

З.С. Горлачева, О.К. Кустова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА *SALVIA OFFICINALIS* L. В УСЛОВИЯХ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

Salvia officinalis L., эпидермис, анатомические признаки, интродукция

Введение

Важным показателем успешности интродукции видов растений является наличие у отдельных особей и их популяций достаточного диапазона изменчивости признаков [19]. Изучение механизмов проявлений фенотипической пластичности помогает выявить стратегии формирования функциональных взаимоотношений растительных организмов с окружающей средой, которые обеспечивают их рост, развитие, репродукцию и распространение в разнообразнейших по природным экологическим условиям и антропогенному прессингу районах [12]. Поэтому возникает задача выявления характера, степени варьирования и амплитуды изменчивости биоморфологических признаков у ряда интродуцируемых видов и образцов разного географического происхождения. Это дает возможность определить способность исследуемых видов к адаптации в новых условиях существования в процессе интродукции. В рамках этих исследований в Донецком ботаническом саду НАН Украины (ДБС) проводили изучение изменчивости *Salvia officinalis* L. (шалфей лекарственный) [5, 20, 21].

S. officinalis – ксероморфный полукустарник. Вид распространен в Средней Европе, Средиземноморье, Балканском полуострове, Малой Азии, где произрастает на сухих известняковых склонах. В ДБС *S. officinalis* выращивается в открытом грунте из семян, полученных из ботанических садов европейских стран, где растения культивируют в условиях регулярного орошения, что способствует развитию их мезоморфности. При интродукции в условия юго-востока Украины эти образцы отрицательно реагируют на длительные засушливые периоды снижением репродуктивной функции и проявляют выраженную фенотипическую изменчивость листовой пластинки. Растения обильно цветут и завязывают семена, в отдельные годы появляется самосев, успешно зимуют, но наблюдается обмерзание побегов при снижении температуры воздуха ниже -20°C и повреждение генеративных органов поздними весенними заморозками [6]. На основании визуальных наблюдений по Р.А. Карпионовой [10] успешность интродукции *S. officinalis* в условиях региона оценена в 10 баллов.

Цель и задачи исследований

Цель исследований – изучение изменчивости анатомических признаков листа у образцов *S. officinalis* разного географического происхождения для выявления путей адаптации растений к засушливо-суховейным условиям юго-востока Украины и определение феномаркеров, характеризующих успешность интродукции данного вида. Задачи исследований: изучить особенности анатомического строения пластинки листа образцов *S. officinalis*, определить достоверность различий признаков, провести сравнительный и корреляционный анализы.

Объект и методика исследований

Объектом исследований были интродуцированные в ДБС образцы *S. officinalis* (№№ 1 – 22), полученные семенами их различных интродукционных пунктов, а также местной репродукции [5]. Образцы рассматриваем в качестве представителей популяций, которые несут в себе фенотипические и генотипические особенности, сформированные под влиянием различных эколого-климатических условий произрастания. Условно все исследованные образцы (10) были разделены на две группы. Первая – образцы №№ 1, 3, 10, 12, 16, 22, выращенные из семян местной репродукции, т.е. прошедшие первичный этап интродукции, или полученные из других регионов Украины. Вторая – образцы №№ 4, 6, 9, 11, выращенные из семян, полученных из ботанических садов Германии, Франции, Австрии.

