

УДК 574.2

Д. Ю. Цыренова, Г. Г. Шарин

Микроморфология эвриалы устрашающей *Euryale ferox* Salisb. (Nymphaeaceae) бассейна Среднего Приамурья

Тихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

Аннотация. В статье представлены результаты микроморфологического исследования вегетативных органов эвриалы устрашающей (*Euryale ferox* Salisb., Nymphaeaceae). Актуальность исследования связана с тем, что вид относится к редким таксонам в регионе, находящимся под угрозой исчезновения из-за своей реликтовости, пограничности ареала и принадлежности к субтропическому флористическому комплексу Дальнего Востока России. Анализ литературных сведений показал, что слабо изученными остаются вопросы морфологии, анатомии, биологии и таксономии вида. Цель нашей работы – обобщение результатов микроморфологического исследования *E. ferox* на материале Приамурья. Исследования проведены по общепринятой методике микроструктурного анализа. Приведены подробные описания листовой пластинки и черешка. Определены основные гистолого-топографические комплексы и их пропорции, гистохимические особенности. Дана оценка конституционным, адаптивным и таксономическим признакам вида. В ходе исследования *E. ferox* обнаружены следующие микроструктурные конституционные особенности: дорзовентральность плавающих листьев; листовая пластинка эпистоматного типа; аномоцитный устьичный аппарат; наличие астросклеридов; эпидермальные выросты (кроющие и головчатые трихом, и гидрпоты) и наличие эпидермально-субэпидермальных эмергенций (шипов); общая аэренхиматизация тканей листа и черешка; нетипичная для макрогидрофитов компактная (а не диффузная) локализация колленхимы в черешке; атактостелия; наличие коллатеральных и концентрических проводящих пучков; редукция ксилемы; отсутствие камбия. Показано, что общая аэренхиматизация, редукция проводящих элементов, слабая склерификация тканей – эффективные адаптации вида к условиям водной среды обитания. Секреторные образования эпидермального происхождения обеспечивают гидроизоляционную защиту. Отсутствие камбиальной активности, вероятно, связано с укорочением жизненного цикла, присущего крайним северным популяциям вида. Присутствие у вида атактостелии и астросклеридов дают основание рассматривать вид в составе семейства Nymphaeaceae. Однако по парным концентрическим проводящим пучкам *E. ferox* близок к *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. из монотипного семейства Cabombaceae. Дальнейшие исследования будут связаны с микроструктурным анализом корневой системы и репродуктивных органов вида.

ЦЫРЕНОВА Дулмажаб Юндуновна – д. б. н., доцент, зав. кафедрой биологии, экологии и химии Тихоокеанского государственного университета.

E-mail: Duma@mail.ru

DULMAZHAB Jundunovna Tsyrenova – Doctor of Science (Biology), Associate professor, Department of Biology, Ecology and Chemistry of the Department Pacific National University (Khabarovsk).

ШАРИН Георгий Георгиевич – студент 3 курса факультета естественных наук, математики и информационных технологий Тихоокеанского государственного университета.

E-mail: edu.sh@mail.ru

SHARIN Georgy Georgievich – 3-rd year student Faculty of Natural Sciences, Mathematics and Information Technology Pacific National University (Khabarovsk).

Ключевые слова: *Euryale ferox*, Nymphaeaceae, *Brasenia schreberi*, Cabombaceae, реликтовый и редкий вид, микроструктура листовой пластинки и черешка, водная флора, Среднее Приамурье.

Благодарности. Авторы признательны студентам ТОГУ Уртыковой Н. И. и Баумбах А. В. за сборы материала в окрестностях г. Биробиджана (ЕАО).

