

УДК 582.736(581.4+581.8)

## Анатомо-морфологическая изменчивость сибирских видов секций *Multicaulia* и *Subacaulia* рода *Hedysarum* (Fabaceae)

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

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

\* Автор для переписки

**Ключевые слова:** анатомия листа, идиобласты, мезоморфные и ксероморфные признаки, палисадная паренхима, секции *Multicaulia* и *Subacaulia*, устьица, Южная Сибирь, Fabaceae, *Hedysarum*.

**Аннотация.** Изучено анатомическое строение листовой пластинки шести видов рода *Hedysarum* секции *Multicaulia* (*H. chaiyrakanicum* Kurbatsky, *H. gmelinii* Ledeb., *H. minussinense* B. Fedtsch., *H. sangilense* Krasnob. et Timosch., *H. setigerum* Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., *H. turczaninovii* Peschkova) и одного вида секции *Subacaulia* (*H. zundukii* Peschkova) в различных условиях произрастания в Южной Сибири. Проанализированы структурные и количественные изменения, происходящие в анатомическом строении листа при адаптации растений к различным условиям влагообеспеченности. Качественные изменения выражаются в переходе от типично дорсивентральной к изолатерально-палисадной и изопалисадной структуре мезофилла. Постепенное усиление черт ксероморфности в строении листа также приводит к уменьшению размеров листа и увеличению толщины листовой пластинки. При этом возрастают число слоев палисадного мезофилла и число устьиц, длина палисадных клеток, толщина эпидермиса, размеры идиобластов. Все эти изменения можно рассматривать как важные биологические приспособления видов секции *Multicaulia* и *Subacaulia* рода *Hedysarum* к различным условиям произрастания Южной Сибири.

## Anatomical and morphological variability in Siberian species of the sections *Multicaulia* and *Subacaulia* of the genus *Hedysarum* (Fabaceae)

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

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

**Keywords:** Fabaceae, *Hedysarum*, idioblast, leaf anatomy, mesomorphic and xeromorphic characters, *Multicaulia*, palisade mesophyll, Southern Siberia, stomata, *Subacaulia*.

**Summary.** The anatomical structure of the leaf blade of 6 *Hedysarum* species of the sections *Multicaulia* (*H. chaiyrakanicum* Kurbatsky, *H. gmelinii* Ledeb., *H. minussinense* B. Fedtsch., *H. sangilense* Krasnob. et Timosch., *H. setigerum* Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., *H. turczaninovii* Peschkova) and *Subacaulia* (*H. zundukii* Peschkova) was studied under various growing conditions in Southern Siberia. The structural and quantitative changes in the leaf anatomical structure during the adaptation of plants to different conditions of water supply have been analyzed. Qualitative changes were expressed in the transition from the typically dorsi-ventral to the isolateral-palisade and isopalisade structure of the mesophyll. The gradual enhancement of xeromorphic features in leaf structure also leads to a decrease in the leaf size and to the increase in the leaf blade thickness. This increases the number of palisade mesophyll layers and the number of stomata, the length of the palisade cells, the thickness of the epidermis, the size of the idioblasts. All these changes are considered as important biological adaptations of *Hedysarum* species of the sections *Multicaulia* and *Subacaulia* to the different growth conditions in Southern Siberia.

## Введение

Изучение анатомического строения листа как наиболее пластичного органа растения всегда привлекало большое внимание исследователей, так как на особенностях строения различных тканей листа можно проследить как консервативные структуры, так и выявить те адаптивные признаки, которые вырабатываются у растений в процессе приспособления к современным условиям обитания (Plennik, 1976; Krstic, 2008; Ellis et al., 2009). При аридизации климата или продвижении растений в более суровые условия обитания появляются признаки структуры, которые считаются ксероморфными: прямые или слабоизвилистые стенки эпидермальных клеток, погруженность устьиц, плотная сомкнутость тканей, высокий индекс палисадности, наличие склеренхимы и др. (Shields, 1950; Butnik et al., 2009; Zoric et al., 2009; Albert, Sharma, 2013). Один наиболее общий признак – мощное развитие палисадной паренхимы (Vasilevskaya, 1940; Zoric et al., 2012), которая является высокопроизводительным типом ткани и вносит основной вклад в фотосинтез листа (Mokronosov et al., 1973). Вероятно, мощная палисадная паренхима до некоторой степени компенсирует малую площадь листа у ксерофитов. Для ксерофитов весьма характерно развитие в той или иной степени водоносной паренхимы (Vasilevskaya, 1954). Считается, что эта ткань обладает значительной водоудерживающей силой и совместно с другими анатомическими особенностями ксерофитов (такими как сильное опушение или утолщенные стенки эпидермальных клеток и др.) способствует сокращению расхода воды на транспирацию в засушливые периоды вегетации (Lipaeva, 1952). Водозапасающая паренхима может функционировать как временный резервуар, адсорбирующий воду в ночное время и отдающий ее мезофиллу в течение дня (Gamaley, 1984).

На территории Азиатской России произрастает 10 видов рода *Hedysarum* L. из секции *Multicaulia* (Boiss.) V. Fedtsch. и один вид из секции *Subacaulia* Boiss. (Nikiforova, 2012), семь из которых, произрастающие в Южной Сибири, представлены в данной работе. Они имеют разный размер ареала, различную эколого-ценотическую приуроченность и различную экологическую амплитуду. Такой выбор видов позволяет наглядно продемонстрировать закономерности изменений анатомо-морфологических призна-

ков в зависимости от эколого-ценотических условий и антропогенной нагрузки.

Цель нашей работы – проанализировать структурные и количественные перестройки, происходящие на анатомо-морфологическом уровне в роде *Hedysarum* при аридизации климата и адаптации видов секций *Multicaulia* и *Subacaulia* к современным эколого-ценотическим условиям произрастания в Южной Сибири.

## Материалы и методы

Материал для изучения собран на территории Южной Сибири в период с 1988 по 2014 гг. (табл. 1). У шести видов секции *Multicaulia* и одного вида секции *Subacaulia* изучались полностью сформированные листья средневозрастных генеративных растений в фазе цветения.

В каждом местообитании собирали листья с 10 растений, выбранных случайным способом. У полурозеточных видов брали второй или третий лист генеративного побега, у розеточных видов – по одному розеточному листу. Материал фиксировали в смеси спирта, глицерина и воды в равных количествах (Naumov, Kozlov, 1954).

