

УДК 581.4: 582.788.1: 292.485 (477)

С.В. КЛИМЕНКО¹, Е.Н. КЛИМЕНКО²

¹ Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

² Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
Украина, 01601 г. Киев, ул. Терещенковская, 2

АНАТОМИЯ ЛИСТЬЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CORNACEAE* BERCHT. ET J. PRESL В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ

Цель работы — сравнить анатомическое строение листьев представителей семейства *Cornaceae* Bercht. et J. Presl из разных географических регионов. Природный ареал видов *Cornus mas* L. и *Swida sanguinea* Opiz. — Европа, *Cornus sessilis* Torr. и *Synoxydon florida* (L.) Raf. — Северная Америка, *Cornus officinalis* Siebold & Zucc. и *Synoxydon japonica* (DC) Nakai — Восточная Азия. Установлено сходство анатомической структуры листьев исследованных видов. У всех видов дорзовентральный тип строения листа, палисадная паренхима состоит из 1–3 слоев клеток, губчатая — из овальных клеток, клеток неправильной формы и больших межклетников. Несмотря на сходство в анатомическом строении, листья отличаются по количественным показателям (размерам и количеству устьиц, их плотности на поверхности листа, размерам эпидермальных и паренхимных клеток, толщине листьев, объему межклетников). Листья всех исследованных видов, кроме *S. sanguinea*, покрыты плоскими одноклеточными T-образными двухвершинными симметричными трихомами с коротким основанием. У *S. sanguinea* трихомы нитевидные одноклеточные, расположены вдоль жилок листа. У *S. florida* трихомы покрыты кристаллами кальция карбоната, у других видов они отсутствуют, а трихомы имеют микропапиллы. Толщина листовых пластинок у исследованных видов разная: азиатские виды *C. officinalis* и *C. japonica* наиболее толстые (3–4 слоя мезофилла) по сравнению с североамериканскими и европейскими видами. Наименьшая толщина листа у *S. sanguinea*. Этот вид имеет широкий ареал и хорошо адаптировался — он засухоустойчив и зимостоек.

Изученные виды растений относятся к экологической группе ксеромезофитов—мезофитов, обладающих признаками ксерофитов. Они имеют сходное анатомическое строение, что обусловлено близкородственным систематическим положением. Количественные показатели анатомического строения растений согласуются с их адаптацией в условиях интродукции.

Ключевые слова: *Cornaceae*, *Cornus* L., *Synoxydon* Raf., *Swida* Opiz., лист, анатомия, ультраструктура поверхности.

Виды полиморфного семейства Кизиловые (*Cornaceae* Bercht. et J. Presl) в Украине мало распространены и мало изучены. Большинство видов кизиловых ценятся как декоративные и лесомелиоративные, часть из них используют как плодовые и лекарственные. Все части растений видов семейства используются как лекарственное сырье, препараты из них обладают противовоспалительным, тонизирующим и вяжущим действием. Древесина кизиловых обладает высокой прочностью, стойкая к биологическим разрушителям [6]. *Cornus mas* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz. и *S. aus-*

tralis (C.A. Mey) Roark. ex Grossh являются аборигенными для Украины видами. Ныне в Украине интродуцировано более 30 видов кизиловых разного географического происхождения (Циркумбореальная, Средиземноморская, Ирано-Туранская, Атлантически-Североамериканская флористические области). Более 15 из них рекомендованы для широкого внедрения в зеленое строительство, другие испытываются в ботанических садах и дендропарках в разных регионах Украины.

Объем семейства *Cornaceae* трактуют по-разному — 50 — 110 видов. В своей новой системе А.Л. Тахтаджян [17] в принятом им объеме считает *Cornaceae* естественным семейством

© С.В. КЛИМЕНКО, Е.Н. КЛИМЕНКО, 2016

и выделяет 6 родов с 55—60 видами. Наиболее спорным в систематике семейства остается вопрос об объеме линейевского рода *Cornus* L. Одной из важнейших работ по этому вопросу является работа А.И. Поярковой [16]. Проанализировав филогенетические связи в пределах трибы *Cornea*, она разделила гетерогенный линейевский род *Cornus* s. l. на шесть самостоятельных родов: *Afrocrania*, *Cornus*, *Cynoxylon*, *Chamaepericlymenum*, *Botrocaryum*, *Thelycerania* (ныне — *Swida* Opiz.). В роде *Cornus* обосновывают наличие двух основных эволюционных линий — красноплодную и синеплодную. В красноплодной группе выделяют три линии: несколько более обособлена линия обыкновенного кизила — *C. mas* L., *C. officinalis* Siebold & Zucc., *C. sessilis* Torr., к этой же группе А.И. Пояркова относит *C. chinensis* Wanger. Все четыре вида относятся к подроду *Macrocarpium*. *C. mas* очень близок морфологически к двум восточноазиатским видам — *C. officinalis* и *C. chinensis*. Вид *C. sessilis* из Северной Калифорнии находится эволюционно дальше от первых трех видов. Эти виды имеют разобщенный ареал. В Евразии произрастают три вида: на западе материка — *C. mas*, на юго-востоке и в центральных регионах Китая — *C. chinensis*, в Японии — *C. officinalis*. Лишь один вид этого рода — *C. sessilis* — произрастает в Северной Америке (Калифорния). Значительная часть представителей флоры Китайско-Японской подобласти имеет широкий экологический диапазон, поэтому они могут произрастать, а другие — успешно адаптироваться в регионах, значительно отличающихся по климатическим условиям [14]. Поэтому отличие отдельных климатических показателей районов природного происхождения интродуцированных видов *C. florida* (L.) Raf. и *C. japonica* (DC) Nakai и условий Правобережной Лесостепи Украины не является препятствием для их интродукции в районе исследований.

Согласно интродукционному районированию территории Украины [9] Правобережная Украина относится к Северо-Восточному интродукционному району, Правобережному интродукционному подрайону, где возможна

интродукция и широкая культура всех видов из северных районов Кавказа, Центрального и Северо-Восточного Китая, Кореи, северной части Японии, северных и центральных частей Атлантического и Тихоокеанского регионов Северной Америки. Восточная Азия по В.П. Алексееву [1] — основной центр формирования умеренной флоры северного полушария. Это первичный источник видообразования плодовых культур.

Учитывая большую ценность видов кизилевых и возможность их всестороннего использования, в 1950-х годах в Национальном ботаническом саду (НБС) имени Н.Н. Гришко НАН Украины было начато создание коллекции представителей этого семейства. Ныне в НБС произрастает более 30 видов из разных флористических областей.

В 1950-х годах был интродуцирован *Cynoxylon florida*, родиной которого являются Южная Канада и приатлантические и южные штаты центральной части Северной Америки. *C. florida* очень декоративен во время цветения благодаря крупным ярко-белым или розовым брактеем, окружающим соцветие. Осенью листья и плоды окрашиваются в красный цвет. *C. florida* культивируют в Средней Европе уже 200 лет. Он оказался достаточно зимостойким, поэтому его с успехом можно культивировать и в Украине. В Киеве этот вид обильно цветет и плодоносит уже в течение 20 лет [8].

Большого внимания заслуживает корейско-японский вид *Cornus officinalis*. Это не только декоративное растение, но и лекарственное, о чем свидетельствует его название. Он достаточно зимостоек, как и европейский вид *C. mas*, который выращивают практически по всей Украине. *C. officinalis* нетребователен к почвам, достаточно засухоустойчив.

C. sessilis в Украине не изучался и растет только в НБС. Сведений о репродуктивной способности, биологических и биохимических особенностях растений этого вида в Украине нет, поскольку он отсутствует в коллекциях ботанических садов и дендропарков.

