

АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *LONICERA* L., КУЛЬТИВИРУЕМЫХ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

Описано анатомическое строение листовых пластинок 9 видов и 2 садовых форм жимолости, произрастающих в условиях Южного берега Крыма. Изучены структурные особенности в связи с их экологической приспособленностью. Выделены виды — *Lonicera tatarica*, *L. etrusca*, *L. fragrantissima*, *L. japonica* и *L. nitida* 'Elegant', которые отличаются наличием комплекса ксероморфных признаков и в определенной мере могут быть приспособлены к засушливым условиям и выращиваться в условиях ограниченного полива.

Ключевые слова: *Lonicera*, анатомия, листовая пластинка, эпидермис, паренхима, ксероморфность, адаптация.

Виды рода *Lonicera* L. относятся к перспективной группе растений для зеленого строительства. Жимолости ценят за их декоративность во время цветения и плодоношения, выходящие виды применяют в вертикальном озеленении, некоторые из видов рекомендуются для садоводства и лесоразведения [3, 9, 10].

Как известно, наиболее пластичным органом растений является лист. Его структура отражает не только эколого-климатические условия, в которых сложился данный генотип, но и реакцию организма на изменяющиеся условия среды, особенно при их интродукции [4]. В целом почвенно-климатические условия Южного берега Крыма благоприятны для выращивания жимолостей, но высокая температура воздуха, недостаток воды в почве, повышенная инсоляция являются основными лимитирующими стрессовыми факторами летнего периода. Недостаточное увлажнение, вызывая изменение физиолого-биохимических процессов, отражается на анатомических характеристиках листа [1].

Анализ анатомического строения листа позволяет расширить знания об экологической характеристике растительного организма и выявить степень приспособленности его к конкретным условиям культивирования.

Цель работы — выявить структурные особенности листа некоторых видов рода *Lonicera*, интродуцированных на Южном берегу Крыма.

Материал и методы

Объекты исследований — виды рода *Lonicera*, произрастающие в арборетуме Никитского ботанического сада: листопадные — *L. tatarica* L., *L. maackii* (Rupr.) Maxim., *L. caprifolium* L. и *L. etrusca* Santi.; зимнезеленые — *L. fragrantissima* Lindl. et Paxt. и *L. henryi* Hemsl.; вечнозеленые — *L. japonica* Thunb., *L. pileata* Oliv., *L. nitida* Wils. В исследование были также включены две садовые формы вечнозеленых жимолостей — *L. nitida* 'Elegant' и *L. pileata* 'Variegata'.

Изучены следующие анатомо-морфологические показатели листа: толщина листовой пластинки, толщина и строение эпидермиса, наличие кутикулы, тип проводящего пучка, высота палисадной ткани, высота губчатой паренхимы. Определены коэффициент палисадности, размер и форма клеток эпидермиса листа.

Для характеристики толщины листовой пластинки использована классификация Б.Р. Васильева [2], который выделил пять категорий этого показателя для древесных видов: <100 мкм — чрезвычайно тонкий, 100–150 мкм — очень тонкий, 150–200 мкм — тонкий, 200–250 мкм — средней толщины, 250–300 мкм — толстый, 300–500 мкм — очень толстый, более 500 мкм —

чрезвычайно толстый. Величина коэффициента палисадности (отношение толщины палисадной ткани к толщине всего мезофилла в процентах) определена для каждого вида в соответствии с другой классификацией Б.Р. Васильева [2]: <30 % — очень низкий, 30–40 % — низкий, 40–50 % — средний, 50–60 % — высокий, >60 % — очень высокий.

Для исследования отбирали полностью сформированные листья из средней части побега, у вечнозеленых видов — листья, завершившие развитие в текущем вегетационном сезоне. Исследования проводили на временных препаратах по общепринятым методикам [6, 8]. Анализ препаратов осуществляли с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Karl Zeiss). Повторность измерений — 30-кратная.

