DOI
10.30901/2227-8834-2018-1-43-53

УДК 582.998:581.5(477.75)

С. И. Тукач,
З. К. Клименко

ФГБУН «Никитский Ботанический
Сад – Национальный научный
Центр РАН»,
298648, Россия, Республика
Крым, Ялта, пгт. Никита,
Никитский спуск, 52
e-mail: karpenko-sv@mail.ru

Ключевые слова:

род *Zinnia* L., *Z. peruviana* L.,
Z. violacea Cav.,
Z. haageana Regel., анатомо-
морфологическое строение,
анатомия листа, анатомия
стебля, водный дефицит,
засухоустойчивость

Поступление:

10.10.2017

Принято:

21.03.2018

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ZINNIA* L. В КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЫ КРЫМА

Актуальность. Одним из направлений в оценке адаптационных стратегий растений при абиотических стрессовых воздействиях является изучение физиологических процессов и анатомо-морфологической структуры. В связи с этим была поставлена цель – оценить комплекс анатомических и физиологических особенностей, обеспечивающих приспособленность к аридному климату, сходному с климатом Предгорного Крыма у интродуцированных из Северной, Центральной и Южной Америки видов *Zinnia peruviana* L., *Z. haageana* Regel. и *Z. violacea* Cav. **Материал и методы.** Объектами исследований послужили три вида рода *Zinnia* L. Изучение морфолого-анатомического строения проводилось на временных препаратах поперечных срезов стебля и листа, изготовленных по общепринятой методике. Засухоустойчивость оценивали в соответствии с показателем водного дефицита, установленного по методике Литвинова. **Результат и обсуждение.** Комплексное исследование анатомо-морфологической структуры вегетативных органов и физиологических основ засухоустойчивости представителей рода *Zinnia* позволило выявить наиболее устойчивый к недостатку влагообеспеченности вид *Z. violacea*, который характеризуется показателем водного дефицита менее 10% – 4,6%, и ксероморфными признаками в строении листа и стебля: густое опушение стебля, сокращение числа устьиц на верхней и нижней эпидерме листа, утолщенные наружные стенки клеток эпидермы, покрытые кутикулой, более развитой механической тканью, что позволяет виду лучше выдерживать засушливые условия Предгорного Крыма. **Заключение.** Выявленные ксероморфные признаки в строении листа и стебля представителей рода *Zinnia* позволяют им приспособиться к лимитирующим факторам среды Предгорного Крыма – повышенной сухости и низкой относительной влажности воздуха, иссушающим ветрам, высокой инсоляции.

DOI
10.30901/2227-8834-2018-1-43-53

ORIGINAL ARTICLE

S. I. Tukach,
Z. K. Klimenko

Nikita Botanical Garden – National
Scientific Center of the Russian
Academy of Sciences, 52, Nikitsky
Spusk, Nikita Town, Yalta, 298648,
Republic of Crimea, Russian
Federation,
e-mail: karpenko-sv@mail.ru

Key words:

Z. peruviana L., *Z. violacea* Cav.,
Z. haageana Regel., the genus
Zinnia L., anatomic and
morphological structure,
anatomy of the leaf, anatomy
of the stem, water scarcity,
drought resistance

Received:

10.10.2017

Accepted:

21.03.2018

EVALUATION OF THE APRICOT GENE POOL IN THE SOUTHERN URALS

Background. One of the areas in the assessment of adaptation strategies in plants under abiotic stress conditions is a study of their physiological and anatomic/morphological structure. In this regard, the goal was to evaluate the complex of anatomic and physiological features of the species introduced from the Northern, Central and South Americas: *Zinnia peruviana* L., *Z. haageana* Regel., and *Z. violacea* Cav. – those that ensure their adaptability to the climatic conditions of the foothill zone of the Crimea. **Materials and methods.** The objects of study were three species of the genus *Zinnia* L. The study of the morphological and anatomic structure was carried out on temporary preparations from cross sections of stems and leaves by the conventional method. Water scarcity was assessed by the water deficit index according to the method of Litvinov. **Results.** A comprehensive study of the anatomic/morphological structure of the vegetative organs and physiological bases of drought resistance of the genus *Zinnia* L. helped to identify *Z. violacea* Cav. as a species more resistant to a lack of moisture. It is characterized by a water deficit index less than 10% – 4.6%, and by xeromorphic features in the structure of the leaf and stem: dense pubescence of the stem, reduced number of stomata on the upper and lower epidermis of the leaf, thickened external cell walls in the epidermis covered with cuticle, and more developed mechanical tissue which allows this species to better adapt to the climatic conditions of the Crimean foothill zone. **Conclusion.** The xeromorphic features identified in the anatomy of the leaf and stem in *Zinnia* spp. enable them to build up an adaptive strategy associated with the limiting factors of the environments and climate of the foothill zone of the Crimea: increased dryness and low relative air humidity, drying winds, aridity, and increased insolation.

