

## Особенности анатомической структуры листа древесных растений как показатель адаптации к условиям произрастания

Е.Г. ТЮЛКОВА

Представлены результаты сравнительной оценки адаптивных изменений анатомической структуры листа березы повислой *Betula pendula* Roth., клена остролистного *Acer platanoides* L., тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz., липы мелколистной *Tilia cordata* Mill., произрастающих вблизи ОАО «Гомельский химический завод» и фоновых условиях. В результате исследований установлено, что в техногенных условиях исследуемые древесные растения демонстрируют изменения в различной степени толщины столбчатого мезофилла, эпидермиса, количества устьиц, параметров проводящих пучков, что в одних случаях обеспечивает более интенсивное протекание процессов фотосинтеза, а в других – является негативным последствием воздействия техногенных элементов выбросов промышленных предприятий.

**Ключевые слова:** береза повислая *Betula pendula* Roth., клен остролистный *Acer platanoides* L., тополь пирамидальный *Populus pyramidalis* Roz., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., адаптивные изменения, анатомия листа.

The results of a comparative assessment of adaptive changes in the anatomical structure of birch leaves of *Betula pendula* Roth., norway maple *Acer platanoides* L., lombardy poplar *Populus pyramidalis* Roz., small-leaved linden *Tilia cordata* Mill., growing near the Gomel Chemical Plant and in background conditions are presented. As a result of researches it is established that in technogenic conditions the investigated woody plants show changes in various degree of columnar mesophyll, epidermis, stomata quantity, parameters of conducting beams thickness that in some cases provides more intensive course of photosynthesis, and in others – is a negative consequence of technogenic elements emissions influence.

**Keywords:** *Betula pendula* Roth., norway maple *Acer platanoides* L., lombardy poplar *Populus pyramidalis* Roz., small-leaved linden *Tilia cordata* Mill., adaptive change, leaf anatomy.

**Введение.** Зеленые насаждения как центральное звено городской экосистемы выполняют различные функции: санитарно-гигиеническую, архитектурно-эстетическую, эмоционально-психологическую и др. Их устойчивость к действию техногенных факторов зависит от степени загрязнения среды произрастания, погодно-климатических условий, возраста насаждений, распространения вредителей и болезней, способов ведения хозяйства в системе озеленения городов.

Воздействие атмосферного воздуха промышленных предприятий и автотранспорта, использование высоких доз противогололедных реагентов, наряду с влиянием климатических изменений являются причиной развития некроза листовой пластинки и уменьшения ее параметров, появления изменений в анатомической структуре листа, увеличения флуктуирующей асимметрии листового аппарата, степени поражения болезнями и вредителями и других негативных последствий [1]–[5]. В настоящее время больше внимания уделяется анатомическим изменениям листа в связи с произрастанием растений в различных климатических условиях [6]–[11], поэтому изучение анатомических особенностей древесных растений, произрастающих в различных условиях техногенной среды, представляет большой интерес для понимания механизмов адаптации растительности в стрессовых условиях обитания.

**Цель работы** – выявление анатомических особенностей древесных растений как адаптивных признаков к изменениям условий произрастания.

**Материал и методы.** В качестве объектов для изучения особенностей анатомии листа были выбраны листья ряда видов древесных растений, которые являются наиболее распространенными на территории города Гомеля: береза повислая *Betula pendula* Roth., клен остролистный *Acer platanoides* L., тополь пирамидальный *Populus pyramidalis* Roz., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill.

Пробы листьев отбирали в окружении одного из наиболее крупных промышленных предприятий г. Гомеля – ОАО «Гомельский химический завод». Основной областью деятельности химического завода является производство удобрений и отдельных химических

соединений. Предприятие характеризуется второй категорией опасности воздействия на атмосферный воздух. В атмосферных выбросах предприятия преобладают оксиды серы, фтористые газообразные соединения, аммиак, пыль.

Фоновыми условиями явилась часть территории национального парка Припятский (Хобненское лесничество), максимально приближенная к г. Гомелю и свободная от влияния промышленной деятельности и интенсивного транспорта.

Отбор листьев проводили в течение вегетационного периода (июль 2018 г.) с отдельно стоящих деревьев (не менее 3–5 в каждой точке), находящихся в примерно сходных климатических условиях произрастания с высоты 1,5 м.