Статистическую обработку полученных данных проводили по общепринятым методикам [5] и с использованием программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Листовые пластинки изучаемых видов рода *Lonicera* характеризуются общностью строения: лист бифациальный с четко выраженной дорсовентральностью, гипостоматический. В палисадном мезофилле клетки цилиндрической формы вытянуты перпендикулярно поверхности листа, расположены в один или несколько слоев. Клетки губчатого мезофилла соединены рыхло, межклеточные пространства в этой ткани больше по сравнению с объемом самих клеток. Для всех изученных видов характерно наличие друз оксалата кальция в губчатом мезофилле.

Главная жилка представляет собой закрытый коллатеральный пучок. Ксилема образована трахеидами, располагающимися параллельными рядами. Пучки имеют двойную обкладку: механическую — образованную склеренхимными волокнами с толстыми одревеснивающими стенками и паренхимную, состоящую из одного слоя тонкостенных паренхимных клеток. Над и под жилкой находится угловая колленхима.

Клетки эпидермиса однородные, с извилистыми очертаниями, при этом клетки верхнего

эпидермиса крупнее, чем нижнего. У всех изученных видов высота клеток покровной ткани в 0,7–1,5 раза превосходит ширину. Устьица расположены на абаксиальной стороне листовой пластинки на одном уровне с эпидермальными клетками или несколько погружены. Устьичные аппараты парацитного типа. Листья некоторых видов покрыты тонкой кутикулой или опушены.

Для листопадных видов жимолости характерна 1-2-слойная палисадная паренхима, состоящая из цилиндрических клеток, и рыхлая 2-3-рядная губчатая ткань. За исключением *L. tatarica*, у всех видов данной группы губчатая ткань по толщине приблизительно такая же, как и палисадная или превышает ее (табл. 1). Среди листопадных видов наличие тонкой листовой пластинки характерно для *L. tatarica* и *L. caprifolium*, очень тонкой — для *L. maackii* и *L. etrusca*, соответственно, коэффициент палисадности высокий у *L. tatarica*, средний — у *L. maackii* и *L. etrusca*, низкий — у *L. caprifolium*.

Актуальность изучения строения эпидермиса определяется его барьерной функцией, а результаты исследований дают представление о приспособительных способностях к абиотическим факторам. Так, у видов *L. tatarica* и *L. maackii* эпидермис однослойный, его клетки по размеру на верхней и нижней стороне листовой пластинки практически одинаковы (табл. 2). У остальных видов отмечена четко выраженная тенденция к уменьшению размера клеток нижнего эпидермиса. Некоторые растения данной группы характеризуются также наличием трихом (*L. tatarica*, *L. maackii* и *L. etrusca*), а *L. caprifolium* имеет хорошо развитый кутинизированный верхний эпидермис. Устьица более крупные, чем у зимнезеленых и вечнозеленых видов, однако их количество на 1 мм² поверхности листа меньше по сравнению с упомянутыми группами.

У группы зимнезеленых видов рода *Lonicera* палисадная ткань 1-2-рядная, так же, как и у листопадных. Губчатая паренхима состоит из 4–6 рядов. Листовые пластинки у *L. fragrantissima* тонкие, а для *L. henryi* характерна средняя толщина листа. Коэффициент палисадности

Таблица 1. Биометрические показатели анатомической структуры листовой пластинки некоторых видов рода *Lonicera* L. на поперечном разрезе, $M \pm m$

