

А.В. АНОХИНА

Анатомическое строение стебля и листа *Adenophora verticillata* Fisch. и *A. pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don (Campanulaceae)

Приведен сравнительный анализ строения стебля и листа двух морфологически сходных видов *Adenophora verticillata* Fisch. и *A. pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don рода *Adenophora* Fisch. (бубенчик), входящих в секцию *Platyphyllae* (Borb.) Fed. Впервые определены важнейшие для межвидовой диагностики условно информативные признаки. Установлено, что стебли изученных видов имеют сходное анатомическое строение, их можно диагностировать только по наличию или отсутствию вместилищ выделений в сердцевине. У обоих видов бубенчиков листья гипостоматические, тип устьичного аппарата – аномоцитный. Эпидермальные клетки на обеих сторонах листа сходны по форме и размерам, степени изогнутости антиклинальных стенок. В структуре листа информативными признаками являются строение мезофилла и наличие железистых трихом в верхней эпидерме.

Ключевые слова: *Adenophora*, Амурская область, анатомия стебля, анатомия листа, диагностические признаки.

Anatomical structure of stem and leaf of *Adenophora verticillata* Fisch. and *A. pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don (Campanulaceae). A.V. ANOKHINA (Blagoveshchensk State Pedagogical University, Blagoveshchensk).

The paper presents the comparative analysis of the stem and leaf structure of 2 morphologically similar species *Adenophora verticillata* Fisch. and *A. pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don of *Adenophora* Fisch. (ladybell) genus from the section *Platyphyllae* (Borb.) Fed. For the first time the author determines the most important diagnostic and conditional-informative features, which can be used for intraspecific diagnostics. A similar anatomical structure of the stems is characteristic of all species; the stems can be diagnosed only by the presence or absence of secretion receptacles in the pith. The leaves of both types of ladybells are hypostomatic, anomocytic stomata type is identified. The epidermal cells on the both sides of the leaf are similar in shape, size and ridges of anticline membranes. The informative features in the leaf structure are the structure of mesophyll and the presence of glandular trichomes in the adaxial of epidermis.

Key words: *Adenophora*, the Amur Region, anatomy of stem, anatomy of leaf, diagnostic features.

Род бубенчик (*Adenophora* Fisch.) включает около 70 видов. Центр ареала рода находится в Восточной Азии, где произрастает 66 видов [19]. Разнообразие рода увеличивается к востоку от Енисея. В равнинной части Западной Сибири произрастает 1 вид – *A. lilifolia* (L.) A. DC, в Забайкалье – 5 [14], на Дальнем Востоке – 7 [5]. А.Е. Кожевников [22] для Дальнего Востока России выделяет уже 12 видов. Для Амурской области В.М. Старченко [23] указывает 9 видов рода *Adenophora*.

Биологические особенности видов рода *Adenophora* изучены слабо. Некоторые вопросы биологии отражены в работах Т.В. Шулькиной [28, 29], В.Н. Голубева [9], С.В. Боронниковой [3, 4], А.Б. Безделева и Т.А. Безделевай [2]. Изучением эколого-биологических

АНОХИНА Анна Викторовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии и методики обучения биологии (Благовещенский государственный педагогический университет, Благовещенск).
E-mail: annabgpu@yandex.ru

особенностей видов рода на Кузнецком Алатау в связи с вопросами использования, охраны и интродукции занималась Е.В. Тукмачева [25].

Род *Adenophora* относится к наиболее сложным в систематическом отношении группам цветковых растений, что установил еще S.I. Korshinsky [30] и позднее подтвердили сибирские ботаники А.В. Положий [15] и В.В. Ревердатто [19]. С.К. Черепанов [27] и В.М. Старченко [23] для *A. verticillata* Fisch. указывают синоним *A. tetraphylla* Fisch., а В.Н. Ворошилов [6] рассматривает его в качестве самостоятельного вида. О видовой самостоятельности *A. verticillata* высказывалась и Г.И. Пономарчук [16].