Поперечные срезы (3–5) из средней части листочка сложного листа изготавливали при помощи салазочного микротомы с замораживающим устройством. Препараты изучались и фотографировались с помощью микроскопа Axioskop-40 (Carl Zeiss) с цветными цифровыми камерами высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программы AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений.

Нами сопоставлены условия произрастания видов и анатомо-морфологические признаки листа, которые изменяются наиболее сильно в зависимости от экологических характеристик местообитания: толщина листовой пластинки, толщина адаксиального и абаксиального эпидермиса; структура мезофилла листа – толщина палисадной и губчатой паренхимы, число слоев палисадной паренхимы, размеры клеток палисадной паренхимы, число волосков и устьиц на 1 мм<sup>2</sup> площади абаксиального и адаксиального эпидермиса, а также размеры идиобластов.

На основе полученных данных дополнительно рассчитывали такие параметры как: S/V листочка – отношение площади листочка к его объему, П/Г – отношение толщины палисадной паренхимы к толщине губчатой, Д/Ш палисадных клеток – отношение длины к ширине пали-

садных клеток среднее для трех слоев, Д/Ш идиобластов – отношение длины к ширине бочковидных идиобластов, УИ (устычный индекс) – отношение числа устьиц адаксиального эпидермиса к числу устьиц абаксиального эпидермиса на единицу площади. Типы строения листа выделяли по классификации В. К. Василевской и А. А. Бутник (Vasilevskaya, Butnik, 1981).

Статистический анализ данных проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и F-критерия для выявления наиболее значимых в экологическом отношении параметров. Кластерный анализ проводили в программе PAST по Ward's методу.

Таблица 1

Ареал, эколого-ценотическая приуроченность и места сбора видов *Hedysarum*

Вид	Ареал	Эколого-ценотическая приуроченность	Экологические особенности вида	Места сбора	Число изученных популяций
<b>Секция <i>Multicaulia</i></b>					
<i>H. chaiyrakanicum</i> Kurbatsky	Тыва, обитает в пределах Турано-Уюкской котловины, эндемик	Петрофитные степи	Ксерофит, кальцефил	Тыва, Улуг-Хемский р-н	1
<i>H. gmelinii</i> Ledeb.	Ареал из двух фрагментов: юго-восток европейской части России и Центральная Азия.	От степного до субальпийского поясов на открытых каменистых склонах	Ксеромезофит	Хакасия, Ширинский и Богградский р-ны; Бурятия – Курумканский р-н	10
<i>H. minussinense</i> V. Fedtsch.,	Хакасия, островные приенисейские степи, эндемик	Разнотравно-злаковые петрофитные степи	Ксерофит	Хакасия, Богградский и Усть-Абаканский р-ны	3
<i>H. sangilense</i> Krasnob. et Timosch.	Тыва и Северная Монголия, гемизндемик	Дриадовые тундры, лиственничники, прирусловые кустарники	Ксеромезофит, кальцефил	Тыва, Эрзинский р-н	3
<i>H. setigerum</i> Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.	Юг Сибири, вплоть до Забайкальского края, Северная Монголия	Различные варианты петрофитных степей	Ксерофит	Тыва, Эрзинский и Овюрский р-ны	3
<i>H. turczaninovii</i> Peschkova	Кемеровская область, юг Красноярского края, Иркутская область, Тыва, эндемик	Различные варианты петрофитных степей	Ксерофит	Хакасия: Ширинский, Орджоникидзеvский и Усть-Абаканский р-ны	3
<b>Секция <i>Subacaulia</i></b>					
<i>H. zundukii</i> Peschkova	Западное побережье озера Байкал в пределах Ольхонского р-на, эндемик	Петрофитные варианты разнотравных степей на карбонатных склонах	Ксерофит, кальцефил	Иркутская область, Ольхонский р-н	4

### Результаты и обсуждение

Наиболее пластичным органом, внутренняя структура которого является результатом длительной эволюции, считается лист (Pautov, 2002). Значимыми признаками, возникающими в процессе адаптации к ксерическим условиям среды, признаны уменьшение размеров и перестройка структуры листа – увеличение толщины пластинки листа и палисадной ткани, появление 1–2 слоя палисадной паренхимы снизу, структура листа по своему строению приближается к изолатерально-палисадной. Изопалисадное строение считается вторичным, приспособительным признаком к условиям сухости воздуха и сильного освещения.

Развитие в мезофилле крупных идиобластов и многолопастных клеток рассматривают как специфичный признак рода *Hedysarum* (Vasilevs-

kaya, 1954; Plennik, 1976; Plennik, Popova, 1990). Листья видов секции *Multicaulia* отличаются более ксероморфным строением, чем видов секции *Gamotion* Basin. (Karnaukhova et al., 2018).

В различных условиях влагообеспеченности структура мезофилла листа видов секции *Multicaulia* может меняться от дорсивентрального до изопалисадного типа (рис. 1). В местообитаниях с достаточным увлажнением почвы встречаются растения с **мезоморфными** листьями рыхлой структуры с развитой системой межклетников и подчеркнутой дорсивентральностью в строении мезофилла (рис. 1А), а у растений, выросших при недостатке влаги, листья становятся более **ксероморфными**, компактной структуры с сильной редукцией системы межклетников и отчетливо выраженной изолатеральностью мезофилла (рис. 1Б, В).