Вид	Толщина листовой пластинки, мкм	Верхний эпидермис, мкм	Палисадная паренхима, мкм	Губчатая паренхима, мкм	Нижний эпидермис, мкм	Коэффици- циент палисад- ности, %
Листопадные виды						
<i>L. tatarica</i>	192,15 ± 6,51	21,26 ± 1,20	57,75 ± 2,93	42,00 ± 2,60	18,64 ± 2,01	57,89
<i>L. maackii</i>	119,44 ± 3,16	16,73 ± 0,98	34,45 ± 1,73	45,61 ± 1,78	11,48 ± 0,67	43,03
<i>L. caprifolium</i>	161,44 ± 4,63	31,11 ± 0,77	42,26 ± 2,24	65,23 ± 2,97	17,85 ± 1,12	39,32
<i>L. etrusca</i>	114,02 ± 3,16	20,67 ± 1,76	32,81 ± 1,40	46,59 ± 1,65	13,95 ± 0,98	41,32
Зимнезеленые виды						
<i>L. fragrantissima</i>	169,66 ± 7,94	19,76 ± 1,03	48,36 ± 4,98	87,04 ± 4,62	12,16 ± 0,50	35,72
<i>L. henryi</i>	222,83 ± 7,48	27,13 ± 0,88	58,92 ± 5,81	109,08 ± 8,55	20,71 ± 0,99	35,07
Вечнозеленые виды						
<i>L. japonica</i>	236,95 ± 6,36	26,60 ± 0,62	70,70 ± 1,76	124,15 ± 4,74	12,08 ± 0,62	36,28
<i>L. nitida</i>	252,31 ± 4,80	30,80 ± 1,18	63,93 ± 3,03	132,18 ± 3,75	18,53 ± 0,66	32,60
<i>L. nitida</i> 'Elegant'	283,50 ± 7,38	38,50 ± 0,86	81,90 ± 3,85	137,55 ± 7,58	20,48 ± 1,65	37,32
<i>L. pileata</i>	286,65 ± 6,65	28,80 ± 1,17	74,18 ± 3,68	151,20 ± 8,85	16,54 ± 0,79	32,91
<i>L. pileata</i> 'Variegata'	298,08 ± 7,90	36,46 ± 1,08	102,96 ± 4,23	148,75 ± 4,73	19,25 ± 0,85	40,90

Таблица 2. Биометрические показатели анатомической структуры эпидермиса листовых пластинок некоторых видов рода *Lonicera* L., $M \pm m$

Вид	Размер клеток, мкм				Устьица	
	Верхний эпидермис		Нижний эпидермис		Длина устьичной щели, мкм	Количество устьиц на 1 мм ² поверхности листа, шт.
	Высота	Ширина	Высота	Ширина		
Листопадные виды						
<i>L. tatarica</i>	27,13 ± 4,16	23,63 ± 6,32	32,55 ± 3,38	18,90 ± 4,87	13,97 ± 0,84	69,27 ± 6,67
<i>L. maackii</i>	35,25 ± 2,97	18,00 ± 1,56	34,13 ± 3,15	17,06 ± 3,19	15,02 ± 1,82	43,39 ± 6,50
<i>L. caprifolium</i>	33,60 ± 5,65	25,20 ± 3,06	27,83 ± 1,12	25,20 ± 1,71	16,80 ± 0,59	137,34 ± 9,11
<i>L. etrusca</i>	34,65 ± 2,68	24,15 ± 1,29	28,35 ± 5,99	16,80 ± 4,39	17,98 ± 0,61	81,61 ± 13,29
Зимнезеленые виды						
<i>L. fragrantissima</i>	34,65 ± 6,76	27,30 ± 5,35	22,05 ± 3,48	15,75 ± 1,66	12,16 ± 0,67	252,79 ± 23,80
<i>L. henryi</i>	46,30 ± 5,92	37,70 ± 3,80	26,25 ± 0,99	23,63 ± 2,63	11,73 ± 0,48	183,72 ± 11,40
Вечнозеленые виды						
<i>L. japonica</i>	44,10 ± 4,96	37,28 ± 3,08	27,83 ± 1,37	23,63 ± 2,11	13,44 ± 0,89	248,01 ± 21,56
<i>L. nitida</i>	28,35 ± 2,68	16,80 ± 1,96	29,40 ± 3,93	11,55 ± 1,05	13,44 ± 0,50	112,66 ± 19,50
<i>L. nitida</i> ‘Elegant’	47,86 ± 2,54	47,83 ± 2,83	30,63 ± 5,32	29,75 ± 3,23	12,96 ± 0,71	156,65 ± 8,00
<i>L. pileata</i>	45,75 ± 5,46	33,00 ± 2,49	24,15 ± 3,93	22,05 ± 1,96	13,57 ± 0,53	132,17 ± 14,26
<i>L. pileata</i> ‘Variegata’	53,03 ± 5,22	41,48 ± 3,36	27,13 ± 2,85	30,63 ± 4,16	14,86 ± 0,76	192,68 ± 7,12

