



Экология растений / Ecology of plants

Оригинальная статья / Original article

УДК 581.8

DOI: 10.18470/1992-1098-2018-3-42-54

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *NITRARIA SCHOBERI* L. (СУЛАКСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ, ДАГЕСТАН)

^{1,2} Загирбег М. Асадулаев, ^{2,3} Зулфира Р. Рамазанова*,

² Магомед Г. Гаджиатаев, ¹ Гасан Н. Гасанов, ¹ Айтемир А. Айтемиров

¹ Дагестанский государственный университет,

Махачкала, Россия

² Горный ботанический сад Дагестанский научный центр РАН,

Махачкала, Россия

³ Дагестанский государственный педагогический университет,

Махачкала, Россия, zulfiraram@mail.ru

Резюме. Цель. Статья посвящена изучению анатомического строения вегетативных органов *Nitraria schoberi* L. и анализу особенностей признаков в связи с произрастанием на засоленных почвах в Прикаспийской низменности Дагестана. **Методы.** У кустов *N. schoberi* взяты по 10 образцов листьев, стеблей и корней. Приготовление временных препаратов, описание тканей и клеток вегетативных органов *N. schoberi* проводили в соответствии с общепринятыми методами. **Результаты.** Описаны основные ткани листа, стебля, корня *N. schoberi*, приведена их количественная оценка, выделены экологически значимые адаптивные анатомические признаки. **Заключение.** Наличие тонкой кутикулы, плотного мезофилла, водозапасающей ткани, крупных устьиц, депонирование избытка солей во вместилищах для поддержания высокого осмотического давления протоплазмы связано с фреатофитностью *N. schoberi* и обеспечивают возможность существования вида на засоленных почвах и при высокой температуре воздуха. Увеличение с возрастом в ксилеме побегов доли сосудов по сравнению с клетками либриформа связано с возрастанием водопотребности для успешного протекания процессов фотосинтеза и терморегуляции в условиях Прикаспийской низменности. Полученные данные можно использовать при сравнительной оценке с другими экотипами *N. schoberi* и видами рода *Nitraria*.

Ключевые слова: ткани листа, побег, корень, *Nitraria schoberi* L., Прикаспийская низменность Дагестана, диагностические признаки.

Формат цитирования: Асадулаев З.М., Рамазанова З.Р., Гаджиатаев М.Г., Гасанов Г.Н., Айтемиров А.А. Анатомическое строение вегетативных органов *Nitraria schoberi* L. (сулакская популяция, Дагестан) // Юг России: экология, развитие. 2018. Т.13, N3. С.42-54. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-3-42-54

ANATOMICAL STRUCTURE OF VEGETATIVE ORGANS OF *NITRARIA SCHOBERI* L. (SULAKSKY POPULATION, DAGESTAN)

^{1,2} Zagirbeg M. Asadulaev, ^{2,3} Zulfira R. Ramazanova*,

² Magomed G. Gadzhataev, ¹ Gasan N. Gasanov, ¹ Aytemir A. Aytemirov

¹ Dagestan State University, Makhachkala, Russia

² Mountain Botanical Garden at Dagestan Scientific Centre of RAS,

Makhachkala, Russia

³ Dagestan State Pedagogical University,

Makhachkala, Russia, zulfiraram@mail.ru



Abstract. Aim. The article is devoted to the study of the anatomical structure of the vegetative organs of *Nitraria schoberi* L. growing on saline soils in the Caspian lowland of Dagestan and to the analysis of some of its features in relation with its habitat. **Methods.** Were studied 10 samples of leaves, stems and roots of *N. schoberi*. Preparations of temporary specimen as well as the description of tissues and cells of vegetative organs of *N. schoberi* were carried out in accordance with conventional methods. **Results.** The main tissues of leaf, stem and root of *N. schoberi* are described; their quantitative estimation is given; ecologically significant adaptive anatomical signs are also identified. **Conclusion.** The presence of a thin cuticle, dense mesophyll, water-preserving tissue, large stomata and deposition of excess salts in containers to maintain high osmotic pressure of the protoplasm is associated with the phreatophytic nature of *N. schoberi* which allows the species grow on saline soils at high air temperatures. The increase of the proportion of vessels in the xylem of shoots with age in comparison with the cells of the libriform is associated with an increase in water demand for successful photosynthetic processes and thermoregulation in the conditions of the Caspian lowland. The obtained data can be used in a comparative evaluation with other ecotypes of *N. schoberi* and of the genus *Nitraria*.

Keywords: leaf tissue, shoot, root, *Nitraria schoberi* L., Caspian lowland of Dagestan, diagnostic signs.

For citation: Asadulaev Z.M., Ramazanova Z.R., Gadzhiaev M.G., Gasanov G.N., Aytemirov A.A. Anatomical structure of vegetative organs of *Nitraria schoberi* L. (sulaksky population, Dagestan). *South of Russia: ecology, development*. 2018, vol. 13, no. 3, pp. 42-54. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2018-3-42-54

ВВЕДЕНИЕ

Большинство работ по изучению *Nitraria schoberi* L. – редкого, ценного для медицинского и пищевого применения вида, посвящено описанию морфологических особенностей и выявлению биохимического состава вегетативных и генеративных органов [1-5].

Для *N. schoberi*, в частности в Дагестане, характерна дизъюнктивность ареала, которая обусловлена приуроченностью к засоленным почвам (эвгалофит) с относительно высоким уровнем грунтовых вод [1;

6]. Такие условия произрастания приводят к формированию у растений адаптаций на клеточном и тканевом уровнях, в том числе к накоплению в тканях солей в виде кристаллов, удерживающих воду и повышающих осмотический потенциал клеток [7].

Настоящая работа посвящена изучению анатомического строения стебля, корня и листа *N. schoberi* с учетом адаптивных особенностей тканей этих органов в связи с произрастанием на засоленных почвах Прикаспийской низменности Дагестана.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для изучения анатомического строения вегетативных органов у кустов *N. schoberi*, произрастающих на засоленных почвах вдоль трассы вблизи п. Сулак взяты по 10 образцов листьев, стеблей и корней. Тип засоления почвы хлоридно-сульфатный (хлориды – 0,5 мг/экв., сульфаты – 0,66 мг/экв.). Анализ образцов почв был проведен в лаборатории ФГБУ ГЦАС «Дагестанский».

Вегетативные органы *N. schoberi* фиксировали в 70% растворе этилового спирта с глицерином. Приготовление анато-

мических препаратов проводили по общепринятой методике [8]. Ткани и клетки описывали в соответствии с разработками Самылиной, Аносовой [9].