DOI

D. Ju. Tsyrenova, Sharin G.G.

***Euryale Ferox* Salisb. (Nymphaeaceae) micromorphology study from the Middle Amur region basin**

Pacific National University, Khabarovsk, Russia

Abstract. The article presents the results of a micromorphological study of the vegetative organs of *Euryale ferox* Salisb., Nymphaeaceae. The relevance of the study is related to the fact that the species belongs to rare taxa in the region that are threatened with extinction due to its relict nature, borderline range and belonging to the subtropical floral complex of the Russian Far East. The analysis of the literature data showed that the issues of morphology, anatomy, biology and taxonomy of the species remain poorly studied. The purpose of our work is to generalize the results of the micromorphological study of *E. ferox* on the material from the Amur region. The studies were carried out according to the generally accepted method of microstructural analysis. Detailed descriptions of the leaf blade and petiole are given. The main histological and topographical complexes and their proportions, histochemical features are determined. The assessment of the constitutional, adaptive, and taxon-specific features of the species is given. The study of *E. ferox* revealed the following microstructural constitutional features: dorsoventrality of floating leaves; epistomatous leaf blade; anomocytic stomatal apparatus; the presence of astrosclereids; epidermal outgrowths (coverts and head trichomes, and hydropotes) and epidermal-subepidermal emergences (spines); general aerenchymatization of leaf and petiole tissues; compact (rather than diffuse) localization atypical for macrohydrophytes collenchyma in the petiole; atactostelia; presence of collateral and concentric conducting bundles; reduction of xylem; absence of cambium. It is shown that general aerenchymatization, reduction of conductive elements, and weak sclerification of tissues are effective adaptations of the species to the conditions of the aquatic environment. Secretory formations of epidermal origin provide waterproofing protection to plant organs. The absence of cambial activity is probably due to the shortening of the life cycle inherent in the extreme northern populations of the species. The presence of atactostela and astrosclereids in the species gives grounds to consider the species as part of the family Nymphaeaceae. However, in terms of paired concentric conducting bundles, *E. ferox* is close to *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. from the monotypic family Cabombaceae. Further research will involve microstructural analysis of the root system and reproductive organs of the species.

Keywords: *Euryale ferox*, Nymphaeaceae, *Brasenia schreberi*, Cabombaceae, relict and rare species, microstructure of leaf blade and petiole, aquatic flora, Middle Amur region.

Acknowledgments. The authors are grateful to the students of PNU Urtyakova N. I. and Baumbakh A. V. for collecting material in the vicinity of Birobidzhan (EAO).

Введение

Современная водная флора Приамурья богата реликтовыми представителями, чьи предковые формы существовали на данной территории с третичного периода. Они составляют около 30 % флоры водоемов [1]. Несмотря на значительный научный интерес к ним, все еще остаются слабо изученными вопросы экологии, морфологии, анатомии, биологии и филогении видов. Объектом нашего исследования выбран вид эвриалы устрашающей (*Euryale ferox* Salisb.) из семейства нимфейных, или кувшинковых (Nymphaeaceae). Выбор обусловлен прежде всего тем, что эвриала устрашающая относится к числу редких видов в регионе, характеризующихся своеобразием биологии и экологии, также уязвимостью местообитаний в современных условиях и находящихся под угрозой исчезновения на северной границе ареала на территории Северной Азии. Вид занесен в список охраняемых растений в Российской Федерации. Немаловажно, что он является представителем южноазиатского субтропического рода с реликтовым ареалом в странах Восточной Азии умеренной зоны (Китай, п-ов Корея, Япония), охватывая юг Дальнего Востока России [2]. Также он представитель древнего семейства Nymphaeaceae, ископаемые остатки которого имеют возраст около 115 млн лет [3].

Анализ литературных сведений показывает достаточную изученность внешней морфологии, биологии семенного размножения в культуре и распространения вида в регионе. Некоторые сведения по флоральной биологии и гистогенезу спермодермы у *E. ferox* приводятся в таксономических сводках. Однако неизученными остаются микроморфологические особенности вида.

Цель работы – обобщение результатов микроморфологического исследования *E. ferox* на материале Приамурья. Ставились задачи: описание микроструктуры листа и черешка, оценка конституционных признаков типового строения органов, выявление у вида адаптивных признаков к условиям существования и определение таксоноспецифических признаков вида. При анализе материалов исследования основывались на общих подходах структурной анатомии растений. В первую очередь учитывали типичное строение органов, соотношение анатомо-топографических зон, гистохимические особенности тканей, а затем анализировали адаптивные особенности в строении поверхностных и кортикальных тканей, обилие межклетников и воздухоносных полостей, степень развития проводящих и механических тканей, характер видоизменений клеточных стенок и др.