Введение

Методы сравнительно-физиологического и анатомо-морфологического анализа видов позволяют установить возможность интродукции в новые регионы, которая выражается в стрессоустойчивости к абиотическим факторам и является следствием ряда приспособительных особенностей, сформированных в процессе эволюции (Falkova, 1985; Frison et al., 1995).

Род *Zinnia* L. (сем. Asteraceae) включает однолетние травянистые растения – выходцев из Карибской области Неотропического флористического царства (Levko, 2001). Ареал рода *Zinnia* охватывает Северную, Центральную и Южную Америку (World agro-climatic..., 1937).

Климат Предгорного Крыма умеренно-континентальный, полузасушливый с теплой зимой и жарким летом. В течение вегетационного периода, который в среднем длится около 180 суток, выпадает около 270 мм атмосферных осадков и накапливается сумма температур выше 10°C, равная 2700–3100°C (Antyufeev, 2002). Испаряемость составляет в среднем 840 мм в год. Средняя декадная относительная влажность воздуха за вегетационный период в Предгорном Крыму колеблется от 45% (июль, август, начало сентября) до 60% в конце октября (Yena, 2004).

Опираясь на гидротермический коэффициент (ГТК) Г. Т. Селиванова (World agro-climatic..., 1937), который является базовым для определения соответствия климату местности видов культурных растений, можно говорить о том, что климатические особенности района естественного произрастания с недостаточным увлажнением (ГТК менее 0,5) могут стать предпосылкой интродукции рода *Zinnia* в новых эдафоклиматических условиях предгорной зоны Крыма (ГТК менее 0,7) с аналогичной влагообеспеченностью территории. Определение степени устойчивости к засухе, помимо визуальной оценки, требует изучения

совокупности физиологических и анатомо-морфологических особенностей, которые для представителей рода *Zinnia* не изучены.

В связи с этим была поставлена цель – выявить комплекс анатомических и физиологических особенностей трех видов *Z. peruviana* L., *Z. haageana* Regel. и *Z. violacea* Cav., позволяющий им адаптироваться в Предгорном Крыму.

Материалы и методы

Исследования проводились на базе Ботанического сада им. Н. В. Багрова Таврической академии ФГАОУ ВО «Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского». Объектами исследования послужили три вида (*Zinnia peruviana*, *Z. violacea*, *Z. haageana*), впервые интродуцируемые в предгорную зону Крыма. Анатомическое строение главного стебля исследовали в цветонной, срединной и базальной частях. Пластинку листа изучали в средней части листовой пластинки, ближе к центральной жилке. Временные препараты окрашивали раствором флороглюцина и контрастировали концентрированной соляной кислотой (Pausheva, 1988). Микрофотосъемку вели с помощью микрофотонасадки МФНЭ-1У4.2. Водный дефицит в листьях бесплодных образцов определяли в середине июля, когда температурный максимум достигает +32 ... +35°C.

В соответствии с методикой (Viktorov, 1983) вычисляли по формуле:

$$\chi = \frac{V_1}{V_2} \times 100 \text{ в } \%, \text{ где}$$

$V_1 = X_2 - X_1$ ($X_1 - X_2$), грамм – вода, поглощенная при насыщении листьев; $V_2 = X_3 - X_2$, грамм – общее содержание воды в листьях в состоянии полного насыщения (максимальная оводненность); X_1 – среднее значение влажных побегов при взвешивании сразу после сбора; X_2 – среднее значение насыщенных водой побегов после выдерживания в воде восемь часов; X_3 – среднее значение после полного высушивания в термостате.

