

УДК 581.821

Анатомические особенности строения эпидермы листовой пластинки отдельных групп злаков Республики Алтай

A leaf blade anatomical survey of some grasses species groups from the Altai Republic

Рыжакова Д. Д.¹, Гудкова П. Д.^{1,2}

Ryzhakova D. D.¹, Gudkova P. D.^{1,2}

¹ Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия. E-mail: rzhakovadasha@yandex.ru

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия. E-mail: PDGudkova2017@yandex.ru

¹ Altai State University, Barnaul, Russia

² Tomsk State University Tomsk, Russia

Реферат. В работе представлены результаты исследования микроморфологических признаков поверхности листовой пластинки на сканирующем электронном микроскопе для 17 видов, относящихся к семейству Poaceae, распространенных на территории Республики Алтай с целью выявления структур, которые могут служить дополнительными для разграничения таксонов. В результате исследования были выявлены признаки значимые для систематики, филогенетических реконструкций и фитолитного анализа: расположение и строение устьиц, форма и характер расположения длинных, коротких клеток и трихом, при этом у большинства злаков строение адаксиальной и абаксиальной сторон листовой пластинки отличается и должно быть рассмотрено отдельно.

Summary. The paper presents the results of a study of micromorphological characteristics of the surface of a leaf blade on a scanning electron microscope for 17 species belonging to the Poaceae family, distributed on the territory of the Republic of Altai in order to identify structures, which can serve as addition for the determination of taxa. As a result, features that were relevant for systematics, phylogenetic reconstructions and phytolite analysis have been revealed. The topology and structure of stomata, the shape and location of long and short cells, and trichomes are significant for many genera of grasses. The structure of the adaxial and abaxial sides of live blades is different and should be considered separately.

Введение

Семейство Poaceae – злаковые, в соответствии с современной системой APG IV (Chase et al., 2016) включает около 11 506 видов, относящихся к 768 родам, 52 трибам и 12 подсемействам и является четвертым по числу видов семейством цветковых растений. В Республике Алтай насчитывается 198 представителей данного семейства, относящихся к 47 родам (Определитель..., 2012). Более 30 родов являются монотипными или включают всего 2–3 вида, и не являются сложными в определении. Роды *Poa* L., *Elymus* L., *Stipa* L., *Festuca* L., *Calamagrostis* Adans представлены в Республике Алтай более чем семью трудно различимыми видами.

Семейство злаки одно из самых проблемных в систематическом отношении, так как в строении вегетативных и генеративных органов наблюдается однообразие, что обуславливает низкое число признаков-дискриминаторов. Поэтому поиск дополнительных систематических признаков и исследование ультраструктуры поверхности эпидермы листовых пластинок является перспективным направлением.

Точное определение видового состава отдельных родов злаков имеет важное теоретическое и практическое значение. Во многих сообществах злаки являются доминантами и эдификаторами, играют важную роль в формировании травостоя лугов и степных сообществ. Они являются основным источником кормов для сельскохозяйственных животных (Цвелев, 1976). Кроме того, в клеточных стенках эпидермы злаков накапливается кремний, образуя фитолиты, форма которых сопряжена с анатомическим строением. Фитолитный анализ в последнее время широко используется в палеореконструкциях и археологии.

Вопросы изучения злаков и особенно вопросы их систематики имеют большое практическое и экономическое значение и являются весьма актуальными. Признаки анатомической структуры поверхности листовой пластинки злаков издавна и широко используются для целей систематики (Авдулов, 1931; Prat, 1932; Metcalfe, 1960; Clifford, Watson, 1977; Ellis, 1979; Liu et al., 2010). Нередко они служат в качестве дополнительных, а иногда и основных, для разграничения видов (Ortúñez, Fuente, 2010; Shaheen et al., 2011; Ortúñez, Cano-Ruiz, 2013; Torrecilla et al., 2013; Nobis, 2013; Гудкова, Олонова, 2012, 2013; Шаврова, Олонова, 2007а,б; Acedo, Llamas, 2001).

Таким образом, к настоящему времени проведены масштабные анатомические исследования злаков с описанием ультраструктуры поверхности листовых пластинок, и их значимость неоспорима. Тем не менее, на территории Алтая семейство злаки остается изученным недостаточно, в том числе и в анатомическом отношении. Целью данной работы является исследование строения эпидермы листовых пластинок злаков, призванное выявить важные признаки для систематики злаков.

