуют осмиофильные включения.

Обсуждение. Изученные нами виды имеют различия в локализации и анатомии нектарников. Различия касаются строения всех тканей. Клетки эпидермального слоя отличаются по форме, степени срастания друг с другом и степени подъема эпидермы над нектароносной паренхимой. К важным признакам нектароносной паренхимы относится число слоев клеток. Так, *I. setosa*, *I. laevigata*, *I. brevicaulis* и *I. lactea* имеют наиболее развитые нектарники. Наименьшее число слоев клеток нектарника наблюдается у *I. delavayi*, *I. uniflora* и *I. longipetala*. Средняя по размерам нектароносная паренхима присутствует у *I. graminea*. Межклетники присутствуют только у одного вида – *I. graminea*, тогда как у всех остальных видов клетки нектарника плотно примыкают друг к другу. Важным признаком является локализация проводящих пучков. У *I. laevigata*, *I. setosa*, *I. lactea* и *I. brevicaulis* в нектароносной паренхиме формируется разветвленная сеть пучков, у *I. delavayi*, *I. uniflora* и *I. longipetala* пучки локализируются на уровне нижних слоев нектарника, а у *I. graminea* они закладываются только в основной паренхиме. Различается и механизм секреции. Оказалось, что у *I. setosa*, в отличие от других видов, наблюдаются дискретные разрывы эпидермального слоя с высвобождением содержимого клеток наружу.

Исследованные растения имеют видоспецифические особенности ультраструктуры клеток нектарника. Так, наиболее развитую кутикулу, образующую выросты, имеют *I. delavayi* и *I. setosa*. У видов *I. lactea*, *I. uniflora* и *I. longipetala* кутикула образует складки. Ровная кутикула обнаружена у *I. graminea*. Хлоропласты с чашевидными инвагинациями присутствуют у *I. setosa*, *I. laevigata* и *I. graminea*. Важным признаком является наличие амилопластов, накапливающих крахмал. Данные пластиды были обнаружены у видов *I. delavayi*, *I. setosa*, *I. laevigata* и *I. brevicaulis*.

На основании полученных данных можно говорить о значительных различиях в строении нектарников у представителей секции *Limniris*. Особенности строения секреторной ткани являются важными морфологическими признаками, которые необходимо учитывать при изучении филогении и составлении системы рода.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания по плановой теме «Коллекции живых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)», номер АААА–А18–118032890141 – 4.

ЛИТЕРАТУРА

Crespo M., Azorín M., V. Mavrodiiev E. Can a rainbow consist of a single colour? A new comprehensive generic arrangement of the '*Iris sensu latissimo*' clade (Iridaceae), congruent with morphology and molecular data // *Phytotaxa*, 2015. – Vol. 232. – P. 1–78.

Daumann E. Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris* // *Beih. Bot. Centralbl.*, 1935. – Vol. 53B. – P. 525–625.

Mathew B. *The Iris*, ed. 2. – Timber Press, Portland, 1989. – 215 p.

Rudall P., Manning J., Goldblatt P. Evolution of aloral rectaries in Iridaceae // *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2003. – Vol. 90. – P. 613–631.

Wilson C. A. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data // *Taxon*, 2011. – Vol. 60. – P. 27–35.