Результаты и обсуждение

Степень засухоустойчивости видов рода *Zinnia* в климатических условиях Предгорного Крыма оценивалась по

показателю водного дефицита как результата совокупного влияния абиотических факторов (табл. 1).

Таблица 1. Показатель водного дефицита видов рода *Zinnia* L. в климатических условиях Предгорного Крыма
Table 1. Water deficit indices of *Zinnia* L. spp. under the climate conditions of the Crimean foothill zone

Вид	V ₁		V ₂		X, %
	M±m	Cv, %	M±m	Cv, %	
<i>Z. violacea</i>	0,76±0,4	22,7	16,50±2,8	44,1	4,60
<i>Z. peruviana</i>	0,70±0,2	12,1	9,17±0,4	26,0	24,20

Примечание: V₁ – вода, поглощенная при насыщении листьев, грамм; V₂ – общее содержание воды в листьях в состоянии полного насыщения (максимальная оводненность), грамм; X – водный дефицит в листьях; M±m – средняя арифметическая и ее ошибка; Cv, – коэффициент вариации.

Значение водного дефицита обратно пропорционально уровню засухоустойчивости, т. е., чем больше показатель водного дефицита, тем меньше степень засухоустойчивости растения (Falkova, 1985).

Установлено, что показатель водного дефицита менее 10% наблюдается у вида *Z. violacea* (4,6%), что указывает на его значительную засухоустойчивость среди исследованных видов рода. *Z. peruviana* имеет водный дефицит, равный 24,2%, свидетельствующий о низкой устойчивости к критическим периодам недостатка влаги при кратковременной почвенной или воздушной засухе, характерной для Предгорного Крыма. Однако, визуальная оценка в условиях открытого грунта на протяжении всего вегетационного периода не выявила резко негативного воздействия высоких температур воздуха. При этом реакция на недостаточное увлажнение выражалась во временной потере тургора листьями, который с поливом восстанавливался. Это подтверждается

коэффициентом вариации (26,0%), указывающим на значительную изменчивость оводненности тканей.

Приспособленность растений к тем или иным экологическим условиям среды определяется комплексом не только физиологических, но и анатомических признаков.

Установлено, что все изученные нами виды рода *Zinnia* сохраняют типичный для семейства Asteraceae план анатомического строения стебля. Стебель на поперечном срезе округлый, диаметр его варьирует в пределах 5–10 мм. Покровная ткань представлена эпидермой из плотно сомкнутых клеток, наружные стенки которых значительно утолщены. Опушение состоит из простых многоклеточных трихом. Основание трихом крупное, сложенное изодиаметрическими или слегка вытянутыми в длину клетками. В срединной части стебля (на уровне второй пары настоящих листьев) встречаются 2-, 5- и 7-клеточные волоски (рис. 1).

a

b

Рис. 1. Кроющие трихомы стебля *Z. violacea* (увел. 10х20): а – пятиклеточный трихом с многоклеточным основанием; б – двух-, трех- клеточные трихомы с одноклеточным основанием

Fig. 1. The trichomes of the stem in *Z. violacea* Cav. (10х20): *a* – a five-celled trichome with a multicellular base; *b* – two-, three-cell trichomes with a unicellular base

Опушение базальной части стебля множественными короткими 2-клеточными трихомами, в отличие от Под эпидермой располагается апикальной части, опушенной уголковая колленхима (1–2 ряда),

5–7 слоев округлых паренхимных клеток первичной коры и эндодерма. Уголковая колленхима хорошо развита в базальной и апикальной частях стебля, в срединной же части она заменяется пластинчатой колленхимой. Клетки эндодермы хорошо различимы, заполнены крахмалом (рис. 2).