Измерения элементов анатомической структуры сделаны на оптическом микроскопе Levenhuk D870T с использованием окуляр-микрометра в Горном ботаническом саду ДНЦ РАН, фотографии – с помощью видеоокуляра DCM 510 SCOP. Математическая обработка результатов выполнена с использованием прикладной компьютерной программы Microsoft Excel.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Анатомическое строение листа *Nitraria schoberi* L.

Кутикулы листа *N. schoberi* определена нами как относительно тонкая. Напри-

мер, по данным О.А. Неверовой и др. [10] у мезофита *Betula pendula* толщина кутикулы

листовой пластинки в два раза толще. Клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней эпидермы и имеют многоугольную форму. Их стенки слабоизвилистые или

прямые, равномерно утолщенные. Среднее число клеток эпидермы на 1 мм² колеблется от 863 до 966 шт. соответственно (табл. 1).

Таблица 1

Параметры некоторых элементов эпидермы листа *N. Schoberi*

Table 1

Parameters of some elements of leaf epidermis *N. schoberi*

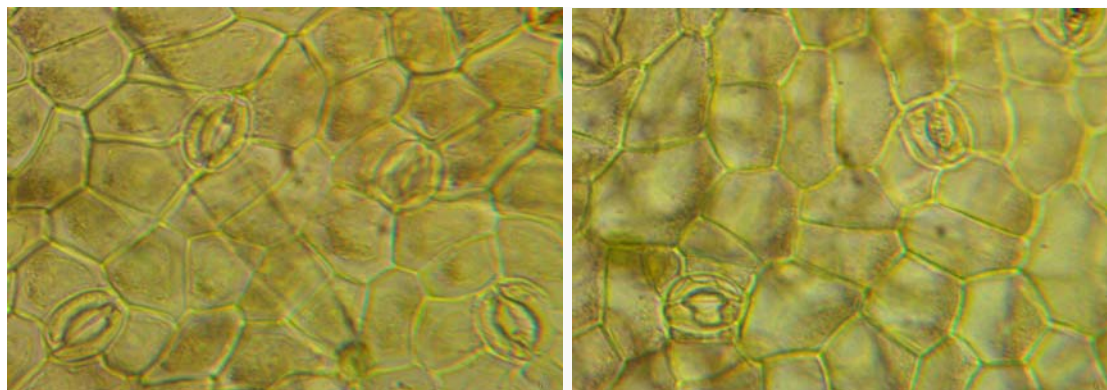
Структурные элементы / Structural elements	Клетки / Cells			Устьица / Stomata			Побоч. клетки / Collat. cells	Трихомы / Trichomes	
	ч / n	д / l	ш / w.	ч / n	д / l	ш / w.		ч / n	д / l
Верх. эпид. / Upper epider.	863,3	54,0	29,7	47,3	42,1	31,4	33,7	13,6	205,9
	14,0	31,8	18,0	33,0	10,2	11,4	15,5	62,3	26,3
Ниж. эпид. / Lower epider.	966,3	49,9	32,7	72,8	41,2	30,2	30,0	13,2	270,1
	28,3	23,3	22,7	18,4	10,0	11,7	16,9	71,1	25,4

Примечание: здесь и в табл. 2: \bar{x} , мкм – верхняя строка; CV, % – нижняя строка; во всех таблицах: ч – число на 1 мм², д – длина, ш – ширина.

Note: here and in tab. 2: \bar{x} , μm – the top line; CV, % – bottom line; in all tables: n – number per mm², l – length, w – width.

Листья амфистоматические (рис. 1А, Б). Устьичный аппарат аномоцитный. Устьица слегка погруженные или на одном уровне с эпидермальными клетками, форма устьиц овальная. Тип устьичных клеток зуб-

чатовидный или ладьевидный. Количество побочных клеток на нижней и верхней эпидерме от 4 до 8. Вдоль жилок листа просматриваются клетки с кристаллами солей.



А

Б

Рис.1. Эпидерма листовой пластинки *N. schoberi*: А – верхняя, Б – нижняя
Fig.1. Epidermum of leaf blade *N. schoberi*: А – upper, В – lower

Устьица крупные – от 30,2 до 42,1 мкм, их плотность низкая – от 47 до 72 на 1 мм².

Эпидерма листовой пластинки с обеих сторон покрыта простыми одноклеточными конусовидными трихомами, кутикула бородавчатая (рис. 2Б). Частота трихом на 1 мм² низкая (примерно 13 шт.), на нижней эпидерме крупнее (более 250 мкм), чем на верхней.

Мезофилл листа изолатерально-палисадный. Листовая пластинка толстая (более 900 мкм), на поперечном срезе (рис. 3А) которой клетки адаксиальной эпидермы крупнее клеток абаксиальной эпидермы (табл. 2). В клетках мезофилла листа просматриваются темно окрашенные вместилища, где возможно, накапливаются соли (рис. 2А), так как *N. schoberi* считают соле-накапливающим эвгалофитом [10]. Остальные ткани листа светлоокрашенные.

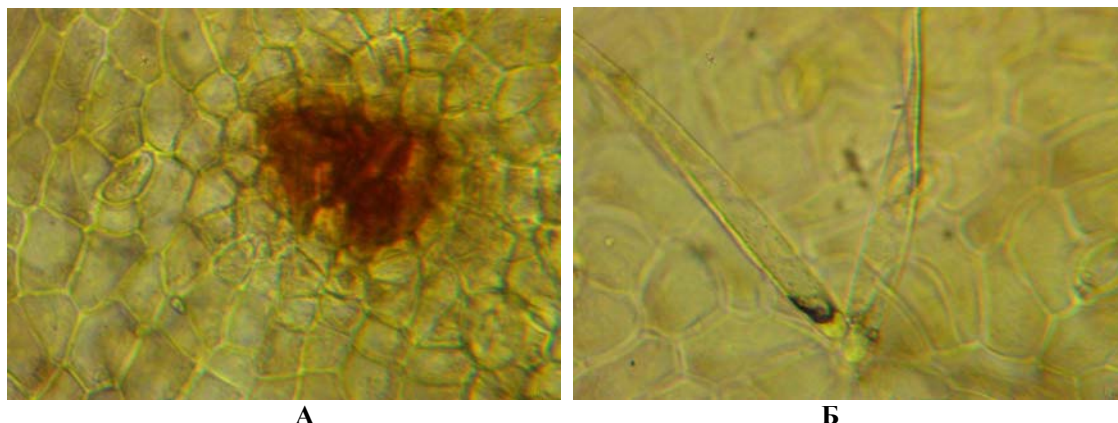


Рис.2. Эпидерма листовой пластинки *N. schoberi*: А – вместилище, Б – простые одноклеточные остроконусовидные трихомы
Fig.2. Epidermum of leaf blade *N. schoberi*: А – receptacle, В – simple unicellular acute-cone trichomes