низкий — 35,72 и 35,07 % соответственно. Однако именно у представителей данной группы зафиксировано наибольшее количество устьиц

на 1 мм² поверхности листа, что вместе с развитым кутикулярным покровом обоих представителей зимнезеленых жимолостей можно

рассматривать как приспособление к засушливым условиям.

Для вечнозеленых видов жимолости характерны толстые листовые пластинки, 2–3-слойная палисадная и 4–6-рядная рыхлая губчатая паренхима. Коэффициент палисадности — низкий. Как верхний, так и нижний эпидермис покрыт кутикулой. *L. japonica* имеет опушение на нижней стороне листовой пластинки. Наибольшие значения коэффициента палисадности отмечены у *L. pileata* 'Variegata' и *L. nitida* 'Elegant'. У этих форм установлено максимальное значение толщины листовых пластинок. Среди видов данной группы наибольшее количество устьиц на единицу поверхности зафиксировано у *L. japonica*.

У пестролистной формы *L. pileata* 'Variegata' выявлены особенности анатомического строения листовой пластинки. Анализ поперечных срезов как зеленых, так и светлых участков листа, выявил следующее: количество клеток нижнего и верхнего эпидермиса, а также устьиц на хлорофилльных участках листа значительно меньше, чем на бесхлорофилльных; толщина хлорофилльного участка листа превышает таковую бесхлорофилльного. На бесхлорофилльных участках дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую паренхиму выражена слабее. Наличие утолщения наружной стенки клеток эпидермиса и кутикулярного слоя на бесхлорофилльных участках листа указывает на развитие покровной ткани с ксероморфными признаками.

Расположение тканей в листе, степень их развития и структурные особенности их клеток сильно варьируют, что обусловлено как наследственными факторами, так и условиями среды обитания растений [2]. Анатомическая структура листа чрезвычайно пластична и реагирует на изменение условий внешней среды, особенно на световой и водный режим. К структурным элементам, определяющим экологические особенности видов растений, относятся наличие трихом, толщина внешней мембраны нижней и верхней клеток эпидермиса, распределение устьиц в эпидермисе, степень развития механической и проводя-

щей тканей, количество и размер моторных клеток [5, 8]. Как известно, признаками ксерофитизма являются наличие на листьях толстой кутикулы, волосков, относительно мелкие размеры клеток и устьиц, большое количество устьиц на единицу площади листа [2, 11]. Анализ структурных особенностей видов рода *Lonicera* позволил выделить в каждой группе представителей с более ксероморфной структурой: *L. tatarica* и *L. etrusca* — среди листопадных, *L. fragrantissima* — среди зимнезеленых, *L. japonica* и *L. nitida* 'Elegant' — среди вечнозеленых жимолостей.

По своему происхождению представители изучаемого рода — мезофиты [9], однако в условиях интродукции, на основании анатомических данных некоторые из них можно охарактеризовать как ксеромезофиты. Природные условия зоны интродукции (Южный берег Крыма) характеризуются четко выраженной сезонностью климата и высокой вероятностью почвенной и атмосферной засухи в весенне-летний период, что требует высокой адаптационной способности растений. Это достигается увеличением толщины палисадной паренхимы и эпидермы, наличием кутикулы и опушения, большим количеством кристаллических включений, наличием многочисленных мелких устьиц.