Для анатомических исследований использованы известные методики изготовления временных препаратов из свежих листьев [18]. Листья для исследований отбирали со взрослых генеративных особей (4 – 6 лет) из средней части побега в период цветения (третья декада июня) в 2010 г. Изучали срезы в средней части листовой пластинки между центральной жилкой и краем листа [2] с использованием микроскопа Primo Star Zeiss x 450 в десятикратной повторности каждого образца. Характеристика особенностей эпидермиса листа *S. officinalis* проведена согласно методикам С.Ф. Захаревича и П.А. Баранова [1, 8]. Изучены следующие анатомические признаки: толщина листа, высота первого ряда клеток палисадной ткани листа, высота складки листа (гребень), высота двух рядов клеток палисадной ткани на пластинке листа и на гребне, коэффициент палисадности на гребне, удлиненность клеток палисадной ткани (отношение высоты клетки к ее ширине), параметры центральной жилки (высота, ширина), параметры верхнего и нижнего эпидермиса (высота клеток, толщина клеточной стенки), количество пельтатных железок на верхнем и нижнем эпидермисе в поле зрения (1 мм²), их диаметр (табл.). Статистическую обработку и анализ полученных данных проводили по общепринятым методикам [7, 9]. Сравнение данных по образцам проводили со средними значениями по всей совокупности, т.е. с генеральной выборкой. Степень варьирования каждого признака устанавливали по шкале изменчивости коэффициента варьирования (CV, %). Закономерности внутривидовой изменчивости интродуцированных растений определены по С.А. Мамаеву [15, 16].

Результаты исследований и их обсуждение

Лист *S. officinalis* складчато-ямчатый с резко выступающими на абаксиальной стороне жилками, характеризуется следующими особенностями анатомического строения. Устьица, расположенные между жилками, оказываются между гребнями. Адаксиальная сторона листа опушена многоклеточными шиловидными волосками (2 – 4-клеточные). На абаксиальной стороне волоски расположены рассеяно по жилкам. Иногда встречаются длинные паутинистые волоски. С обеих сторон листа единично встречаются головчатые железистые волоски на 2 – 4-клеточной ножке с одноклеточной железкой, а также пельтатные железки с многоклеточной головкой. На абаксиальной стороне пельтатных железок больше (см. табл.).

Пластинка листа дорзовентральная с однослойным верхним и нижним эпидермисом. Мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую ткани. Проводящие пучки открытые, коллатерального типа. В крупных пучках развиты вторичная ксилема и флоэма. Мелкие пучки имеют первичное строение. Механическая ткань в пластинке листа представлена уголковой паренхимой, расположенной субэпидермально сверху и снизу паренхимной обкладки крупных проводящих пучков. Устьица расположены с обеих сторон листовой пластинки. На адаксиальной стороне их немного – от 30 до 40 на 1 мм², на абаксиальной стороне – 180 – 250 на 1 мм². Очертание эпидермальных клеток на адаксиальной стороне прямое. На абаксиальной стороне – слабоизвилистое. Проекция клеток – продолговатая. Палисадная ткань – двухслойная.

Сравнительный анализ признаков анатомического строения пластинки листа у 10 образцов *S. officinalis* показал достоверные различия между их показателями, что подтвердило наличие фенотипической вариабельности листьев вида. Наиболее вариабельными у образцов являются следующие признаки: толщина клеточной стенки верхнего и нижнего эпидермиса, высота гребня, коэффициент палисадности гребня, количество железок, что наглядно представлено на рисунке. По результатам исследований часть образцов местной репродукции (№№1, 12, 22) имеют более тонкую толщину листовой пластинки (см. табл.). Однако высота палисадной ткани у этих образцов не намного меньше, чем у остальных образцов. Таким образом, уменьшение толщины пластинки листа у образцов местной репродукции происходит за счет уменьшения толщины губчатой ткани, то есть коэффициент палисадности (отношение высоты палисадной ткани к толщине листа) у образцов местной репродукции выше. У других образцов местной репродукции (№№10 и 16) отмечена самая толстая пластинка листа и самая мощная по высоте палисадная ткань – 66,7 – 74,5 мкм, соответственно коэффициент палисадности у данных образцов самый высокий.