Многолетние исследования биологических особенностей, репродуктивной способности,

зимостойкости, биохимического состава плодов и листьев, характера семенного и вегетативного размножения изучаемых видов родов *Cornus*, *Cynoxylon* и *Swida* в условиях Лесостепи Украины позволили оценить адаптивный потенциал и стратегию существования в новых условиях [6—7]. Однако микроморфология поверхности листьев и их анатомия изучены недостаточно.

Цель исследования — изучить анатомо-морфологическое строение листьев видов семейства *Cornaceae* разного географического происхождения, оценить значение анатомических показателей для адаптационной стратегии растений в условиях интродукции.

Материал и методы

Объекты нашего исследования — представители семейства *Cornaceae* из разных флористических областей: виды рода *Cornus* (*C. officinalis*, *C. mas*, *C. sessilis*), рода *Cynoxylon* (*C. florida*, *C. japonica*) и рода *Swida* (*S. sanguinea*), произрастающие в коллекции Национального ботанического сада имени Н.Н. Гришко в условиях Правобережной Лесостепи Украины.

Для исследования отбирали взрослые листья без видимых повреждений в августе 2014 г. и июне 2015 г. Из средней трети листовой пластинки вырезали участки мезофилла размером 0,5—1,0 см. Фиксацию 2,5 % глутаровым альдегидом (0,1 М какодилатный буфер, pH 7,3) проводили в течение 12 ч при комнатной температуре, постфиксацию — в 1 % OsO₄ на том же буфере в течение 12 ч при температуре +4 °С. Образцы обезживали в серии спиртов возрастающей концентрации и заливали в смесь смол эпон-аралдит. Для световой микроскопии делали полутонкие срезы (0,5—1,0 мкм) при помощи ультрамикротомы RMC MT-XL (США) [21]. Срезы окрашивали 0,12 % толуидиновым синим и изучали под микроскопом NF (Carl Zeiss, Германия) с фотонасадкой Contax 160 MT. На полученных снимках с помощью программного обеспечения Image Tool for Windows измеряли толщину листовой пластинки, высоту клеток верхнего и нижнего эпидермиса, высоту и ширину клеток палисадной

паренхимы. Рассчитывали коэффициент палисадности и парциальный объем межклетников. Измеряли 30 клеток эпидермиса и палисадной паренхимы с 3 листьев каждого вида.

Для сканирующей микроскопии высечки из средней трети листа фиксировали в 2,5 % глутаровом альдегиде (0,1 М какодилатный буфер, pH 7,4) в течение 12 ч при температуре +4 °С. Постфиксацию проводили в 1 % OsO₄ на том же буфере в течение 2 ч при комнатной температуре. Образцы обезживали в серии спиртов возрастающей концентрации, на последней стадии — гексаметилдисилазаном (Sigma, США) [19]. Высушенные образцы монтировали на столики и напыляли золотом. Изучали под микроскопом JSM-35 (Япония). На полученных фотографиях измеряли длину и ширину устьиц, их количество на 1 мм².

Для анализа экспериментальных данных использовали методы статистики [10]. Обработку данных проводили с помощью программы Statistica 8 и пакетов программ Microsoft Office 2007 (Excel 7). Определение достоверности разницы полученных данных осуществляли по критерию Стьюдента (T-test) (p=5%) для независимых выборок с нормальным распределением и по критерию Манна—Уитни (U-test) (p = 5%) для независимых выборок с ненормальным распределением. Все данные представлены в форме $M \pm m$, где M — среднее арифметическое, m — ошибка среднего арифметического.

Результаты и обсуждение

Cornus officinalis Siebold & Zucc. является аборигеном Японии, Северо-Восточного Китая и Кореи (рис. 1). В НБС *C. officinalis* выращивают в течение 25 лет. Растения в возрасте 2 лет были привезены из штата Орегон (США), где вид широко используют как декоративное растение. В условиях Киева *C. officinalis* зимостоек и выдерживает снижение температуры до -35 °С, а также проявляет признаки засухоустойчивости.

Листья округлые, округло-яйцевидные, темно-зеленые. Нижняя поверхность листа блестящая, с ржавыми пятнами кремнистых волосков.



Рис. 1. Природный ареал *Cornus officinalis* (1) и *Synoxylon japonica* (2)

Fig. 1. Natural area of *Cornus officinalis* (1) and *Synoxylon japonica* (2)

Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа заметно выпуклые, покрыты кутикулой, которая формирует непараллельные полосы. Устьица и трихомы на верхней стороне листовой пластинки отсутствуют (рис. 2, А). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг устьиц, частично захватывая смежные клетки (см. рис. 2, С). Длина и ширина устьиц составляет $(23,90 \pm 0,63)$ и $(13,35 \pm 0,8)$ мкм соответственно. Количество устьиц на 1 мм^2 — 125 (таблица).

Природный ареал *Synoxylon japonica* (DC) Nakai — это Япония, острова Хонсю, Сикоку, Кюсю и Цусима, южная и средняя части полуострова Корея (см. рис. 1). Этот вид также растет в двух провинциях Восточного Китая — Цзянсу и Чжэцзян. В НБС *S. japonica* выращивают в течение 30 лет, плодоношение отмечено на 7-8-й год интродукции.

Листья эллиптически-яйцевидные, 6—10 см длиной, 3—5 см шириной, заостренные, с

округлым основанием. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа выпуклые, покрыты кутикулой, которая формирует параллельные полосы вокруг трихом и на остальном пространстве эпидермальных клеток. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, симметричные. Их стенка покрыта бородавчатой кутикулой (см. рис. 2, В). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг трихом и волнистые полосы на поверхности эпидермальных клеток и вокруг устьиц. Трихомы по своему строению аналогичны трихомам верхней стороны листа (см. рис. 2, D). Количество трихом больше по сравнению с *C. officinalis*, то есть лист сильнее опушен. Длина и ширина устьиц — $(20,88 \pm 0,69)$ и $(11,20 \pm 0,32)$ мкм соответственно. Количество устьиц на 1 мм^2 составляет в среднем $161,00 \pm 7,26$ (см. таблицу).

Анатомические показатели листьев представителей семейства *Cornaceae* ($M \pm m$)
 Anatomical features of leaves of species of family *Cornaceae* representatives ($M \pm m$)

Вид	Толщина листа, мкм	Высота клеток верхнего эпидермиса, мкм	Высота клеток нижнего эпидермиса, мкм	Парциальный объем межклетников, %	Коэффициент палисадности, %	Высота клеток палисадной паренхимы, мкм	Ширина клеток палисадной паренхимы, мкм	Длина устьиц, мкм	Ширина устьиц, мкм	Количество устьиц на 1 мм ²
<i>Comus officinalis</i>	262,63±2,49 ^A	17,65±1,16 ^A	13,66±1,22 ^{A*}	12±0,65 ^A	47,30±1,68 ^A	25,01±1,06 ^{A*}	8,50±0,37 ^{A**}	23,9±0,63	13,35±0,8	125
<i>Cynoxylon japonica</i>	227,45±6,38 ^B	20,94±0,86 ^{B*}	11,85±0,62 ^{A**}	20,98±1,18 ^F	37,36±1,15 ^B	29,93±2,31 ^{A*}	11,55±0,60 ^{A**}	20,88±0,69	11,2±0,32	161,67± ±7,26
<i>Comus sessilis</i>	173±2,51 ^C	21,75±0,98 ^{B*}	10,92±0,76 ^{A**}	43,50±1,19 ^D	40,22±1,54 ^B	25,87±2,47 ^{A*}	14,71±0,57 ^{B**}	17,54±0,55	11,29±0,33	137,5
<i>Cynoxylon florida</i>	159,33±2,11 ^D	14,50±0,82 ^{C*}	12,57±0,77 ^{A*}	15,73±0,95 ^B	37,11±0,98 ^B	72,98±3,17 ^{B*}	25,12±1,15 ^{C**}	24,73±0,61	18,44±0,66	—
<i>Comus mas</i>	196,64±6,99 ^E	22,63±0,60 ^{B*}	12,70±0,35 ^{A**}	15,91±0,83 ^B	41,73±0,86 ^B	31,50±1,69 ^{A*}	9,69±0,41 ^{A**}	21,3±0,42	13,06±0,54	112,5± ±19,1
<i>Swida sanguinea</i>	137,3±3,63 ^F	12,64±0,6 ^{C*}	10,98±0,35 ^{A**}	33,02±1,35 ^C	34,96±1,16 ^C	31,95±1,67 ^{A*}	14,65±0,75 ^{B**}	15,42±1,57	12,11±1,49	262,5±25

