

БОТАНИКА

УДК 581.84: 581.412

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТЕБЛЕЙ У НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ГРЕЧИШНЫХ POLYGONACEAE JUSS.

Е.В. Горемыкина*, Л.А. Динекина

Институт естественных наук, Волгоградский государственный университет;
Россия, 400062, г. Волгоград, просп. Университетский, д. 100
* e-mail: goremykina.eugenia@gmail.com

Описана анатомическая структура стеблей лианы *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love и прямостоячего однолетнего растения *Polygonum patulum* M. Bieb. В ксилеме травянистой лианы присутствуют две группы проводящих элементов: немногочисленные широкие и многочисленные узкие, причем у *Fallopia convolvulus* максимальные значения диаметров сосудов намного выше, чем у *Polygonum patulum*. Такие особенности характерны для древесных лиан и родственных прямостоячих форм. У *Fallopia convolvulus* камбий способен откладывать широкие сосуды внутрь от одиночных тяжёлой флоэмы. Новые сосуды могут заменить поврежденные проводящие элементы, способствуя таким образом восстановлению ксилемы после эмболии, вызванной водным дефицитом.

Ключевые слова: травянистая лиана, анатомия стебля, сосуды, жизненная форма, гречишные.

Лианы — растения со своеобразной жизненной формой, для которой характерны высокая энергия роста и накопление большой биомассы без дополнительных затрат на опорную конструкцию. Среди представителей этой группы есть древеснистые и травянистые растения. Иногда термин “лиана” употребляют в узком смысле, обозначая им только древеснистые лазающие растения [1].

Основная часть лиан произрастает в тропической зоне, где они успешно конкурируют с растениями древесного яруса за свет, почвенную влагу и минеральные элементы, оказывая тем самым негативное воздействие на возобновление тропических лесов. На нарушенных участках лианы угнетают развитие поросли прямостоячих растений, так как быстро осваивают кроны молодых деревьев и формируют плотный затеняющий почву полог [2]. Всё это даёт основание некоторым авторам считать их механическими паразитами [3, 4].

Среди лиан немало важных сельскохозяйственных и декоративных культур, а также сорных растений, причем многие сорные лианы устойчивы к традиционным методам борьбы с вегетальной растительностью. Установлено, что применение гербицидов может привести к увеличению доли лиан среди сорных растений. Предполагается, что лианы будут и дальше распространяться в различных экосистемах из-за глобального увеличения концентрации углекислого газа в атмосфере, поскольку при таких условиях они растут более энергично, чем прямостоячие растения [5].

Растения с лианоидной формой роста вызывают как практический, так и теоретический интерес. Особого внимания заслуживает водопроводящая ткань лиан, которая достаточно детально

исследована на многолетних формах [6, 7, 8]. При изучении представителей рода *Bauhinia* установлено, что стебли лиан, снабжающие водой и минеральными веществами огромную массу листвы, во много раз тоньше, чем стебли прямостоячих форм, обеспечивающие такую же листовую поверхность [3]. В тонком стебле ксилема занимает ограниченный объём. Известно, что компенсация небольшого объема водопроводящей ткани у лиан происходит за счёт увеличения диаметра сосудов [3, 7]. Лианы обладают широкопросветными сосудами, максимальные значения диаметров которых выше, чем соответствующие показатели у близкородственных кустарников и деревьев [6, 7]. В ксилеме лиан присутствуют также узкопросветные проводящие элементы в виде трахид и сосудов небольшого диаметра, и таких элементов больше, чем широкопросветных [6]. Именно благодаря наличию немногочисленных особенно широких сосудов ксилема лиан эффективно проводит воду, поскольку, согласно закону Пуазейля, проводимость капилляра пропорциональна его диаметру в четвёртой степени [3].

