

УДК 581.8:582.739(571.1/.5)

Анатомическое строение листа видов секции *Gamotion* Basin. рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) Южной Сибири

Н. А. Карнаухова, О. В. Дорогина, И. Ю. Селютина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090, Россия.
E-mails: karnaukhova-nina@rambler.ru; olga-dorogina@yandex.ru; selyutina.inessa@mail.ru

Ключевые слова: анатомия листа, идиобласты, клетки палисады, мезоморфные и ксероморфные признаки, устьица, Южная Сибирь, Fabaceae, *Hedysarum*.

Аннотация. По анатомическим особенностям строения листовой пластинки прослежена адаптация видов секции *Gamotion* Basin. рода *Hedysarum* L. к различным условиям произрастания в Южной Сибири. На примере *H. consanguineum* DC. и *H. theinum* Krasnob. показано, что в высотном градиенте местообитаний гелиоморфные черты нарастают: уменьшаются размеры растений и листа, увеличиваются толщина листовой пластинки, слоистость палисадного мезофилла, высота палисадных и эпидермальных клеток, число устьиц и общий объем идиобластов. Выявлено, что анатомическое строение листа видов секции *Gamotion*, занимающих разные экологические ниши в горах и межгорных котловинах Южной Сибири, претерпело сходные изменения в процессе приспособления к современным условиям произрастания. Растения лесного пояса *H. neglectum* Ledeb. и предгорно-равнинного *H. alpinum* L. в более сухих местообитаниях несут такие же изменения, как и высокогорные виды в высотном градиенте местообитаний. Увеличение толщины и объема листовой пластинки, общего объема идиобластов, числа рядов и высоты палисадных клеток в строении листа у видов секции *Gamotion* рода *Hedysarum* рассматриваются как важные биологические приспособления к экстремальным условиям произрастания Южной Сибири.

The anatomical structure of leaf in species of *Hedysarum* L. sect. *Gamotion* Basin. in South Siberia

N. A. Karnaukhova, O. V. Dorogina, I. Yu. Selyutina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: Fabaceae, *Hedysarum*, idioblast, mesomorphic and xeromorphic characteristics, South Siberia, stomata, the anatomy of the leaf, the cells of the palisades.

Summary. The anatomical features of the structure of the leaf blade were used to trace the adaptation of species of the *Hedysarum* L. section *Gamotion* Basin. to different growing conditions in South Siberia. On the example of *H. consanguineum* DC. and *H. theinum* Krasnob. it was revealed that in high gradient habitats heliomorphic features were enlarged: size of plants and leaves was reduced; the thickness of the lamina, ply palisade mesophyll, height of palisade and epidermal cells, number of stomata and total idioblast were increased. It was revealed that the anatomical structure of the leaf species of the *Gamotion* section occupying different ecological niches in the mountains and intermountain basins of southern Siberia had undergone similar changes in the process of adaptation to modern conditions of growth. The plants of *H. neglectum* Ledeb. from the forest belt and of *H. alpinum* L. from the foothill plains in drier habitats had the same changes as the Alpine species in the high-altitude gradient of habitats. The increase in the thickness and volume of the leaf blade, the total volume of idioblasts, the number of rows and height of palisade cells in the structure of the leaf in species of the *Hedysarum* section *Gamotion* can be considered as important biological adaptations to extreme conditions of growth in South Siberia.

Введение

Видообразование у растений неслучайно приурочено к областям с горообразовательными процессами и к пустыням, где растения постоянно находятся в крайних для их существования условиях. В таких областях в зависимости от измененных условий меняется обмен веществ, а вместе с ним и природа растений, создаются условия для вымирания одних и выживания других, более приспособленных (Blagoveshchenskiy, 1966). Адаптация растений к различным условиям среды зачастую связана с изменениями и специфическими структурными перестройками, происходящими на морфолого-анатомическом уровне (Ranjbar et al., 2010). Наиболее пластичным органом считается лист, так как в его строении отражена экологическая эволюция вида, слагающаяся под влиянием изменяющихся условий среды в прошлом и настоящем (Pautov, 2002).

В. К. Василевская (Vasilevskaya, 1954, 1965) большое значение придавала исследованию анатомических структур листа и физиологических особенностей ксероморфных тканей у представителей семейства Fabaceae, в том числе и *Hedysarum* L. Наиболее общим и существенным ксероморфным признаком, возникающим в процессе эволюционного приспособления к засушливым условиям, она считала уменьшение размеров листа, которое связано с короткой стадией деления клеток и быстрой дифференциацией тканей в процессе онтогенеза (Vasilevskaya, 1938, 1950, 1954). Слоистость мезофилла при этом у растений с некрапцевым строением листа (Vasilevskaya, Butnik, 1981) увеличивается, особенно сильно развивается палисадная ткань, которая является высокопроизводительным типом ткани и вносит основной вклад в фотосинтез листа (Mokronosov et al., 1973; Choi et al., 1999). Поэтому сильное развитие этой ткани до некоторой степени позволяет растению противостоять засушливым условиям и большой инсоляции в высокогорных районах (Baganov, 1924, 1925; Keller, 1928; Vasilevskaya, 1965).

Доминирующее направление приспособлений к криоксеротическим условиям в р. *Hedysarum* характеризуется появлением ряда ксероморфных черт в общем мезоморфном строении видов секции *Gamotion* Basin. (рис. 1А) и связано с возникновением их в процессе адаптации к суровым условиям с высокой инсоляцией в высокогорных районах (Plennik, Popova, 1990). Анатомическое строение листа видов р. *Hedysarum* свидетельствует об их мезофильных исходных корнях и подтверждает мнение А. В. Поло-

жий (Polozhij, 1964, 1970, 1972a, 1972b) о происхождении высокогорных видов секции *Gamotion* от мезоморфного предка в ледниковые эпохи. Появление ряда вторичных ксероморфных черт и приспособлений в общем мезоморфном строении этих видов, связанное с обитанием в условиях высокогорий в прошлые эпохи (предковая форма *H. neglectum*) и до настоящего времени (*H. austrosibiricum* и *H. consanguineum*), позволяяет отнести эти виды к группе мезопсихрофитов.