Примечание: А–F — обозначение фотографий структуры поверхности и анатомии листьев на рис. 2, 3, 5, 6. Значения параметров в колонках с разными буквами в верхнем индексе (А, В, С, D, E, F) имеют статистически достоверную разницу, а значения параметров в колонках с одинаковыми буквами в верхнем индексе (А и А, В и В, и т. д.) не имеют достоверной разницы при $p \leq 0,05$. Значения параметров в строках с разными обозначениями (* и **) имеют статистически достоверную разницу, а значения параметрами обозначениями (* и *) не имеют достоверной разницы при $p \leq 0,05$.

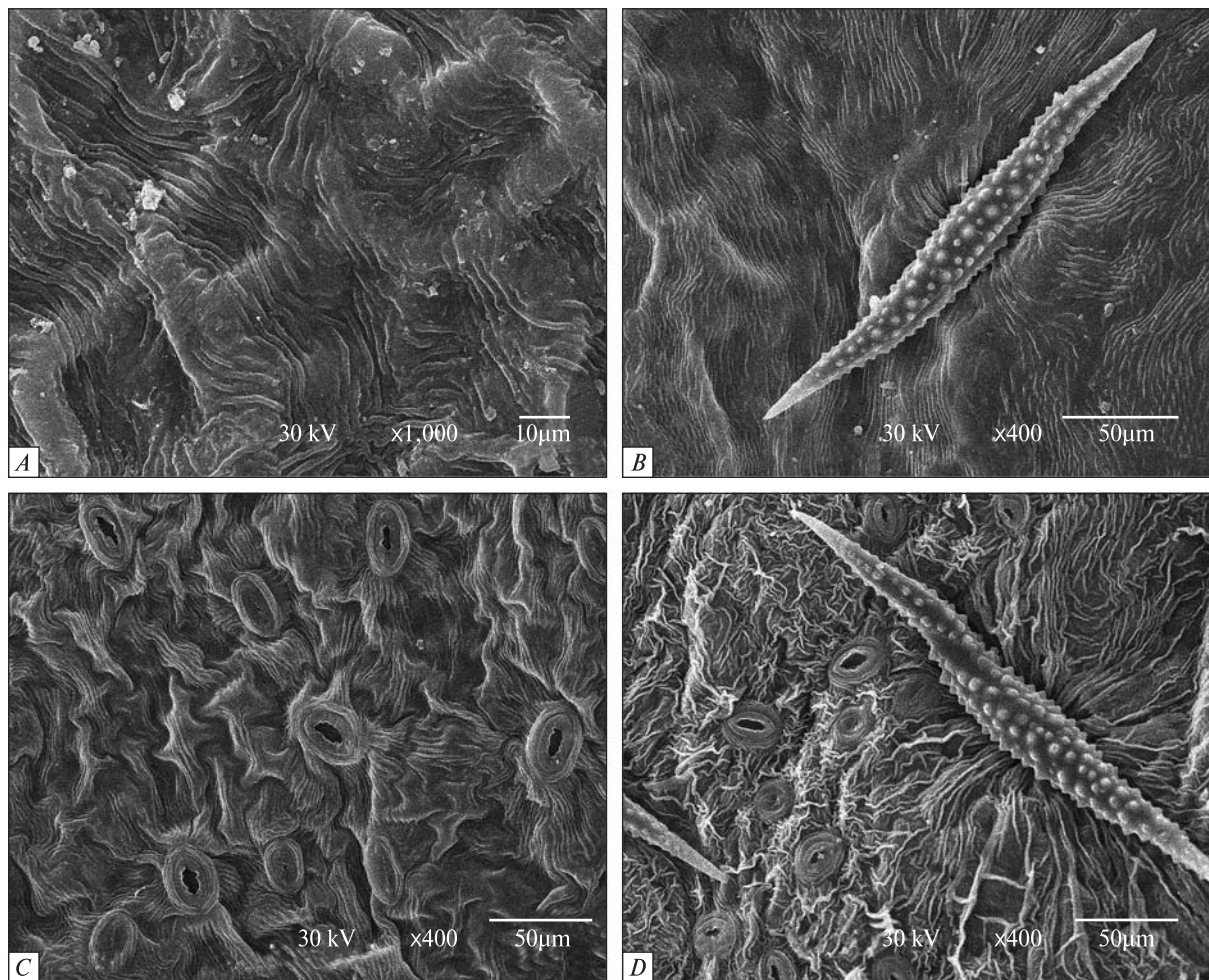


Рис. 2. Структура верхней (A, B) и нижней (C, D) поверхности листьев *Cornus officinalis* и *Synoxylon japonica*
Fig. 2. The structure of the upper (A, B) and lower (C, D) surface of *Cornus officinalis* and *Synoxylon japonica* leaves

C. officinalis и *C. japonica* имеют схожую анатомическую структуру: дорзовентральный тип строения листа, мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму (рис. 3, A, B). Верхний и нижний эпидермис состоит из одного слоя клеток овальной формы, вытянутых в тангентальном направлении и покрытых кутикулой. Клетки верхнего эпидермиса *C. japonica* имеют достоверно большую высоту ($20,94 \pm 0,86$ мкм) по сравнению с клетками *C. officinalis* ($17,65 \pm 1,16$ мкм). Клетки нижнего эпидермиса сравниваемых видов не имеют статистически достоверных отличий. Палисадная паренхима состоит из

2-3 слоев клеток, высота и ширина которых не имеет достоверных отличий у данных видов (см. таблицу). *C. officinalis* характеризуется большей толщиной листовой пластинки ($262,63 \pm 2,49$ мкм) по сравнению с *C. japonica* ($227,45 \pm 6,38$ мкм) и большим коэффициентом палисадности (отношение толщины палисадной паренхимы к толщине мезофилла) — $47,3 \pm 1,68$ и $37,36 \pm 1,15$ % соответственно, меньшим парциальным объемом межклетников (большой плотностью клеток) — $12,00 \pm 0,65$ и $20,98 \pm 1,18$ %.