Таблица 2

Параметры тканей и клеток листовой пластинки *N. schoberi*
(поперечный срез)

Table 2

Parameters of tissues and cells of leaf plate *N. schoberi* (cross section)

Размеры клеток, мкм / Cell sizes, μm											
в / u					фл. phl.	кс. xyl.	н / l				
кут. cut.	эпид. epid.	пал. pal.	губ. canc.	склр. scler.			кут. cut.	эпид. epid.	пал. pal.	губ. can.	склр. scler.
2,6	27,2	219,7	53,5	40,9	31,5	88,8	2,9	25,7	123,1	125,4	37,3
38,6	21,4	22,5	42,6	38,5	37,7	16,9	41,4	16,4	33,1	71,1	48,0
Размеры тканей, мкм / Cell tissue, μm											
в / u						н / l					
губ. тк. / canc. tis.		пал. тк. / pal. tis.		склр. / scler		губ. тк. / canc. tis.		пал. тк. / pal. tis.		склр. / scler	
д / l	ш / w.	д / l	ш / w.	д / l	ш / w.	д / l	ш / w.	д / l	ш / w.	д / l	ш / w.
76,6	54,7	94,7	36,9	14,4	10,5	92,1	59,1	91,4	35,3	17,6	13,5
25,6	35,0	23,0	36,3	32,0	30,7	48,5	51,6	33,2	32,9	31,2	39,3

Примечание: в – верхняя, н – нижняя, тк. – ткань, кут. – кутикула, эпид. – эпидерма, пал. – палисадная, губ. – губчатая, склр. – склеренхима, фл. – флоэма, кс. – ксилема

Note: u – upper, l – lower, tis. – tissue, кут. – cuticle, epid. – epidermis, pal. – palisade, can. – cancellous, scler. – sclerenchyma, phl. – phloem, xyl. – xylem

Столбчатая паренхима с нижней стороны листовой пластинки однорядная, с верхней двурядная, клетки относительно крупные (от 35,3 до 94,7 мкм). Губчатая паренхима с верхней стороны листовой пластинки однорядная с более крупными клетками (до 92 мкм), с нижней стороны 4–5-рядная, клетки мельче (до 76 мкм).

Центральный проводящий пучок (закрытый, коллатеральный) ограничен от

клеток мезофилла плотно сомкнутыми обкладочными клетками (рис. 3Б). Арматурные функции выполняют склеренхимные волокна, расположенные сверху (40,9 мкм) и снизу (37,3 мкм) проводящих тканей.

Толщина флоэмы 31,5 мкм, ксилемы 88,8 мкм. Ксилема состоит из сплошных рядов (по 3–6) сосудов, которые (их 7–11 шт.) разделены однорядными сердцевинными лучами.

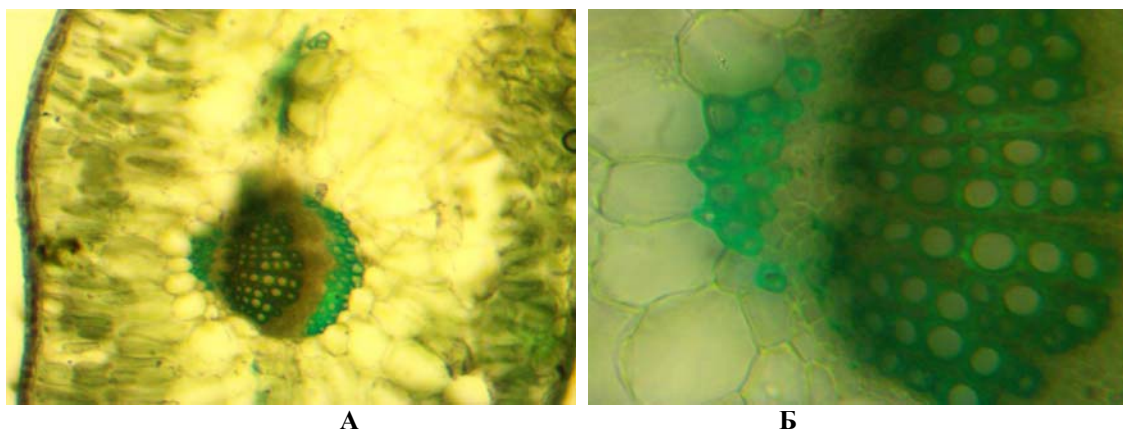


Рис.3. Поперечный срез листовой пластинки *N. schoberi*: А – общий вид, Б – центральная жилка

Fig.3. Cross-section of the leaf blade *N. schoberi*: А – general view, В – central vein

Анатомическое строение стебля *N. schoberi*

Однолетний стебель *N. schoberi* на поперечном срезе имеет цилиндрическую форму. Кутикула тонкая, клетки эпидермы

прямоугольной формы, с простыми конусовидными трихомами до 29 мкм (рис. 4А).

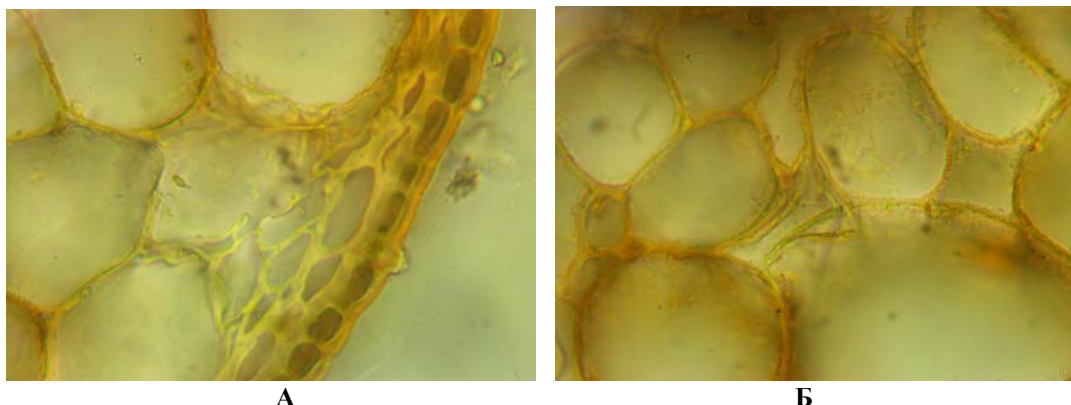


Рис.4. Анатомическое строение однолетнего побега: А – эпидерма, перидерма, Б – коровая паренхима

Fig.4. Anatomical structure of the annual escape: А – epidermis, peridermis, В – cow parenchyma

Под эпидермой в несколько рядов (1–4) расположены толстостенные клетки перидермы (31,7 мкм), сплюснутых в радиальном направлении. Первичная кора (280,3 мкм), состоит из тонкостенных округлых или вытянутых в тангентальном направлении крупных паренхимных клеток (94,3–59,4 мкм), расположенных в 2–5 слоев (рис. 4Б). Клетки наружного слоя имеют более толстые стенки.