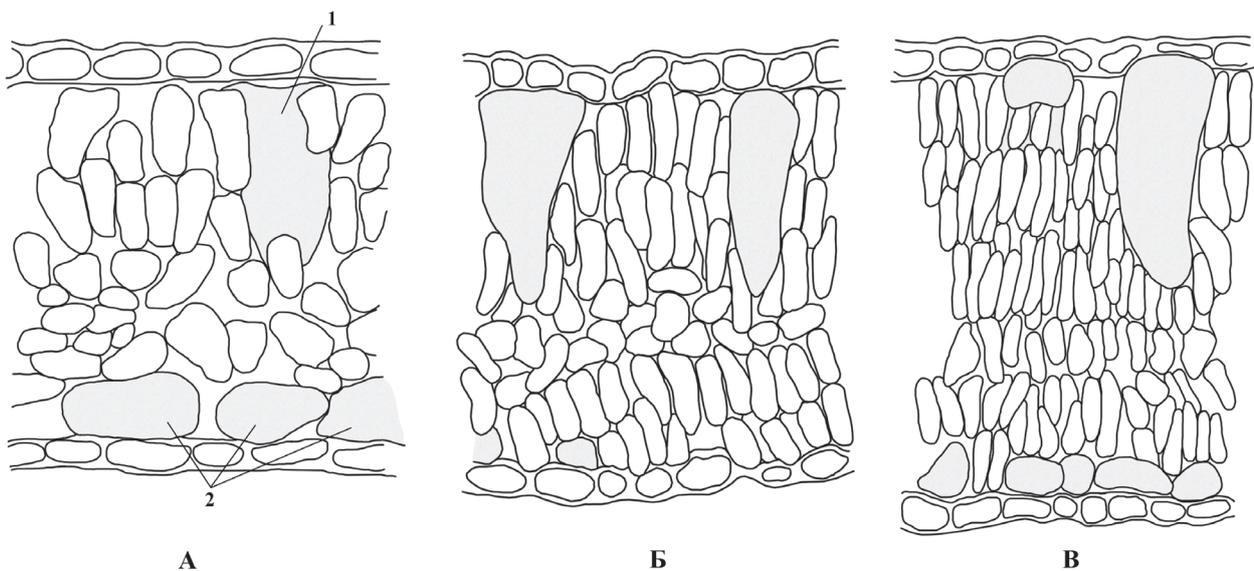


Рис. 1. Схема поперечного среза листа: А – дорсивентральное, Б – изолатерально-палисадное, В – изопалисадное; 1 – бочковидные идиобласты, 2 – многолопастные клетки (срез через отдельные лопасти) (рисунок Н. А. Карнауховой).

Адаксиальный эпидермис, покрывающий верхнюю сторону листа, отличается более крупными клетками, чем абаксиальный эпидермис, расположенный на его нижней стороне. Верхний эпидермис, в большей степени подвергающийся воздействию солнечных лучей, обычно покрыт и более толстой кутикулой и отличается более густым опушением из простых волосков. Устьица ранункулоидного типа распределены по обеим сторонам листа. На верхней стороне обычно устьиц гораздо больше, чем на нижней.

Под адаксиальным эпидермисом в толще палисадных клеток, у видов рода *Hedysarum* рас-

положены крупные бочковидные идиобласты, пронизывающие 2–3 слоя палисады (рис. 1А1). Под абаксиальным эпидермисом, распластавшись параллельно ему, находятся многолопастные клетки-идиобласты различной формы с отростками (рис. 1А2). Иногда они могут быть расположены более редко или настолько близко друг к другу, что «лопасти» образуют структуру, напоминающую густую сеть (рис. 2).

*Hedysarum gmelinii* – ксеромезофит по исходной экологической природе (Plennik, Popova, 1990), отличается полиморфизмом и большой пластичностью. Анатомическое строение листа

этого вида в зависимости от условий влагообеспеченности приобретает большую мезо- или ксероморфность (Карнаухова, 2016). Большая подвижность количественных анатомических показателей позволяет ему адаптироваться в различных по влагообеспеченности экологических

нишах. В различных условиях произрастания встречаются растения *H. gmelinii* с листьями, имеющими на поперечном срезе как дорсивентральное, так и изолатерально-палисадное или изопалисадное строение (рис. 1А–В).