На территории Сибири произрастают девять видов секции *Gamotion*, пять из которых представлены в настоящей работе. Изученные нами виды имеют разный размер ареала, различную эколого-ценотическую приуроченность и различную экологическую амплитуду. Такой выбор видов позволил наглядно продемонстрировать закономерности изменений анатомо-морфологических признаков в зависимости от эколого-ценотических условий.

Цель нашей работы – проанализировать структурные и количественные перестройки, происходящие на анатомо-морфологическом уровне при адаптации растений секции *Gamotion* р. *Hedysarum* к разным эколого-ценотическим условиям горных систем Южной Сибири.

Материалы и методы

Материал для изучения анатомо-морфологического строения листа видов р. *Hedysarum* из секции *Gamotion*: *H. alpinum* L., *H. austrosibiricum* В. Fedtsch., *H. consanguineum* DC., *H. neglectum* Ledeb., *H. theinum* Krasnob. собирали с 1984 по 2012 гг. в различных местообитаниях Южной Сибири. Это многолетние стержнекорневые (корневищно-стержнекорневые) травянистые растения, типичные представители различных поясов гор и межгорных долин, отличающиеся разной степенью специализации в связи с приуроченностью к различным экологическим нишам.

Hedysarum alpinum в России встречается в Арктике, на севере европейской части, в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Произрастает на лесных и сырых лугах, в разреженных лесах, кустарниковых зарослях и по берегам рек (Kurbatskiy, 1994). Изучали образцы этого вида из Республики Бурятия – из Закаменского р-на: 1) окр. с. Харацай, на погремково-бобово-хвощевом пойменном лугу; 2) окр. с. Бортой (1), на первой надпойменной террасе р. Дархинтуй, на осоково-злаково-разнотравном лугу; 3) окр. с. Бортой (2), на берегу ручья возле трассы в отрогах Хамар-Дабана; 4) окр. с. Цакир на

закустаривающемся осоково-разнотравном лугу на опушке лиственнично-березового леса; и из Курумканского р-на: окр. с. Ягдыг на пойменном копеечниково-хвощево-разнотравном лугу.

С данными по структуре ценопопуляций (ЦП), популяционным и организменным показателям *H. alpinum* в этих местообитаниях можно ознакомиться в ранее опубликованных работах (Sandanov et al., 2009; Karnaukhova, Sandanov, 2015).

Эндемичный вид *H. austrosibiricum*, чей ареал охватывает высокогорья Южной Сибири, встречается на альпийских и субальпийских лугах, в мохово-лишайниковых тундрах, в разнотравных ерниках, на каменистых россыпях (Karnaukhova, Syeva, 2002; Karnaukhova, 2018). Сбор материала *H. austrosibiricum* проводился в фитоценозах высокогорного пояса в Кузнецком Алатау около озер Ивановских на высоте около 1500 м над ур. м. в окр. пос. Приисковского в Орджоникидзевском р-не Республики Хакасии: 1) на плато у верхнего озера Ивановское в ерниковом лишайниково-моховом фитоценозе на курумнике; 2) на осоково-разнотравном субальпийском лугу на участке с хорошо увлажненными богатыми гумусом горно-луговыми почвами на склоне горы восточной экспозиции.

H. consanguineum – высокогорный сибирский вид, имеет дизъюнктивный ареал, основной участок которого охватывает высокогорный пояс Южной Сибири. Произрастает на альпийских и субальпийских лугах, каменистых россыпях, в тундре, по долинам и поймам горных рек. Перепады высот мест его произрастания от 1400 до 2700 м над ур. м. в Республиках Алтай, Хакасия, Тыва и Восточном Казахстане. В наименее суровых условиях обитания лесного пояса растительности это стержнекорневые моноцентрические растения, в высокогорном поясе растения *H. consanguineum* становятся вегетативно подвижными, и их жизненная форма изменяется (Karnaukhova, 2018a).

Изучались образцы *H. consanguineum*, собранные по берегам горных речек и озер Юго-Восточного Алтая: в отрогах Курайского и Южно-Чуйского хребтов и в Западных Саянах в местообитаниях, расположенных вдоль трассы Абаза – Ак-Довурак вначале в Таштыпском р-не Республики Хакасии, затем в Республике Тыва: 1) перевал Большой Он, левый берег р. Большой Он, 1700–1800 м над ур. м., склон юго-восточной экспозиции, редкостойный кедровый лес с карликовой березкой и моховым покровом; 2)

Саянский перевал, высота 1800, 2000, 2200 м над ур. м., макросклон северной, северо-западной экспозиции, в ерниковых зарослях по щебнистым, каменистым участкам с лишайниково-моховым покровом.

H. neglectum произрастает в разреженных лиственничных лесах, на лесных, субальпийских и альпийских лугах. Проведена оценка состояния популяций *H. neglectum* в различных условиях произрастания в Республиках Хакасия и Алтай (Syeva, Karnaukhova, 2017). Материал был собран на территории Республики Хакасии: 1) Ширинский р-н, предгорья Кузнецкого Алатау, подтаежный пояс растительности, склон горы юго-западной экспозиции, высота около 500 м над ур. м., злаково-осоково-разнотравный луг на опушке лиственничного леса; 2) Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Вершина Биджа, лесостепной пояс растительности, отроги Батеневского кряжа, пологий склон юго-восточной экспозиции, лиственнично-березовый закустаренный лес с остепненным разнотравным покровом.

H. theinum – высокогорный альпийский вид, имеющий дизъюнктивный центрально-азиатско-южно-сибирский ареал. Встречается в высокогорном поясе, в прилегающих районах лесного пояса на альпийских, субальпийских лугах, каменистых склонах, вдоль ручьев, на лесных лугах на Западном Алтае в пределах Восточного Казахстана и Республики Алтай, на Тарбагатае и Джунгарском Алатау и горных массивах Западной Монголии (Kurbatskiy, 1994). В высокогорьях Русского и Казахстанского Алтая в 22-х ценопопуляциях в градиенте высот от 1600 до 2100 м над ур. м. ранее нами дана оценка состояния *H. theinum* по организменным и популяционным показателям (Karnaukhova, Selyutina, 2013). Сбор материала для изучения анатомического строения листа проводили в высокогорьях Северо-Восточного Казахстана в Риддерском р-не в субальпийском и альпийском поясах растительности: 1) на хр. Ивановском на высотах от 1700 до 2018 м над ур. м.; 2) на хр. Проходной Белок – от 1749 до 1836 м над ур. м.