Ареал *Cornus sessilis* Torr. — это Северная Америка, Калифорния (рис. 4). НБС получил

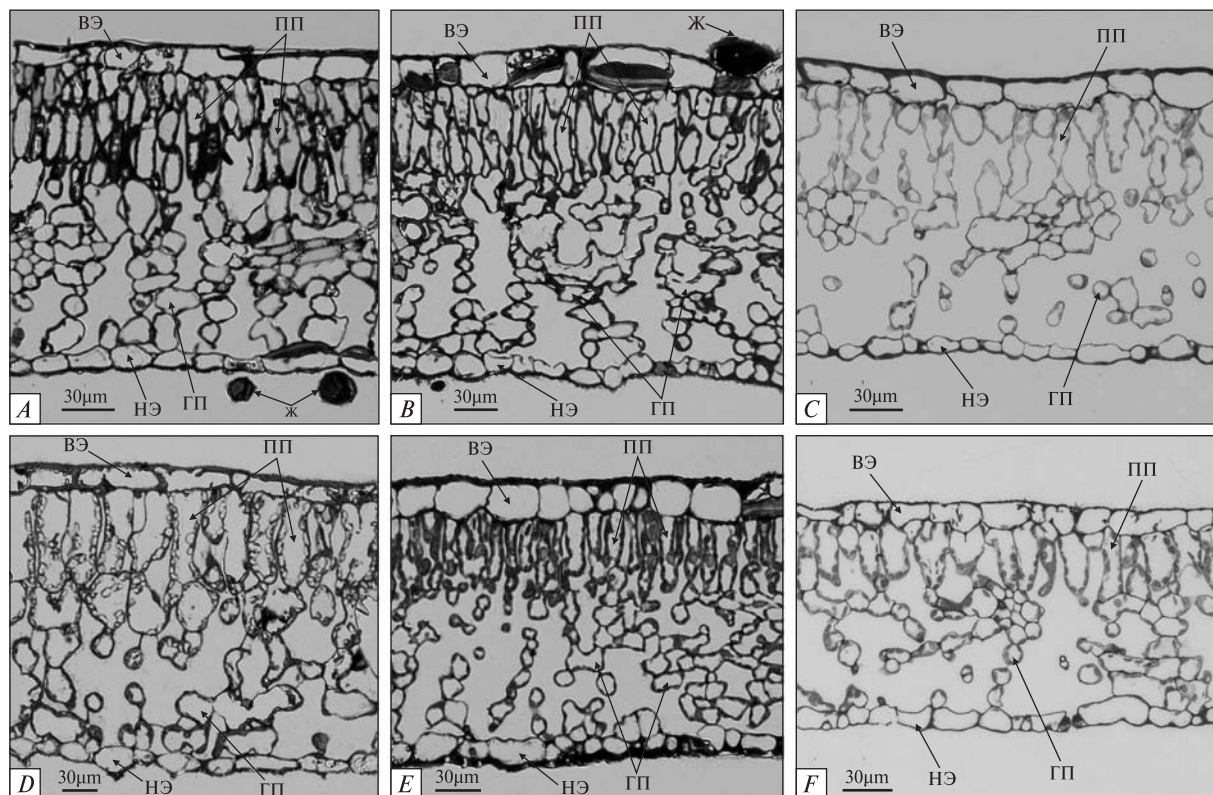


Рис. 3. Анатомия листьев *Cornus officinalis* (A), *Cynoxylon japonica* (B), *Cornus sessilis* (C), *Cynoxylon florida* (D), *Cornus mas* (E), *Swida sanguinea* (F): ВЭ — верхний эпидермис; НЭ — нижний эпидермис; ПП — палисадная паренхима; ГП — губчатая паренхима, Ж — железка

Fig. 3. Anatomy of *Cornus officinalis* (A), *Cynoxylon japonica* (B), *Cornus sessilis* (C), *Cynoxylon florida* (D), *Cornus mas* (E), *Swida sanguinea* (F) leaves: ВЭ — upper epidermis; НЭ — lower epidermis; ПП — palisade parenchyma; ГП — spongy parenchyma, Ж — gland

семена этого вида кизила в 2003 г. из штата Орегон (США). Растения хорошо растут, но еще не плодоносят, так как в 2011 г. пострадали от мороза.

Листья эллиптически-яйцевидной формы, 5–7 см длиной, сверху светло-зеленые, снизу слабо опушенные. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа выпуклые, покрыты кутикулой, которая формирует незначительное количество параллельных полос вокруг трихом. Остальное пространство эпидермальных клеток гладкое. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, ассиметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой. Устьица на адаксиаль-

ной стороне листовой пластинки отсутствуют (рис. 5, A). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг устьиц, частично захватывая смежные клетки. На поверхности части эпидермальных клеток кутикула остается гладкой. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, ассиметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой (см. рис. 5, C). Длина и ширина устьиц составляет $(17,54 \pm 0,55)$ и $(11,29 \pm 0,33)$ мкм соответственно. Количество устьиц на 1 мм^2 — 137,5 (см. таблицу).

Природный ареал вида *Cynoxylon florida* (L.) Raf. — юго-восточные регионы США (штаты



Рис. 4. Природный ареал *Cornus sessilis* (1) и *Cynoxylon florida* (2)

Fig. 4. Natural area of *Cornus sessilis* (1) and *Cynoxylon florida* (2)

Северная и Южная Каролина, Джорджия, Флорида) (см. рис. 4). В НБС этот вид кизила цветет и плодоносит в течение 20 лет, выдерживает низкие температуры зимой. Листья эллиптические, цельнокрайние, без прилистников, с 3–5 дуговидными параллельными жилками, темно-зеленые сверху и беловатые снизу. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа не выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг трихом и волнистые на остальном пространстве эпидермаль-

ных клеток. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, симметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой. Устьица на адаксиальной стороне листовой пластинки отсутствуют (см. рис. 5, B). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг устьиц. На поверхности эпидермальных клеток кутикула формирует сосочки. Часть трихом плоские (они не

приподняты над поверхностью), часть — приподняты над поверхностью. Все трихомы двухвершинные, с коротким основанием, симметричные. Встречаются нитевидные трихомы. Все трихомы одноклеточные, их стенка покрыта бородавчатой кутикулой (см. рис. 5, D). Длина и ширина устьиц составляет $(24,73 \pm 0,61)$ и $(18,44 \pm 0,66)$ мкм соответственно. Из-за наличия выростов кутикулы, которые прикрывают устьица, их количество на 1 мм^2 посчитать не возможно.

C. sessilis и *C. florida* также имеют схожую анатомическую структуру: дорзовентральный тип строения листа, мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. Верхний и нижний эпидермис состоят из одного слоя клеток овальной формы, вытянутых в тангентальном направлении и покрытых кутикулой (см. рис. 3, C, D). Клетки верхнего эпидермиса *C. florida* имеют достоверно большую высоту ($(21,75 \pm 0,98)$ мкм) по сравнению с клетками *C. sessilis* ($(14,50 \pm 0,82)$ мкм). Клетки нижнего эпидермиса сравниваемых видов не имеют статистически достоверных отличий (см. таблицу). Палисадная паренхима состоит из одного слоя клеток, высота и ширина которых значительно больше у *C. florida* (см. таблицу). *C. sessilis* характеризуется большей толщиной листовой пластинки ($(173 \pm 2,51)$ мкм) по сравнению с *C. florida* ($(159,33 \pm 2,11)$ мкм) и большим парциальным объемом межклетников (меньшей плотностью клеток) — $(43,50 \pm 1,19)$ и $(15,73 \pm 0,95)$ % соответственно. Коэффициент палисадности у сравниваемых видов не имеет статистически достоверных отличий (см. таблицу).

Ареал *Cornus mas* L. занимает Центральную и Северо-Восточную Европу и юго-запад Азии [18]. В Украине данный вид в природных условиях произрастает в Крыму, на юго-востоке Правобережной Лесостепи, в Западной Лесостепи, Приднестровье, отдельные его местонахождения зафиксированы в Закарпатье и Прикарпатье [3]. Листья простые, цельнокрайние, сизо-зеленые. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа немного выпуклые. Кутикула формирует параллельные

полосы вокруг трихом и волнистые на остальном пространстве эпидермальных клеток. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, ассиметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой. Устьица на верхней стороне листовой пластинки отсутствуют (см. рис. 6, A). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа *C. mas* выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг устьиц, частично захватывая смежные клетки (см. рис. 6, C). Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, симметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой. Длина и ширина устьиц составляет $(21,30 \pm 0,42)$ и $(13,06 \pm 0,54)$ мкм соответственно. Количество устьиц на 1 мм^2 — $112,5 \pm 19,1$ (см. таблицу).