Центральный цилиндр отделен от коровой паренхимы однослойной эндодермой (23,2 мкм). Очаги первичной ксилемы размещены симметрично между очагами периваскулярной склеренхимы, что обеспечивает звездчатую форму сердцевины и

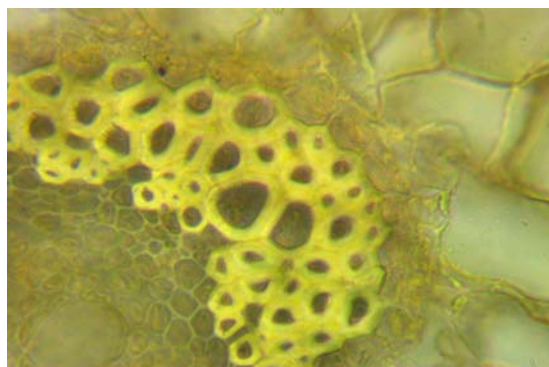
волнообразный контур проводящего пучка в зоне эндодермы.

Пучки лубяных волокон (56,9 мкм) расположены в одном кольце и отделены друг от друга 2–3 рядами клеток коровой паренхимы (рис. 5А). Волокна толстостенные встречаются как широкие (30–25 мкм), так и узкие (17–7 мкм).

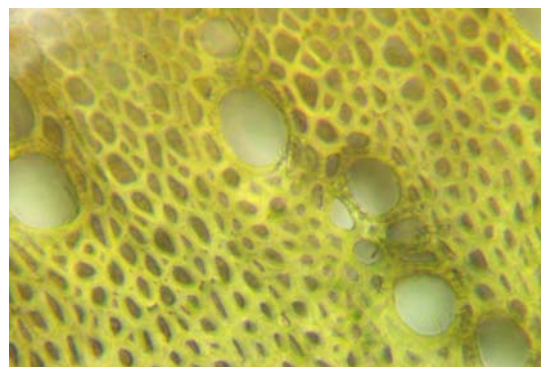
Толщина вторичной флоэмы в 2,4 раза больше первичной (склерифицированной). Клетки вторичной флоэмы мелкие (15,3–10,6 мкм), в ней встречаются одиночные или небольшими группами (по 2–3) вместилища. Размеры вместилищ варьируют в значительных пределах: от 7,5 до 102,5 мкм.

Ксилема (456,8 мкм) представлена либриформом, (17,7–10,2 мкм) и сосудами, расположенными в радиальных цепочках по 2–3 или 7–10 (рис. 5Б). Размеры сосудов от

10 до 68 мкм. Между ксилемными рядами проходят одно-, двурядные сердцевинные лучи.



А



Б

Рис.5. Анатомическое строение однолетнего побега: А – склеренхима во флоэме с вместилищами, Б – ксилема

Fig.5. Anatomical structure of the annual escape: А – the sclerenchyma in the phloem from the repositories, Б – xylem

Клетки сердцевины стебля мельче (52,2–65,1 мкм), чем коровой паренхимы (59,4–94,3 мкм). На границе с ксилемой выделяется перимедуллярная зона (46,4 мкм), образованная мелкими тонкостенными паренхимными клетками (9,8–14,7 мкм).

Четырехлетний надземный стебель имеет хорошо развитую сдвинувшуюся перидерму, за которой следуют сильно сдавленные клетки коровой паренхимы. В отличие от годовичного стебля количество пучков лубяных волокон увеличивается, их кольца смыкаются. Клетки вторичной флоэмы плохо различимы.

Ксилема (2005 мкм) представлена либриформом, толстостенные клетки которого (15,3–10,1 мкм) плотно окружают сосуды и клетки осевой паренхимы (рис. 6А). Тип древесины кольцепоровый. При этом имеются как изолированные, так и сближен-

ные сосуды. Количество и группирование сосудов в зависимости от возраста годовичных колец различно. В приросте первого года поры (от 4 до 12) выстроены в радиальные цепочки, в последующем группирование сосудов усиливается, образуя гроздевидные скопления, содержащие от 6 до 32 шт. Их расположение меняется с радиального в тангентальное. При этом короткие радиальные цепочки из 2–5 сосудов сохраняются, связывая предыдущие слои с последующими.

Размеры клеток сосудов от первого годовичного кольца (42,9–30,4 мкм) к последующим (45,4–33,2 мкм) относительно стабильны (табл. 3). Выраженность перимедуллярной зоны сохраняется. В проводящей части стебля в большом количестве имеются пигментированные клетки с красно-коричневым содержанием.

Таблица 3

Возрастные характеристики некоторых элементов ксилемы многолетних ветвей *N. schoberi*

Table 3

Age characteristics of some xylem elements of perennial branches *N. schoberi*

Возраст ксилемы, годы Age xylem, years	Элемент ксилемы Element of xylem	Надземная ветвь Aboveground branch		Подземная ветвь Underground branch	
		\bar{x} , мкм / \bar{x} , μm	CV, %	\bar{x} , мкм / \bar{x} , μm	CV, %
1	л / l	18,6	29,4	15,0	11,8
	с / v	42,9	42,2	46,4	49,8
2	л / l	15,3	20,8	18,9	15,0
	с / v	45,4	37,0	45,3	44,9

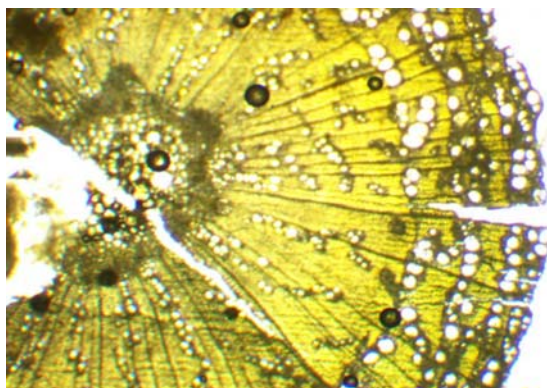
3	л / l	15,6	23,8	17,5	24,7
	с / v	32,9	44,6	29,7	82,7
4	л / l	12,2	23,9	17,5	14,3
	с / v	30,0	39,1	58,1	42,3
5	л / l	-	-	15,0	22,0
	с / v	-	-	45,3	56,0
6	л / l	-	-	17,8	25,8
	с / v	-	-	46,9	77,7
7	л / l	-	-	15,8	13,7
	с / v	-	-	26,2	121,3

Примечание: л – либриформ, с – сосуды.