Материал и методика

Эвриала устрашающая представляет собой однолетнее водное растение, возобновляющееся семенами. Все растение покрыто многочисленными длинными и тонкими шипами. Плавающие листья на длинных черешках, вначале – стреловидно-сердцевидные, позднее – почти округлые и щитовидные, до 90–130 см в диаметре. Листовая пластинка сверху имеет ярко-зеленую окраску и бугорчатую поверхность. С нижней стороны пластинки красновато-фиолетового цвета и ячеистые из-за сильно выступающих крупных жилок в виде ребер. Цветки до 6 см в диаметре, сине-фиолетового цвета, полностью не раскрывающиеся. Плоды крупные ягодообразные, шаровидной формы, многосемянные, вызревают под водой. Цветет в июле-августе, плодоносит в сентябре-октябре. Растет в хорошо прогреваемых пойменных озерах, старицах и заводях (рис. 1).

В работе использован фиксированный в 70°-м спирте материал, собранный нами в окрестностях г. Биробиджана ЕАО в сентябре 2020 г. Исследования проведены по общепринятой методике микроструктурного анализа. Поперечные срезы органов сделаны лезвием бритвы от руки в трех повторностях. Окрашивание производили спиртовым раствором флороглюцина с каплей концентрированной соляной кислоты. Готовые препараты просматривались с помощью микроскопа Биолам-ЛОМО и цифрового микрокомплекса Альтами БИО 8. При определении размеров клеток и пропорции



Рис. 1. *Euryale ferox* в природе (автор Н.И. Уртякова)

гистологических зон использовали стандартные окуляр-микрометр М-ЛОМО и объект-микрометр ОМО. Визуализация микропрепаратов производилась цифровой камерой для микроскопа TourCam с использованием программного обеспечения TourView. Первичные материалы исследования хранятся в кабинете ботаники Тихоокеанского государственного университета.

Результаты исследования

Строение листовой пластинки. Лист эвриалы устрашающей имеет типичное для аэрогидатофитов – водных растений с плавающими листьями – дорзивентральное строение. На поперечном сечении листа мезофилл ясно дифференцирован на палисадную и губчатую паренхимы (рис. 2, А). Палисадная паренхима имеет плотную структуру, многослойная и фотосинтезирующая. Клетки вытянутой формы и расположены перпендикулярно поверхности листа. К палисадной паренхиме прикреплены немногочисленные астросклериды, которые располагают свои разветвления в воздухоносных полостях губчатой паренхимы (рис. 2, В). Астросклериды двумноговетвистые с мельчайшими ромбическими кристаллами оксалата кальция. Губчатая паренхима расположена рыхло в сочетании с крупными межклетниками схизогенной этиологии (диаметром 120–160 мкм) и представлена более крупными клетками