Ареал *Swida sanguinea* (L.) Opiz. очень широкий и расположен в пределах Европы и Западной Азии. Северная его граница пересекает среднюю часть Великобритании и южную Скандинавию. Листья широкоэллиптические или яйцевидные, 4—10 см длиной, 2—6 см шириной, заостренные. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны листа не выпуклые. Кутикула формирует параллельные полосы вокруг трихом и волнистые на остальном пространстве эпидермальных клеток. Трихомы плоские (не приподняты над поверхностью), одноклеточные, двухвершинные, с коротким основанием, симметричные. Стенка волосков покрыта бородавчатой кутикулой. Устьица на верхней стороне листовой пластинки отсутствуют (см. рис. 6, B). Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа слегка выпуклые. Кутикула гладкая на всей поверхности листа. Трихомы нитевидные, одноклеточные, расположены вдоль жилок листа (см. рис. 6, D). Длина и ширина устьиц составляет $(15,42 \pm 1,57)$ и $(12,11 \pm 1,49)$ мкм соответственно. Количество устьиц на 1 мм^2 — $262,5 \pm 25,0$ (см. таблицу).

C. mas и *S. sanguinea* имеют схожую анатомическую структуру: дорзовентральный тип строения листа, мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму.

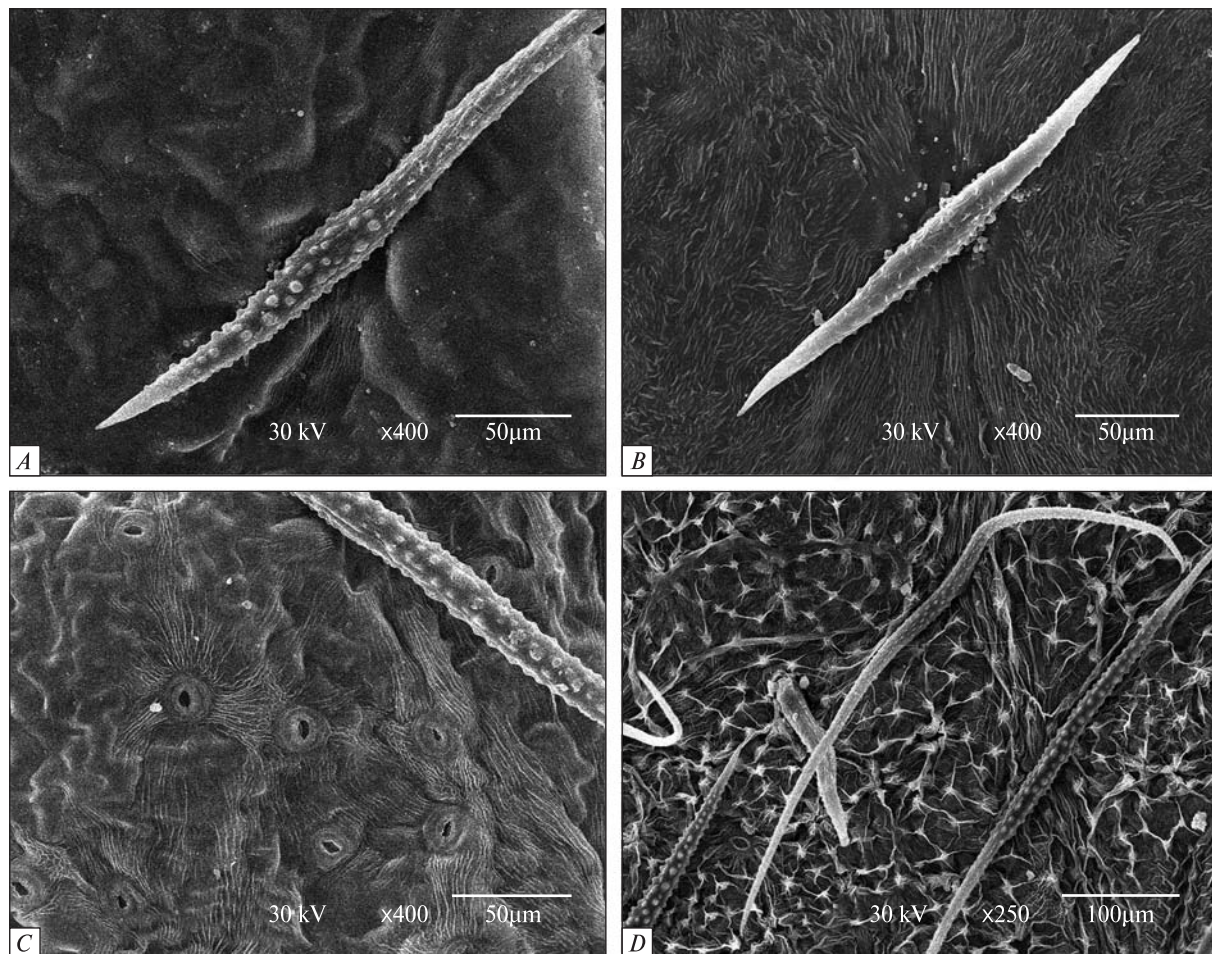


Рис. 5. Структура верхней (A, B) и нижней (C, D) поверхности листьев *Cornus sessilis* и *Cynoxylon florida*
Fig. 5. The structure of the upper (A, B) and lower (C, D) surface of *Cornus sessilis* and *Cynoxylon florida* leaves

Верхний и нижний эпидермис состоят из одного слоя клеток овальной формы, вытянутых в тангентальном направлении и покрытых кутикулой (см. рис. 3, E, F). Клетки верхнего эпидермиса *C. mas* имеют достоверно большую высоту ($22,63 \pm 0,60$ мкм) по сравнению с клетками *S. sanguinea* ($12,64 \pm 0,60$ мкм). Клетки нижнего эпидермиса сравниваемых видов не имеют статистически достоверных отличий. Палисадная паренхима состоит из одного слоя клеток, высота которых не имеет достоверных отличий у сравниваемых видов. Ширина клеток палисадной паренхимы достоверно больше у *S. sanguinea* (см. таблицу).

C. mas характеризуется большей толщиной листовой пластинки ($196,64 \pm 6,99$ мкм) по сравнению с *C. florida* ($137,30 \pm 3,63$ мкм) и меньшим парциальным объемом межклетников (большей плотностью клеток) — $15,91 \pm 0,83$ и $33,02 \pm 1,35$ % соответственно. Коэффициент палисадности у сравниваемых видов не имеет статистически достоверных отличий (см. таблицу).