В каждом местообитании у 10 средневозрастных особей собирали по 3–5 листьев со средней части побегов. Материал фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды в равных количествах (Naumov, Kozlov, 1954). В лабораторных условиях из средней части листочка сложного листа изготавливали поперечные срезы при помощи салазочного микротомы с замораживающим устройством. Препараты изучались и фотографировали.

лись с помощью микроскопа Axioskop-40 (Carl Zeiss) с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRC-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. Все полученные данные обрабатывались статистически при помощи пакета программ Excel.

Результаты и их обсуждение

Изученные виды наиболее древней секции *Gamotion*, произрастающие в разных экологических условиях гор и межгорных котловин Южной Сибири формировались в мезофитных условиях, т. к. листья всех видов характеризуются однотипным строением мезофилла и эпидермиса и имеют дорсивентральный тип строения (Vasilevskaya, Butnik, 1981) или аксиоидный по Carolin et al. (1975). По классификации Ю. В. Гамалей (Gamaley, 1984), это растения с мезоморфными довольно крупными по площади листьями (более 2 см²) с мезофиллом, состоящим из 2–3 слоев палисадной паренхимы и 3–4 рядов губчатой. Эпидерма крупноклеточная. Верхняя и нижняя эпидермы по размеру клеток почти не отличаются. Устьица обычно аномоцитные, неориентированные. Число их варьирует в пределах от 60 до 120 на 1 мм²; размер различен и, как правило, обратно пропорционален плотности

распределения (Jones et al., 1987). Опушение отсутствует.

Произрастание копеечников главным образом в горных районах привело к приспособлению к специфическим условиям и появлению очень своеобразного обмена веществ и ряда гелиоморфных признаков, которые являются вторичными (Schiels, 1950; Civelek, et al. 1999; Kratsch, Wise, 2000; Butnik et al., 2009). У изученных видов листовая пластинка дорзовентральная, амфистоматическая с мезофиллом, дифференцированным на столбчатый и губчатый, который пронизан идиобластами, расположенными в толще палисадной ткани и многолопастными клетками, расположенными под абаксиальным эпидермисом (рис. 1). Это наиболее специфические структуры в листьях копеечников. Крупные (диаметром более 100 мкм) бочкообразные идиобласты пронизывают палисадную паренхиму параллельно палисадным клеткам (рис. 1А). Многолопастные клетки, которые могут образовывать сплошную сеть, распластаны под нижним эпидермисом в толще губчатой паренхимы, а устьица расположены между их лопастями (рис. 1Б).

Роль идиобластов неясна; обычно она сводится к резервуарной – запасать воду (Vasilevska, 1954). Идиобласты содержат антоцианины

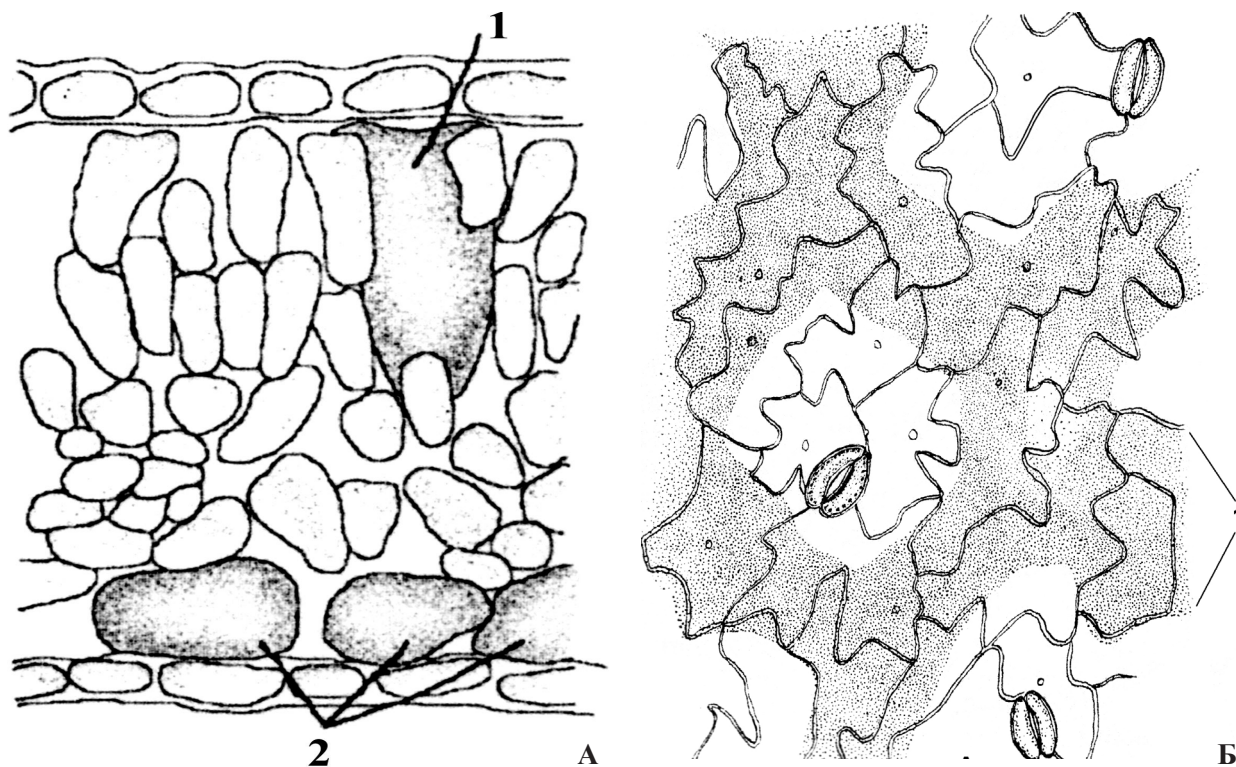


Рис. 1. Анатомическое строение листа видов *Hedysarum* секции *Gamotion*: А – схема поперечного среза (1 – идиобласты, 2 – многолопастные клетки); Б – «сеть» из многолопастных клеток (1), расположенных под абаксиальным эпидермисом и устьица.