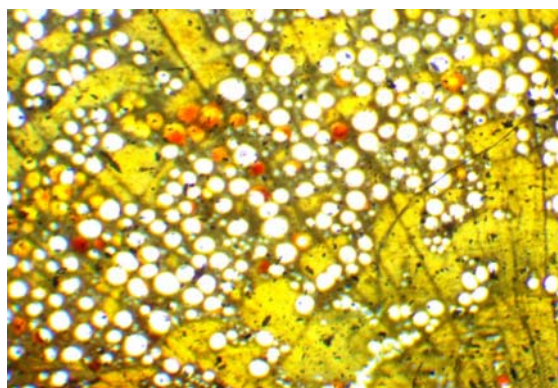
Note: l – libriform, v – vessels.

Семилетний подземный стебель также имеет хорошо развитую перидерму. В ней по цвету различаются более темноокрашенные слои прошлых годов и светлоокрашенный слой текущего года. Коровая паренхима сильно сдавленная, в которой по кольцу островками расположены пучки лубяных волокон.

У подземного стебля (рис. 6Б) в отличие от наземного (рис. 6А) либриформ и трахеиды менее развиты. Плохо различимы и годичные слои ксилемы. Древесина нами отнесена к кольцесосудистому типу, хотя указано, что в экстремальных условиях может и изменяться [11].



А



Б

Рис. 6. Анатомическое строение побега: А – многолетний наземный, Б – многолетний подземный

Fig. 6. Anatomical structure of the shoot: А – long-term ground, Б – perennial underground

В ксилеме первого года наземного и подземного стеблей распределение сосудов имеет одинаковую (рассеянно рядную) картину и основная масса клеток представлена волокнами либриформа. В приростах ксилемы подземного стебля в последующие годы образуются сплошные скопления сосудов, которые прерываются небольшими группами клеток либриформа (рис. 6Б). Доля сосудов (особенно крупных и сгруппированных) становится больше, увеличиваются и их размеры (от 30 до 61 мкм). Одиночные сосуды встречаются реже. Сердцевинные лучи (одно-, или двурядные) во многих участках вовсе не просматриваются.

В ксилеме как наземного, так и подземного побегов изменчивость диаметра сосудов выше и составляет 37,0–44,6% и 42,3–121,3% соответственно. Диаметр клеток либриформа относительно стабильный и варьирует в пределах 20,8–29,4% и 11,8–24,7%. При этом однозначный тренд изменения показателей CV с возрастом побега не выявлен. Стабильность показателей CV клеток либриформа ветвей объясняется его арматурными функциями и, видимо, менее зависима от конкретных условий произрастания (надземные и подземные). На формирование диаметра сосудов оказывают влияние различные внешние факторы, в том чис-



ле условия питания и водоснабжения [12], с чем мы и связываем высокую вариабель-

ность показателей данного признака по годам.

Анатомическое строение корня *N. schoberi*

Паренхима коры однолетнего первичного корня рыхлая с воздухоносными полостями (31–40 мкм), которые с возрастом увеличиваются (63,6–116,4 мкм). Размеры клеток – 12,8–30,6 мкм. Склеренхима пери-

васкулярная, представлена островками. Флоэмная часть узкая – 31,1 мкм, в ней просматриваются небольшие вместилища размерами 8,7–27,5 мкм (табл. 4).

Таблица 4

Анатомические характеристики клеток тканей в зависимости от возраста корня *N. schoberi*

Table 4

Anatomical characteristics of tissue cells depending on the age of the root *N. schoberi*

Ткани / Fabrics		Возраст корней, годы / Age of roots, years					
		1		2		3	
		\bar{x}	CV, %	\bar{x}	CV, %	\bar{x}	CV, %
Перидерма / Periderma	д / l	-	-	41,7	37,9	52,5	29,5
	ш / w	-	-	19,2	34,5	37,3	46,1
Склеренхима / Sclerenchyma	д / l	20,6	15,8	20,0	18,8	24,4	20,3
	ш / w	12,8	22,8	15,0	18,6	18,1	13,5
Паренхима / Parenchyma	д / l	30,6	32,4	56,9	16,8	56,7	34,8
	ш / w	12,8	33,1	33,1	25,6	28,3	40,2
Вместилища / Containers	д / l	27,5	-	116,4	34,3	114,2	33,4
	ш / w	8,7	-	63,6	37,0	79,7	48,0
Флоэма / Phloem	д / l	17,8	24,2	40,8	18,1	18,6	21,4
	ш / w	8,1	39,4	28,3	24,2	13,9	31,3
Камбий / Cambium	д / l	-	-	16,4	33,3	15,8	11,2
	ш / w	-	-	10,8	25,8	6,9	15,9
Либриформ / Librifforme	д / l	12,8	11,8	18,6	13,6	19,2	20,6
Сосуды / Vessels	ш / w	22,5	16,7	64,4	31,1	69,7	21,9

На поперечных срезах 3-х летнего корня видны остатки разорванной первичной коры, которая замещается многорядной пробкой. Феллоген закладывается в первый же год, размеры клеток феллодермы колеблются от 28,3 до 56,7 мкм. Феллема выделяется четко, через год толщина ее возрастает более чем в пять раз (с 87,8 мкм у 2 летнего до 477,8 мкм у 3-х летнего) (табл. 5). Склеренхимные клетки расположены в виде прерывистых 2–3-х слойных колец. Во флоэме также хорошо различаются вместилища (79,7–114,2 мкм).

Древесина корня имеет более широкие сосуды (69,7 мкм), чем древесина стебля. Распределение сосудов рассеянное. Гра-

ницы годовых приростов четко не выделяются, что связывают с условиями почвы и функциями корней [12]. Диархность или триархность первичной ксилемы корня подтверждает возможность варьирования этого признака у корней одного и того же растения [12].

В ксилеме корня показатели CV сосудов не зависимо от возраста вариабельной показателей клеток либриформа (табл. 4), хотя общий размах относительно показателей побегов у корней намного ниже – 16,7–31,1%.

Показатели тканей корней с возрастом стабилизируются (CV), кроме толщины флоэмы (табл. 5).



Таблица 5

Возрастные анатомические характеристики тканей корня *N. schoberi*

Table 5

Age anatomical characteristics of root tissues *N. schoberi*

Ткани Fabrics	Возраст корней, годы / Age of roots, years					
	1		2		3	
	X	CV, %	X	CV, %	X	CV, %
Перидерма Periderma			87,8	26,0	477,8	21,1
Склеренхима Sclerenchyma	96,8	57,5	566,7	35,6	253,3	30,6
Диллат луч Dillated beam			341,1	30,3	770,0	18,1
Флоэма Phloem	31,1	29,6	393,3	22,9	200,0	42,3
Ксилема Xylem	105,0	16,1	588,9	14,2	1194,4	12,4

ОБСУЖДЕНИЕ

Образцы листьев стеблей и корней для изучения анатомического строения были собраны с растений *N. schoberi*, произрастающих на Прикаспийской низменности Дагестана. Для этой территории характерны засоленные почвы, сильные ветра весной и осенью и высокая температура воздуха в летний период, что может способствовать развитию у растений не только галофитных, но и ксерофитных признаков.