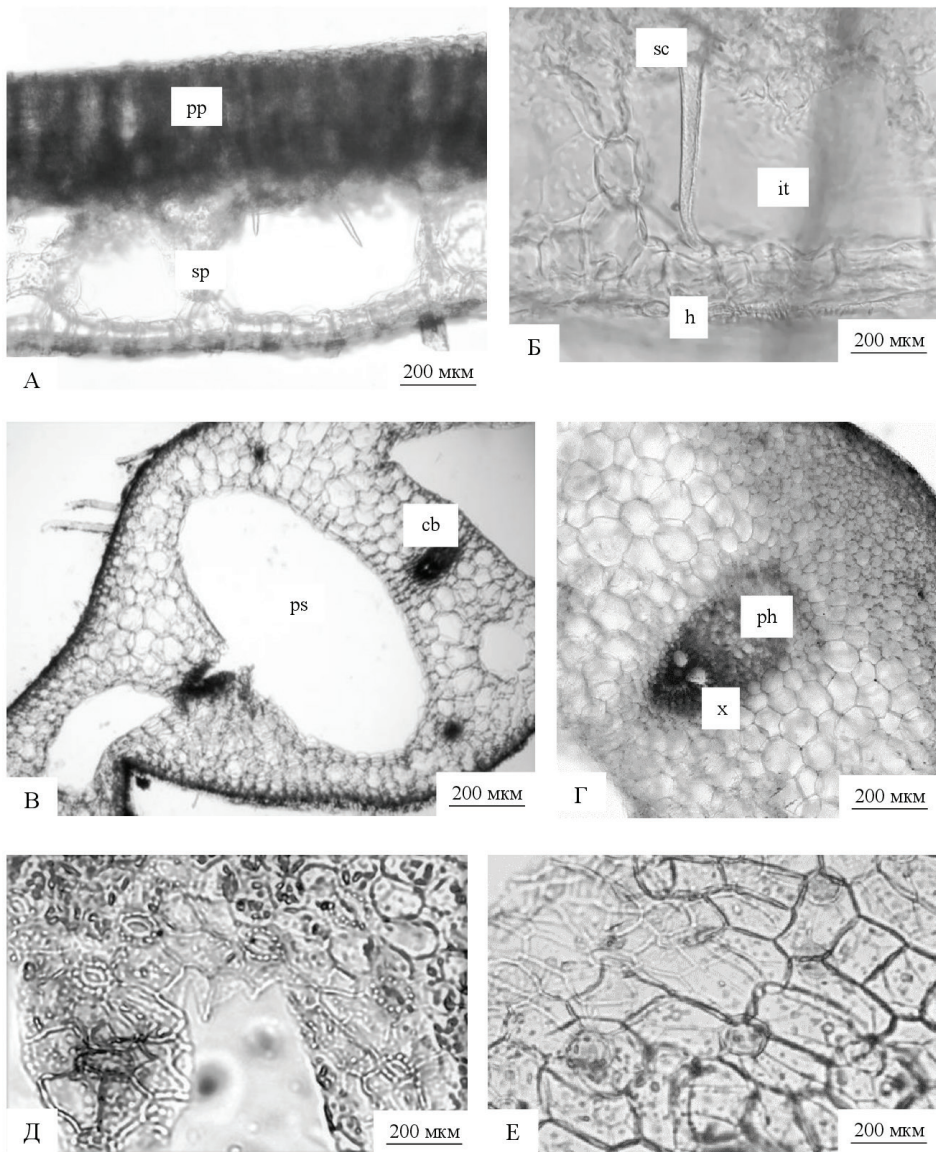


Рис. 2. Листовая пластинка *Euryle ferox*

А – общий план поперечного среза: pp – палисадная паренхима, sp – губчатая паренхима; Б – фрагмент: sc – астроклереида, it – межклетник, h – гидропоты; В – поперечный срез крупной жилки: ps – воздухоносная полость, cb – проводящий пучок; Г – фрагмент: x – элементы ксилемы, ph – элементы флоэмы; Д – верхняя эпидерма; Е – нижняя эпидерма

изодиаметрической формы (рис. 2 Б). Соотношение толщины столбчатого мезофилла к толщине губчатого (индекс палисадности) равно 1:1. Пучок жилки листа – закрытый коллатеральный. Трахеальные элементы ксилемы замещены воздухоносными каналами.

Строение эпидермы. Листовая пластинка эпистоматного типа. Верхняя эпидерма содержит многочисленные широко открытые крупные устьица (рис. 2 Д). Размеры