Как известно, для решения спорных вопросов систематики и филогении успешно используется метод сравнительной анатомии. Анатомические признаки, благодаря их относительной консервативности, позволяют более обоснованно судить о родственных связях тех или иных таксонов [11, 24]. Изучением анатомического строения вегетативных и генеративных органов высших растений Дальнего Востока России занимались О.Ж. Цырендоржиева [26], А.В. Соколова [20, 21], Л.М. Пшеничкова, С.А. Волкова [18], Т.Н. Моторыкина [13], И.Г. Гавриленко, Е.В. Новожилова [7, 8] и др. Работы по анатомии бубенчиков отсутствуют.

Как указывает А.Е. Кожевников [22], виды рода *Adenophora* отнесены к 2 секциям: *Platyphyllae* (Worb.) Fed. и *Adenophora* Fisch., причем выделение секций основывается только на характере опушения долей чашечки и расположении стеблевых листьев. Так, в секцию *Platyphyllae* включены 4 вида, у которых доли чашечки по бокам гладкие, стеблевые листья мутовчатые.

Изученные нами виды *A. verticillata* Fisch. и *A. pereskiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don очень схожи морфологически, особенно по расположению и форме листовой пластинки. Так, у обоих видов стеблевые листья располагаются в расставленных или сближенных мутовках, они линейно- или продолговато-ланцетные, на верхушке острые, в основании клиновидные. Как отмечает А.Е. Кожевников [22], оба вида очень полиморфны, варьируют форма листовой пластинки, венчика, соотношение длины столбика и венчика. Мы считаем, что для диагностики этих видов окажется полезным привлечение дополнительных относительно консервативных признаков анатомического строения. В связи с этим цель работы – изучение анатомического строения стебля и листа у близкородственных видов секции *Platyphyllae* – *A. verticillata* и *A. pereskiifolia*, выявление признаков для их диагностики.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили образцы *A. verticillata* и *A. pereskiifolia* из гербария Благовещенского государственного педагогического университета.

Для анатомических исследований образцы стеблей фиксировали в смеси спирта и глицерина (1 : 1). Поперечные срезы делали бритвой от руки и заключали в глицерин-желатиновую среду. При анализе поперечного среза стебля отмечали общую топографию тканей, толщину первичной коры, характер расположения сосудов, строение сердцевины [12, 17]. Поперечные срезы листа готовили из его средней части в области главной жилки бритвой от руки. Анализируя поперечный срез листа, отмечали число рядов и характер расположения столбчатого и губчатого мезофилла, строение средней жилки. Эпидерму снимали в средней трети листа между краем и центральной жилкой. При ее описании особое внимание обращали на форму основных эпидермальных клеток, тип устьичного аппарата, размеры эпидермальных клеток и замыкающих клеток устьиц, число устьиц на 1 мм² поверхности листа, наличие кроющих и железистых трихом [1, 10].

Линейные размеры микрообъектов определяли окуляр-микрометром с использованием светового микроскопа МС-10. Все измерения проведены в 30-кратной повторности. Статистическая обработка результатов измерений проводилась с использованием

компьютерной программы Microsoft Excel «Статистика». Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение и его ошибку. Фотографии сделаны цифровым фотоаппаратом Nikon D 3100.

Результаты исследования

В ходе проведенного исследования нами установлено, что у обоих видов стебель на поперечном срезе ребристый, не опушенный. Эпидерма представлена таблитчатыми клетками. Все цифровые данные по анатомическому строению стебля приведены в табл. 1.