Как показали измерения, у всех образцов *S. officinalis*, независимо от толщины листа (промежутков между гребнями), высота гребня имеет близкие значения, за исключением образца № 10, у которого высота гребня больше других в два раза. Это же относится и к коэффициенту палисадности гребня. У всех образцов он колеблется в пределах 32,6–48,8%. За исключением образца № 1, у которого коэффициент палисадности очень высокий – 67,7%, и № 10, у которого он низкий – 28,6%. Интересные данные получены по толщине клеточной стенки верхнего эпидермиса.

Таблица. Количественные показатели¹ анатомических признаков листьев образцов *Sabia officinalis* L.

Образец, №	Толщина листа, мкм		Высота, мкм		Коэффициент палисадности на гребне, %	Высота палисадной ткани (2-х рядов), мкм		Удлиненность клеток палисадной ткани пластинки листа	Жилка, мкм	
	высота клетки	толщина клеточной стенки	палисадной ткани первого ряда клеток	гребня		на гребне	на пластинке листа		высота	ширина
1	164,2±4,2*	44,5±1,8**	209,3±7,9	67,7±1,1**	86,9±1,4**	75,9±1,7**	4,0±0,1	799,8±2,4	980,4±3,0*	
3	176,5±8,2	54,8±1,1	228,0±5,6	43,4±1,4	94,8±1,9	91,5±1,6	4,6±0,2**	668,1±8,6**	809,2±2,2*	
4	210,2±5,6*	60,9±2,2	234,4±7,1	46,1±0,8	109,6±2,1*	109,2±3,0	4,0±0,2	776,3±1,5	1058,5±8,7**	
6	189,0±2,9	60,2±11,7	224,8±3,3	42,6±0,9	91,9±1,2	94,3±2,5	3,6±0,3	605,9±6,1**	801,0±0,4*	
9	192,8±3,7	49,1±1,5	215,7±6,7	48,3±0,6	93,8±1,6	86,4±2,2	3,4±0,1	803,6±4,6**	772,0±2,7**	
10	205,3±3,2	66,5±2,9	440,5±10,5**	28,6±0,5**	115,1±1,9**	106,4±1,8*	2,9±0,1*	715,8±4,2	1058,2±17,6**	
11	203,8±4,5	66,2±0,9	202,8±3,2	46,6±0,4	107,9±1,4*	88,8±0,7	3,0±0,1	756,9±3,7	938,3±5,1	
12	164,7±1,2	57,2±1,4	199,9±3,4	48,8±0,4	95,5±1,0	94,7±1,8	3,1±0,1	824,8±7,7**	902,0±2,4	
16	229,0±4,5**	74,5±2,5**	221,5±3,3	32,6±1,1**	102,0±2,9	112,6±3,7**	4,7±0,2**	773,3±17,7	877,6±1,2	
22	156,6±1,9**	49,8±1,5	176,0±8,0*	40,3±0,4	90,2±2,6	71,3±0,7	2,7±0,1*	791,8±4,7	808,3±1,9*	
M±m	188,9±7,4	58,4±2,9	235,3±23,4	44,5±3,3	98,8±3,0	93,1±4,3	3,6±0,2	751,6±21,8	900,6±33,6	
CV, %	12,4	15,8	31,5	23,6	9,5	14,6	19,6	9,2	11,8	