Все изученные виды имеют сходное анатомическое строение листа, хотя происходят из разных географических зон. Верхний и нижний эпидермис состоит из одного слоя овальных клеток, устьица находятся на нижней стороне, лист покрыт кутикулой и трихомами. Лист имеет дорзовентральное строение: пали-

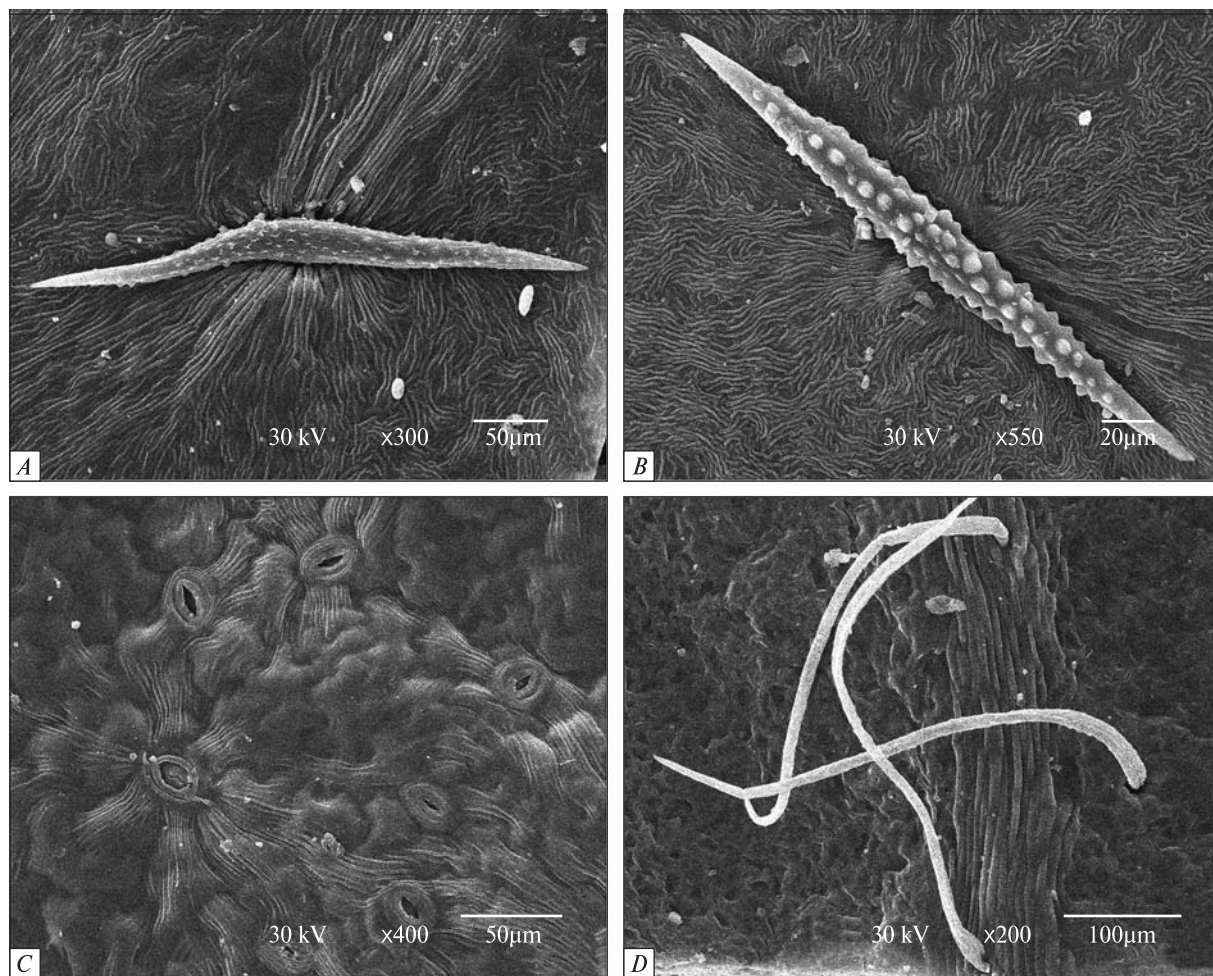


Рис. 6. Структура верхней (A, B) и нижней (C, D) поверхности листьев *Cornus mas* и *Swida sanguinea*
Fig. 6. The structure of the upper (A, B) and lower (C, D) surface of *Cornus mas* and *Swida sanguinea* leaves

садная паренхима состоит из 1–3 слоев клеток, губчатая — из овальных клеток, клеток неправильной формы и больших межклетников. Несмотря на сходство в анатомическом строении листья отличаются по количественным показателям: размерам и количеству устьиц, количеству трихом, размерам эпидермальных клеток и клеток мезофилла, толщине пластинки, коэффициенту палисадности.

Листья всех исследованных видов отличаются по размерам устьиц и их плотности на поверхности листа: размеры замыкающих клеток устьичного аппарата варьируют от $(15,42 \pm 1,57) \times (12,11 \pm 1,49)$ мкм у *S. sanguinea*

до $(24,73 \pm 0,61) \times (18,44 \pm 0,66)$ мкм у *C. florida*. Максимальная плотность устьиц $(262,5 \pm 25,0)$ на 1 мм^2 — *S. sanguinea*, минимальная $(112,5 \pm 19,1)$ — у *C. mas*. Плотность расположения устьиц у *C. florida* измерить не удалось из-за большого количества папилл, прикрывающих устьица. Также следует учитывать, что размеры устьиц могут варьировать в зависимости от возраста листа и его положения на растении [13]. По размерам клеток верхнего эпидермиса исследованные виды можно разделить на группу с крупными клетками (*C. japonica*, *C. sessilis*, *C. mas*) и группу с мелкими клетками (*S. sanguinea*, *C. florida*). *C. officinalis* занимает промежу-

точное положение (см. таблицу). Размеры клеток нижнего эпидермиса не имеют статистически достоверных отличий у всех видов. Для нижней стороны листа характерны более выпуклые эпидермальные клетки [20].

Поверхность листьев всех исследованных видов покрывают кроющие одноклеточные Т-образные трихомы. У *C. florida* трихомы покрыты кристаллами кальция карбоната [20] (см. рис. 5, C, D), у остальных видов кристаллы кальция карбоната и кальция оксалата отсутствуют, их трихомы имеют микропапиллы. Ножка трихомы очень короткая и лежит в плоскости клеток эпидермиса, поэтому сложно идентифицируется при сканирующей электронной микроскопии. Известно, что кроющие трихомы защищают растения от перегрева, излишней транспирации и поедания животными, хотя функция кроющих волосков в течение жизни меняется. Самые молодые волоски, образующиеся до формирования устьичного аппарата и имеющие тонкую оболочку и слабо развитую кутикулу, обычно хорошо транспирируют. После того, как эта функция переходит к устьицам, оболочки волосков и кутикула утолщаются, протопласты отмирают, полости клеток заполняются воздухом [12]. Известно, что при росте листа и его старении количество трихом изменяется (уменьшается) [20]. Максимальное количество трихом отмечено у *C. florida*. У этого вида также имеются папиллы — невысокие, широкие выросты эпидермальных клеток, которые прикрывают устьица и создают бархатистую поверхность листа, защищающую растение от перегрева. Полученные данные согласуются с местом происхождения этого вида — штат Флорида (США) с большим количеством инсоляции (2400—3200 ч) и самым высоким средним количеством осадков. Этим фактом также объясняется меньшие в 1,8 раза размеры клеток эпидермиса *C. florida* по сравнению с исследованными видами родов *Cornus* и *Synoxylon* из менее засушливых мест обитаний. Наименьшее количество трихом зафиксировано у *C. officinalis*. У всех исследованных видов верхняя сторона листовой пла-

стинки имеет меньшее количество трихом, чем нижняя (данные не указаны в таблице).

Таким образом, отличия в микроморфологии верхней и нижней стороной листа как качественные, так и количественные. Отличия в микроморфологии поверхности листа видов кизила могут быть как адаптациями к географическим условиям, так и видовыми особенностями. Признаки поверхности могут отражать адаптацию растения к условиям окружающей среды и/или защиту от поедания насекомыми или млекопитающими.