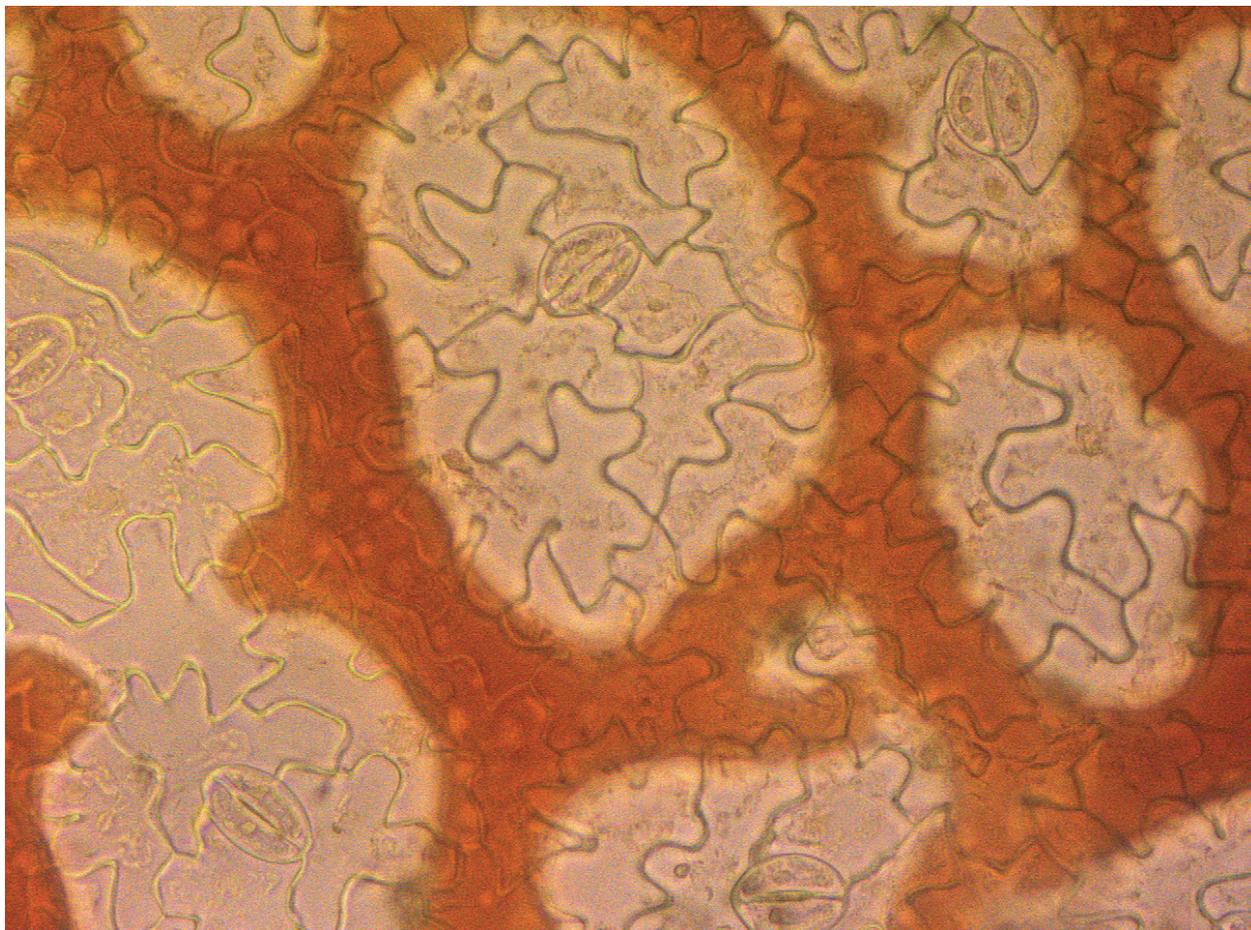


Рис. 2. Абаксиальный эпидермис с устьицами и «сеть» из многолопастных идиобластов под ним (фото Н. А. Карнауховой).

В лесных местообитаниях Хакасии и Бурятии анатомическое строение листа *H. gmelinii* типично дорсивентрального типа (рис. 1А). Лист тонкий, имеет большую площадь. На севере Бурятии отношение площади листа к его объему выше ( $S/V = 4,8-4,1$ ), чем в лесных местообитаниях Хакасии ( $S/V = 3,7-3,3$ ). Палисадная паренхима составлена 2–3 рядами клеток, длина которых последовательно уменьшается от первого слоя к третьему. Д/Ш клеток палисады = 2,9–3,3. Доля палисадной ткани по отношению к губчатой возрастает в мезофилле листа растений от центра ареала к северу: в хакасских местообитаниях П/Г = 1,4–1,6; в бурятских – П/Г = 2,1–2,4. Устьичный индекс в лесных местообитаниях Хакасии = 1,2–1,3 при общем числе устьиц

284,8–317,6 шт./мм<sup>2</sup> листа, а УИ в местообитаниях Бурятии = 1,5–1,6, при значительно меньшем общем числе устьиц = 166,3–246,8 шт./мм<sup>2</sup> листа. В лесных местообитаниях лист голый, либо опушение редкое и составляет от 0 до 28 волосков на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа.

В лесостепном и степном поясах растительности Хакасии листочки сложного листа *H. gmelinii* более мелкие, чем в лесном поясе, но толщина их больше. Соответственно отношение площади листа к его объему уменьшается, и  $S/V = 4,1-2,9$ . На поперечных срезах с дорсивентральным строением мезофилла палисадная паренхима, прилегающая к верхнему эпидермису, состоит из 3–4 слоев длинных клеток и толщина ее составляет  $169,4 \pm 3,6$  мкм в среднем.

Листочки с изолатерально-палисадным и изопалисадным строением мезофилла встречаются достаточно редко, в наиболее засушливых условиях произрастания и при антропогенном воздействии, например, при пастбищной или рекреационной нагрузке. У палисадных клеток длина второго слоя ( $47,5 \pm 1,7$  мкм) превышает длину клеток первого слоя ( $42,9 \pm 1,4$  мкм), а с третьего слоя она начинает уменьшаться ( $43,6 \pm 1,6$  мкм в среднем), и клетки последующих слоев становятся еще мельче. Число устьиц на адаксиальном эпидермисе в степных местообитаниях составляет  $189,8\text{--}287,6$  шт./мм<sup>2</sup>, что в 1,3–1,5 раз превышает их число на абаксиальном эпидермисе. Опушение больше, чем в лесных местообита-

ниях и составляет в различных местообитаниях степного и лесостепного поясов растительности от 50 до 125 волосков на 1 мм<sup>2</sup> листа.

Проведен кластерный анализ 10 ценопопуляций (ЦП) *H. gmelinii* с использованием признаков: толщина листа, толщина адаксиального эпидермиса, П/Г, число слоев палисадных и губчатых клеток, Д/Ш клеток 1–3 слоев палисады, длина бочковидных идиобластов, число устьиц на адаксиальном эпидермисе, УИ, S/V (рис. 3). Бурятские популяции составили отдельную кладу, т. е. значительно отличаются от всех остальных. Наиболее схожие образцы из окрестностей соленых озер Ши́ра и Белё в Хакасии.