Известно, что анатомическое строение органов растений видоспецифично. Это определяет ценность полученного впервые материала с точки зрения идентификации вида и дополнения первичной биологической информации. Кроме того, растения одного и того же вида, произрастающие в различных условиях среды, вырабатывают специфические адаптивные изменения в строении тканей и органов, которые помогают им развиваться в этих условиях. Такие изменения позволяют выявлять пределы нормы реакции с точки зрения дальнейшего распространения вида, перспективы существования популяции, интродукционного потенциала, других теоретических и прикладных аспектов. К особенностям анатомического строения органов, способствующих выживанию растений в засушливых, к тому же с засоленными почвами, условиях относят, к примеру, мелкие толстые изопалисадные листья, хорошо развитая корневая система, развитая механическая ткань [13].

Кроме того, многие ксерофиты имеют толстую кутикулу и толстые внешние периклиальные стенки эпидермальных

клеток [12; 14]. Это связывают с лучшей адаптацией к неблагоприятным условиям. Полагают также, что растения с развитой кутикулой в листьях и стеблях способны свести к минимуму стресс от потери воды при солености почвы. Однако в наших условиях кутикула селитрянки относительно тонкая (2,6–2,9 мкм) и, видимо, не является определяющим структурным элементом листа в обеспечении водного баланса. Здесь просматривается несколько другая ситуация, когда растение, произрастающее на засоленных почвах (будучи галофитом), одновременно является и фреатофитом. У таких растений нет проблемы с недостатком воды, есть проблема с поглощением и ускоренной ее передачей в листья для обеспечения (помимо фотосинтеза) терморегуляции. В данном случае структурные особенности тканей и клеток (небольшое число крупных устьиц (47,3–72,8 шт.), толстые листья (906,6 мкм), крупные размеры просветов сосудов и увеличение их числа на единицу площади с возрастом ветки) селитрянки больше связаны с нормализацией температуры листа в условиях интенсивной солнечной инсоляции характерной для Прикаспийской низменности Дагестана.

У листьев селитрянки также не наблюдается высокая плотность трихом (13,2–13,6 шт.), нет и погруженных устьиц. Эти показатели не согласуются с общепринятым мнением, что у пустынных кустарниковых растений листья имеют большую опушенность, сильную кутикулизацию и погруженные устьица для уменьшения потери



воды [15; 16]. Мы полагаем, что анатомия листьев селитрянки как фреатофита направлена на минимизацию перегрева в жарких условиях, прежде всего, за счет интенсивной транспирации. В пользу терморегулирующей адаптации анатомических структур указывает и амфистоматность листьев, обеспечивающая интенсивность транспирации и газообмена при доступности воды, высокой инсоляции и температуры воздуха. Кроме того, возникновение изопалисдажности и изолатеральности позволяет компенсировать сокращение ассимиляционной поверхности вследствие уменьшения размеров листа [17].

Некоторая «сочность» листьев, подтвержденная и в наших исследованиях, видимо, нужна для разбавления солей, накопленных в растениях и снижения их токсичности для клеток, позволяя таким образом растению справиться с более высоким содержанием соли на, что указывал и Y. Waisel [18].

Что касается сосудистой системы селитрянки, то с возрастом ее плотность увеличивается. Это диктуется и незначительной толщиной годичного прироста, увеличением листового аппарата и необходимостью непрерывного и полноценного обеспечения водой листьев при высокой транспирации.

Обращает на себя внимание и состояние механической ткани (либриформа) в ксилеме стебля (рис.6Б). При изучении строения ксилемы стебля неоднократно обращалось внимание на то, что плотное окружение клеток сосудов клетками либриформа помогает защите сосудов и трахеид

от закупорки. Кроме того, такая конструкция проводящей системы обеспечивает поддержание высокого осмотического давления, которое галофиты создают для поступления воды из ризосферы. Развитие механических тканей, как в ксилеме, так и в коровой части может быть важным звеном и в ветроустойчивости органов растений произрастающих в условиях с сильными ветрами [19].

У *N. schoberi* склеренхимные группы в области вторичной флоэмы с возрастом стебля становятся многослойными, увеличивается их сомкнутость. Такие изменения мы не связываем с необходимостью усиления жесткости стебля, это является адаптацией к сильным ветрам, где, наоборот, требуется определенная гибкость тканей. Увеличение доли склеренхимы в коре с возрастом компенсирует уменьшение доли либриформа в ксилеме по отношению к сосудам и обеспечивает общую устойчивость структуры побега. О значении склеренхимы вокруг сосудистого цилиндра для защиты флоэмы от повреждения высокой температурой, интенсивной радиации и засухи указано в работе Huang Z.Y. et al. [20].

В листьях, стеблях, и корнях селитрянки, нами выделены темные клетки и вместилища, которые могут содержать дубильные вещества и слизь. Показано [21], что эти вещества служат увеличению осмотического давления, способности поглощать и удерживать воду, обеспечивая относительно влажную среду для окружающих фотосинтетических клеток [22; 23].

ВЫВОДЫ

1. Данные, полученные по анатомии вегетативных органов *N. schoberi* позволяют оценить адаптивность тканей ее органов к условиям произрастания, их можно использовать и при сравнительной оценке с другими видами данного рода.

2. *N. schoberi* имеет характерные для суккулентов толстые листовые пластинки (906,6 мкм), что позволяет за счет большого объема и малой площади поверхности оптимизировать интенсивность транспирации. Наличие тонкой кутикулы, плотного мезофилла, водозапасающей ткани, крупных устьиц, депонирование избытка солей во вместилищах для поддержания высокого осмотического давления протоплазмы обес-

печивают возможность ее существования не только на засоленных почвах, но и при высокой температуре воздуха.

3. В ксилеме однолетнего побега *N. schoberi* просветы сосудов относительно крупные, расположены они чаще радиально (в цепочках по 10–15), окружены толстостенными клетками либриформа. В последующие годы доля тангентально растянутых цепочек сосудов увеличивается и к 5–7 годам сосуды образуют мощный сплошной слой (с большим количеством закупоренных сосудов), доля либриформа снижается, что является доказательством высокой водопроводимости ксилемы в связи с фреатофитностью и термофильностью вида.