и флобафены, относящиеся к группе фенольных соединений. Как известно из литературы (Kokina, 1936; Biokhimiya fenolnykh soedineniy, 1964; Esau, 1969; Barykina et al., 2004; Barykina, Gramina, 2005), они могут обеспечивать устойчивость растения к грибковым, бактериальным и вирусным инфекциям, защищать от ультрафиолетового излучения и действия низких температур. Флобафены также повышают засухоустойчивость растения и часто действуют как антиоксиданты. Поэтому наличие идиобластов с флобафенами и антоцианинами у видов р. *Hedysarum* можно рассматривать как важную биологическую особенность, связанную с произрастанием многих видов в экстремальных условиях. Н. Dural и В. У. Ситак (2015) при изучении анатомического строения листа *H. pannosum* (Boiss.) Boiss. обозначают идиобласты как танниносодержащие образования. Наши исследования показали также наличие слоя жира по оболочкам всех идиобластов и по клеточным стенкам эпидермиса.

Наиболее значимые структурные и количественные перестройки, происходящие в анатомическом строении листа в высотном градиенте, выявились в результате изучения высокогорных видов *H. theinum* и *H. consanguineum* (Karnaukhova, 2016, 2018). Выяснилось, что экологическая адаптация этих видов к различным условиям горных систем Южной Сибири происходит преимущественно на основе изменчивости количественных показателей соотношения палисадной и губчатой паренхимы мезофилла листа, числа устьиц и размеров клеток палисады, эпидермиса и идиобластов. С увеличением высоты над ур. м. в анатомическом строении листа у этих видов увеличиваются число рядов и длина клеток палисадной паренхимы, растет толщина листа (табл. 1, 2). Часто вместе с этим увеличиваются общие показатели числа устьиц на 1 мм³ листа, толщины эпидермиса, высота бочковидных идиобластов и др.

Таблица 1

Анатомическое строение листа *Hedysarum consanguineum* в высотном градиенте местообитаний на Саянском перевале

Показатели, мкм	Высота над уровнем моря, м		
	1700	1800	2000
Толщина листочка	203,7 ± 3,6	214,6 ± 1,9	251,6 ± 5,8
Толщина эпидермиса на 1 мм ³ листа	29,3 ± 1,3	30,8 ± 0,8	33,2 ± 1,1
Толщина палисады	88,6 ± 1,9	104,5 ± 2,2	125,0 ± 4,4
Отношение П/Г	1,0	1,3	1,4
Число слоев клеток палисады	2,0 ± 0	3,0 ± 0,1	3,2 ± 0,1
Высота клеток палисады	40,7 ± 0,8	31,6 ± 0,9	40,2 ± 1,2
Высота идиобластов	108,5 ± 2,6	97,3 ± 2,5	121,0 ± 3,7
Число устьиц на 1 мм ³ листа	205,5 ± 10,4	249,9 ± 9,2	247,8 ± 10,6

Таблица 2

Морфо-анатомическое строение листа *Hedysarum theinum* в высотном градиенте местообитаний (м над ур. м.)

Показатели	Хребет Ивановский			Проходной Белок		
	1700	1800	2018	1787	1804	1836
Длина листочка, см	4,4 ± 0,1	4,1 ± 0,1	3,1 ± 0,1	3,65 ± 0,1	3,6 ± 0,1	3,0 ± 0,1
Толщина листа, мкм	188,3 ± 4,5	216,8 ± 2,7	250,3 ± 3,5	215,4 ± 5,7	241,8 ± 4,0	278,0 ± 6,6
Толщина палисады, мкм	82,6 ± 3,2	117,8 ± 3,5	135,0 ± 2,8	108,3 ± 4,1	127,7 ± 4,5	151,0 ± 5,8
Толщина эпидермиса, мкм	28,7 ± 0,6	30,9 ± 0,6	36,3 ± 0,5	31,6 ± 0,7	29,3 ± 0,6	31,1 ± 0,5
Высота идиобластов, мкм	94,5 ± 2,7	110,6 ± 2,5	127,96 ± 4,2	119,3 ± 3,3	130,7 ± 5,7	154,8 ± 5,0
V бочковидных идиобластов от V палисады, %	20,53	29,79	39,4	19,88	23,4	26,92
V многолопастных клеток от V губчатой ткани, %	25,04	25,03	29,8	30,03	20,17	24,46
Итого идиобластов от V паренхимы, %	45,57	54,82	69,2	49,91	43,57	51,38

Разбег значений наиболее важных показателей для всех изученных видов секции *Gamotion* приведен в таблице 3.

Одним из наиболее отличительных признаков ксероморфного (гелиоморфного) листа признается показатель отношения размеров листа к его объему (S/V листочка), т. к. вследствие увеличения мезофилла толщина листа у растений более сухих и солнечных мест обычно больше, чем у

обитателей влажных участков. Этот показатель значительно варьирует у видов, местообитания которых расположены в широком диапазоне высот в различных поясах растительности: у *H. theinum* – от 5,6 до 3,6; у *H. consanguineum* – от 4,8 до 3,6. У остальных видов, занимающих более узкие экологические ниши, таких колебаний в отношении толщины, площади и объема листа не наблюдается (табл. 3).