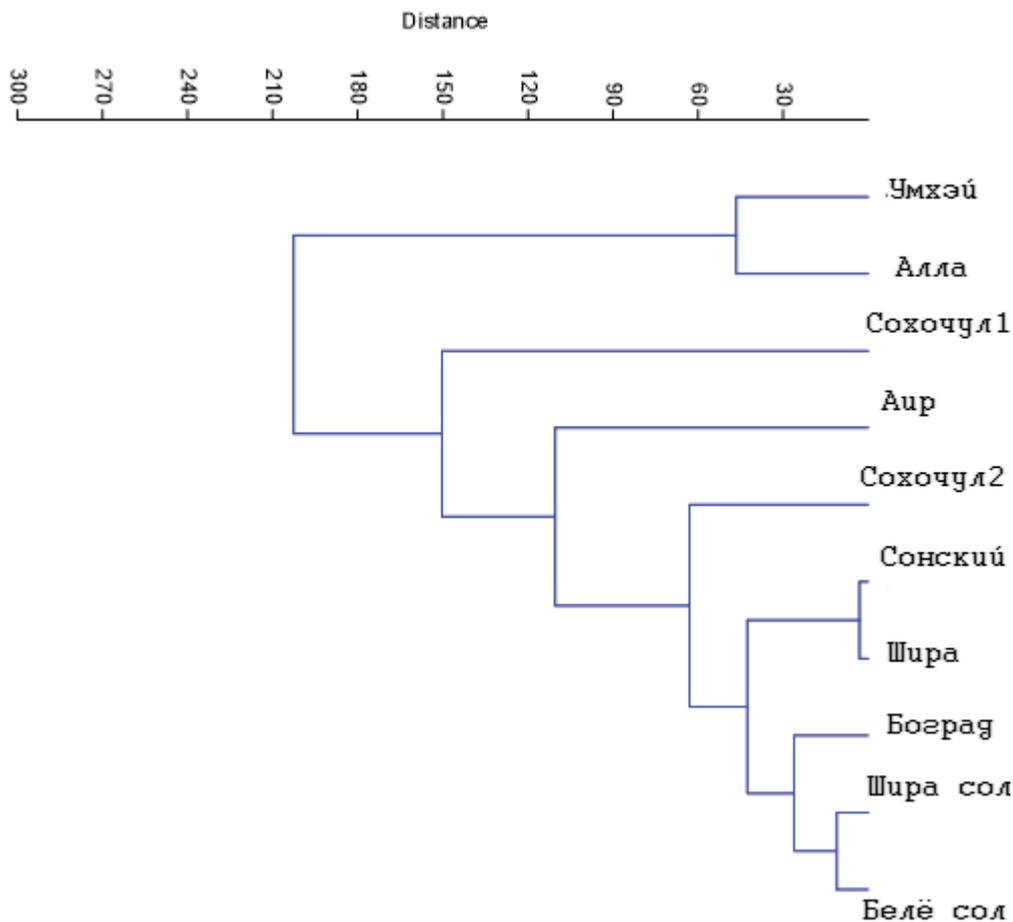


Рис. 3. Кластерный анализ 10 ценопопуляций *Hedysarum gmelinii*.

Анатомическое строение листа эндемика южно-сибирских островных степей *Hedysarum turczaninovi* более ксероморфное. Толщина листочка у этого вида больше, чем у ранее рассмотренного нами *H. gmelinii* (табл. 2). S/V имеет близкие показатели в различных местообитаниях: от 3,4 до 3,7. Строение листа часто изолатерально-палисадное или изопалисадное. Палисадную

ткань в верхней части листа составляют 4(3–5) слоя клеток, длина которых в 3 раза превышает ширину, причем клетки второго и третьего слоев длиннее других. Ткань с нижней стороны листа составлена более короткими клетками, по форме близкими к палисадной паренхиме. Толщина клеток адаксиального эпидермиса 18,1–19,3 мкм, абаксиального эпидермиса – 14,6–16,9

мкм. Устьица у *H. turczaninowii* многочисленные (452,2–542,7 шт./мм<sup>2</sup>), большей частью погруженные. Распределение устьиц по верхней и нижней сторонам листа у *H. turczaninowii* неравномерное: устьичный индекс в различных местообитаниях колеблется от 1,4 до 1,7. Вся поверхность листа покрыта большим количеством простых длинных волосков (табл. 2). Материал для изучения *Hedysarum setigerum* собран в суровых местообитаниях Республики Тыва. Листочки сложного непарноперистого листа небольшие, а толщина значительная, и  $S/V = 3,2 \pm 0,05$  в среднем (табл. 2). Анатомическое строение листа в изученных местообитаниях изопалисадное и изолатерально-палисадное. Количественные показатели значительно отличаются в зависимости от условий произрастания. На скалистом берегу р. Нарын больше толщина листочков, длина клеток верхней палисады и длина бочковидных идиобластов, число волосков (141,4 шт./мм<sup>2</sup>), но некоторые другие показатели больше у растений в каменистой степи в окрестностях с. Хандагайты: толщина эпидермиса, число устьиц (413,6 шт.), а многолопастные идиобласты сливаются в более плотную сеть, занимая большую площадь с нижней стороны листа *H. setigerum*. Устьица погруженные, длиной  $25,35 \pm 0,45$  мкм, шириной  $20,5 \pm 0,45$  мкм. Поверхность листа покрыта густыми волосками – их число достигает 105,9–141,4 шт. в среднем на 1 мм<sup>2</sup>.

Листья эндемика островных приенисейских степей *H. minussinense* имеют также ксероморфное строение и  $S/V = 3,2 \pm 0,04$  (табл. 2). Мезофилл листа состоит в верхней части из узких длинных палисадных клеток (отношение длины клетки к ее ширине  $D/Ш = 4,1–4,4$ ). Они расположены в 3–5 (чаще 4) слоев. В средней части листа может быть 1–2 слоя клеток укороченных, близких по форме к губчатым, затем клетки палисадного типа, только менее длинные, чем в верхней части листа (изолатерально-палисадное строение листа). Чаще встречаются листья с полностью палисадным мезофиллом (рис. 1В) – изопалисадный подтип строения листа по В. К. Василевской и А. А. Бутник (Vasilevskaya, Butnik, 1981). Например, в крупнодерновинной злаковой степи у листьев *H. minussinense* с изопалисадным строением мезофилла более короткие клетки палисадного типа с нижней стороны листа занимают 42,7 % толщины листа. В каменистой разнотравно-злаковой степи в окрестностях п. Знаменка 2 и п. Советская Хакасия наряду с

изопалисадным встречается изолатерально-палисадное строение листа (рис. 1Б). Высота клеток абаксиального эпидермиса (12,8–13,7 мкм) меньше, чем адаксиального (15,4–15,9 мкм) в местообитаниях в окрестностях пос. Знаменка, а в окрестностях пос. Советская Хакасия – наоборот (18,4 и 16,6 мкм соответственно). На адаксиальном эпидермисе устьиц значительно больше, чем на абаксиальном (устьичный индекс 1,4–1,7). В каменистой разнотравно-злаковой степи у растений больше толщина листа, число идиобластов и их размеры. Волосков  $74,2 \pm 5,1$  шт./мм<sup>2</sup> в среднем (табл. 2).

Эндемик Тувы *Hedysarum chaiyrakanicum*, произрастающий на известняковых скалах, имеет своеобразное строение листа. Общее строение мезофилла похоже на дорсивентральное, но губчатая ткань очень плотно упакована прямоугольными клетками, расположенными перпендикулярно палисадным (они вытянуты вдоль абаксиального эпидермиса) в 4 ряда. Листочки сложного листа имеют небольшие размеры (длина  $1,3 \pm 0,1$ ; ширина  $0,5 \pm 0,03$  см), значительную толщину ( $310,4 \pm 7,2$  мкм),  $S/V = 3,3$ . Общее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листа составляет 350,6 шт.; их больше на верхней стороне листа в 1,4 раза (табл. 2). Листочки густо покрыты волосками длиной 240–300 мкм с двух сторон: на адаксиальном эпидермисе их  $145,9 \pm 4,5$ ; на абаксиальном –  $101,3 \pm 4,3$  шт./мм<sup>2</sup>.