Материалы и методы

Материалом для исследования ультраструктуры листовой пластинки послужили 17 видов злаков: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agropyron pectinatum* (Labill.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *Anthoxanthum alpinum* A. Löve & D. Löve, *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb., *E. sibiricus* L., *E. mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Festuca pratensis* Huds., *F. ovina* L., *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. l., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Trisetum altaicum* Roshev., *T. sibiricum* Rupr., относящиеся к разным трибам и 12 родам, которые были собраны сотрудниками и студентами кафедры ботаники Алтайского государственного университета (коллекторы Елесова Н. В, Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Кочегин И. С., Крючкова Е. А., Федкевич Е. П., Чекуленева Е. Н., Касаткин Д. Е.) в ходе экспедиции в 2017 г. по Республике Алтай. Гербарные материалы хранятся в фондах кафедры ботаники Алтайского государственного университета.

Материал для сканирования отбирался из средней части листовой пластинки площадью $0,5 \times 1$ см². Полученные образцы в сухом виде фиксировали на двустороннем электропроводящем углеродном скотче в двух вариантах – с адаксиальной и абаксиальной сторон. Ультраструктура поверхности была исследована на сканирующем электронном микроскопе SNE-4500M (Корея). Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали методом термического напыления в вакууме золотом. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 20 кВ. Определение размера и формы клеток проводили при увеличении $\times 300$ и $\times 900$, а общего характера поверхности – $\times 150$. Абаксиальная и адаксиальная стороны рассматривались отдельно. При изучении листовых пластинок использовалась терминология, предложенная К. Меткафом (Metcalfe, 1960) и Р. П. Эллисом (Ellis, 1979).

Результаты и обсуждение

Анализ строения эпидермы листовых пластинок выявил следующие наиболее значимые группы признаков: форма и характер расположения устьиц, длинных и коротких клеток, трихом. У многих видов были выявлены отличия в строении абаксиальной и адаксиальной сторон, поэтому анализ и описание их строения должен проводится отдельно. Так же были выявлены виды, у которых наблюдается схожее строение абаксиальной и адаксиальной сторон, это – *Agrostis gigantea*, *Elymus sibiricus*, *Festuca pratensis*, *Trisetum sibiricum*.

Устьица у большинства видов располагаются как на верхней стороне листа, так и на нижней. Во всех случаях на адаксиальной стороне листовой пластинки устьиц больше, чем на абаксиальной стороне. У *Elymus sibiricus*, *E. mutabilis*, *Festuca pratensis*, *F. ovina*, *F. pseudovina*, *Koeleria cristata* устьица располагались только на адаксиальной стороне листа. Чаще всего устьица располагаются рядами в интеркостальной области, чередуясь с длинными клетками. У видов *Elymus dahuricus* ярко выражены околустьичные клетки, расположенные параллельно замыкающим (рис. 1а).

У подавляющего большинства образцов количество длинных клеток больше, чем коротких, они имеют разнообразную форму, от прямоугольной, например, у *Elymus dahuricus*, *E. mutabilis*, до верете-

новидной (шестигранной) у *Phleum pratense*, *Trisetum sibiricum* (рис 1f). Длинные клетки могут иметь следующие типы антиклинальных стенок – извилистые, как у *Elymus dahuricus* (рис. 1a), *Achnatherum sibiricum*, *Agropyron pectinatum*, и прямые у *Agrostis gigantea*, *Elymus mutabilis*, *Phragmites australis* (рис.