Образец, №	Верхний эпидермис, мкм		Нижний эпидермис, мкм		Количество пельчатых железок эпидермиса в поле зрения		Диаметр пельчатых железок, мкм
	высота клетки	толщина клеточной стенки	высота клетки	толщина клеточной стенки	верхний	нижний	
1	15,0±0,8	4,4±0,2**	11,5±0,3	3,3±0,1*	61,4±1,5	72,3±0,8	67,7±2,0
3	16,4±0,5*	3,4±0,1	14,2±0,2**	2,1±0,1	37,3±1,0*	88,6±0,9	68,5±0,7
4	18,4±0,3**	2,3±0,3	10,4±0,1**	2,2±0,1	97,8±1,6**	114,0±2,3**	81,4±1,0**
6	13,1±0,5	1,6±0,1**	11,5±0,3	2,8±0,1	54,0±1,5	78,9±0,7	69,3±0,4
9	14,5±0,2	1,8±0,1*	11,8±0,2	2,5±0,1	31,6±0,7**	103,3±1,5**	56,8±0,3**
10	11,1±0,4**	1,6±0,1**	14,6±0,5**	2,0±0,1*	49,6±0,5	71,5±0,7	58,2±0,4**
11	14,9±0,7	2,0±0,1	13,8±0,2*	2,2±0,1	54,8±2,0	57,5±1,8**	65,3±0,2
12	11,5±0,3**	4,0±0,1**	13,1±0,2*	3,2±0,1**	74,6±1,2*	86,1±1,2	79,6±0,4**
16	15,1±0,4	1,9±0,1	12,4±0,8	2,1±0,1*	49,1±0,6	73,9±0,8	72,6±0,5**
22	12,7±0,4	3,8±0,1**	11,1±0,3	3,6±0,1*	31,8±0,8**	58,0±0,8**	77,6±1,2**
M±m	14,3±0,7	2,7±0,3	12,4±0,4	2,6±0,2	54,2±6,4	80,4±5,7	69,7±2,6
CV, %	15,6	40,9	11,4	22,5	37,5	22,6	12,0

Примечания: 1 – M±m – среднее арифметическое значение ± ошибка; различия достоверны при * – P≤0,95, ** – P≤0,99; CV – коэффициент вариации