Согласно результатам Эверса [7], нет существенных различий между средними значениями диаметров проводящих элементов прямостоячих форм и лиан. В этом случае среднее не является информативным показателем как из-за асимметричного распределения диаметров, так и из-за того, что самые мелкие трахеальные элементы не учитываются, поскольку не различимы на поперечных срезах [6, 7]. Но даже если принимать во внимание только явные, различимые на поперечном срезе, проводящие элементы, можно увидеть разницу между ксилемой лиан и ксилемой их прямостоячих родственников при использовании других показателей, например,

суммарной площади сосудов на мм² [6]. Весьма информативно также общее распределение диаметров проводящих элементов. У лиан оно асимметричное и обычно подразумевает наличие двух групп сосудов, отличающихся размерами [7, 9]. Для прямостоячих растений распределение может быть асимметричным, но при этом нет отдельных групп с диаметрами разной величины, что было показано Эверсом при исследовании ксилемы представителей рода *Bauhinia*, относящихся к разным жизненным формам [7]. При сравнении прямостоячих растений и лиан также полезно учитывать максимальные значения диаметров сосудов, так как именно широкие сосуды вносят наибольший вклад в проводимость [3, 7, 9].

При эмболии, которая может быть вызвана дефицитом влаги или низкими температурами, ксилема лиан повреждается в большей степени, чем ксилема прямостоячих форм [10, 11], что, по мнению ряда авторов, ограничивает распространение лиан по планете [3, 12]. В ксилеме лиан, где основная проводящая функция лежит на немногочисленных широких сосудах, эмболия одного из широкопросветных элементов несёт серьёзные негативные последствия. Предполагается, что у широкопросветных проводящих элементов восстановление (перезаполнение) после эмболии протекает сложнее, чем у узкопросветных. Последние полностью принимают на себя водопроводящую функцию в случае эмболии крупных сосудов [6, 7].

Закономерности строения ксилемы лиан исследованы, главным образом, на древесных растениях, проводящая система травянистых форм изучена в меньшей степени. Существует дефицит сведений о разнице в проводимости ксилемы между древесными и травянистыми лианами. Можно предположить существование таких различий, так как травянистые лианы оказываются менее чувствительными к дефициту влаги и низким температурам, чем древесные, что установлено при анализе обширного материала флоры Китая [1]: в засушливых и холодных областях общее количество лиан меньше, чем в тропических районах, но при этом соотношение числа травянистых и древесных лиан увеличено в пользу травянистых. Авторы исследования предполагают, что большая устойчивость к низким температурам и дефициту влаги у травянистых лиан связана с тем, что они переживают холодный период в виде семян (однолетники) или подземных органов (многолетники). Однако в настоящее время не ясно, каким образом травянистые вьющиеся растения избегают повреждений ксилемы и адаптируются к водному и температурному стрессу в течение периода вегетации.

Цель проведенного исследования состояла в том, чтобы выяснить, как распределяются значения диаметров проводящих элементов ксилемы у травянистой лианы и родственной прямостоячей формы, а также в том, чтобы определить, суще-

ствуют ли анатомические особенности, способные повысить устойчивость проводящей системы травянистой лианы к эмболии.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили гречишка вьюнковая *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love и спорыш отклонённый *Polygonum patulum* M. Bieb., принадлежащие к семейству гречишных Polygonaceae Juss. Оба однолетних вида широко распространены по территории России и сопредельных стран [13].

Материал был собран в 2013–2014 гг. в Волго-Ахтубинской пойме в окрестностях г. Краснослободска Волгоградской области. Растения собирали с конца мая до начала августа. Надземные оси фиксировали в 95%-ном этаноле, дальнейшую обработку проводили по стандартной анатомической методике [14]. Поперечные срезы выполняли от руки в средних участках междоузлий. Для изучения распределения диаметров проводящих элементов брали оси первого порядка у пяти растений каждого вида. При этом использовали прямостоячие формы *P. patulum* высотой около 50 см и вьющиеся особи *F. convolvulus* длиной не менее 1 м, у последнего вида исследовали только закрепленную на опоре часть стебля. У обоих видов проводили измерения в нижней, средней и верхней части оси. На поперечных срезах измеряли диаметр у всех различимых трахеальных элементов в четырех последовательно расположенных пучках.