Выводы

На основании полученных данных об анатомическом строении листовых пластинок видов рода *Lonicera*, интродуцированных на Южный берег Крыма, можно отметить ряд общих структурных особенностей: однослойный эпидермис, бифациальный мезофилл, устьица парацидного типа, расположенные на абаксиальной стороне листа, наличие друз оксалата кальция в губчатом мезофилле. Однако по биометрическим показателям анатомических структур выявлены различия, которые позволяют связать данные особенности строения с определенным экотипом. Так, по наличию кутикулы и опушенности, большего количества рядов, большой толщины палисадной паренхимы и эпидермы, большему ко-

личеству устьиц виды *L. tatarica*, *L. etrusca*, *L. fragrantissima*, *L. japonica* и *L. nitida* 'Elegant' можно охарактеризовать как ксеромезофиты. Это позволяет рекомендовать их для выращивания в условиях ограниченного полива. У *L. maackii*, *L. caprifolium*, *L. henryi*, *L. pileata*, *L. nitida* и *L. pileata* 'Variegata' преобладают черты мезоморфности.

1. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабат: Изд-во АН ТССР, 1954. — 184 с.
2. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Под ред. В.М. Шмидта. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. — С. 21–49.
3. Глухов А.З., Костырко Д.Р., Осавлюк С.Н. Виды рода жимолость на юго-востоке Украины. — Донецк: Донбасс, 2002. — 120 с.
4. Горлачева З.С. Анатомо-морфологическое строение листа разных образцов *Monarda* × *hybrid* Hort. // Промышленная ботаника. — 2010. — Вып. 10. — С. 148–151.
5. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия: Учеб. пособие. — Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. — 104 с.
6. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. — М.: Эдиториал УРСС, 2001. — 528 с.
7. Николаевский Б.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Укр. ботан. журн. — 1970. — 55, № 10. — С. 1442–1449.
8. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. — М.: Высш. шк., 1960. — 206 с.
9. Рябова Н.В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. — М.: Наука, 1980. — 160 с.
10. Шкарлет О.Д., Улейская А.И., Васильева Е.А. Жимолостные в декоративном садоводстве Крыма. — Ялта, 1999. — 33 с.
11. Wei-Dong Li, Dilip K. Biswas, Hong Xu et al. Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in *Lonicera japonica* subjected to water stress // Functional Plant Biology. — 2009. — 36. — P. 1–10.

Поступила в редакцию 12.03.2014 г.

Рекомендовала к печати С.В. Клименко

В.А. Браїлко

Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр НААН України, Україна, АР Крим, м. Ялта, смт Нікіта

АНАТОМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТКА ДЕЯКИХ ВИДІВ РОДУ *LONICERA* L., ЯКІ КУЛЬТИВУЮТЬСЯ НА ПІВДЕННОМУ БЕРЕЗІ КРИМУ

Описано анатомічну будову листкових пластинок 9 видів та 2 садових форм жимолості, які вирощують в умовах Південного берега Криму. Вивчено структурні особливості у зв'язку з їх екологічною пристосованістю. Виділено види — *Lonicera tatarica*, *L. etrusca*, *L. fragrantissima*, *L. japonica* і *L. nitida* 'Elegant', які відрізняються наявністю комплексу ксероморфних ознак і певною мірою можуть бути пристосовані до посушливих умов та вирощуватися в умовах обмеженого поливу.

Ключові слова: *Lonicera*, анатомія, листкова пластинка, епідерміс, паренхіма, ксероморфність, адаптація.

V.A. Brailko

Nikitsky Botanical Garden — National Scientific Centre, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Ukraine, Crimea, Yalta, Nikita

CHARACTERISTICS OF LEAF ANATOMY IN SOME SPECIES OF GENUS *LONICERA* L., CULTIVATED IN THE SOUTHERN COAST OF CRIMEA

The anatomical structure of the leaf plates of 9 species and 2 garden forms of honeysuckle growing in the conditions of the Southern coast of Crimea has been described. Their structural features in relation to environmental adaptability have been studied. Species *Lonicera tatarica*, *L. etrusca*, *L. fragrantissima*, *L. japonica* and *L. nitida* 'Elegant', have been identified as those are differ with the presence of xeromorphic signs complex and to a certain extent can be adapted to arid conditions and grown in a limited irrigation.

Key words: *Lonicera*, anatomy, leaf plate, epidermis, parenchyma, xeromorphic, adaptation.