Таблица 1

Морфометрическая характеристика стебля видов рода *Adenophora*

Признак	<i>A. verticillata</i>	<i>A. pereskiifolia</i>
Толщина первичной коры, мкм	86,48 ± 5,62	146,13 ± 6,95
Число сосудов на 1 мм ²	355,94 ± 15,33	448,36 ± 19,82
Радиальный диаметр сосудов, мкм	22,84 ± 2,10	23,32 ± 1,49
Тангенциальный диаметр сосудов, мкм	19,99 ± 1,85	21,42 ± 1,46

У изученных видов существенно разнятся толщина первичной коры и число сосудов на 1 мм² поперечного среза (табл. 1), значит, эти признаки можно использовать как условно диагностические. У обоих видов первичная кора представлена колленхимой, располагающейся в 2–4 слоя клеток у *A. verticillata* и 3–4 слоя клеток у *A. pereskiifolia* и заполняющей ребра стебля; хлоренхимой, лежащей в 2–3 слоя клеток у *A. verticillata* и 3–4 слоя клеток у *A. pereskiifolia*; крупноклеточной паренхимой из 1–2 слоев клеток у *A. verticillata* и 3–4 слоев клеток у *A. pereskiifolia* (рис. 1). Следовательно, все ткани первичной коры более многослойные в стебле *A. pereskiifolia*. У обоих видов эндодерма не выражена.

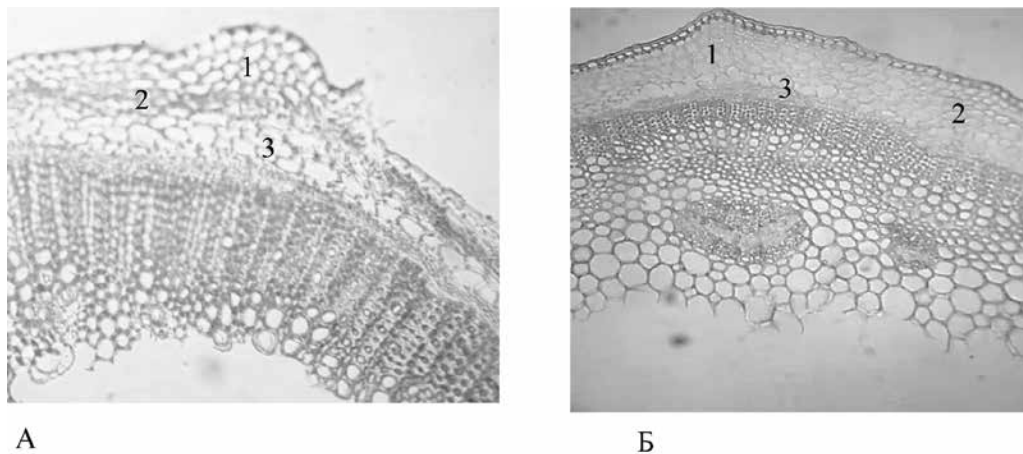
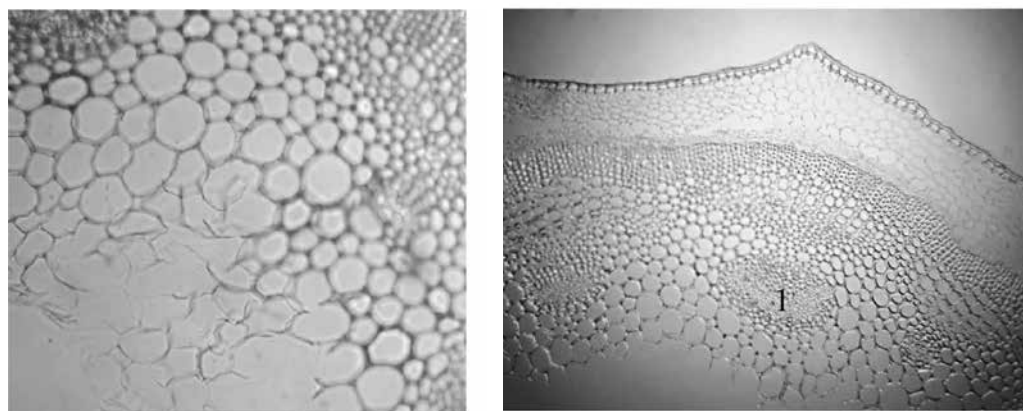