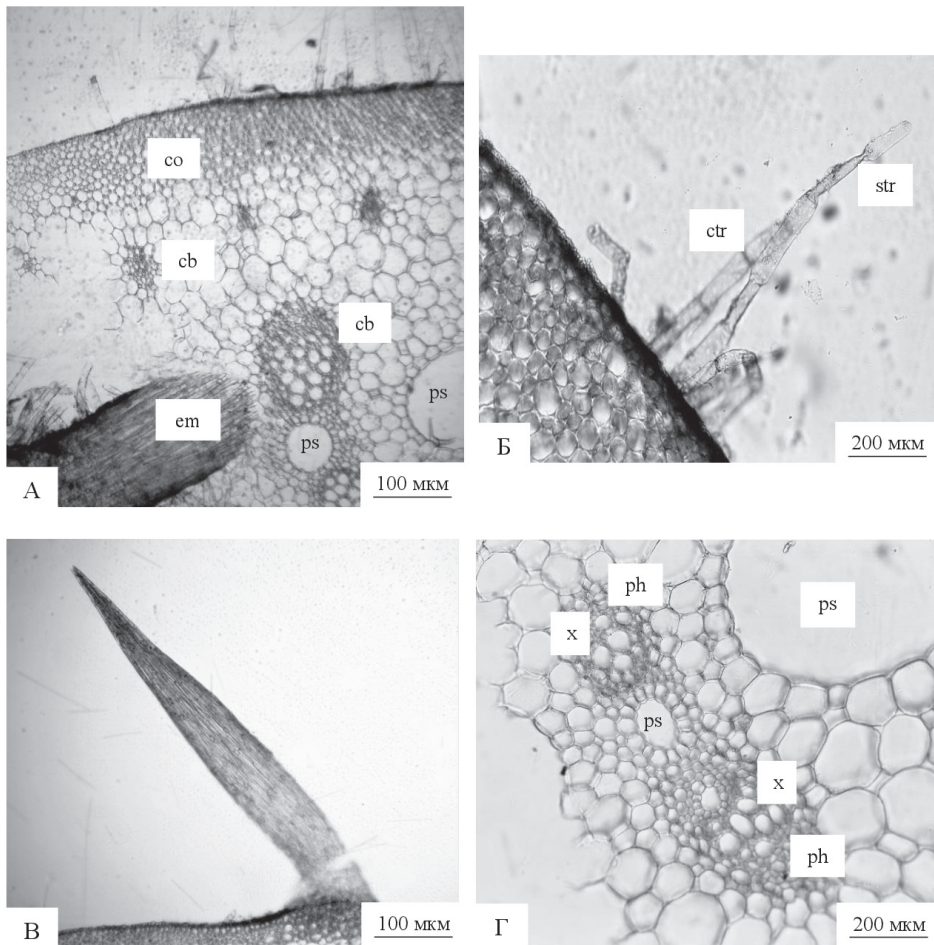


Рис. 3. Черешок *Euryale ferox*

А – поперечный срез: со – колленхима, ем – эмергенция (фрагмент) ;
Б – трихома: ctr – кроющая, str – головчатая (секретирующая); В – эмергенция;
Г – проводящий пучок. Остальные обозначения, как на рис. 2.

устьиц достигают длины 102 ± 8 мкм, ширины 94 ± 4 мкм. Число устьиц равно $\sim 334 \pm 1$ экз./мм². Устьичный аппарат – аномоцитный. Клетки верхней эпидермы мелкие со слабоизвилистыми антиклинальными стенками, клетки нижней эпидермы, наоборот, более крупные и прямостенные (рис. 2 Е). Основные клетки эпидермы хлорофиллоносные. Нижняя сторона листа кутинизирована в большей степени, чем верхняя. На нижней эпидерме наблюдаются заостренные массивные эмергенции, а также тонкие б.м. извилистые и длинные однорядные многоклеточные кроющие и головчатые трихомы, и короткие трихомы, называемые гидропотами (рис. 2 Б). Жилки листа сильно выступают над листовой пластинкой в виде ребер, образуя ячеистую нижнюю поверхность листа (рис. 1 В).

Строение черешка. Черешок покрыт однослойной эпидермой с различными выростами, такими же, как на нижней стороне листовой пластинки. Среди них

находятся лигнифицированные, длинные и крепкие шипы – эмергенции эпидермально-субэпидермального происхождения (рис. 3 А, В). Головчатые трихомы выполняют секреторирующие функции (рис. 3 Б). Гистолого-топографическая зона первичной коры явно дифференцирована на две части. Внешняя кора занята 5-6-7 слоями компактной уголковой колленхимы. Внутренняя кора представлена в виде диффузной аэренхимы с сетью крупных воздухоносных полостей (рис. 3 А).

В черешке присутствует атактостела с разбросанными проводящими пучками. Сосудистые элементы ксилемы частично или полностью редуцированы и заменены воздухоносными каналами. Камбий отсутствует. Крупные пучки амфикрибрального (центроксилемного) типа. Мелкие пучки недоразвитые (флоэмные). Крупные пучки располагаются парами (по две) по обе стороны от общего воздухоносного канала на месте протоксилемы (рис. 3 Г). Сердцевинная паренхима пронизана аэренхимными полостями.

Обсуждение результатов

Конституционные особенности. Ассимилирующие листья *E. ferox* характеризуются типичными признаками органов, находящихся в двух средах обитания. Плавающим листьям свойственна дорзовентральность листовой пластинки. Верхняя сторона пластинки листа содержит фотосинтезирующую эпистоматическую эпидерму с широко открытыми многочисленными устьицами и развитую палисадную паренхиму. Нижняя сторона листа, напротив, выполняет секреториющую, защитную и опорную функцию, благодаря разнообразным выростам.