Центральный цилиндр исследованных видов *Zinnia* образован открытыми коллатеральными пучками, паренхимными лучами и сердцевинной. Проводящие пучки в основании стебля более крупные. Склеренхимные тяжи, образованные лигнифицированными клетками первичной флоэмы, четко различимы как у основания, так и в срединной части стебля, в отличие от апикальной, где первичная флоэма не одревесневает. В базальной части стебля, в пучках, видны первичная и вторичная ксилема. Сосуды вторичной ксилемы расположены правильными радиальными рядами, сосуды первичной ксилемы более мелкие, чем вторичной. Механические волокна ксилемы представлены плотно сомкнутыми толстостенными клетками, которые одревесневают локально. Помимо пучкового, закладывается и межпучковый камбий. В центре стебля располагается сердцевина, размеры клеток которой увеличиваются от периферии к центру. В апикальной части сердцевина разрушается и к моменту зацветания стебель становится полым.

Сравнительный анализ анатомо-морфологических особенностей трех изученных видов показал, что у высокорослого вида *Z. haageana* по всему стеблю хорошо развита уголковая колленхима, которая обеспечивает его устойчивость при сильных ветрах (см. рис. 2в). Наличие интенсивного опушения у этого вида также обеспечивает уменьшение транспирации и, как следствие, экономный расход влаги. Вид *Z. peruviana* отличается наиболее отчетливо дифференцированной перимедулярной зоной,

служащей для накопления пластических веществ (см. рис. 2с).

Наличие хорошо развитых механических тканей в стебле циннии (пластинчатая и уголковая колленхимы, одревесневающие элементы проводящих тканей) свидетельствует, с точки зрения Н. А. Генкеля (Genkel, 1975), о приспособленности изученных видов циннии к засушливым условиям.

В основании стебля наиболее представлены лигнифицированные элементы проводящих пучков, выполняющих опорную функцию, в срединной, наоборот, преимущественно развивается пластинчатая колленхима, которая обеспечивает устойчивость стебля на изгиб, а в цветоносе одревесневают только сосуды, обеспечивая необходимую прочность при наличии уголковой колленхимы, которая предупреждает излом и придает гибкость данной части стебля, несущей генеративный орган – соцветие (рис. 2).

Основной принцип травянистой структуры заключается в депрессии камбиальной деятельности и ярко выраженной паренхимизации центрального цилиндра, что дает возможность быстро откладывать ассимиляционные вещества (Evert, 2015). Пучковое строение травянистого стебля не является типичным для двудольных растений.

Установлено, что в анатомическом строении стебля представителей рода *Zinnia* наблюдается различие структуры апикальной и базальной частей (рис. 3).

В верхней части листовые следы идут раздельно (рис. 3а), а в нижней – пучки могут сливаться между собой за счет того, что межпучковый камбий продуцирует клетки вторичной флоэмы и ксилемы (рис. 3в). В результате в базальной части образуется прерывающийся массив древесины и луба, представляющий собой переходный тип строения стебля от пучкового к кольцевому.

a

b

c

Рис. 2. Поперечный срез в срединной части стебля *Z. violacea* (a) *Z. haageana* (b) *Z. peruviana* (c) (увел. 10x20): эп. – эпидерма; уг.клнх. – угольковая колленхима; п.к. – паренхима первичной коры; кр.вл. – крахмалоносное влагалитце; п.фл. – первичная флоэма; п.кс. – первичная ксилема; к – камбий; вт.фл. – вторичная флоэма; вт.кс. – вторичная ксилема; с – сердцевина; пмз. – перимедулярная зона

Fig. 2. Cross section of the middle part of the stem in *Z. violacea* Cav. (a) *Z. haageana* Regel. and (b) *Z. peruviana* L. (c) (10x20): эп. – epiderm; уг.клнх. – angular collenchyma; п.к. – actually the primary cortex; кр.вл. – п.фл. – primary phloem; к. – cambium; ф. – phloem; кс. – xylem; с. – core

Лист у видов цинии сидячий, пластинка имеет ланцетную или обратояйцевидную форму. Анатомическое строение листовой пластинки на примере вида *Z. violacea* представлена на рисунке 5.

Клетки эпидермы покрыты кутикулой. Мезофилл листа дорзовентрального типа, включает два ряда цилиндрических, плотно сомкнутых клеток палисадной ткани и пять рядов губчатой ткани с клетками неправиль-

ной формы, разделенных межклетниками. Толщина листовой пластинки видов зависит от числа слоев мезофилла и высоты его клеток.