Рис. 1. Фрагмент поперечного среза стебля: А – *A. verticillata*, Б – *A. pereskiifolia*. 1 – колленхима, 2 – хлоренхима, 3 – паренхима. Ув. 10 x 40

Стебель непучкового типа. Флоэма мелкоклеточная. У обоих видов сосуды ксилемы овальные, вытянутые в радиальном направлении или округлые, располагаются радиальными цепочками по 3–5 парно, реже одиночно. Склеренхимные волокна наиболее обильны в поздней ксилеме. Сердцевинные лучи ровные, 1-рядные, построенные из паренхимных клеток.

Сердцевина представлена тонкостенными, округло-многогранными клетками. В ней у *A. pereskiifolia* встречаются достаточно крупные вместилища выделений, окруженные



А

Б

Рис. 2. Строение сердцевины стебля: А – *A. verticillata*, Б – *A. pereskiiifolia*. 1 – вместилище выделений. Ув. 10 x 40

обкладкой из волокон склеренхимы, у *A. verticillata* такие вместилища отсутствуют (рис. 2). Следовательно, наличие или отсутствие вместилищ выделений в сердцевине может служить надежным информативным признаком на уровне видов.

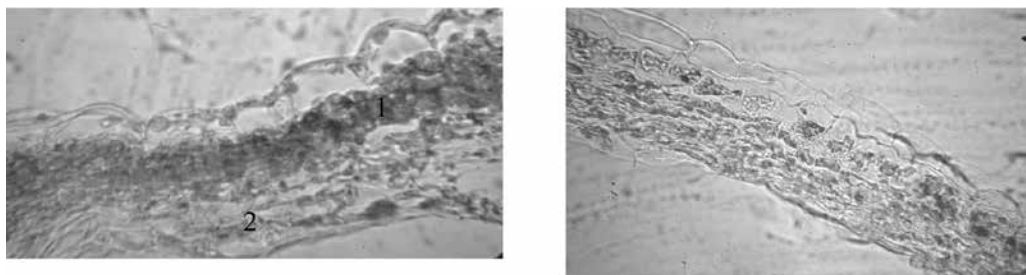
Исследуемые виды различаются по толщине листовой пластинки в районе средней жилки и в удаленных от жилок местах. Полученные измерения относительно анатомического строения листа приведены в табл. 2.

Таблица 2

Морфометрическая характеристика листа видов рода *Adenophora*

Признак	<i>A. verticillata</i>	<i>A. pereskiiifolia</i>
Толщина листовой пластинки в районе средней жилки, мкм	147,08 ± 4,51	134,23 ± 4,69
Толщина листовой пластинки в удаленных от жилок местах, мкм	116,14 ± 4,26	91,39 ± 3,87
Толщина столбчатого мезофилла, мкм	49,50 ± 2,94	–
Толщина губчатого мезофилла, мкм	90,91 ± 4,28	–
Толщина мезофилла, мкм	–	62,83 ± 4,41
Верхняя эпидерма		
Длина эпидермальных клеток, мкм	75,68 ± 4,10	63,78 ± 4,82
Ширина эпидермальных клеток, мкм	47,12 ± 1,80	40,46 ± 1,91
Длина трихом, мкм	180,88 ± 8,63	186,11 ± 15,25
Нижняя эпидерма		
Длина эпидермальных клеток, мкм	76,63 ± 3,50	103,29 ± 4,91
Ширина эпидермальных клеток, мкм	39,03 ± 2,10	34,74 ± 2,46
Длина замыкающих клеток устьиц, мкм	39,98 ± 1,90	41,88 ± 1,78
Число устьиц на 1 мм ² листовой поверхности	145,12 ± 4,36	160,28 ± 6,06