Все исследованные виды имеют разную толщину листовой пластинки, что отражает как видовые особенности, так и признаки адаптации к климатическим условиям их местобитаний. Азиатские виды *C. officinalis* и *C. japonica* имеют наиболее толстые листовые пластинки за счет большего количества слоев мезофилла (3-4 слоя) и крупных клеток верхнего эпидермиса по сравнению с североамериканскими и европейскими видами. Наименьшая толщина листовой пластинки характерна для *S. sanguinea*. Данный вид имеет широкий ареал в Европе, может встречаться в северных широтах и является морозостойким, на что указывают и другие анатомические признаки листа: небольшие линейные размеры устьиц и высокая плотность их расположения, мелкоклеточность как эпидермиса, так и палисадной паренхимы. Аналогичные признаки морозостойкости описаны у многих растений. Например, у 21 % сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): высокий уровень морозостойкости достоверно коррелировал с большей плотностью устьиц и меньшей длиной замыкающих клеток [11]. Листовая пластинка *C. florida* имеет небольшую толщину за счет мелких клеток эпидермиса и небольшого парциального объема межклетников, но в отличие от *S. sanguinea* данный вид произрастает во Флориде и описанные признаки вызваны приспособлением к засушливым условиям местообитания. Интересно, что *C. florida* обладает наибольшими (в 1,5—2,8 раза) линейными размерами клеток палисадной паренхимы среди исследованных видов. Остальные виды имеют одинаковые по

высоте клетки мезофилла, незначительно отличающиеся по ширине (см. таблицу).

Коэффициент палисадности наибольший у *C. officinalis*, наименьший — у *S. sanguinea*. У остальных видов данный показатель достоверно не отличался.

Все описанные виды имеют анатомические признаки, характерные для мезофитов: четкая дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую паренхиму, небольшое количество слоев палисадной паренхимы, низкий (30—40 %) или средний (40—50 %) коэффициент палисадности, рыхлая губчатая паренхима, наличие устьиц только на нижней стороне листа [15]. При этом все виды имеют достаточно толстую кутикулу и покрыты трихомами, что характерно для ксерофитов. У *C. sessilis* и *C. florida*, произрастающих в более засушливых местообитаниях (штаты Калифорния и Флорида) с большим количеством солнечных дней и достаточно высокой температурой воздуха, признаки ксероморфности выражены несколько сильнее: больше трихом и папилл, небольшие размеры клеток эпидермиса, многослойность палисадной паренхимы.

Таким образом, изученные растения относятся к экологической группе ксеромезофитов—мезофитов, обладающих признаками ксерофитов. Поскольку виды произрастают на хорошо освещенных местообитаниях, то признаки ксероморфности одновременно являются признаками световой структуры [2], хотя, по мнению М.Г. Буиновой и соавт. [4], коэффициент палисадности 30—50 % характерен для листьев растений, выросших при недостаточной освещенности.

Растения, находящиеся под постоянным влиянием окружающей среды и изменения климатических условий, приспособляются, изменяя сроки вегетации, органического и вынужденного покоя, ритм процессов роста и развития. Не остаются неизменными и морфолого-анатомические особенности растений, в той или иной степени отражая процессы адаптации в новых условиях произрастания. Как показали наши исследования анатомо-морфологической структуры листьев представителей семей-

ства *Cornaceae*, интродуцированных из Северной Америки и Восточной Азии, а также аборигенных видов они имеют анатомические признаки ксеромезофитов.

В лесной и лесостепной зонах Украины сухие местообитания находятся в исключительных условиях: на южно-экспонированных склонах, сухих песчаных откосах и других прогреваемых местах. В условиях НБС интродуцированные растения получают достаточно влаги за счет искусственного орошения и таким образом по сравнению с местами их природного происхождения у данных растений усиливаются черты мезоморфности [15]. Растения успешно адаптировались в условиях Лесостепи Украины, проходят все циклы развития и плодоносят. Стабильность состояния растений, основанная на адаптивности, — важнейший показатель устойчивости и способности растений к развитию без заметных деструктивных нарушений на фоне многочисленных факторов окружающей среды [5].

1. Алексеев В.П. Растительные ресурсы Китая / В.П. Алексеев. — Л.: Наука, 1935. — 236 с.
2. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. — 206 с.
3. Бродович Т.М. Атлас дерев та кущів Заходу України / Т.М. Бродович. — Львів: Б.В., 1973. — 240 с.
4. Буинова М.Г. Анатомия листа растений Забайкалья / М.Г. Буинова, Н.К. Бадмаева, Л.К. Бардунова. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2002. — 152 с.
5. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений / А.А. Жученко. — Кишинев: Штиинца, 1988. — С. 162—364.
6. Клименко С.В. Кизил на Украине / С.В. Клименко. — К.: Наук. думка, 1990. — 175 с.
7. Клименко С.В. Кизил. Сорты в Украине / С.В. Клименко. — К.: Фитосоциоцентр, 2006. — 32 с.
8. Клименко С.В. Интродукция и селекция южных новых и нетрадиционных плодово-ягодных растений в Национальном ботаническом саду Украины: история, итоги, перспективы / С.В. Клименко // Матер. I Междун. науч.-практ. конф. «Нетрадиционные, новые и забытые виды растений: научные и практические аспекты культивирования». — К.: Книгоноша, 2013. — С. 56—64.
9. Кохно Н.А. Теоретические основы и опыт интродукции древесных растений в Украине / Н.А. Кохно, А.М. Курдюк. — К.: Наук. думка, 1994. — 186 с.