Фотографии выполнены с помощью цифровой камеры DCM 900 и микроскопа Микмед-5. Построение схем на основе фотографий, измерения и статистическая обработка данных выполнены с помощью программ ScopePhoto 3.0, Photoshop CC и STATISTICA 10.

Результаты и обсуждение

***F. convolvulus*.** В средней части оси первого порядка стебель округлый, с семью-восемью рёбрами, укрепленными колленхимой (рис. 1, А). Под эпидермой находится трёх-четырёхслойная первичная кора, граничащая с перициклом, состоящим из трёх–пяти слоев одревесневших клеток.

К перициклу примыкают 14–18 коллатеральных открытых проводящих пучков. Под рёбрами располагаются полные пучки (далее — угловые пучки), в их ксилеме хорошо различимы от двух до пяти сравнительно узкопросветных проводящих элементов, средний диаметр которых составляет 30,7 мкм при максимальном значении диаметра 52,6 мкм. Между угловыми пучками (в секторе между рёбрами) обычно располагается по одному полному пучку (далее — промежуточный пучок) с единственным широкопросветным сосудом. Диаметр таких крупных сосудов из промежуточных пучков в среднем составляет 73,1 мкм при макси-

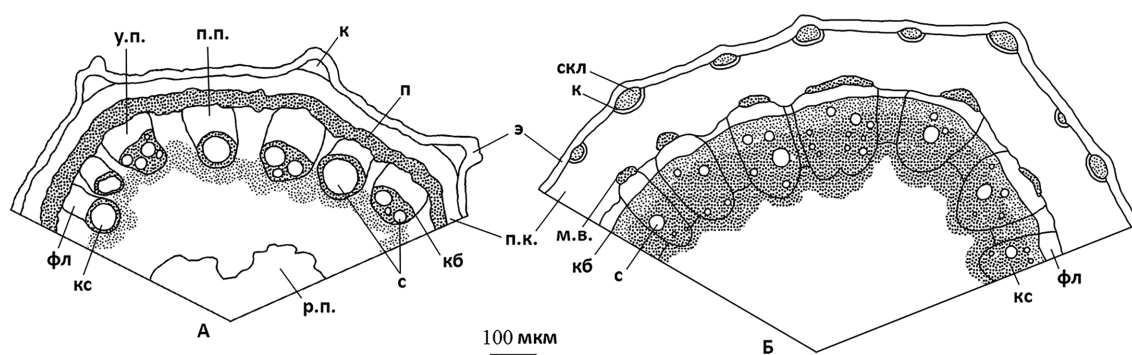


Рис. 1. Схемы поперечных срезов средних междоузлий осей первого порядка *F. convolvulus* (А) и *P. patulum* (Б); к — колленхима, кб — камбиальная зона, кс — ксилема, м. в. — механические волокна, п — перицикл, п. к. — первичная кора, п. п. — промежуточный пучок, р. п. — рексигенная полость, с — сосуды, скл — склеренхима, у. п. — угловой пучок, фл — флоэма, э — эпидерма. Одревеснение показано точками, плотность точек соответствует степени одревеснения

мальном значении диаметра 114,6 мкм (рис. 2, А). Узкопросветных элементов в ксилеме *F. convolvulus* значительно больше, чем широкопросветных: на них приходится более 70% от общей выборки. Общее распределение диаметров всех проводящих элементов у этого вида явно асимметричное (рис. 2, Б).

Исследование растущих, еще не закрепленных на опоре междоузлий показало, что угловые пучки начинают дифференцироваться раньше промежуточных. Поэтому в одном-двух верхних междоузлиях, уже закрепленных на опоре, можно наблюдать не одревесневшие трахеальные элементы в промежуточных пучках, тогда как в угловых они всегда одревесневшие.