Таблица 3

Морфо-анатомическое строение листа видов *Hedysarum* секции *Gamotion*

Показатели	<i>H. alpinum</i>	<i>H. austrosibiricum</i>	<i>H. consanguineum</i>	<i>H. neglectum</i>	<i>H. theinum</i>
Высота растений, см	132,3–56,1	45,3–27,4	34,1–18,2	83,8–38,0	106,9–45,9
Длина листочка, см	3,4–2,1	2,0–1,8	2,2–1,4	2,5–2,0	4,4–2,5
S/V листочка	5,7–5,5	4,78–4,76	4,8–3,6	4,0–3,6	5,6–3,6
Толщина листа, мкм	176,2–181,7	208,8–210,3	203,7–274,8	172,1–184,3	179,0–278,0
Толщина палисады, мкм	76,6–89,3	96,1–103,3	88,6–141,2	112,9–142,5	82,6–151,0
Число слоев палисады	2,3–2,7	2,7–3,0	2,0–3,2	2,9–3,1	2,0–3,5
Длина клеток палисады, мкм	26,2–43,7	32,6–33,7	30,9–47,2	38,2–45,3	38,6–58,9
П/Г	1,5–1,9	1,2–1,4	1,0–1,4	1,1–1,3	1,5–2,1
Устьичный индекс	2,5–4,1	3,0	2,1–4,5	2,8–3,5	2,1–3,4
Число устьиц общее	211,5–371,8	260,3–381,9	205,5–266,2	192,0–197,0	201,2–339,7
Толщина эпидермиса, мкм	9,0–15,9	14,9–16,8	13,7–17,2	11,6–12,6	14,4–19,0
Высота идиобластов, мкм	85,0–107,2	73,4–93,3	97,3–138,7	72,5–108,7	94,5–154,8

Примеч.: S/V – отношение размеров листа к его объему; П/Г – отношение толщины палисадной паренхимы к толщине губчатой на поперечном срезе листа.

По числу слоев палисадных клеток и их размерам, по толщине палисадной ткани и по отношению ее к толщине губчатой ткани (П/Г) проводится оценка степени развития палисадной ткани в листе. Разброс усредненных величин этих показателей у разных видов также значительно отличается. Толщина палисадной паренхимы имеет наиболее стабильные показатели на поперечном срезе листа видов, занимающих узкие экологические ниши: *H. alpinum* – в луговых межгорных, а *H. austrosibiricum* – в высокогорных местообитаниях. Для *H. neglectum* этот показатель имеет разницу в 30 мкм в листьях растений из лесостепного и подтаежного поясов растительности. Для *H. consanguineum* и *H. thei-*

num, изученных в широком градиенте высот, различия в толщине палисадной паренхимы более значительны: в 52,6 мкм и в 68,4 мкм соответственно. Среднее число слоев палисадных клеток также нарастает от преобладания двух слоев к трем, а затем – к четырем примерно в такой же последовательности.

При этом индекс палисадности (П/Г) изменяется на 0,2–0,4 у всех видов, кроме *H. theinum* (увеличивается на 0,6) при максимальных общих значениях для этого вида (от 1,5 до 2,1) и чуть меньших для *H. neglectum* (от 1,5 до 1,9).

Усредненные значения длины клеток 2-х слоев палисадной паренхимы в изученных местообитаниях видов секции *Gamotion* име-

ют наиболее стабильные размеры в 32,6–33,7 мкм у *H. austrosibiricum*; колебания размеров клеток на 7,1 мкм отмечены у *H. neglectum*, на 16,3–17,5 мкм у *H. consanguineum* и *H. alpinum*. Максимальные размеры клеток 38,6–58,9 мкм и разница между ними в 20,3 мкм принадлежат *H. theinum*.

УИ – устьичный индекс (отношение числа устьиц на верхней стороне листа к числу устьиц на нижней стороне листа) дает представление о принадлежности вида к той или иной экологической группе. Известно, что у ксерофитов или гелиоморфных видов устьица преобладают на верхней стороне листа. У видов секции *Gamotion* устьиц на верхней стороне листа обычно больше в 2,1–4,5 раз, чем на нижней. Общее число устьиц на 1 мм² минимально у *H. neglectum* (192,0–197,0), максимально (260,3–381,9) – у *H. austrosibiricum*.

Значение эпидермиса как защитно-регуляторной системы можно проследить по показателям высоты клеток эпидермиса с верхней и нижней стороны листа. Толщина эпидермиса у видов секции *Gamotion* в неблагоприятных условиях в целом нарастает, но нет определенных закономерностей, с какой стороны листа она будет толще. Поэтому мы сравнивали усредненные показатели (1/2 суммы толщины адаксиального и абаксиального эпидермиса). Выяснилось, что самый тонкий эпидермис листочков у видов, изученных в равнинных и предгорных местообитаниях – у *H. alpinum* 9,0–15,9 мкм и у *H. neglectum* 11,6–12,6 мкм. У растений высокогорного пояса толщина эпидермиса может нарастать до 16,8 мкм у *H. austrosibiricum* и до 17,2 мкм – у *H. consanguineum*. До максимума утолщается эпидермис листа в высокогорьях у *H. theinum* – до 19 мкм.

Таким образом, в высотном градиенте местообитаний в более суровых условиях обитания уменьшаются все размеры изученных растений, в том числе и площадь листочков, но увеличивается их толщина и нарастает высота палисадной паренхимы. Вместе с ростом палисадных клеток удлиняются и бочковидные идиобласты. Так, минимальная высота бочковидных идиобластов зафиксирована у *H. neglectum* (от 72,5 мкм), максимальная доходит до 154,8 мкм у *H. theinum*. У разных видов в ряду местообитаний она изменяется по-разному: у *H. alpinum* и *H. austrosibiricum* – в диапазоне 20 мкм, у *H. consanguineum* и *H. neglectum* – 40 мкм, у *H. theinum* – 60 мкм. Размеры идиобластов увеличива-

ются с подъемом вверх по склонам у *H. theinum* и у *H. consanguineum*. То есть, чем больше диапазон пластичности вида, тем большие изменения претерпевают бочковидные идиобласты, а сеть многолопастных клеток в губчатой ткани становится более плотной. Суммарный объем всех водозапасающих структур на объем листочка может быть довольно значителен (Карнаухова, 2016). На примере *H. theinum* мы подсчитали долю водозапасающих структур от объема ткани, в которой они расположены. Для бочковидных идиобластов это % от объема палисадной, а для многолопастных клеток – % от объема губчатой паренхимы (табл. 2). У *H. theinum* на хр. Ивановском на высоте 1700 м над ур. м. отмечено 45,6 % идиобластов от объема палисадной и губчатой паренхимы, затем через 100 м происходит рост на 9,2 % и на высоте 2018 м зафиксирован максимальный объем идиобластов для этого вида (69,2 %). На Проходном Белке также через каждые 20–30 м над ур. м. происходит увеличение объема идиобластов в паренхиме листа *H. theinum* примерно на 6–7 % (табл. 2). Эти данные позволяют сделать вывод о важной защитной роли идиобластов при продвижении видов р. *Hedysarum* в северные и высокогорные районы и приспособления к более суровым условиям обитания и ставят под сомнение их водозапасающую функцию.