У обоих видов эпидерма представлена таблитчатыми клетками с толстыми внешними стенками, покрытыми кутикулой. По нашим данным, виды хорошо диагностируются по строению мезофилла. Так, у *A. verticillata* лист дорзивентральный. Столбчатый мезофилл представлен 1–2 рядами овальных клеток, расположен на верхней стороне. Губчатый мезофилл состоит из 3–4 рядов клеток, приурочен к нижней стороне листовой пластинки. У *A. pereskiiifolia* мезофилл однородный, из более или менее одинаковых паренхимных клеток, между которыми имеются небольшие межклетники, представлен 5–6 рядами клеток (рис. 3).



А

Б

Рис. 3. Фрагмент поперечного среза листа: А – *A. verticillata*, Б – *A. pereskiiifolia*. 1 – столбчатый мезофилл, 2 – губчатый мезофилл. Ув. 10 x 40

Наши исследования показали, что строение средней жилки у исследуемых видов не может служить надежным информативным признаком на межвидовом уровне, так как топография тканей одинакова. Сразу под верхней эпидермой располагается колленхима: в 2 слоя клеток у *A. verticillata* и в 3–4 – у *A. pereskiiifolia*. Под ней находится хлоренхима: 1-2-слойная у *A. verticillata* и 5-6-слойная у *A. pereskiiifolia*. Проводящий пучок открытый, коллатеральный. Склеренхимная обкладка отсутствует. Под нижней эпидермой у *A. verticillata* в 2–3 слоя клеток располагается колленхима, построенная округло-извилистыми клетками. У *A. pereskiiifolia* колленхима построена округлыми и овальными клетками, располагающимися в 3–4 слоя.

По ряду признаков строения эпидермы, как количественных (табл. 2), так и качественных, близкородственные виды слабо различаются. Эпидермальные клетки на обеих сторонах листа проявляют сходство по форме и степени изогнутости антиклинальных стенок. Так, очертания клеток верхней эпидермы прямолинейные, проекция площади эпидермальных клеток в плане многоугольная, углы в смежных границах тупые. В нижней эпидерме очертания эпидермальных клеток крупно-волнистые, проекция площади эпидермальных клеток в плане распластанная, углы в смежных границах заостренные и закругленные.

Характер расположения устьиц также не является диагностическим признаком. У обоих видов листья гипостоматические. Устьичный аппарат аномоцитный.

Различия проявляются в размерах эпидермальных клеток, длине замыкающих клеток устьиц и числе устьиц на 1 мм² листовой поверхности (табл. 2), значит, эти признаки могут являться условно диагностическими. Нами отмечено, что наиболее крупные эпидермальные клетки и устьица имеет *A. pereskiiifolia*.

Наши исследования показали, что у обоих исследуемых образцов на верхней эпидерме листа имеются одноклеточные конусовидные кроющие трихомы, расположенные



А

Б

Рис. 4. Трихомы на верхней эпидерме листа: А – *A. verticillata* (кроющие), Б – *A. pereskiiifolia* (железистые). Ув. 10 x 40

в основном вдоль крупных жилок. Однако у *A. pereskiifolia* единично встречаются 2-клеточные короткие железистые волоски, заполненные коричневым содержимым (рис. 4). У *A. verticillata* железистые волоски нами не обнаружены. Следовательно, наличие или отсутствие железистых трихом на верхней эпидерме листа может служить информативным признаком. На нижней эпидерме листа кроющие трихомы отсутствуют.

Таким образом, стебли двух близкородственных видов секции *Platyphyllae* можно диагностировать только по наличию или отсутствию вместилищ выделений в сердцевине. Условно информативными признаками могут быть толщина первичной коры и число сосудов ксилемы на 1 мм² поперечного среза.

Листья изученных нами видов хорошо диагностируются по строению мезофилла и наличию или отсутствию железистых трихом на верхней эпидерме. Условно диагностическими признаками могут быть длина замыкающих клеток устьиц и их число на 1 мм² листовой поверхности. Проведенная работа позволяет судить о видовой самостоятельности *A. verticillata* и *A. pereskiifolia*.