На закрепленной части стебля угловые и промежуточные пучки обычно чередуются в соотношении один к одному, однако рядом с полным промежуточным пучком нередко находятся один-два неполных пучка, состоящих только из флоэмы (рис. 3, А). Под тяжами флоэмы в таких неполных пучках закладывается камбий, и иногда наблюдается формирование крупного сосуда вторичной ксилемы (рис. 3, Б). Эти вторичные проводящие элементы могут находиться на разных стадиях гистогенеза — от крупной не одревесневшей клетки до вполне развитого одревесневшего членика сосуда. Благодаря дифференциации вторичных проводящих элементов ксилемы под отдельными тяжами флоэмы количество промежуточных пучков с крупными сосудами увеличивается. У гречишных известны неполные флоэмные пучки [15], которые могут превратиться в полные за счёт деятельности камбия [16–18]. Деятельность межпучкового камбия выражена слабо (рис. 3). Сплошное кольцо камбия обычно отсутствует.

В сердцевине иногда развивается рексигенная полость. В периферической паренхиме сердцевины и паренхиме первичных сердцевинных лучей отмечается слабое одревеснение.

Стебель имеет описанный план строения не только в средней части, но и практически на всём протяжённом участке, закрепившемся на опоре.

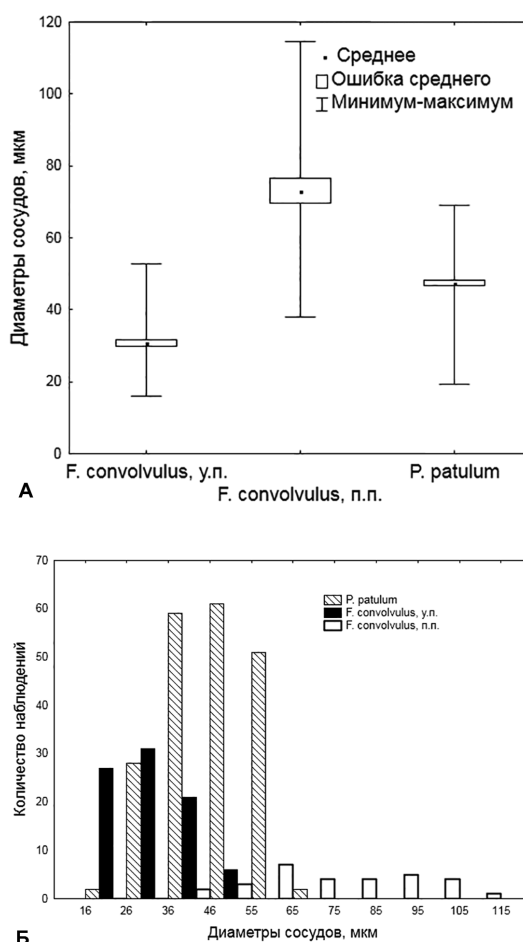


Рис. 2. Диаметры сосудов *F. convolvulus* и *P. patulum*: А — диаграмма размахов значений, Б — частотное распределение; п. п. — промежуточные пучки, у. п. — угловые пучки

***P. patulum*.** В средней части оси первого порядка стебель округлый, с 18–23 слабо выраженными рёбрами (рис. 1, Б). Под эпидермой располагается трёх-четырёхслойная первичная кора. Рёбра укреплены склеренхимными волокнами, окруженными с внутренней стороны слоем клеток с колленхиматозно утолщенными стенками. Мелкие тяжи механических тканей могут располагаться субэпидермально, вне связи с рёбрами. Сплошное меха-