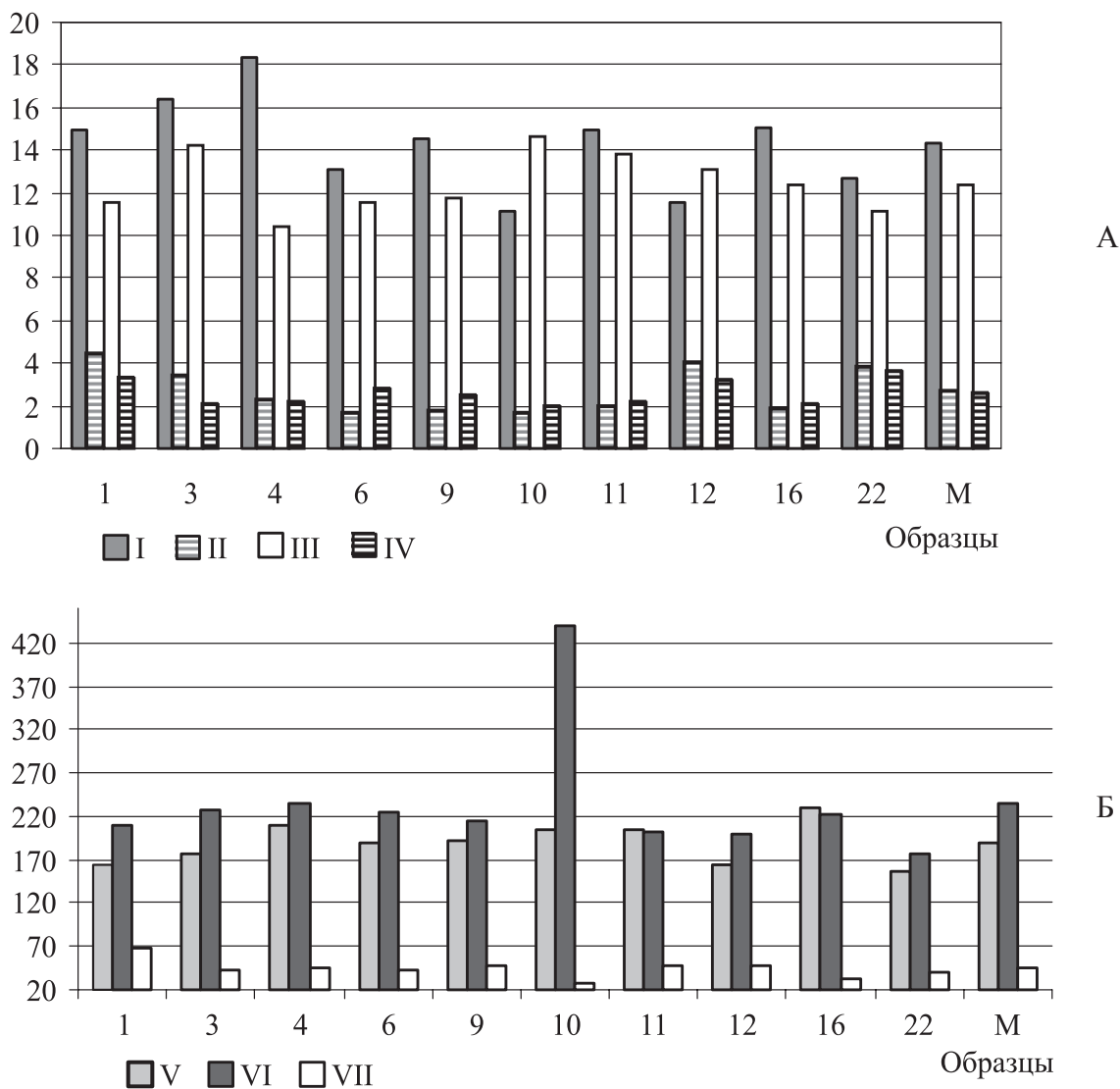


Рис. Варьирование анатомических признаков (мкм) листьев образцов *Salvia officinalis* L. (№№ 1 – 22, М – среднее значение по всей совокупности выборок)

Условные обозначения:

А: I – высота клетки верхнего эпидермиса, II – толщина клеточной стенки верхнего эпидермиса, III – высота клетки нижнего эпидермиса, IV – толщина клеточной стенки нижнего эпидермиса.

Б: V – толщина листа, VI – высота гребня, VII – коэффициент палисадности гребня

Так, почти у всех образцов местной репродукции (№№ 1, 3, 12, 16, 22) отмечен наиболее толсто-стенный эпидермис. Его размеры превышают этот показатель у других образцов, практически, в два раза. Клеточная стенка нижнего эпидермиса у образцов местной репродукции также более мощная, по сравнению с остальными образцами (см. табл. 1). Высота палисадной ткани на гребне и на пластинке листа по средним значениям всей совокупности выборки различий не имеет. Но у большинства образцов наблюдалась большая высота палисадной ткани на гребне.

Изучение корреляционной зависимости выявило ряд закономерностей. Так, имеется прямая зависимость между толщиной листа и высотой палисадной ткани ($r = 0,83$), что является закономерным, а также между количеством пельтатных железок и их диаметром ($r = 0,57$), особенно у образцов №№ 4 (Германия) и 12 (Украина, репродукция ДБС). Высота гребня коррелирует со значениями высоты палисадной ткани двух рядов клеток на пластинке листа ($r=0,49$) и на гребне ($r = 0,66$). Выявлена отрицательная корреляция между толщиной листа и толщиной клеточной стенки верхнего и нижнего эпидермисов ($r = -0,82$ и $-0,83$, соответственно), т.е. большая толщина листа может сопутствовать меньшей толщине клеточной стенки эпидермиса. Также обратная зависимость отмечена для признаков высота палисадной ткани и толщина клеточной стенки верхнего и нижнего

эпидермисов ($r = -0,65$ и $-0,68$, соответственно), что указывает на тенденцию увеличения высоты палисадной ткани при меньшей толщине клеточной стенки эпидермиса. Увеличение высоты палисадности можно рассматривать как один из путей повышения ксерофитизации растений.