Таким образом, анатомическое строение листа видов секции *Gamotion*, занимающих разные экологические ниши в горах и межгорных котловинах Южной Сибири, претерпевало сходные изменения в процессе приспособления к современным условиям произрастания. Так, у растений предгорно-равнинного *H. alpinum*, листочки сложного листа уменьшаются и утолщаются вследствие увеличения толщины палисадной ткани, утолщается эпидермис с нижней стороны листа в более сухом местообитании (ЦП «Бортой-1», расположенной на 1-ой надпойменной террасе р. Дархинтуй), чем у обитателей влажных участков Бурятии. У эндемика высокогорий Южной Сибири *H. austrosibiricum* поперечный срез листа на 15 % толще, чем у *H. alpinum*, что определяет увеличение объема листовой пластинки и соответственно уменьшение показателя S/V листочка. Но в целом у трех видов, изученных в сходных местообитаниях, внутривидовая изменчивость этого показателя низкая: нет изменчивости в 2-х сходных ЦП *H. austrosibiricum* в Кузнецком Алатау, на 0,2 уменьшается S/V листочка в 5 ЦП *H. alpinum* в луговых

местообитаниях Бурятии, на 0,4 – в 2-х лесных ЦП *H. neglectum* в Хакасии. Намного больше изменчивость по этому показателю у видов, изученных в различных поясах растительности в высотном градиенте от 1700 до 2500 м над ур. м.: у *H. consanguineum* в Алтае-Саянском регионе S/V листочка уменьшается на 1,2, а у *H. theinum* в Западном Алтае – на 2. С изменением высоты над ур. м. увеличивается толщина эпидермиса, палисадной паренхимы и всего листа, число устьиц на верхнем и нижнем эпидермисе, число слоев палисадной ткани и длина клеток первого и второго слоев; растет высота бочковидных идиобластов и увеличивается объем водозапасающих структур в паренхиме листа в целом.

Закключение

Процессы адаптации к суровым условиям высокогорий хорошо прослеживаются у современных видов, обитающих в широком диапазоне высот (*H. theinum*). С увеличением высоты над ур. м. в ряду местообитаний гелиоморфные черты нарастают: уменьшаются размеры растений и листа, но увеличиваются толщина листовой пластинки, слоистость палисадного мезофилла, высота палисадных и эпидермальных клеток, число устьиц и др. Такие процессы происходят у видов секции *Gamotion* в более засушливых или в горных условиях, при продвижении к северной границе ареала (*H. alpinum*). Противостоять засушливым условиям, большой инсоляции и резким колебаниям температур помогают также специфические структуры – идиобласты, которые содержат танины, антоцианины и флавофены и слой жира по их оболочкам. В более

суровых условиях обитания в листьях всех видов секции *Gamotion* бочковидные идиобласты, пронизывающие палисадную паренхиму, становятся крупнее, а многолопастные клетки распластаются плотной сеткой в губчатой паренхиме под абаксиальным эпидермисом. Совокупный объем всех идиобластов в паренхиме листа значительно увеличивается. Эти признаки, возникшие в процессе ксерофитизации в низкогорьях северо-восточных областей (у *H. alpinum*), нарастают по мере продвижения в горные условия и достигают максимума на предельных высотах обитания высокогорных видов.

Таким образом, анатомическое строение листа видов секции *Gamotion*, занимающих разные экологические ниши в горах и межгорных котловинах Южной Сибири, претерпевало сходные изменения в процессе приспособления к современным условиям произрастания. Наиболее важными морфо-анатомическими приспособлениями к экстремальным условиям обитания у изученных видов можно считать уменьшение размеров особей и листа при увеличении объема и толщины листовой пластинки, общего объема идиобластов, пронизывающих паренхиму, числа рядов и высоты палисадных клеток.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610051-5 по проекту «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Baranov P. A.** 1924. To the method of quantitative and anatomical study of plants. Distribution of stomata. *Byulleten Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta [Bull. Middle Asian. State University]* 7: 1–6 [In Russian]. (**Баранов П. А.** К методике количественно-анатомического изучения растений. Распределение устьиц. // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1924. Вып. 7. С. 1–6).
- Baranov P. A.** 1925. A contribution to the anatomy of mountain plants. II. Experience of comparative anatomical characteristics of mountain xerophytes and mesophytes. *Byulleten Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta [Bull. Middle Asian. State University]* 8: 1–39 [In Russian]. (**Баранов П. А.** Материалы к анатомии горных растений. II. Опыт сравнительно-анатомической характеристики горных ксерофитов и мезофитов // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1925. Вып. 8. С. 1–39).
- Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhililova Kh. Kh., Plina G. M., Chubatova N. V.** 2004. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Handbook of Botanical microtechnology. Basics and methods]*. MSU, Moscow, 312 pp. [In Russian]. (**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.: МГУ, 2004. 312 с.).
- Barykina R. P., Kramina T. E.** 2005. Comparative anatomical analysis of *Lotus japonicus* and the closely related species. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskij [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]* 110, 5: 36–51 [In Russian]. (**Барыкина Р. П., Крамина Т. Е.** Сравнительно-анатомический анализ *Lotus japonicus* и близких видов // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2005. Т. 110, вып. 5. С. 36–51).