У тувинского эндемика *Hedysarum sangilense* типично дорсивентральное строение листа (рис. 1А), но листочки мелкие, утолщенные и  $S/V = 3,6$ . Палисадная паренхима сложена из 3–4-х слоев палисадных клеток длиной от 39 до 45 мкм, отношение длины к ширине которых составляет 3,3 в среднем (табл. 2). Губчатых клеток тоже 3–4 слоя, но отношение толщины палисадной ткани к губчатой показывает, что палисада в 2 раза толще ( $П/Г = 2,2$ ). Устьиц на адаксиальном эпидермисе в 1,6 раза больше, чем на абаксиальном, а общее количество их составляет 489,4 шт. на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа в среднем. Бочковидные идиобласты характеризуются несколько меньшими размерами, чем в листьях у *H. chaiyrakanicum*. Опушение незначительное и составляет  $7,9 \pm 1,6$  волосков на 1 мм<sup>2</sup> верхнего эпидермиса и  $6,3 \pm 1,2$  шт. на 1 мм<sup>2</sup> нижнего эпидермиса.

Обитатель засушливых карбонатных местообитаний – вид *H. zundukii* секции *Subacaulia*, хорошо приспособлен к экстремальным местообитаниям морфологически: его розеточные побеги

образуют форму «подушки» и создают дополнительную защиту (Карнаухова, 2015). Листочки сложного листа имеют длину  $1,04 \pm 0,04$  см; ширину  $0,41 \pm 0,01$  см и относительно небольшую толщину – 262,1 мкм;  $S/V = 3,9$  – больше, чем у других видов. Абаксиальный эпидермис толще адаксиального (табл. 2). Палисадная ткань состоит из 3 слоев клеток, длина которых в 2,2 раза превышает ширину. Погруженных устьиц – 236,7 шт. на  $1 \text{ мм}^2$  листа, и они густо покрыты волосками с обеих сторон (150,8 шт. на  $1 \text{ мм}^2$  листа).

Анализ ANOVA изученных признаков показал, что изменения всех изученных признаков связаны с эколого-ценотической обстановкой (в 95 % случаев  $F$  больше  $F_{st}$ ).

Для кластерного анализа использованы следующие информативные признаки:  $S/V$  листочка, толщина адаксиального эпидермиса, П/Г, Д/Ш клеток палисады, Д/Ш идиобластов, У/И, число волосков на адаксиальном и абаксиальном эпидермисе. Виды разделились на две клады

(рис. 4). В одну обособились *H. chaiyrakanicum* и *H. zundukii*, в другую вошли два ксеромезофита – *H. gmelinii* и *H. sangilense*, и ксерофиты *H. minussinense*, *H. setigerum*, *H. turczaninovii*.

Таким образом, более мелкие и утолщенные листочки с низким отношением  $S/V$ , увеличенные палисадности строения мезофилла, плотная сомкнутость тканей, погруженные устьица, прикрытые густым опушением свидетельствуют о более ксероморфном анатомическом строении листа таких видов секции *Multicaulia*, как *H. chaiyrakanicum*, *H. minussinense*, *H. setigerum*, *H. turczaninovii*, и вида секции *Subacaulia* – *H. zundukii*. Кроме того, в процессе аридизации климата морфологическая специализация побеговой системы до розеточной (*H. setigerum*, *H. chaiyrakanicum*, *H. turczaninovii*) и подушковидной (*H. zundukii*) привела к формированию комплекса своеобразных для каждого вида анатомо-морфологических приспособлений к засушливым местообитаниям.

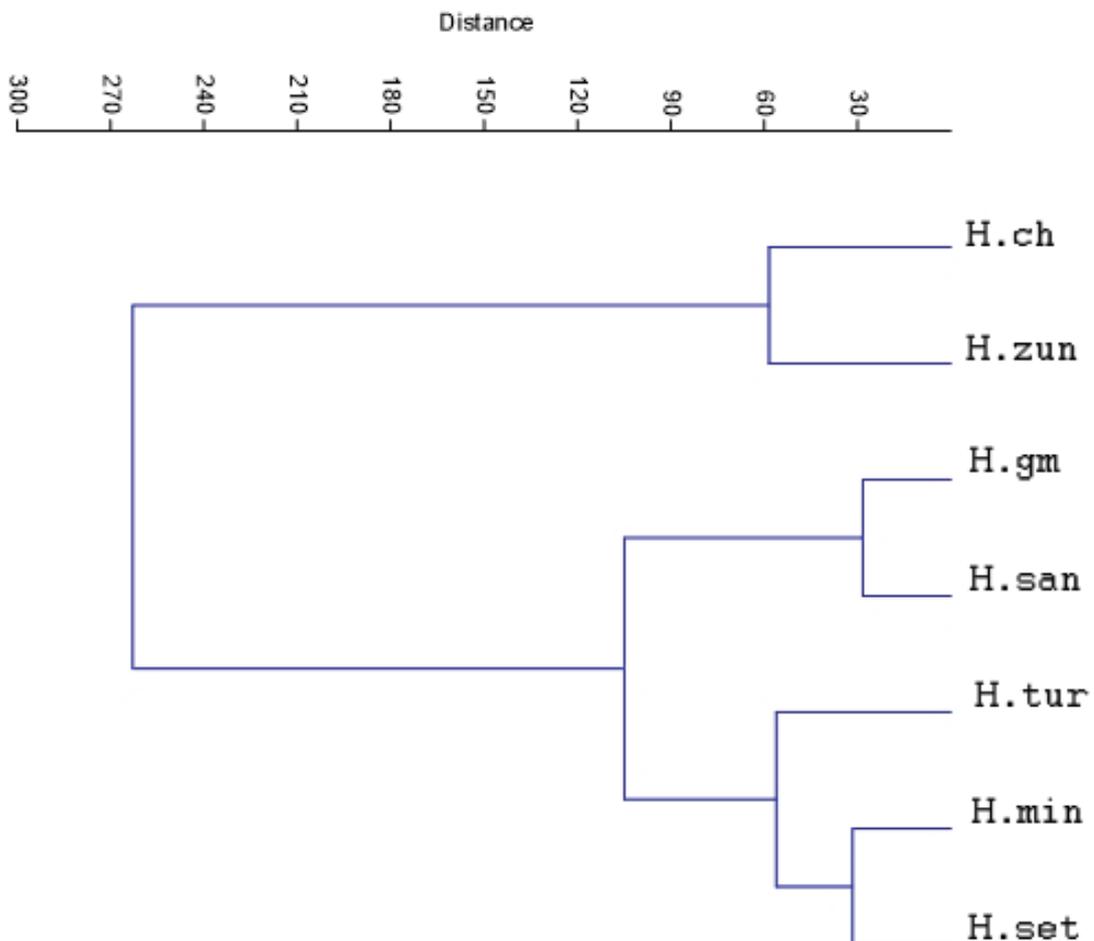


Рис. 4. Кластерный анализ 6 видов секции *Multicaulia* и 1 вида секции *Subacaulia* рода *Hedysarum*.