Черешок *E. ferox* характеризуется микроструктурой осевого органа с типичными гистолого-топографическими комплексами. Компактная (а не диффузная) локализация многослойной субэпидермальной уголковой колленхимы в коровой зоне *E. ferox* является нетипичной для макрогидрофитов [4]. В атактостеле черешка обнаружены своеобразные парные концентрические пучки с общей воздухоносной полостью. Известно, что представители Nymphaeales характеризуются отсутствием сосудов в водопроводящей системе, вместо них имеются кольчатые, спиральные и лестничные трахеиды. В ходе исследования *E. ferox* нами не обнаружены какие-либо трахеальные элементы, которые идентифицировались бы структурно и гистохимически. На поперечных срезах черешка на их месте достаточно четко видны воздухоносные каналы, полностью замещающиеся собой трахеальные элементы (рис. 3 Г).

Адаптивные особенности. У изученного вида проявляется спектр микро-морфологических адаптаций, характерных для гидроморфной эволюции растений. Общая аэренхиматизация, редукция проводящих элементов, слабая склерификация тканей – адаптивные особенности вида. Секреторные образования эпидермального происхождения обеспечивают гидроизоляционную защиту органам растений в водной среде.

Важен вопрос о микроструктурной дифференциации биоморфы однолетника у *E. ferox*. К такому особенностям можно отнести отсутствие камбиальной активности у вида, которое в свою очередь обусловлено укорочением жизненного цикла. Возможно, последнее присуще популяциям вида, находящимся на северной границе ареала на Дальнем Востоке России. Китайские исследователи, наряду с однолетней, указывают также и на многолетнюю биоморфу растений вида [2].

Таксоноспецифические особенности. К таксономическим признакам семейства Nymphaeaceae относятся присутствие атактостелы в осевых органах и астроклереидов в вегетативных органах [3]. Выявленные у *E. ferox* атактостела и астроклереиды дают основание рассматривать их в составе семейства Nymphaeaceae.

Другая особенность микроструктуры *E. ferox*, а именно присутствие парных проводящих пучков (рис. 3, Г), имеющих общую воздушную полость, также может иметь таксономическую значимость. Подобного строения проводящие пучки нами были описаны у *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. из монотипного семейства Cabombaceae [5]. Несомненно, это свидетельствует о филогенетической близости обоих видов.

Заклучение

Таким образом, исследована микроморфология *E. ferox* – редкого реликтового представителя водной флоры Приамурья. Подробно описана микроструктура листа и черешка. При обобщении результатов исследования выявлены конституционные, адаптивные и таксоноспецифичные признаки. Фактические данные, полученные в ходе исследования, дополняют общую характеристику вида, дают некоторые основания для уточнения его таксономического положения в системе семейства Nymphaeaceae. Дальнейшие исследования будут связаны с микроструктурным анализом корневой системы и репродуктивных органов вида. Микроморфологические особенности тканевой организации вида могут иметь важное значение для оценки адаптивного потенциала вида в современных климатогенных и антропогенных изменениях природной среды.

Литература

1. Крюкова, М. В. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука, 2013. – 351 с.
2. *Euryale ferox* in Flora of China [сайт]. URL : <http://www.efloras.org/> (дата обращения: 06.02.2021)
3. Angiosperm Phylogeny Website. Version 13. URL : <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (дата обращения 19.03.2021)
4. Efremov, A. N. Anatomy and morphology of vegetative organs and inflorescence of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) // *Inland Water Biology*, 2016. V. 9. №1. P. 27–38. <https://link.springer.com/article/10.1134%2FS1995082916010041>
5. Tsyrenova, D. Ju. Micromorphology of relict hydrophytes from the Lower Amur Region // *Inland Water Biology*, 2020. – Vol. 13. – №4. – pp. 496–502. <https://link.springer.com/article/10.1134%2FS1995082920040112>

References

1. Kryukova, M. V. Sosudistye rasteniya Nizhnego Priamur'ya. – Vladivostok: Dal'nauka, 2013. – 351 s.
2. *Euryale ferox* in Flora of Shina [sajt]. URL : <http://www.efloras.org/> (data obrashcheniya: 06.02.2021)
3. Angiosperm Phylogeny Website. Version 13. URL : <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (data obrashcheniya 19.03.2021)
4. Efremov, A. N. Anatomy and morphology of vegetative organs and inflorescence of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) // *Inland Water Biology*, 2016. V. 9. №1. P. 27–38. <https://link.springer.com/article/10.1134%2FS1995082916010041>
5. Tsyrenova, D. Ju. Micromorphology of relict hydrophytes from the Lower Amur Region // *Inland Water Biology*, 2020. – Vol. 13. – №4. – pp. 496–502. <https://link.springer.com/article/10.1134%2FS1995082920040112>