Для анатомических исследований использовали временные препараты поперечного среза листа. Измеряли толщину эпидермиса, мезофилла, количество верхних и нижних эпидермальных клеток, количество устьиц и их ширину, размер проводящего пучка, коэффициент палисадности (отношение толщины столбчатого мезофилла к сумме толщины столбчатого и губчатого мезофилла) и устьичный индекс (отношение количества устьиц к общему количеству эпидермальных клеток). Для каждого вида исследуемого древесного растения делали не менее 10 определений анатомо-морфологических параметров с каждой площадки, затем рассчитывали среднее значение. Поперечные срезы делали на срединных участках листа. Слепки верхнего и нижнего эпидермиса делали с помощью бесцветного лака. Цифровые данные анатомических параметров пересчитывались в микрометры (мкм). Математическую обработку цифрового материала выполняли в Excel.

**Результаты и их обсуждение.** Известно, что древесные растения в условиях произрастания в зоне влияния промышленных предприятий формируют различные морфологические механизмы адаптации, которые проявляются через изменение морфометрических параметров листовой пластинки. При этом в стрессовых условиях по сравнению с контрольными участками отмечается увеличение площади поверхности листьев березы повислой *Betula pendula* Roth., что, возможно, связано с влиянием отдельных химических элементов, содержащихся в воздухе и выступающих в роли катализаторов при делении клеток листовой пластинки, а также уменьшение длины черешка [12]. Адаптивные изменения морфологических признаков в виде незначительного сокращения длины и ширины листа, длины черешка листа платана восточного *Platanus orientalis*, клена плантановидного *Acer platanoides* L., липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill. отмечаются при их произрастании в загрязненных районах, тогда как вяз приземистый *Ulmus pumila*, наоборот, демонстрирует увеличение этих же признаков [13]. Дуб черешчатый *Quercus robur* L., как стрессоустойчивый вид, имеет более постоянные значения размеров листьев, но при ухудшении условий уменьшается толщина листовой пластинки. У вяза приземистого *Ulmus pumila* в этих же условиях происходит сокращение площади листовой пластинки и уменьшение ее толщины.

В наших исследованиях в результате сравнения анатомо-морфологических параметров листа исследуемых древесных растений показано, что толщина столбчатого мезофилла листа березы повислой *Betula pendula* Roth. и клена остролистного *Acer platanoides* L., произрастающих в окружении химического завода, превышала аналогичный показатель представителей из фоновых условий при  $p \leq 0,05$  при равном количестве слоев клеток (рисунок 1). Можно предположить, что более сильное развитие столбчатого мезофилла, которое обеспечивает увеличение высоты клеток и соответственно его толщины у листа березы повислой *Betula pendula* Roth. и клена остролистного *Acer platanoides* L., характеризует направленность адаптивных процессов при произрастании в стрессовых условиях, позволяет растению противостоять действию неблагоприятных условий и обеспечивает более интенсивное протекание процессов фотосинтеза. Тополь пирамидальный *Populus pyramidalis* Roz. характеризуется отсутствием изменений в толщине и количестве слоев клеток столбчатого мезофилла, что характеризует его как устойчивый вид, тогда как липа мелколистная *Tilia cordata* Mill. демонстрирует снижение размеров столбчатого мезофилла вблизи ОАО «Гомельский химический завод» при равном количестве клеток в исследуемых условиях произрастания.

Таблица 1 – Сравнительная характеристика анатомической структуры листа древесных растений