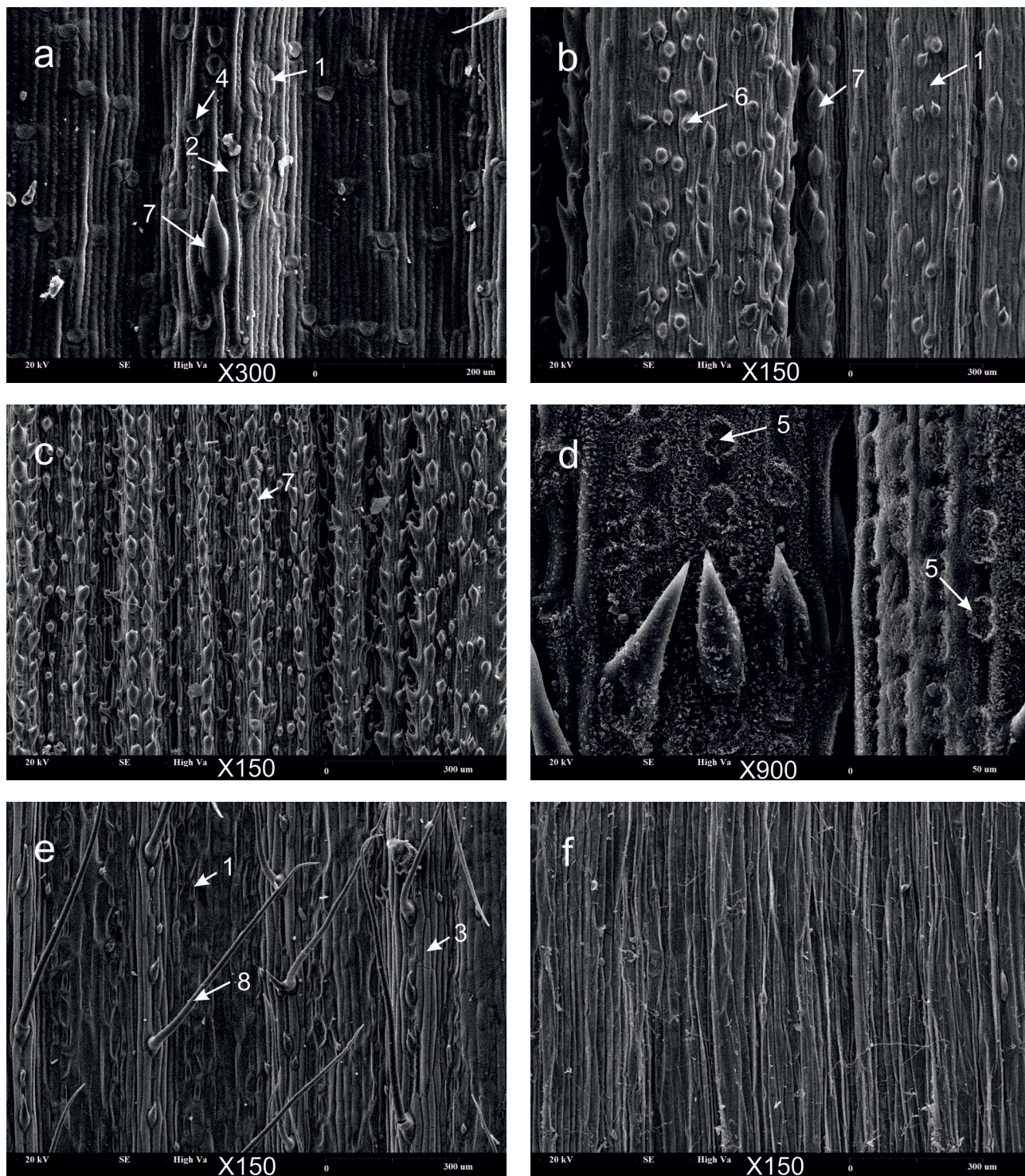


Рис. 1. Фрагмент абаксиальной стороны листовой пластинки: а – *Elymus dahuricus*; б – *Phragmites australis*; в – *Phalaroides arundinacea*, и адаксиальной: д – *Achnatherum sibiricum*; е – *Elymus mutabilis*; ф – *Trisetum sibiricum*: 1 – устьице; 2 – длинная клетка с извилистыми антиклинальными стенками; 3 – длинная клетка с прямыми антиклинальными стенками; 4 – короткая клетка округлой формы; 5 – короткая клетка гантелевидной формы; 6 – бугорок; 7 – шипик, направленный к вершине листа; 8 – микроволосок.

1b, e). Обычно у длинных клеток антиклинальные стенки ниже периклинальных, обратное наблюдается у *Festuca ovina*.

Короткие клетки наблюдались не у всех образцов. У *Elymus dahuricus*, *Festuca pratensis*, *F. ovina*, *F. pseudovina* короткие клетки имеют округлую или эллиптическую форму (рис. 1a). На абаксиальной и адаксиальной сторонах *Achnatherum sibiricum* можно увидеть короткие клетки гантелевидной формы, расположенные рядами (рис. 1d). Часто короткие клетки чередуются с длинными, например, у *Elymus mutabilis*, причем у этого образца на абаксиальной стороне листа присутствуют короткие клетки квадратной и прямоугольной формы.