Автор признателен Д.А. Лазаревой, магистранту кафедры биологии и методики обучения биологии Благовещенского государственного педагогического университета, за предоставленные микрофотографии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1558–1595.
2. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
3. Боронникова С.В. Репродуктивная биология колокольчиковых // Вестн. Перм. ун-та. Серия: Биология. Пермь, 1995. Вып. 1. С. 28–36.
4. Боронникова С.В. Семенная продуктивность некоторых видов семейства Sampranulaceae (Пермская обл.) // Раст. ресурсы. 1999. Т. 35, вып. 2. С. 43–48.
5. Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 490 с.
6. Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с.
7. Гавриленко И.Г., Новожилова Е.В. Анатомическое строение черешка листа, стебля и семени *Aconitum coreanum* (Ranunculaceae) // Turczaninowia. 2017. Т. 20, № 1. С. 75–79.
8. Гавриленко И.Г., Новожилова Е.В. Анатомическое строение черешков листьев видов рода *Thalictrum* (Ranunculaceae) Дальнего Востока России // Turczaninowia. 2015. Т. 18, № 4. С. 67–73.
9. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.
10. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермы листа // Вестн. ЛГУ. Серия 3: Биология. 1954. № 4. С. 64–75.
11. Козо-Полянский Б.М. Значение различных методов в систематике растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука, 1950. Вып. 1. С. 28–69.
12. Лотова Л.И., Тимонин А.К. Сравнительная анатомия высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1989. 80 с.
13. Моторыкина Т.Н. Анатомическое строение черешков стеблевых листьев у некоторых видов рода *Potentilla* (Rosaceae) // Turczaninowia. 2015. Т. 18, № 3. С. 75–83.
14. Олонова М.В. Семейство Sampranulaceae // Флора Сибири. Т. 12 / под ред. А.В. Положий, Ф.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1996. С. 148–164.
15. Положий А.В. Сем. Sampranulaceae – Колокольчиковые // Флора Красноярского края / под ред. А.В. Положий. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1979. Вып. 9, ч. 2. С. 62–68.
16. Пономарчук Г.И. О видовой самостоятельности *Adenophora verticillata* Fisch. // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 234–237.
17. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
18. Пшенинкова Л.М., Волкова С.А. Анатомическое строение черешков листьев видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 2. С. 106–109.
19. Ревердатто В.В. Краткий обзор видов рода *Adenophora* Fisch. приенисейской флоры // Систематические заметки. 1935. № 34. С. 1–7.
20. Соколова А.В. Виды родов *Lespedeza* Michx. и *Kummerowia* Schindl. Дальнего Востока России. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2007. 193 с.
21. Соколова А.В. Диагностика некоторых видов рода *Viola* L. Амурской области по строению эпидермы листа // Приволжский науч. вестн. 2013. № 12 (28), ч. 1. С. 25–29.

22. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1996. Т. 8. 383 с.
23. Старченко В.М. Флора Амурской области и вопросы ее охраны: Дальний Восток России. М.: Наука, 2008. 228 с.
24. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
25. Тукмачева Е.В. Эколого-биологические особенности видов рода *Adenophora* Fisch. на Кузнецком Алатау: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2009. 202 с.
26. Цырендоржиева О.Ж. Анатомия стебля лиан Сахалина и Курил: дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2006. 208 с.
27. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Наука, 1995. 992 с.
28. Шулькина Т.В., Зыков С.Е. Анатомическое строение стебля в семействе *Campanulaceae* Juss. в связи с эволюцией жизненных форм // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 5. С. 627–639.
29. Шулькина Т.В. Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 2. С. 153–169.
30. Korshinsky S.I. Untersuchung über die russischen *Adenophora* Arten // Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. 1894. Ser. 42. S. 1–41.