Показатели	Исследуемые древесные растения							
	береза повислая <i>Betula pendula Roth.</i>		клен остролистный <i>Acer platanoides L.</i>		тополь пирамидальный <i>Populus pyramidalis Roz.</i>		липа мелколистная <i>Tilia cordata Mill.</i>	
	ОАО «Гомельский химический завод»	фоновые условия	ОАО «Гомельский химический завод»	фоновые условия	ОАО «Гомельский химический завод»	фоновые условия	ОАО «Гомельский химический завод»	фоновые условия
Толщина верхнего эпидермиса, мкм	4,6 ± 0,03	5 ± 0,001	9,8 ± 0,01	7,5 ± 0,02	7,3 ± 0,01	20 ± 0,06	7,5 ± 0,01	10 ± 0,01
Кутикула верхнего эпидермиса, мкм	2,5 ± 0,005*	2,5 ± 0,005*	5 ± 0,001*	5 ± 0,001*	10 ± 0,02	7,5 ± 0,001	2,5 ± 0,005	7,5 ± 0,01
Количество клеток верхнего эпидермиса <sup>1</sup>	110	80	90	116	110*	110*	160	360
Толщина гиподермы, мкм	25 ± 0,07	18,8 ± 0,05	–	–	–	–	–	–
Количество слоев гиподермы	1	1	–	–	–	–	–	–
Толщина нижнего эпидермиса, мкм	6,3 ± 0,002	2,5 ± 0,005	10 ± 0,03	7,5 ± 0,01	7,5 ± 0,01	10 ± 0,02	7,5 ± 0,01*	7,5 ± 0,01*
Кутикула нижнего эпидермиса, мкм	2,5 ± 0,005*	2,5 ± 0,004*	2,5 ± 0,004*	2,5 ± 0,005*	7,5 ± 0,02	2,5 ± 0,003	2,5 ± 0,005*	2,5 ± 0,005*
Количество клеток нижнего эпидермиса <sup>1</sup>	320	340	155	320	160	70	120	220
Количество устьиц <sup>1</sup>	30	35	14	20	$\frac{18^2}{32}$	$\frac{16^2}{20}$	7	30
Ширина устьища, мкм	20 ± 0,07	25 ± 0,09	6,3 ± 0,002	8,8 ± 0,006	$\frac{12,5 \pm 0,02^2}{12,5 \pm 0,02}$	$\frac{15 \pm 0,05^2}{20 \pm 0,03}$	6,3 ± 0,002	12,5 ± 0,02
Устьичный индекс, %	8,6	9,3	8,3	5,9	$\frac{14,1}{16,7}$	$\frac{12,7}{22,2}$	4,8	12,0
Толщина столбчатого мезофилла, мкм	78,8 ± 0,02	75 ± 0,03	68,8 ± 0,01	37,5 ± 0,01	75 ± 0,05*	75 ± 0,06*	25 ± 0,01	30 ± 0,02
Количество слоев столбчатого мезофилла	2	2	1	1	2	2	1	1
Толщина губчатого мезофилла, мкм	53,8 ± 0,04	100 ± 0,05	42,5 ± 0,02	32,5 ± 0,01	50 ± 0,01	112,5 ± 0,02	50 ± 0,01	37,5 ± 0,01
Количество слоев губчатого мезофилла	3	4	3	3	3	5	4	3
Коэффициент палисадности, %	59,4	42,9	61,8	53,6	60,0	40,0	33,3	44,4
Количество хлоропластов в 1 клетке	15	10	15	17	10	9	8*	9*
Наибольший диаметр проводящего пучка, мкм	450 ± 0,02	500 ± 0,01	650 ± 0,01	800 ± 0,02	1200 ± 0,02	1600 ± 0,03	350 ± 0,01	500 ± 0,01
Толщина склеренхимы проводящего пучка, мкм	25 ± 0,02	35 ± 0,04	35 ± 0,03	100 ± 0,04	140 ± 0,01	135 ± 0,02	практически отсутствует	100 ± 0,01
Количество слоев клеток склеренхимы проводящего пучка	2–3	2–5	2–4	2–7	2–6	3–6	иногда 1	2–5

Примечание: количество клеток или устьиц в поле зрения микроскопа обозначено <sup>1</sup>; количество устьиц и их ширина, устьичный индекс в области верхнего эпидермиса тополя пирамидального *Populus pyramidalis Roz.* обозначен <sup>2</sup>; недостоверные отличия (для всех данных, кроме количества слоев) обозначены \*.

а) береза повислая *Betula pendula* Roth.