У анализируемых образцов были выявлены трихомы различного типа. Они могут присутствовать на обеих сторонах листа или только на адаксиальной поверхности листовой пластинки, как у *Achnatherum sibiricum*. Так же различается их длина, в русскоязычной литературе для разграничения трихом относительно длины используется адаптированная терминология: бугорки (рис. 1b), шипики (рис. 1a, b, c), щетинки, микроволоски (рис. 1e) однако определение границ между ними бывает затруднено, поэтому при использовании сканирующего микроскопа целесообразнее указывать длину в микрометрах. Еще один значимый признак – направление трихом – к вершине листа или к основанию, причем у *Agrostis gigantea*, *Elymus sibiricus*, *Phragmites australis* (рис. 1b) были трихомы, направленные в обе стороны, однако чаще встречались образцы имеющие трихомы, направленные к вершине листа (рис. 1a, b, c, d).

Закключение

В результате анализа 17 видов, относящихся к сложным в систематическом отношении родам злаков, было выявлено, что строение ультраструктуры поверхности листовой пластинки различно на родовом и видовом уровне. Систематически значимыми признаками являются расположение и строение устьиц, форма и характер расположения длинных и коротких клеток, и трихом.

Благодарности. Автор работы выражает искреннюю благодарность декану биологического факультета Марине Михайловне Силантьевой за помощь в определении гербарных материалов, а также старшему лаборанту Томского государственного университета Роману Сергеевичу Романцу за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-60195 мол_а_дк, № 17-04-00437 А.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков // Тр. прикл. бот., ген., сел., прилож., 1931. – Т. 44. – С. 1–428.
- Гудкова П. Д., Олонова М. В. Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. – Томск, 2012. – Т. 3, № 19. – С. 33–45.
- Гудкова П. Д., Олонова М. В., Смирнов С. В., Нобис М. Анатомическое строение листовой пластинки сибирских ковылей (*Poaceae*, *Stipa*) // Turczaninowia, 2013. – Т. 16, № 4. – С. 63–71.
- Определитель растений Республики Алтай / отв. ред. И. М. Красноборов, И. А. Артемов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 701 с.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. – С. 567–595.
- Шаврова П. Д., Олонова М. В. Анатомическое изучение листовой пластинки горно-алтайских видов рода *Stipa* L. // Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007а. – С. 470–473.
- Шаврова П. Д., Олонова М. В. Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. междунар. конф. Барнаул, 25–28 октября 2007 г. Барнаул, 2007б. – С. 354–356.
- Acedo C., Llamas F. Variation of micromorphological characters of lemma and palea in the genus *Bromus* (*Poaceae*) // Ann. Bot. Fennici, 2001. – Vol. 38. – P. 1–14.
- Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. – Vol. 181. – № 1. – P. 1–20.

Clifford H. T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. – Brisbane, 1977. – 146 p.

Ellis R. P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. The epidermis as seen in surface view // *Bothalia*, 1979. – Vol. 12. – P. 641–671.

Liu Q., Zhang D. X., Peterson P. M. Lemma micromorphological characters in the *Chloridoideae* (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny // *South African Journal of Botany*, 2010. – Vol. 76. – P. 196–209.

Metcalfe C. R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. – Oxford: Clarendon Press, 1960. – 731 p.

Nobis M. Taxonomic Revision of the *Stipa lipskyi* Group (Poaceae: *Stipa* Section *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains // *Plant Systematics and Evolution*, 2013. – Vol. 299. – P. 1307–1354.

Ortúñez E., Cano-Ruiz J. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. subgenus *Festuca* (Poaceae) // *Plant. Syst. Evol.*, 2013. – Vol. 299. – P. 1471–1483.

Ortúñez E., Fuente V. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula // *Plant. Syst. Evol.*, 2010. – Vol. 284. – P. 201–218.

Prat H. L. Epiderme des Graminées. Etude anatomique et systématique // *Annual science Natural Botanical*, 1932. – Vol. 10. – № 14. – P. 117–324.

Shaheen S., Ahmad M., Khan F., Zafar M., Sultana S., Khan M. A. Morpho-palynological and foliar epidermal anatomy of genus *Cenchrus* L. // *Journal of Medicinal Plant Research*, 2011. – Vol. 5. – P. 3796–3802.

Torrecilla P., Acedo C., Marques I., Díaz-Pérez A. J., López-Rodríguez J. Á., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Pérez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo E., Sancho M. Del C., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalán P. Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex, Poaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2013. – Vol. 173. – P. 676–706.