- Biokhimiya fenolnykh soedineniy* [Biochemistry of phenolic compounds]. 1968. Ed. J. Harborne. World, Moscow, 451 pp. [In Russian]. (*Биохимия фенольных соединений*. Под ред. Дж. Харборна. М.: Мир, 1968. 451 с.).
- Blagoveshchenskiy A. V.** 1966. Evolution of the color of Corolla in legumes. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskoy* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series] 71, 4: 100-108 [In Russian]. (**Благовещенский А. В.** Эволюция окраски венчика у бобовых растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1966. Т. 71, вып. 4. С. 100–108).
- Butnik A. A., Ashurmetov O. A., Nigmanova R. N., Begbaeva G. F.** 2009. *Ekologicheskaya anatomiya pustynnykh rasteniy Sredney Asii. T. 3. Travy* [Ecological anatomy of desert plants in Central Asia. Vol. 3. Herbage]. Fan, Tashkent, 155 pp. [In Russian]. (**Бутник А. А., Ашурметов О. А., Нигманова Р. Н., Бегбаева Г. Ф.** Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 3. Травы. Ташкент: Фан, 2009. 155 с.).
- Carolin R. C., Jacobs S. W., Vesik M.** 1975. Leaf structure in Chenopodiaceae. *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch und Pflanzengeogr.* 95(2): 226–255.
- Choi B. H., Nemoto T., Ohashi H.** 1999. Anatomy of nodal regions and leaves in *Hedysarum* L. and related genera (Leguminosae). *Journal of Japanese Botany* 74: 236–250.
- Civelek S., Yaman A., Sahin A., Gur N.** 1999. The investigation in point of chromosome number, morphological, anatomical and pollen characteristics of *Hedysarum aucheri* Boiss. *Journal of Science and Engineering of Firat University* 11: 77–88.
- Dural H., Citak B. Y.** 2015. Morphology and anatomy of *Hedysarum pannosum* (Boiss.) Boiss. (Fabaceae). *Acta Bot. Croat.* 74(1): 19–29.
- Esau K.** 1969. *Anatomiya rasteniy* [Plant Anatomy: transl. from 2nd eng. editions]. World Second Edition, Moscow, 329 pp. [In Russian]. (**Эсау К.** Анатомия растений: пер. с 2-го англ. издания. М.: Мир, 1969. 329 с.).
- Kurbatskiy V. I.** 1994. *Hedysarum* L. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 9. Nauka, Novosibirsk, 153–165 pp. [In Russian]. (**Курбатский В. И.** *Hedysarum* L. // Флора Сибири. Т. 9. Новосибирск: Наука, 1994. 153–165 с.).
- Gamaley Yu. V.** 1984. Anatomy of leaf in plants of the Gobi desert. *Bot. Zhurn.* (Moscow & Leningrad) 69(5): 569–584 [In Russian]. (**Гамалей Ю. В.** Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн., 1984. Т. 69, № 5. С. 569–584).
- Jones H. G., Zeiger E. E., Farquar G. D., Cowan I. R.** 1987. *Breeding for stomatal characteristics. Stomatal function.* Stanford University Press, Redwood City, 431–443 pp.
- Karnaukhova N. A.** 2016. Anatomical-morphological features of the leaves of *Hedysarum theinum* (Fabaceae) in Western Altai. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology] 9, 3: 349–354. DOI: 10.1134/S1995425516030057
- Karnaukhova N. A.** 2018. Assessment of the status of populations of *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. (Fabaceae). *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii* [Plant Life of Asian Russia] 29, 1: 9–13 [In Russian]. (**Карнаухова Н. А.** Оценка состояния популяций *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. (Fabaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2018, № 1. С. 9-13). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(9–13)
- Karnaukhova N. A.** 2018 a. Populational and morphological and anatomical variability of *Hedysarum consanguineum* DC. (Fabaceae) in the Altai-Sayan region. *Rastitelnyye resursy* [Plant Resources] 54, 1: 26–41 [In Russian]. (**Карнаухова Н. А.** Популяционная и морфолого-анатомическая изменчивость *Hedysarum consanguineum* DC. (Fabaceae) в Алтае-Саянском регионе // Раст. ресурсы, 2018. Т. 54, вып. 1. С. 26–41).
- Karnaukhova N. A., Sandanov D. V.** 2015. Comparative assessment of population strategy of *Hedysarum alpinum* L. (Fabaceae) in the Lake Baikal Region. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology] 8, 6: 722–728. DOI: 10.1134/S1995425515060098
- Karnaukhova N. A., Selyutina I. Yu.** 2013. Assessment of *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae) population status in Altai. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology] 6, 4: 408–414. DOI: 10.1134/S1995425513040021
- Karnaukhova N. A., Syeva S. Ya.** 2002. Ontogenesis and age structure of *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. in the Mountain Altai and Khakassia. *Rastitelnyye resursy* [Plant Resources] 38, 3: 10–19 [In Russian]. (**Карнаухова Н. А., Сыева С. Я.** Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. в Горном Алтае и в Хакасии // Раст. ресурсы, 2002. Т. 38, вып. 3. С. 10–19).
- Keller B. A.** 1928. The problem of Botanical study of deserts and saline soils *Zhurnal Russkogo botanicheskogo obshchestva* [Zhurn. Russian. Bot. society] 13, 1–2: 167–177 [In Russian]. (**Келлер Б. А.** Проблема ботанического изучения пустынь и засоленных почв // Журн. Русского бот. об-ва, 1928. Т. XIII, № 1-2. С. 167–177).
- Kokina S. I.** 1936. About the method of accounting for water scarcity of desert plants. *Bot. Zhurn. USSR* (Moscow & Leningrad) 21(6): 645–649 [In Russian]. (**Кокина С. И.** По поводу методики учета водного дефицита пустынных растений // Бот. журн. СССР, 1936. Т. 21, № 6. С. 645–649).
- Kratsch H. A., Wise R. R.** 2000. The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment* 23, 4: 337–350. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x.

Mokronosov A. T., Bagautdinov R. I., Bubnova E. A., Kobeleva I. V. 1973. Photosynthetic metabolism in palisade and spongy sheet tissue. *Plant Physiology* 20, 6: 1191–1197 [In Russian]. (**Мокроносоев А. Т., Багаутдинов Р. И., Бубнова Е. А., Кобелева И. В.** Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой ткани листа // Физиология растений, 1973. Т. 20, вып. 6. С. 1191–1197).