поперечный срез проводящего пучка

поперечный срез листа



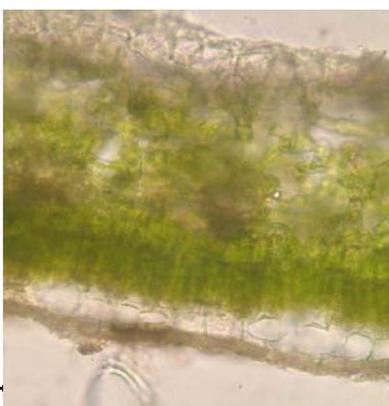
ОАО «Гомельский химический завод»



фоновые условия



ОАО «Гомельский химический завод»



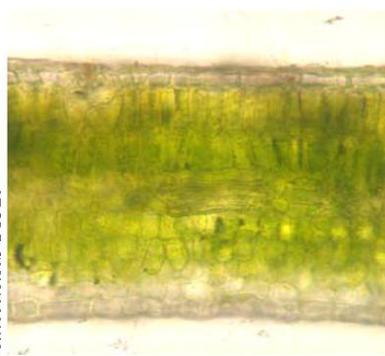
фоновые условия

б) тополь пирамидальный *Populus pyramidalis* Roz.

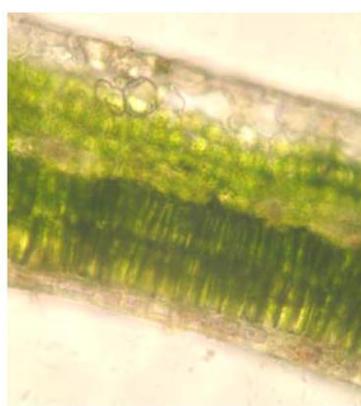
ОАО «Гомельский химический завод»



фоновые условия



ОАО «Гомельский химический завод»



фоновые условия

Рисунок 1 – Анатомия листа березы повислой *Betula pendula* Roth. (а) и тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. (б)

С учетом толщины губчатого мезофилла был рассчитан коэффициент палисадности, который у всех изучаемых представителей был выше в техногенных условиях, за исключением липы мелколистной *Tilia cordata* Mill.

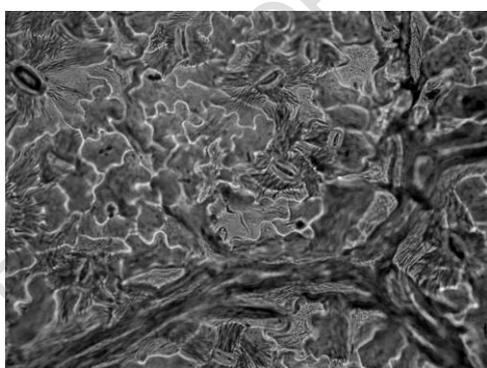
Это указывает на рост величины удельного веса столбчатого мезофилла в общем размере клеток ассимиляционной паренхимы и характеризует направленность адаптивных процессов при произрастании на территории влияния техногенных элементов выбросов промышленных предприятий.

Необходимо отметить, что исследуемые представители характеризуются дорсовентральным типом мезофилла с плотно расположенными вытянутыми клетками столбчатого мезофилла и рыхло расположенными клетками губчатого мезофилла, за исключением тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что у тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. в ассимиляционной паренхиме листа практически отсутствуют межклетники, и клетки столбчатого и губчатого мезофилла плотно прилегают друг к другу. Это обуславливает минимальный запас газов для газообмена и требует большего количества устьиц для обеспечения постоянного притока кислорода и углекислого газа.

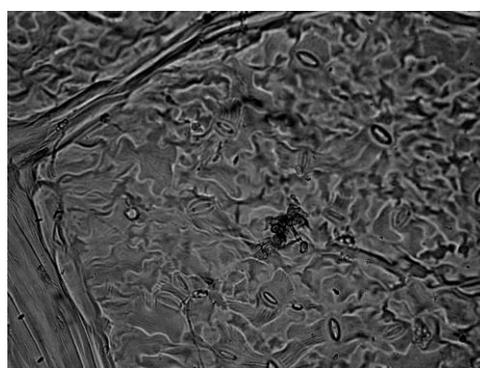
Устьичный аппарат имеет важное значение в обеспечении физиологической эффективности и жизнедеятельности растения, является основным каналом между растением и воздушной внешней средой и регулирует транспирацию воды с одновременным поглощением углекислого газа для фотосинтеза.

Нами получено, что по сравнению с другими исследуемыми представителями тополь пирамидальный *Populus pyramidalis* Roz. характеризовался присутствием большего количества устьиц парацитного типа в области верхнего и нижнего эпидермиса при произрастании вблизи химического завода. Однако при этом общий устьичный индекс и ширина устьиц оказались на этой территории ниже по сравнению с фоновыми условиями, что характеризует пониженный удельный вес устьичных клеток в общем количестве эпидермальных клеток.