Таблица 2

Количественно-анатомические показатели листа видов *Hedyсарum* секций *Multicaulia* и *Subcaulia*

Показатели (в мк, на 1 мм <sup>2</sup> )	<i>H. gmelinii</i>	<i>H. minusinense</i>	<i>H. sangilense</i>	<i>H. chalyrakanicum</i>	<i>H. turczaninovii</i>	<i>H. setigerum</i>	<i>H. zundukii</i>
S/V листочка	3,8 ± 0,04	3,2 ± 0,04	3,6 ± 0,05	3,3 ± 0,1	3,6 ± 0,05	3,2 ± 0,05	3,9 ± 0,1
<b>Толщина:</b> листочка	266,3 ± 3,3	311,2 ± 5,8	286,7 ± 5,2	310,4 ± 7,2	275,1 ± 4,4	318,7 ± 4,7	262,1 ± 10,3
адаксиального эпидермиса	18,7 ± 0,2	22,5 ± 0,4	18,6 ± 0,3	24,7 ± 0,8	15,9 ± 0,3	21,8 ± 0,5	14,9 ± 0,4
абаксиального эпидермиса	15,7 ± 0,2	26,5 ± 0,9	15,5 ± 0,4	20,9 ± 0,6	14,9 ± 0,4	20,4 ± 0,6	22,1 ± 0,8
паренхимы: длиннопалисадной	158,7 ± 3,3	184,9 ± 5,8	192,1 ± 3,4	165,1 ± 4,0	191,6 ± 5,6	170,3 ± 4,0	141,6 ± 7,7
Число слоев длинной палисады	3,4 ± 0,1	5,0 ± 0,2	4,3 ± 0,1	4,5 ± 0,2	5,7 ± 0,1	4,8 ± 0,2	3,1 ± 0,1
<b>Клетки 1–3 слоев палисады:</b> средняя длина	45,3 ± 0,6	52,0 ± 1,0	35,2 ± 0,6	29,3 ± 0,8	38,7 ± 0,7	41,9 ± 1,9	43,5 ± 1,4
Д/Ш 1–3 слоев клеток палисады	3,4 ± 0,04	3,4 ± 0,1	3,3 ± 0,1	1,5 ± 0,04	4,3 ± 0,1	3,6 ± 0,1	2,2 ± 0,07
<b>Бочковидные идиобласты:</b> длина	148,2 ± 1,8	156,8 ± 4,1	153,3 ± 3,8	167,5 ± 5,5	145,8 ± 2,3	155,3 ± 5,6	120,9 ± 5,3
ширина	56,6 ± 0,8	46,9 ± 2,4	48,7 ± 1,7	53,5 ± 5,4	44,9 ± 1,0	44,4 ± 1,9	39,7 ± 1,1
Д/Ш идиобластов	2,8 ± 0,05	4,3 ± 0,3	3,3 ± 0,1	3,2 ± 0,1	3,6 ± 0,1	3,6 ± 0,1	3,1 ± 0,1
<b>Число устьиц:</b> адаксиальный эпидермис	195,9 ± 3,0	170,1 ± 5,9	297,8 ± 5,1	202,1 ± 5,3	311,1 ± 6,5	158,2 ± 11,2	143,6 ± 3,3
абаксиальный эпидермис	146,8 ± 2,1	157,2 ± 4,6	191,6 ± 2,9	148,5 ± 3,0	198,1 ± 3,6	128,3 ± 8,1	93,2 ± 3,2
Общее на 1 мм <sup>2</sup> листа	338,9 ± 4,7	334,4 ± 9,5	489,4 ± 6,2	350,6 ± 5,8	495,2 ± 10,5	282,8 ± 18,0	236,7 ± 4,6
<b>УИ</b>	1,4 ± 0,01	1,2 ± 0,04	1,6 ± 0,03	1,4 ± 0,05	1,6 ± 0,04	1,2 ± 0,03	1,6 ± 0,07
Число волосков на 1 мм <sup>2</sup> листа	58,7 ± 4,5	74,2 ± 5,1	14,2 ± 0,6	247,1 ± 2,5	74,2 ± 5,1	125,1 ± 4,1	150,8 ± 3,9

Условные обозначения: S/V листочка – отношение поверхности листа к его объему; Д/Ш палисадных клеток – отношение длины к ширине палисадных клеток трех слоев (коэффициент формы); Д/Ш идиобластов – отношение длины к ширине бочковидных идиобластов; УИ – устьичный индекс (отношение числа устьиц на единицу площади адаксиального эпидермиса к числу устьиц абаксиального эпидермиса).

### Заключение

В результате изучения 6 видов секции *Multi-caulia* рода *Hedysarum* установлено, что анатомические особенности строения листовой пластинки отражают направленность экологической эволюции и различные способы адаптации видов этой секции к недостатку влаги. Показано, что чем шире диапазон варибельности качественных и количественных показателей, тем больше адаптивные возможности вида в целом. Так, *H. gmelinii* – ксерофитизированный мезофит, обладающий широкой экологической амплитудой. Этот вид обитает в значительном диапазоне условий, в различных фитоценозах, начиная от степного и заканчивая подтаежным поясом растительности. В лесном поясе его лист имеет дорсивентральное строение с 2–3 рядами палисады, в лесостепном и степном поясах добавляется еще 1–2 ряда палисады. В более засушливых местообитаниях с антропогенной нагрузкой появляются листья с изопалатерально-палисадным и изопалисадным строением мезофилла. По всей видимости, типично дорсивентральное строение мезофилла листа дает основание считать ксерофитизированным мезофитом и *H. sangilense*.