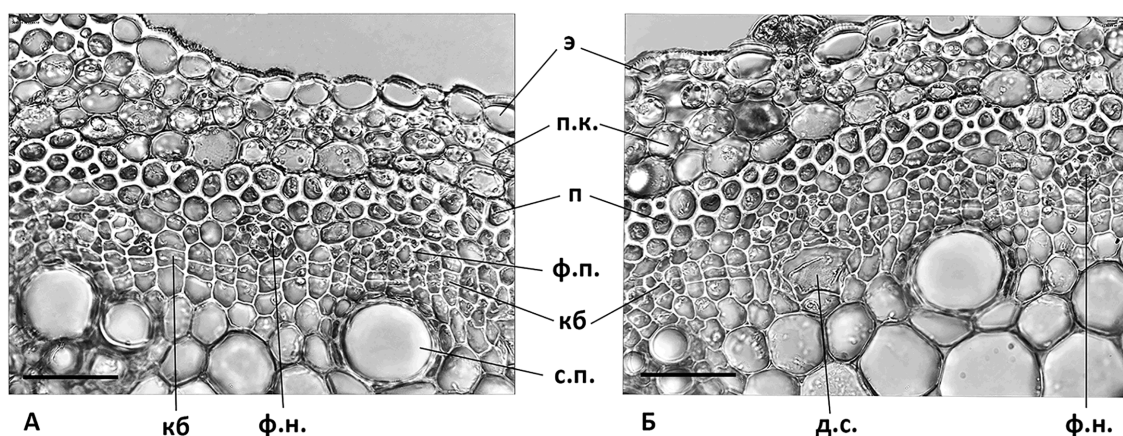


Рис. 3. Участки поперечных срезов стебля *F. convolvulus*: А — с неполным пучком, Б — с дифференцирующимся сосудом под тяжом флоэмы; д. с. — дифференцирующийся сосуд, кб — камбиальная зона, п — перицикл, п. к. — первичная кора, с. п. — сосуд промежуточного пучка, ф. н. — флоэма неполного пучка, ф. п. — флоэма промежуточного полного пучка, э — эпидерма. Длина масштабной линии соответствует 50 мкм

ническое кольцо перицикла отсутствует, однако каждый пучок сопровождает одревесневший тяж механических волокон, примыкающий к внешней части мягкого луба. Количество коллатеральных открытых проводящих пучков обычно соответствует числу рёбер. Пучки не отличаются друг от друга по структуре. Как правило, в них присутствует от трёх до пяти трахеальных элементов, средний диаметр которых составляет 47,4 мкм при максимальном значении 68,9 мкм (рис. 2, А). Пучковый камбий образует вторичную флоэму и вторичную ксилему, состоящую из сосудов и большого количества одревесневших узкопросветных элементов. Межпучковый камбий откладывает внутрь узкопросветные элементы с утолщёнными стенками, которые сильно одревесневают. Периферические паренхимные клетки сердцевины также одревесневают, воздушная полость обычно отсутствует.

Верхняя часть стебля имеет такую же структуру, но камбий работает менее активно. Нижняя часть стебля отличается от средней более выраженной деятельностью камбия (объём вторичных тканей больше, чем в средней части), а также отсутствием рёбер, наличием мощных субэпидермальных тяжей механических тканей, состоящих только из колленхимы или из склеренхимы и колленхимы.

Согласно тесту Шапиро-Уилка, распределения выборочных значений диаметров всех трахеальных элементов *P. patulum* и диаметров трахеальных элементов угловых пучков *F. convolvulus* значимо отличались от нормального, поэтому для сравнительного анализа полученных данных использовали непараметрический тест Манна — Уитни. Для *F. convolvulus* этот тест показал наличие достоверных статистических различий между диаметрами проводящих элементов из угловых и из промежуточных пучков (при уровне значимости $p \ll 0,05$). Таким образом, у исследованной травянистой лианы подтверждено наличие двух чётко обозначен-

ных групп трахеальных элементов, отличающихся размерами. По величине диаметра проводящие элементы прямоходящего *P. patulum* занимают промежуточное положение между ними (рис. 2, Б) и достоверно отличаются как от широкопросветных, так и от узкопросветных проводящих элементов лианы *F. convolvulus* (в обоих случаях при уровне значимости $p \ll 0,05$). У травянистой лианы *F. convolvulus* максимальные значения диаметров сосудов больше, чем у прямоходящего *P. patulum* (рис. 2).