Береза повислая *Betula pendula* Roth., клен остролистный *Acer platanoides* L. и липа мелколистная *Tilia cordata* Mill. в отличие от тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. характеризуются снижением количества устьиц аномоцитного типа и их ширины при произрастании вблизи химического завода, что указывает на их возможную деградацию под влиянием техногенного воздействия. Особенно резкое снижение количества устьиц наблюдается у липы мелколистной *Tilia cordata* Mill. (рисунок 2). Что касается величины устьичного индекса, то у всех представителей, кроме клена остролистного *Acer platanoides* L., этот показатель выше в фоновых условиях по сравнению с техногенной зоной.



ОАО «Гомельский химический завод»



фоновые условия

Рисунок 2 – Анатомическая структура нижнего эпидермиса листа липы мелколистной *Tilia cordata* Mill.

Немалый экологический интерес представляют особенности анатомического строения эпидермиса листовой пластинки и его толщина, что дополнительно характеризует адаптацию древесных растений к условиям произрастания. Полученные результаты свидетельствуют о том, что у клена остролистного *Acer platanoides* L. и липы мелколистной *Tilia cordata* Mill. на поверхности верхнего и нижнего эпидермиса при произрастании в окружении ОАО «Гомельский химический завод» отмечается снижение количества клеток и увеличение их раз-

меров по сравнению с фоновыми условиями. Возможно, это связано с влиянием отдельных элементов выбросов предприятия, которые оказывают стимулирующее воздействие на рост и развитие растительных клеток. Для березы повислой *Betula pendula* Roth. и тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. частично была характерна противоположная тенденция, так как у этих представителей верхний эпидермис в случае первого представителя и нижний эпидермис – в случае второго – при произрастании в зоне влияния химического завода отличался повышенным количеством клеток. Возможно, это указывает на необходимость проведения более детальных исследований этих представителей с учетом возрастных и сезонных различий.

Верхний эпидермис листьев древесных растений почти во всех случаях оказался более тонким в техногенных условиях, кроме клена остролистного *Acer platanoides* L. У березы повислой *Betula pendula* Roth. и клена остролистного *Acer platanoides* L. нижний эпидермис являлся более толстым, что возможно связано с увеличением размеров столбчатого мезофилла и его более интенсивной деятельностью, которая требует повышенного притока воды и минеральных веществ. Увеличение запасов воды с растворенными в ней минеральными веществами достигается путем накопления не только в межклеточном пространстве губчатого мезофилла, но и в нижнем эпидермисе листа.

Независимо от условий произрастания верхний эпидермис березы повислой *Betula pendula* Roth., липы мелколистной *Tilia cordata* Mill. и тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. был представлен многоугольными неизвилистыми клетками, тогда как клен остролистный *Acer platanoides* L. отличается от других древесных представителей в наших исследованиях наличием амебовидных извилистых клеток верхнего эпидермиса. Клетки нижнего эпидермиса всех изучаемых древесных растений, за исключением тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz., характеризовались извилистой формой (рисунок 2).

Проводящие пучки всех исследуемых древесных растений характеризовались снижением наибольшего диаметра при произрастании в техногенных условиях, при этом толщина склеренхимной обкладки и количество слоев клеток склеренхимы также уменьшались по сравнению с фоновыми условиями. С учетом параметров склеренхимы проводящего пучка исключение составили листовые пластинки тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz., где указанные различия были выражены минимально (рисунок 1). Липа мелколистная *Tilia cordata* Mill. явилась наиболее чувствительным по этому параметру видом, у которого склеренхима в области проводящего пучка в техногенных условиях практически отсутствовала. Снижение толщины склеренхимной обкладки проводящих пучков при произрастании в техногенных условиях является негативным для растения моментом, так как склеренхимные клетки обеспечивают механическую защиту сосудов от давления других тканей.