Анатомическое строение листа *H. turczaninovii*, *H. minussinense*, *H. setigerum* и *H. zundukii* изопалисадного типа свидетельствует об их ксероморфной структуре и узкой специализации к существованию в засушливых условиях степей. Своеобразное морфологическое приспособление *H. zundukii* к суровым условиям произрастания на карбонатных склонах западного побережья озера Байкал проявляется в образовании подушковидной жизненной формы, где создается

собственный микроклимат. Особенности строения листа у эндемика *H. chalyrakanicum* с мезофиллом, сложенным 4–5 рядами довольно коротких палисадных клеток с верхней стороны листа и плотно упакованными в 3–5 рядов короткими прямоугольными клетками, расположенными вдоль абаксиального эпидермиса, больше не встречалось у других видов. У *H. minussinense* и *H. setigerum* анатомические приспособления к недостатку влаги выражаются в увеличении ксероморфных количественных показателей.

Таким образом, на примере изучения анатомического строения листа 6 видов секции *Multi-caulia* и 1 вида секции *Subacaulia* рода *Hedysarum* показано, что в процессе аридизации климата и приспособлении к современным условиям произрастания качественные изменения касались перестройки мезофилла листа и перехода от дорсивентрального типа его строения у мезоморфных видов через изопалатерально-палисадное к изопалисадному у ксероморфных, либо в ксерофильном ряду местообитаний у полиморфных видов. В процессе аридизации климата морфологическая специализация побеговой системы до розеточной (*H. setigerum*, *H. chalyrakanicum*, *H. turczaninovii*) и подушковидной (*H. zundukii*) привела к формированию комплекса своеобразных для каждого вида анатомо-морфологических приспособлений.

### Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, № АААА-А17-117012610052-2 и АААА-А17-117012610051-5.

### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Albert S., Sharma B. 2013. Comparative foliar micromorphological studies of some *Bauhinia* (Leguminosae) species. *Turk. J. Bot.* 37: 276–281. DOI: 10.3906/bot-1201-37.
- Butnik A. A., Ashurmetov O. A., Nigmanova R. N., Begbaeva G. F. 2009. *Ecological anatomy of desert plants in Central Asia. Vol. 3. Herbage.* Tashkent: Fan. 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.).
- Ellis B., Daly D. C., Hickey L. J., Johnson K. R., Mitchell J. D., Wilf P., Wing S. L. 2009. *Manual of leaf architecture.* New York: Cornell University Press. 190 pp.
- 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).
- Karnaukhova N. A. 2015. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia. *Contemporary problems of ecology (Novosibirsk)* 8(5): 614–623.
- Karnaukhova N. A. 2016. Anatomical structure of the sheet of *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae). *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 4: 3–9. [In Russian] (Карнаухова Н. А. Анатомическое строение

листа *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2016. № 4(24). С. 3–9). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(3-9)

**Karnaikhova N. A., Dorogina O. V., Selyutina I. Yu.** 2018. The anatomical structure of leaf in species of *Hedysarum* L. sect. *Gamotion* Basin. in South Siberia. Turczaninowia 21, 4: 150–160. [In Russian] (**Карнаихова Н. А., Дорогина О. В., Селютина И. Ю.** Анатомическое строение листа видов секции *Gamotion* Basin. рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) Южной Сибири // Turczaninowia, 2018. Т. 21, № 4. С. 150–160). DOI: 10.14258/turczaninowia.21.4.15

**Krstic L., Merkulov Lj, Lukovic J., Boza P.** 2008. Histological components of *Trifolium* L species related to digestive quality of forage. *Euphytica* 160: 277–286. DOI: 10.1007/s10681-007-9574-4

**Lipaeva L. I.** 1952. On the structure of leaves of desert plants of the southern Balkhash. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series] 57, 5: 67–73. [In Russian]. (**Липаева Л. И.** О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1952. Т. 57, № 5. С. 67–73).

**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. Fundamentals of botanical microtechnology. Moscow: Soviet science. 312 pp. [In Russian] (**Наумов Н. А., Козлов В. Е.** Основы ботанической микротехники. М.: Сов. наука, 1954. 312 с.).

**Nikiforova O. D.** 2012. Family Fabaceae Lindl., or Leguminosae Juss. In: *Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistyye rasteniya* [Conspectus Florae Rossiae Asiaticae: Plantae Vasculares]. Ed. K. S. Baykov. Novosibirsk: Publishing house of the Sib. Department of RAS. Pp. 229–261. [In Russian] (**Никифорова О. Д.** Семейство Fabaceae Lindl. или Leguminosae Juss. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Л. И. Малышев [и др.]; под ред. К. С. Байкова. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2012. С. 229–261).

**Pautov A. A.** 2002. Leaf structure in the evolution of poplars. *Proceedings of S.-Peterb. society of naturalists. Ser. 3.* 78: 1–164. [In Russian] (**Паутов А. А.** Структура листа в эволюции тополей // Тр. С.-Петербур. об-ва естествоиспытателей, 2002. Сер. 3. Т. 78. С. 1–164).

**Plennik R. Ya.** 1976. *Morphological evolution of legumes of South-Eastern Altai (on the example of generic complexes Astragalus L. and Oxytropis DC.)*. Novosibirsk: Nauka. 216 pp. [In Russian] (**Пленник Р. Я.** Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). Новосибирск: Наука, 1976. 216 с.).

**Plennik R. Ya., Popova N. A.** 1990. Features of the anatomical structure of the leaf of species of genus *Hedysarum* L. in Southern Siberia in connection with their adaptation. *Ecology* 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).

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

**Vasilevskaya V. K.** 1940. Anatomical and morphological features of plants of cold and hot deserts of Central Asia. *Scientific notes of Leningrad state University. Ser. Biol. sciences* 62, 14: 48–158. [In Russian] (**Василевская В. К.** Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук, 1940. Вып. 62, № 14. С. 48–158).

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

**Vasilevskaya V. K., Butnik A. A.** 1981. Types of 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).

**Zoric L., Merkulov L., Lukovic J., Boza P.** 2012. Comparative analysis of qualitative anatomical characters of *Trifolium* L. (Fabaceae) and their taxonomic implications: preliminary results. *Plant Syst Evol* 298: 205–219. DOI: 10.1007/s00606-011-0538-8

**Zoric L., Merkulov L., Lukovic J., Boza P., Polic D.** 2009. Leaf epidermal characteristics of *Trifolium* L species from Serbia and Montenegro. *Flora* 204: 198–209.