В структуре ксилемы однолетней травянистой лианы *F. convolvulus* выявлены особенности, известные у древесных лиан, а именно, наличие двух типов трахеальных элементов, отличающихся величиной диаметра, и преобладание узкопросветных проводящих элементов над широкопросветными. При этом максимальные значения диаметров сосудов у вьющейся *F. convolvulus* выше, чем максимальные значения диаметров сосудов у прямоходящего *P. patulum*, что также установлено для древесных лиан и их прямоходящих родственников [6, 7]. Интересной особенностью стебля *F. convolvulus* оказалось пространственное разбегание узких и широких проводящих элементов, которые находятся в разных пучках, тогда как у многих лиан с выраженным вторичным ростом узкие и широкие трахеальные элементы расположены группами: мелкие располагаются рядом с крупными [7, 19]. Последнее затрудняет статистический анализ, так как деление на узкопросветные и широкопросветные элементы весьма субъективно. Например, для диаметров сосудов устанавливается условная граница в 100 мкм, разделяющая проводящие элементы ксилемы на узкие и широкие [20].

Но, пожалуй, более важной особенностью проводящей системы *F. convolvulus* следует считать возможность поздней дифференциации крупного вторичного сосуда ксилемы в неполных промежу-

точных пучках. Вторичный проводящий элемент встраивается под тяжом флоэмы, слегка потеснив окружающие паренхимные клетки, что практически не увеличивает диаметр стебля. По нашим наблюдениям, в промежутке между угловыми пучками могут дополнительно образоваться ещё один-два полных пучка. Таким образом, группа крупных сосудов, которая играет ведущую роль в проведении воды, имеет возможность восстановиться после эмболии в полном объеме благодаря замене поврежденных элементов. Возможно, это одна из причин, по которой гречишка вьюнковая не страдает от недостатка влаги в почве, широко распространена по всему северному полушарию и наносит значительный ущерб посевам сельскохозяйственных культур [21]. Наличие флоэмных пучков и возможность превращения их в полные за счет деятельности камбия — вероятно, та анатомическая особенность стеблей представителей гречишных, которую лианоидная форма эффективно исполь-

зует для повышения устойчивости к внешним факторам, способным вывести из строя водопрводящую систему.