Как было указано ранее, *S. officinalis* – ксероморфный полукустарник. Известно, что ксерофиты приспособляются к засухе различными путями и в этом разнообразии выявляется ряд закономерностей [4, 13, 14, 17]. Так, В.Н. Любименко обратил внимание на приспособления общего характера: это особенности корневой системы (заглубление центрального корня, мощность развития боковых и придаточных корней), увеличение количества проводящих пучков, расположение устьиц в большем количестве на абаксиальной стороне листа и погружение их в эпидермис [13]. В отношении других признаков, которые автор рассматривает как вторичные, наблюдается большое разнообразие. Как общие признаки ксероморфности В.К. Василевская указывает: утолщение стенки эпидермиса и наличие в полости клеток слизистых и дубильных веществ, которые способны поглощать воду [3]. Б.А. Келлер подчеркнул характерную черту ксерофитов – их лабильность, ярко выраженное свойство приспособляемости, способности к быстрому реагированию на действие условий среды [11]. В свою очередь, складчатую структуру листа мы рассматриваем как вторичный признак приспособления растений к засушливым условиям обитания. За счет подобного строения увеличивается площадь листовой пластинки, но при этом уменьшается транспирация листа.

Сравнительный анализ признаков образцов *S. officinalis* первой и второй группы показал, что для образцов местной репродукции или полученных из других регионов Украины характерны в большинстве невысокие показатели признаков толщина листа и высота палисадной ткани первого ряда клеток, которые сопряжены с высокими значениями толщины клеточной стенки верхнего и нижнего эпидермисов. Также имеет место увеличение высоты клеток верхнего и нижнего эпидермисов, количества и диаметра пельтатных железок, высоты гребня (особенно у образца № 10). Для второй группы образцов в большинстве случаев эти показатели характеризуются выраженными мезофильными проявлениями – увеличение толщины листа и высоты палисадной ткани при невысоких значениях других показателей эпидермиса. Исходя из этого, можно сделать вывод, что усиление ксероморфности листовой пластинки *S. officinalis* идет разными путями: через уменьшение толщины листовой пластинки за счет губчатой ткани и, соответственно, увеличение коэффициента палисадности; утолщение стенок верхнего и нижнего эпидермисов; увеличение мощности палисадной ткани; увеличение высоты гребня (складки) листа. Полученные данные можно рассматривать в аспекте адаптации растений к новым условиям существования на анатомическом уровне.

Выводы

Изучение особенностей анатомического строения листьев образцов *S. officinalis*, сравнительный и корреляционный анализы данных позволили проследить на анатомическом уровне пути адаптации растений к новым условиям существования, а именно: уменьшение губчатой паренхимы, увеличение коэффициента палисадности, увеличение высоты и толщины клеточных стенок верхнего и нижнего эпидермисов, высоты гребня, количества и диаметра пельтатных железок. На основании полученных данных предполагаем, что указанные признаки можно рассматривать в качестве феномаркеров, характеризующих успешность интродукции *S. officinalis* на юго-востоке Украины.

1. Баранов П.А. Материалы к анатомии горных растений / П.А. Баранов // Бюл. САГУ. – 1925. – Вып. 8. – С. 3 – 40.
2. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц / М.А. Баранова // Ботан. журн. – 1985. – 70, № 12. – С. 1585 – 1595.
3. Василевская В.К. О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений / В.К. Василевская // Ботан. журн. – 1938. – № 4. – С. 304 – 319.
4. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / Павел Александрович Генкель. – М., 1982. – 279 с.
5. Горлачова З.С. Формова різноманітність листків *Salvia officinalis* L. при інтродукції / З.С. Горлачова, О.К. Кустова // Промышленная ботаника. – 2008. – Вып. 8. – С. 186 – 192.
6. Горлачева З.С. Морфологический анализ повреждения генеративных органов *Salvia officinalis* L. при интродукции в условиях Донбасса / З.С. Горлачева // Промышленная ботаника. – 2009. – Вып. 9. – С. 132 – 136.
7. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Борис Александрович Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.

8. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных / Геннадий Николаевич Зайцев. – М.: Наука, 1991. – 184 с.
9. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермы листа / С.Ф. Захаревич // Вестн. Ленинград. ун-та. – 1954. – № 4. – С. 65 – 75.
10. Карписонова Р.А. Оценка интродукции многолетников по данным визуальных наблюдений / Р.А. Карписонова // Методики интродукционных исследований в Казахстане. – Алма-Ата: Наука, 1987. – С. 36 – 37.
11. Келлер Б.А. Избранные сочинения / Борис Анатольевич Келлер. – М.: Наука, 1951. – 495 с.
12. Кордюм Є.Л. Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання / Є.Л. Кордюм // Укр. ботан. журн. – 2001. – 58, № 2. – С. 141 – 151.
13. Любименко В.Н. Анализ приспособительной деятельности растения. Ч. 1. Приспособления, связанные с ростом и развитием индивидуума / Виктор Николаевич Любименко. – Л., 1924. – 395 с.
14. Любименко В.Н. Избранные труды: в 2 т. / Виктор Николаевич Любименко. – Киев, 1963. – Т. 1. – 613 с.; Т. 2 – 681 с.
15. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / Станислав Александрович Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 145 с.
16. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Сб. статей. – 1975. – С. 3 – 14.
17. Манойленко К.В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений / Ксения Викторовна Манойленко. – Л.: Наука, 1983. – 244 с.
18. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / Зоя Петровна Паушева. – М.: Агропромиздат, 1988. – 270 с.
19. Скворцов А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений / А.К. Скворцов // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1986. – Вып. 140. – С. 18 – 25.
20. Dražić S. Variability and phenotypic divergence of sage populations (*Salvia officinalis* L.) on conditions of ex situ conservation / S. Dražić, T. Živanović, D. Branković // Book of abstracts «The fifth scientific-research symposium on breeding and seed production». Vrnjačka Banja – Serbia, May 25 – 28, 2008. Режим доступа: www.dsss.org.rs/abstrakti/zbornik-dsss-en-2008.htm
21. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. / J. Levitt. – New York; London, 1980. – Vol. 1. – 497 p.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 15.06.2011

УДК 581.45:575.17:633.8 (477.60)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА *SALVIA OFFICINALIS* L.
В УСЛОВИЯХ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ
З.С. Горлачева, О.К. Кустова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучены особенности анатомического строения листьев *Salvia officinalis* L. на примере образцов различного географического происхождения. Сравнительный и корреляционный анализы данных исследования позволили проследить на анатомическом уровне пути адаптации растений к новым условиям существования, а именно: уменьшение губчатой паренхимы, увеличение коэффициента палисадности, увеличение высоты и толщины клеточных стенок верхнего и нижнего эпидермисов, высоты гребня, количества и диаметра пельтатных железок. На основании полученных данных предполагаем, что указанные признаки можно рассматривать в качестве феномаркеров, характеризующих успешность интродукции *S. officinalis* на юго-востоке Украины.

UDC 581.45:575.17:633.8 (477.60)

VARIABILITY OF ANATOMICAL FEATURES OF *SALVIA OFFICINALIS* L. LEAVES
IN CONDITIONS OF THE SOUTH-EAST OF UKRAINE
Z.S. Gorlacheva, O.K. Kustova

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The peculiarities of the anatomical structure of *Salvia officinalis* L. leaves on the example of samples of different geographical origin have been investigated. Comparative and correlation analysis of the research data have made it possible to observe the following ways of plant adaptation to new existence conditions on the anatomical level: the reduction of the spongy parenchyma, the increase in the palisade coefficient, the increase in height and thickness of cell walls of the upper and lower epidermis, the height of the ridge, the number and diameter of peltate glandules. Basing on the data obtained it has been suggested that these features can be considered as the phenomarkers characterizing the introduction success of *Salvia officinalis* L. in the south-east of Ukraine.