10. *Лакин Г.Ф.* Биометрия / Г.Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
11. *Ламари Н.П.* Взаимосвязь стоматографических характеристик листа с морозостойкостью генотипов пшеницы мягкой / Н.П. Ламари, В.И. Файт, О.И. Нагуляк // 36. науч. пр. СТИ-НЦНС. — 2014. — № 24 (64). — С. 6—19.
12. *Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. — М.: Едиториал УРСС, 2001. — 528 с.
13. *Матвеева Т.С.* Полиплоидные декоративные растения. Однодольные / Т.С. Матвеева. — Л.: Наука, 1980. — 300 с.
14. *Плотникова Л.С.* Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической подобласти в Москве / Л.С. Плотникова. — М.: Наука, 1971. — 133 с.
15. *Поплавская Г.И.* Экология растений / Г.И. Поплавская. — М.: Советская наука, 1948. — 295 с.
16. *Пояркова А.И.* Сем. Кизиловые — *Cornaceae* Link. / А.И. Пояркова // Флора СССР. — М.: Л., 1951. — Т. 17. — С. 315—348.
17. *Тактаджян А.Л.* Система Магнолиофитов / А.Л. Тактаджян. — Л.: Наука, 2009. — 439 с.
18. *Browicz K.* Chronology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions / K. Browicz, J. Zielinski. — Warsaw, Polish Academy of Sciences, Institute of Dendrology, Polish Scientific Publishers, 1982. — 87 p.
19. *Electron microscopy: methods and protocols.* — Humana Press Inc., 2007. — 608 p.
20. *Hardin J.W.* Foliar micromorphology of *Cornus* / J.W. Hardin, Z.E. Murrell // Journal of the Torrey Botanical Society. — 1997. — Vol. 124 (2). — P. 124—139.
21. *Reynolds E.S.* The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy / E.S. Reynolds // J. Cell Biol. — 1963. — Vol. 17. — P. 208—212.
6. *Klymenko, S.V.* (1990), Kyzyl na Ukraine [Dogwood in Ukraine]. Kyiv, Naukova dumka, 175 p.
7. *Klymenko, S.V.* (2006), Kyzyl. Sorta v Ukrainie [Dogwood varieties in Ukraine]. Kyiv, Fytosotsyosentr, 32 p.
8. *Klymenko, S.V.* (2013), Yntroduktsiya y selektsiia yuzhnykh novykh y netradytsyonnykh plodovo-iahodnykh rastenyi v Natsyonalnom botanycheskom sadu Ukrainy: ystoriya, ytohy perspektyvy [Introduction and selektsiya of the new southern and non-traditional fruit plants at the National Botanic Garden of Ukraine: history, results, prospects]. Kyiv, Knyhonosha, pp. 56—64.
9. *Kokhno, N.A. and Kurdjuk, A.M.* (1994), Teoretycheskye osnovy y opyt yntroduktsyy drevesnykh rastenyi v Ukrainie [Theoretical bases and experience of the woody plant introduction in Ukraine]. Kyiv, Naukova dumka, 186 p.
10. *Lakin, G.F.* (1990), Biometrija [Biometrics]. Moskva, Nauka, 352 p.
11. *Lamari, N.P., Fajt, V.I. and Naguljak, O.I.* (2014), Vzaimosvjaz stromatograficheskikh harakteristik lista s morozostojkostju genotipov pshenicy mjagkoj [The relationship of the stromatografic characteristics of the leaf with the soft wheat genotypes frost resistance]. Zbirnyk naukovykh prac STI-NCNS [Collected Works of CTI-NTSNS], N 24, pp. 6—19.
12. *Lotova, L.Y.* (2001), Morfologija y anatomyja vysshyh rastenyj [The morphology and anatomy of higher plants]. Moskva, Edytoryal URSS, 528 p.
13. *Matveeva, T.S.* (1980), Polyploidnye dekoratyvnye rastenyja. Odnodolnye [Polyploid ornamentals. Monocotyledones]. Leningrad, Nauka, 300 p.
14. *Plotnykova, L.S.* (1971), Yntroduktsiya drevesnykh rastenyi Kytaisko-Iaponskoi florystycheskoi podoblasty v Moskve [Introduction of the woody plants of Chinese-Japanese floral subregion in Moscow]. Moskva, Nauka, 133 p.
15. *Poplavskaja, G.I.* (1948), Ekologija rastenyj [Plant ecology]. Moskva, Sovetskaja nauka, 295 p.
16. *Poiarkova, A.Y.* (1951), Sem. Kyzylovyje — *Cornaceae* Link. [Fam. Dogwood — *Cornaceae* Link.]. Moskva, Leningrad, pp. 315—348.
17. *Takhtadzhian, A.L.* (1987), Systema Mahnolyofytov [System of Magnoliofits]. Leningrad, Nauka, 439 p.
18. *Browicz, K. and Zielinski J.* (1982), Chronology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions. Polish Academy of Sciences, Institute of Dendrology, Polish Scientific Publishers, Warsaw, Poland, 87 p.
19. *Electron microscopy: methods and protocols.* Humana Press Inc., 2007, 608 p.
20. *Hardin, J.W. and Murrell, Z.E.* (1997), Foliar micromorphology of *Cornus* Journal of the Torrey Botanical Society, vol. 124 (2), pp. 124—139.
21. *Reynolds, E.S.* (1963), The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy J. Cell Biol., vol. 17, pp. 208—212.

Рекомендовала к печати Л.И. Буюн
Поступила в редакцию 01.06.2016 г.

С.В. Клименко¹, О.М. Клименко²

¹ Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, Україна, м. Київ

² Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Україна, м. Київ

АНАТОМІЯ ЛИСТКІВ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *CORNACEAE* BERCHT. ET J. PRESL В УМОВАХ ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Мета роботи — порівняти анатомічну будову листків представників родини *Cornaceae* Bercht. et J. Presl з різних географічних регіонів. Природний ареал видів *Cornus mas* L. та *Swida sanguinea* Opiz. — Європа, *Cornus sessilis* Torr. і *Cynoxylon florida* (L.) Raf. — Північна Америка, *Cornus officinalis* Sieb. et Zuss. та *Cynoxylon japonica* (DC) Nakai — Східна Азія. Встановлено подібність анатомічної структури листків досліджених видів. У всіх видів дорзовентральний тип будови листка, палисадна паренхіма складається із 1–3 шарів клітин, губчаста — з овальних клітин, клітин неправильної форми та великих міжклітинників. Незважаючи на схожість анатомічної будови, листки відрізняються за кількісними показниками (розмірами і кількістю продихів, їх щільністю на поверхні листка, розмірами епідермальних та паренхімних клітин, товщиною листків, об'ємом міжклітинників). Листки всіх досліджених видів, окрім *S. sanguinea*, вкриті плоскими одноклітинними Т-подібними двохвершинними симетричними трихомами з короткою основою. *S. sanguinea* має ниткоподібні одноклітинні трихоми, розташовані вздовж жилок листка. У *C. florida* трихоми вкриті кристалами кальцію карбонату, у решти видів вони відсутні, а трихоми мають мікропапіли. Товщина листової пластинки у досліджених видів різна: азійські види *C. officinalis* і *C. japonica* товстіші (3–4 шари мезофілу) порівняно з північноамериканськими та європейськими видами. Найменша товщина листка у *S. sanguinea*. Цей вид має широкий ареал і добре адаптувався — він посухостійкий та зимостійкий.

Досліджені види рослин належать до екологічної групи ксеромезофітів—мезофітів, які мають ознаки ксерофітів. Вони мають схожу анатомічну будову, що зумовлено близькосторідним систематичним положенням. Кількісні показники анатомічної будови рослин узгоджуються з їх адаптацією в умовах інтродукції.

Ключові слова: *Cornaceae*, *Cornus* L., *Cynoxylon* Raf., *Swida* Opiz., листок, анатомія, ультраструктура поверхні.

S.V. Klymenko¹, E.N. Klymenko²

¹ M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

² N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

LEAVES ANATOMY OF FAMILY *CORNACEAE* BERCHT. ET J. PRESL REPRESENTATIVES UNDER CONDITIONAL OF FOREST-STEPPE OF UKRAINE

The objective — to compare of the leaves anatomy of the family *Cornaceae* Bercht. et J. Presl representatives from different geographic regions. The species *Cornus mas* L. and *Swida sanguinea* Opiz. are originated from Europe, *Cornus sessilis* Torr. and *Cynoxylon florida* (L.) Raf. — from North America, *Cornus officinalis* Sieb. et Zuss. and *Cynoxylon japonica* (DC) Nakai — from East Asia. We determined the similar anatomy of evaluated plants leaves. All species have dorsoventral type of leaf structure. The palisade parenchyma consists of 1–3 layers of cylindrical cells; the spongy parenchyma consists of oval cells, irregular shape cells, and intercellular spaces. In spite of similarity of the leaf anatomy all leaves are different in the quantitative parameters: size and amount of stomata, their density on the leaf surface, size of epidermal and parenchyma cells, leaf thickness, volume of intercellular area. The leaves of all discovered species except *S. sanguinea* are covered by flat, unicellular, T-shaped, 2-armed, symmetrical trichomes with short basal stalk. *S. sanguinea* has filiform, unicellular trichomes that placed along leaf veins. *C. florida* trichomes have the protruding calcium carbonate crystals. Trichome arms of other species usually have the micro-papillae on their surface. The leaf thicknesses of all discovered species are different. Asian species (*C. officinalis* and *C. japonica*) have the thickest leaf blades with 3–4 layers of mesophyll cells and large epidermal cells compared with European and American species. *S. sanguinea* is a species with wide habitat and good adaptation properties: that plant is drought and frost resistant, and has the least leaf thickness among all studied species.

All discovered species belong to the ecological group of xeromesophytes — the mesophyte plants those have xerophytic features. They have similar anatomy, what can be explained by their closely-related systematic location. The quantitative anatomy features of plants are consistent with their adaptation in introduction terms.

Key words: *Cornaceae*, *Cornus* L., *Cynoxylon* Raf., *Swida* Opiz., leaf, anatomy, ultrastructure of surface.