Naumov N. A., Kozlov V. E. 1954. *Osnovy botanicheskoy mikrotekhniki* [Fundamentals of Botanical microtechnics]. Soviet science, Moscow, 312 pp. [In Russian]. (**Наумов Н. А., Козлов В. Е.** Основы ботанической микро-техники. М.: Советская наука, 1954. 312 с.).

Ranjbar M., Hajmoradi Z., Karamian R. 2010. The taxonomic importance of leaf epidermis morphology and peduncle anatomy in *Trigonella disperma* Bornm. ex Vassilcz. *Taxonomy and Biosystematics* 1: 15–26.

Pautov A. A. 2002. Leaf structure in the evolution of poplars. Название транслитерированное [Proceedings of St. Petersburg Society of naturalists]. Ser. 3. Vol. 78. St.-Petersburg Publishing House University, St. Petersburg, 164 pp. [In Russian]. (**Паутов А. А.** Структура листа в эволюции тополей // Тр. С.-Петерб. шб-ва естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 78. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2002. 164 с.).

Plennik R. Ya., Popova N. A. 1990. Features of the anatomical structure of the leaf species of genus *Hedysarum* L. southern Siberia in connection with their adaptation. *Ecology (Yekaterinburg)* 5: 3–7 [In Russian]. (**Пленник Р. Я., Попова Н. А.** Особенности анатомического строения листа видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в связи с вопросами их адаптации // Экология, 1990. № 5. С. 3–7).

Polozhij A. V. 1964. Relic and endemic species of legumes in the flora of Central Siberia in the aspect of its post-concrete history. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk* [Proceedings of the Siberian branch of the Russian Academy of Sciences. Biology and medicine] 1, 4: 3–11 [In Russian]. (**Положий А. В.** Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории // Изв. Сиб. Отд-ния АН СССР. Сер. Биол.-мед. наук, 1964. Вып. 1, № 4. С. 3–11).

Polozhij A. V. 1970. Family of legumes in forest flora of the Yenisei Siberia (ecological-geographical and florogenetic analysis). In: *Trudy Nauchno-issledovatel'skogo instituta biologii i biofiziki pri Tomskom universitete* [Works of Science-research. institute of biology and biophysics of Tomsk. Univ.]. Vol. 1. Tomsk, 132–139 pp. [In Russian]. (**Положий А. В.** Семейство бобовых в лесной флоре Приенисейской Сибири (эколого-географический и флорогенетический анализ) // Тр. Науч.-исслед. ин-та биологии и биофизики при Томск. ун-те. Т. 1. Биология. Томск, 1970. С. 132–139).

Polozhij A. V. 1972a. Geographical and genetic relations of the middle Siberian legumes and some peculiarities of the formation of the Yenisei flora. In: *Trudy Nauchno-issledovatel'skogo instituta biologii i biofiziki pri Tomskom universitete* [Works of Science-research. institute of biology and biophysics of Tomsk. Univ.]. Vol. 2. Tomsk, 140–148 pp. [In Russian]. (**Положий А. В.** Географические и генетические связи среднесибирских бобовых и некоторые особенности формирования приенисейских флор // Труды Науч.-исслед. ин-та биологии и биофизики при Томск. ун-те. Т. 2. Биология. Томск, 1972. С. 140–148).

Polozhij A. V. 1972b. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири. In: *History of flora and vegetation of Eurasia*. Science, Leningrad, 136–144 pp. [In Russian]. (**Положий А. В.** К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 136–144).

Sandanov D. V., Karnaukhova N. A., Selyutina I. Yu. 2009. The status of the populations of *Hedysarum alpinum* (Fabaceae) in Eastern Siberia. *Rastitelnyye resursy* [Plant Resources] 45, 1: 48–55 [In Russian]. (**Санданов Д. В., Карнаухова Н. А., Селютина И. Ю.** Состояние ценопопуляций *Hedysarum alpinum* (Fabaceae) в Восточной Сибири // Раст. ресурсы, 2009. Т. 45, вып. 1. С. 48–55).

Shields L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Bot. Rev.* 16(8): 399–447.

Syeva S. Ya., Karnaukhova N. A. 2017. Assessment of the status of populations of *Hedysarum neglectum* (Fabaceae) in different growing conditions. *Vestnik Altayskogo agrarnogo universiteta* [Vestnik of ASAU] 8(154): 81–86 [In Russian]. (**Сыева С. Я., Карнаухова Н. А.** Оценка состояния популяций *Hedysarum neglectum* (Fabaceae) в различных условиях произрастания // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2017. № 8(154). С. 81–86).

Vasilevskaya V. K. 1938. On the value of anatomical factors as a sign of drought resistance of plants. *Bot. Zhurn.* (Moscow & Leningrad) 23(4): 304–320 [In Russian]. (**Василевская В. К.** О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений // Бот. журн., 1938. Т. 23, № 4. С. 304–320).

Vasilevskaya V. K. 1950. Study of ontogenesis as one of the methods of ecological anatomy. *Problemy botaniki* [Problems of botany] 1: 264–281 [In Russian]. (**Василевская В. К.** Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники, 1950. Т. 1. С. 264–281).

Vasilevskaya V. K. 1954. *Formirovaniye lista zasukhoustoychivyykh rasteniy* [Formation of a sheet of drought-resistant plants]. Publishing house of AN TSSR, Ashkhabad, 183 pp. [In Russian]. (**Василевская В. К.** Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.).

Vasilevskaya V. K. 1965. Structural adaptations of hot and cold deserts of Middle Asia and Kazakhstan. *Problemy sovremennoy botaniki* [*Problems of current botany*] 2: 5–17 [In Russian]. (**Василевская В. К.** Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. соврем. ботаники, 1965. Т. 2. С. 5–17).

Vasilevskaya V. K., Butnik A. A. 1981. Types anatomical structure of dicotyledonous leaf (on the methods the anatomical descriptions). *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 66(7): 992–1001 [In Russian]. (**Василевская В. К., Бутник А. А.** Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн., 1981. Т. 66, № 7. С. 992–1001).