**Заключение.** Изучение анатомических особенностей листовых пластинок древесных растений при произрастании в зоне воздействия техногенных элементов выбросов промышленных предприятий представляет большой интерес с точки зрения понимания адаптивных механизмов растений к стрессовым условиям. Это выражается в изменении толщины столбчатого мезофилла, эпидермиса, количества устьиц, параметров проводящих пучков. В наших исследованиях показано, что толщина столбчатого мезофилла листа березы повислой *Betula pendula* Roth. и клена остролистного *Acer platanoides* L., произрастающих в окружении химического завода, превышала аналогичный показатель представителей из фоновых условий, что возможно позволяет растению противостоять действию неблагоприятных условий и обеспечивает более интенсивное протекание процессов фотосинтеза. Береза повислая *Betula pendula* Roth., клен остролистный *Acer platanoides* L. и липа мелколистная *Tilia cordata* Mill. в отличие от тополя пирамидального *Populus pyramidalis* Roz. характеризовались снижением количества устьиц аномоцитного типа и их ширины при произрастании вблизи химического завода, что указывает на их возможную деградацию под влиянием техногенного воздействия. Проводящие пучки всех исследуемых древесных растений характеризовались в различной степени снижением наибольшего диаметра при произрастании в техногенных условиях, при этом толщина склеренхимной обкладки и количество слоев клеток склеренхимы также уменьшались по сравнению с фоновыми условиями.

## Литература

1. Лукина, Ю.М. Влияние техногенного загрязнения комбината «Североникель» на рост и развитие древесных растений (на примере *Betula czerepanovii Orlova*) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Ю.М. Лукина ; Петрозавод. гос. ун-т. – Петрозаводск, 2011. – 21 с.
2. Ладыженко, Т.А. Анатомическая структура листа *Nerium oleander* L. как отражение его адаптационного потенциала к условиям произрастания / Т.А. Ладыженко // *Modern Phytomorphology*. – 2014. – № 6. – С. 197–200.
3. Павлюк, В.В. Влияние повышенных концентраций CO<sub>2</sub> на рост сеянцев хвойных / автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.03.01 / В.В. Павлюк ; Львовский лесотехнич. ин-т им. академика П.С. Погребняка. – Львов, 1990. – 17 с.
4. Легощина, О.М. Адаптивные реакции и фитоиндикационная способность древесных растений в условиях техногенного загрязнения / автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / О.М. Легощина ; Нац. исслед. Томский гос. ун-т. – Томск, 2018. – 24 с.
5. Николайчук, А.М. Особенности анатомической структуры листьев древесных растений, произрастающих вблизи цементных заводов Беларуси / А.М. Николайчук // *Вестник ВГУ*. – 2017. – № 2. – С. 27–34.
6. Крохмаль, И.И. Функциональная анатомия и морфология листа *Campanula sibirica* L. / И.И. Крохмаль // *Ecology and noospherology*. – 2015. – Вып. 26. – С. 54–65.
7. Васильева, В.А. Строение листа древесных растений листопадного леса Дальнего Востока / автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / В.А. Васильева ; Санкт-Петербургская лесотехнич. академия. – Санкт-Петербург, 1992. – 16 с.
8. Хроленко, Ю.А. Экологические характеристики строения листа и пластидного аппарата у дальневосточных представителей семейства *Araliaceae* / Ю.А. Хроленко, О.Л. Бурундукова // *Сибирский экологический журнал*. – 2013. – № 4. – С. 487–494.
9. Хроленко, Ю.А. Особенности строения эпидермиса листьев некоторых растений острова Сахалин / Ю.А. Хроленко // *Вестник КрасГАУ*. – 2010. – № 7. – С. 44–47.
10. Иванова, Н.А. Анатомическое строение листьев у растений на засоленных почвах / Н.А. Иванова, Л.М. Музычко // *Вестник Нижневартковского гос. ун-та*. – 2013. – № 3. – С. 3–8.
11. Попова, О.А. Анатомическое строение листьев некоторых раннецветущих растений Восточного Забайкалья / О.А. Попова // *Ученые записки ЗабГГПУ*. – 2013. – № 1. – С. 37–45.
12. Хикматуллина, Г.Р. Сравнительный анализ морфологических параметров листьев древесных растений в условиях урбанизированной среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Г.Р. Хикматуллина ; Удмурт. гос. ун-т. – Казань, 2013. – 22 с.
13. Рамазанова, З.Р. Адаптивные структурно-функциональные особенности побегов древесных растений в условиях г. Махачкалы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / З.Р. Рамазанова ; Гор. бот. сад Дагестан. науч. центра РАН. – Махачкала, 2012. – 23 с.