Таким образом, травянистая однолетняя лиана *F. convolvulus* и родственный ей прямостоячий однолетник *P. patulum* имеют те же принципиальные закономерности распределения диаметров трахейальных элементов, что и многолетние растения соответствующих форм роста. Важной особенностью проводящей системы *F. convolvulus* следует считать пространственное разобширение узкопросветных и широкопросветных проводящих элементов в части стебля, закрепленной на опоре, а также наличие неполных флоэмных пучков, в которых потенциально способны образовываться крупные вторичные сосуды, способные заменить поврежденные проводящие элементы, что, вероятно, делает ксилему *F. convolvulus* менее уязвимой и способствует широкому распространению этого сорного растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hu L., Li M., Li Z. Geographical and environmental gradients of lianas and vines in China // *Global Ecol. Biogeogr.* 2010. Vol. 19. N 4. P. 554–561.
2. Toledo-Aceves T. Above and belowground competition between lianas and trees // *Ecology of Lianas* / Ed. by S. Schnitzer, F. Bongers, R. Burnham, and F. Putz. Chichester: Wiley-Blackwell, 2015. P. 149–163.
3. Ewers F.W., Fisher J.B. Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae) // *Oecologia*. 1991. Vol. 88. N 2. P. 233–237.
4. Tyree M.T., Ewers F.W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants // *New Phytologist*. 1991. Vol. 119. N 3. P. 345–360.
5. Vaughn K.C., Bowling A.J. Biology and physiology of vines // *Hort. Rew.* 2011. Vol. 38. P. 1–21.
6. Carlquist S. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma // *Aliso*. 1985. Vol. 11. N 2. P. 139–157.
7. Ewers F.W., Fisher J.B., Chiu S.-T. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms // *Oecologia*. 1990. Vol. 84. N 4. P. 544–552.
8. Rossel J.A., Olson M.E. Do lianas really have wide vessels? Vessel diameter–stem length scaling in non-self-supporting plants // *Perspect. Plant Ecol.* 2014. Vol. 16. N 6. P. 288–295.
9. Ewers F.W., Fisher J.B. Variation in vessel length and diameter in stems of six tropical and subtropical lianas // *Am. J. Bot.* 1989. Vol. 76. N 10. P. 1452–1459.
10. Wyka T.P., Oleksyn J., Karolewski P., Schnitzer S.A. Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review // *Ann. Bot.* 2013. Vol. 112. N 9. P. 1667–1681.
11. Zhu S.-D., Cao K.-F. Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in southwestern China // *Plant Ecol.* 2009. Vol. 204. N 2. P. 295–304.
12. Isnard S., Silk W. K. Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century // *Am. J. Bot.* 2009. Vol. 96. N 7. P. 1205–1221.
13. Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с.
14. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.
15. Solereder H. Systematic anatomy of the dicotyledons. A handbook for laboratories of pure and applied botany. Vol. 1–2. Oxford: Clarendon Press, 1908. 1182 p.
16. Sahney M., Vibhava. Stem anatomy of medicinally important *Rumex hastatus* D. Don (Polygonaceae) // *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 2012. Vol. 8. N 2. P. 154–157.
17. Sahney M., Vibhava. Stem anatomy of *Persicaria* Mill. (Polygonaceae) // *Indian J. Plant Sci.* 2013. Vol. 2. N 4. P. 155–161.
18. Joshi A.C. The Anatomy of *Rumex* with special reference to the morphology of the internal bundles and the origin of the internal phloem in the Polygonaceae // *Am. J. Bot.* 1936. Vol. 23. N 5. P. 362–369.
19. Carlquist, S. Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations // *Aliso*. 2009. Vol. 27. N 1. P. 39–58.
20. Gutierrez M., San Miguel-Chavez R., Terrazas T. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of Southwest Mexico // *Int. J. Bot.* 2009. Vol. 5. N 4. P. 279–286.
21. Доронина А.Ю. *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love. — гречишка вьюнковая, фаллопия вьюнковая [Электронный ресурс] // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения. 2009. URL: <http://www.agroatlas.ru/ru/content/weeds>. (дата обращения 12.01.2016).

BOTANY

THE STEM ANATOMY OF SOME HERBACEOUS MEMBERS OF THE FAMILY
POLYGONACEAE JUSS.*E.V. Goremykina**, *E.A. Dinekina**Institute of Nature Sciences, Volgograd State University, Universitetskiy prosp. 100,
Volgograd, 400062, Russia;*** e-mail: goremykina.eugenia@gmail.com*

The stem anatomy of the vine *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love and self-supporting *Polygonum patulum* M. Bieb. is described. There are two groups of tracheary elements (few wide and many narrow) in the herbaceous vine xylem, and maximum vessel diameters are far greater in *Fallopia convolvulus* than in *Polygonum patulum*. Such traits are typical for woody vines and related self-supporting forms. The cambium can give rise wide vessels on the inside of the separate phloem strands in *Fallopia convolvulus*. The new vessels may replace injured ones, so they help xylem to recover from drought-induced embolism.

Key words: *herbaceous vine, steam anatomy, vessels, life-form, Polygonaceae.*

Сведения об авторах:

Горемыкина Евгения Вячеславовна — канд. биол. наук, доц. кафедры биологии Волгоградского государственного университета. Тел.: 8 (844) 244-74-01; e-mail: goremykina.eugenia@gmail.com

Динкина Елизавета Андреевна — бакалавр кафедры биологии Волгоградского государственного университета. Тел.: 8-844-244-74-01; e-mail: bot@volsu.ru