4. У побега *N. schoberi* с возрастом одно-значный тренд в изменении показателей CV не выявлен. Стабильность CV у клеток либриформа объясняется его арматурными функциями и меньшей зависимостью от конкретных условий произрастания

(надземные и подземные). На диаметр сосудов оказывают влияние различные внешние факторы, в том числе условия питания и водоснабжения [12], с чем и связываем высокую вариабельность показателей данного признака по годам.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Высочина Г.И., Банаев Е.В., Кукушкина Т.А., Шалдаева Т.М., Ямтыров М.Б. Фитохимическая характеристика сибирских видов рода *Nitraria* (*Nitrariaceae*) // Растительный мир Азиатской России. 2011. Т. 2. N 2. С. 108-113.
2. Ибрагимов А.А., Османов З., Ягудаев М.Р., Юнусов С.Ю. Алкалоиды *Nitraria sibirica* // Химия природных соединений. 1983. N 2. С. 213-216.
3. Gao H., Li T., Suo Y. Analysis on the mineral elements in *Nitraria sibirica* Pall. and *Nitraria tangutorum* Bobr. in Tsaidam Region // Guangdong Weiliang Yuansu Kexue. 2002. V. 9. N 8. P. 52-54.
4. Tulyaganov T.S., Allaberdiev F.Kh. Alkaloids from Plants of the *Nitraria* Genus. Structure of Sibiridine // Chemistry of Natural Compounds. 2003. V. 39. Iss 3. pp. 292-293.
5. Zhang F., Zhao Y., Liu Y., Suo Y. Comparative analysis of water-soluble vitamins in fruit powders of *Nitraria*, wolberry and seabuckthorn grown in Qinghai-Tibetan Plateau // Shipin Kexue. 2010. V. 31. N 2. P. 179-182.
6. Рамазанова З.Р., Асадулаев З.М., Гаджитаев М.Г. Анатомическое строение листьев *Nitraria schoberi* L. // XIX Международная конференция «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России», Махачкала, 4-5 ноября, 2017. С. 268-271.
7. Косулина Л.Г., Луценко Э.К., Аксенова В.А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Ростов-на-дону: Изд-во Ростовского университета, 1993. 240 с.
8. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
9. Самылина И.А., Аносова О.Г. Фармакогнозия. Атлас. М.: ГЭОТАР – Медиа, 2007. Т.1. 192 с.
10. Неворова О.А., Быков А.А. Оценка адаптивного потенциала *Betula pendula* Roth. в условиях преобладающего влияния выбросов промзоны г. Кемерово // Современные проблемы науки и образования. 2015. N 2-1. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18411> (дата обращения: 13.04.2018).
11. Умаров М.У. Варьирование анатомических признаков древесины айланты высочайшего в связи с загрязнением атмосферы промышленными выбросами // Труды региональной научно-практической конференции. Махачкала, 1998. С. 50-54.
12. Эзау К. Анатомия семенных растений. Москва: Мир, 1980. 558 с.
13. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.
14. Fahn A., Cutler D.F. Xerophytes Encyclopedia of Plant Anatomy, Band III. Teil 3. Gebruder Borntraeger, Berlin. 1992. P. 176.
15. Wang S.S., Gao R.F., Wu G.M. Plant Physiology. Beijing: China Forestry Publishing House. China, 1991. P. 211-215.
16. Yan L., Li H., Li Y. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in *Caragana* genus // Journal of Arid Land Resources and Environment. 2002. V. 16. N 1. P. 100-106.
17. Паутов А.А. Закономерности филогенеза вегетативных органов растений. СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2009. 220 с.
18. Waisel Y. Biology of Halophytes. Academic Press, New York, USA. 1972. pp. 246-249.
19. Abd Elhalim M.E., Abo-Alatta O.Kh., Habib S.A., Abd Elbar O.H. The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.F. and *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch. // Annals of Agricultural Sciences. 2016. V. 61. Iss. 1. P. 97-104. Doi: 10.1016/j.aos.2015.12.001
20. Huang Z.Y., Wu H., Hu Z.H. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang // Chinese Journal of Plant Ecology. 1997. V. 21. Iss. 6. P. 521-530.
21. Metcalfe C., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Oxford University Press, 1950. P. 289.
22. Jiang G.M. Plant Eco-physiology. Beijing: Higher Education Publishing House, 2004. P. 316.
23. Su P.X., An L.Z., Ma R.J., Liu X.M. Kranz anatomy and C4 photosynthetic characteristics of two desert plants, *Haloxyylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* // Chinese Journal of Plant Ecology. 2005. V. 29. Iss. 1. P. 1-7. DOI: 10.17521/cjpe.2005.0001

REFERENCES

1. Vysochina G.I., Banaev E.V., Kukushkina T.A., Shaldaeva T.M., Yamtyrov M.B. Phytochemical description of the Siberian species *Nitraria* (*Nitrariaceae*) genus. Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii [Plant Life of Asian Russia]. 2011, vol. 2, no. 2, pp. 108-113. (In Russian)
2. Ibragimov A.A., Osmanov Z., Yagudaev M.R., Yunusov S.Yu. Alkaloids *Nitraria sibirica*. Khimiya prirodnikh soedinenii [Chemistry of natural compounds]. 1983, no. 2, pp. 213-216. (In Russian)
3. Gao H., Li T., Suo Y. Analysis on the mineral elements in *Nitraria sibirica* Pall. and *Nitraria tangutorum*



Bobr. in Tsaidam Region. Guangdong Weiliang Yuansu Kexue. 2002, vol. 9, no. 8. pp. 52-54.

4. Tulyaganov T.S., Allaberdiev F.Kh. Alkaloids from Plants of the Nitraria Genus. Structure of Sibiridine. Chemistry of Natural Compounds. 2003, vol. 39, iss 3, pp. 292-293.

5. Zhang F., Zhao Y., Liu Y., Suo Y. Comparative analysis of water-soluble vitamins in fruit powders of Nitraria, wolberry and seabuckthorn grown in Qinghai-Tibetan Plateau. Shipin Kexue. 2010, vol. 31, no. 2, pp. 179-182.

6. Ramazanov Z.R., Asadulaev Z.M., Gadzhiaev M.G. Anatomicheskoe stroenie list'ev *Nitraria schoberi* L. [Anatomical structure of leaves *Nitraria schoberi* L.]. XIX Mezhdunarodnaya konferentsiya «Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i yuga Rossii», Makhachkala, 4-5 noyabrya, 2017 [XIX International Conference "Biological Diversity of the Caucasus and Southern Russia", Makhachkala, 4-5 November, 2017]. Makhachkala, 2017, pp. 268-271. (In Russian)

7. Kosulina L.G., Lutsenko E.K., Aksenova V.A. Fiziologiya ustoychivosti rastenii k neblagopriyatnym faktoram sredy [Physiology of plant resistance to adverse environmental factors]. Rostov-on-Don, Rostov University Publ., 1993, 240 p. (In Russian)

8. Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliylova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and methods]. Moscow, MSU Publ., 2004, 312 p. (In Russian)

9. Samyilina I.A., Anosova O.G. Farmakognosiya. Atlas [Pharmacognosy. Atlas]. Moscow, GEOTAR – Media Publ., 2007, vol. 1. 192 p. (In Russian)

10. Neverova O.A., Bykov A.A. [Assessment of adaptive potential *Betula pendula* Roth. in conditions of prevailing influence of industrial zone emissions of Kemerovo]. Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya, 2015, no. 2-1. (In Russian) Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18411>. (accessed 13.04.2018)

11. Umarov M.U. Var'irovanie anatomicheskikh priznakov drevesiny ailanta vysochaishego v svyazi s zagryazneniem atmosfery promyshlennymi vybrosami [Variation of the anatomical features of the highest grade ailant wood in connection with atmospheric pollution by industrial emissions]. Trudy regional'noi nauchno-

prakticheskoi konferentsii, Makhachkala, 1998 [Proceedings of the regional scientific-practical conference Makhachkala, 1998]. Makhachkala, 1998, pp. 50-54. (In Russian)

12. Ezau K. *Anatomiya semennykh rastenii* [Anatomy of seed plants]. Moscow, Mir Publ., 1980, 558 p. (In Russian)

13. Vasilevskaya V.K. *Formirovanie lista zaskhoustoichivyykh rastenii* [Forming a leaf of drought-resistant plants]. Ashgabat, Academy of Sciences of the Tajik SSR Publ., 1954, 183 p. (In Russian)

14. Fahn A., Cutler D.F. Xerophytes Encyclopedia of Plant Anatomy, Band III. Teil 3. Gebruder Borntraeger, Berlin. 1992, 176 p.

15. Wang S.S., Gao R.F., Wu G.M. Plant Physiology. Beijing: China Forestry Publishing House. China, 1991, pp. 211-215.

16. Yan L., Li H., Li Y. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in Caragana genus. Journal of Arid Land Resources and Environment. 2002, vol. 16, no. 1, pp. 100-106.

17. Pautov A.A. Zakonomernosti filomorfogeneza vegetativnykh organov rastenii [Regularities of the phylo-morphogenesis of vegetative organs of plants]. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2009, 220 p. (In Russian)

18. Waisel Y. Biology of Halophytes. New York, USA, Academic Press, 1972, pp. 246-249.

19. Abd Elhalim M.E., Abo-Alatta O.Kh., Habib S.A., Abd Elbar O.H. The anatomical features of the desert halophytes *Zygophyllum album* L.F. and *Nitraria retusa* (Forssk.) Asch. *Annals of Agricultural Sciences*, 2016, vol. 61, iss. 1, pp. 97-104. Doi: 10.1016/j.aos.2015.12.001

20. Huang Z.Y., Wu H., Hu Z.H. The structures of 30 species of psammophytes and their adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang. Chinese Journal of Plant Ecology. 1997, vol. 21, iss. 6, pp. 521-530.

21. Metcalfe C., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Oxford University Press, 1950, 289 p.

22. Jiang G.M. Plant Eco-physiology. Beijing, Higher Education Publ., 2004, 316 p.

23. Su P.X., An L.Z., Ma R.J., Liu X.M. Kranz anatomy and C4 photosynthetic characteristics of two desert plants, *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, vol. 29, iss. 1, pp. 1-7. DOI: 10.17521/cjpe.2005.000

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Загирбег М. Асадулаев – доктор биологических наук, профессор кафедры экологии Дагестанского государственного университета; директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Горного ботанического сада ДНЦ РАН, г. Махачкала, Россия.

Зулфира Р. Рамазанова* – к.б.н., доцент кафедры безопасности жизнедеятельности Дагестанского государственного педагогического университета; Россия

AUTHORS INFORMATION

Affiliations

Zagirbeg M. Asadulaev – Doctor of Biology, Professor Department of Ecology, Dagestan State University; director Mountain Botanical Garden at Daghestan Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia.

Zulfira R. Ramazanova* – Candidate of Biology, Senior Lecturer, Life Safety Department of the Dagestan State Pedagogical University, Russia 367003, Makhachkala,



367003, г. Махачкала, ул. Ярагского, 57; тел. 8(903)481-29-48; e-mail: zulfiraram@mail.ru

Магомед Г. Гаджиатаев – младший научный сотрудник лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Горный ботанический сад ДНЦ РАН, г. Махачкала, Россия.

Гасан Н. Гасанов – профессор кафедры рекреационной географии и устойчивого развития, д.с.-х.н., академик РЭА, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет, г. Махачкала, Россия.

Айтемир А. Айтемиров – профессор кафедры рекреационной географии и устойчивого развития, д.с.-х.н., академик РЭА, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет, г. Махачкала, Россия.

Критерии авторства

Гаджиатаев М.Г. собрал, фиксировал растительный материал для анатомических исследований; совместно с Рамазановой З.Р. изготовил временные препараты, сделал микрофотографии, провел измерения тканей и клеток и провел статистическую обработку полученных данных; Асадулаев З.М., Рамазанова З.Р., Гасан Н. Гасанов и Айтемир А. Айтемиров проанализировали данные, написали рукопись. Все авторы в равной степени несут ответственность за плагиат и самоплагиат.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.06.2018

Принята в печать 06.08.2018

Yaragskogo str., 57; tel. 8 (903) 481-29-48; e-mail: zulfiraram@mail.ru

Magomed G. Gadzhiaev – junior researcher of Laboratory introduction and genetic resources of woody plants of Federal state budgetary institution of science Mountain botanical garden of the Dagestan scientific center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia.

Gasan N. Gasanov – Professor of the Department of Recreational Geography and Sustainable Development, Doctor of Chemical Sciences, Academician of REA., Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Aytemir A. Aytemirov – Professor of the Department of Recreational Geography and Sustainable Development, Doctor of Chemical Sciences, Academician of REA., Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Contribution

Gadzhiaev M.G. collected, fixed plant material for anatomical studies; together with Ramzanova Z.R. made temporary preparations, made microphotographs, carried out measurements of tissues and cells, and carried out statistical processing of the obtained data; Asadulaev Z.M., Ramzanova Z.R., Gasanov G.N. and Aytemirov A.A. analyzed the data, wrote the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism and self-plagiarism.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

Received 14.06.2018

Accepted for publication 06.08.2018