Над главной жилкой, массово формируются крупные кроющие одно-, дву- клеточные трихомы, предохраняющие лист от перегрева и излишнего испарения влаги. Установлено, что листовая пластинка вида *Z. violacea* имеет более интенсивное опушение, чем другие представители рода *Zinnia*. Число

волосков на единицу площади абаксиальной листовой поверхности у *Z. violacea* составляет, в среднем, 8,3 шт./мм² (табл. 2)

Изученные виды рода *Zinnia* имеют аномоцитный тип устьичных комплексов, замыкающие клетки чечевицевидной формы, устьичная щель веретеновидная. Устьица расположены на обеих сторонах листа. Наибольшее число устьиц характерно для *Z. violacea* (см. табл. 2; рис. 3).

Таблица 2. Морфологическая характеристика поверхности листовой пластины видов рода *Zinnia* L.

Table 2. Morphological characteristics of the surface of the leaf's blade in *Zinnia* L. spp.

Вид	Число устьиц, шт./мм ²				Число трихом, шт./мм ²	
	абаксиальная		адаксиальная			
	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %	$M \pm m$	Cv, %
<i>Z. violacea</i>	128,2±5,7	24,3	68,8±3,4	27,0	8,3±0,3	21,3
<i>Z. peruviana</i>	78,1±3,2	23,0	51,8±3,0	24,2	9,1±0,5	20,5
<i>Z. haageana</i>	95.4±3.5	26.0	42,3±2,3	28,5	5.8±0.2	23.0

Примечание: $M \pm m$ — среднее арифметическое и ошибка средней; Cv, % — коэффициент вариации

Рис. 3. Устьица на абаксиальной стороне листовой пластины вида *Z. violacea* Cav. (a – увел. 10×40/0,65; b – увел. 10×100/1,25):

з. кл. – замыкающие клетки устьица; уст. щ. – устьичная щель; эп. кл. – эпидермальные клетки

Fig. 3. Stomata on the abaxial side of the leaf blades in the species *Z. violacea* Cav. (a – took. 10×40/0,65; the b – led. 10×100/1,25):

з. кл. – the guard cells of the stomata; уст. щ. – ustichnaja; эп. кл. – epidermal cells

Рис. 4. Поперечный срез на разных высотных уровнях стебля *Z. violacea* (увел. 10x20): а – срез на уровне цветonoса; б – срез срединной части стебля (вторая пара настоящих листьев); с – срез в основании стебля;

эп. – эпидерма; уг.к.лнх. – угольковая колленхима; п.к. – собственно первичная кора; п.фл. – первичная флоэма; к. – камбий; ф. – флоэма; кс. – ксилема; с. – сердцевина

Fig. 4. Cross section at different height levels of the stem in *Z. violacea* (10x20):

а – cut at the level of the peduncle; б – a section of the middle part of the stem (the second pair of true leaves); с – cut at the base of the stem; эп. – epiderm;

уг.к.лнх. – angular collenchyma; п.к. – actually the primary cortex;

п.фл. – primary phloem; к. – cambium; ф. – phloem; кс. – xylem; с. – core

Рис. 5. Поперечный срез листовой пластинки *Z. violacea* (увел. 10x20):
***a* – мезофилл листа; *б* – центральная жилка листа; в.эп. – верхняя эпидерма;**
гбч.тк. – губчатый мезофилл; пс. – палисадный мезофилл;
мжкл. – межклетник; уг.клнх. – угольная колленхима; кс. – ксилема;
фл. – флоэма; обкл. – обкладка пучка; осн. прнх. – основная паренхима;
н.эп. – нижняя эпидерма

Fig. 5. Cross section of the leaf blade in *Z. violacea* (10x20): *a* – mesophyll leaf;
***б* – central vein of the leaf; в.эп. – the upper epidermis; гбч.тк. – spongy mesophyll;**
пс. – palisade mesophyll; мжкл. – intercellular; уг.клнх. – angular collenchyma;
кс. – xylem; фл. – флоэма; обкл. – beam lining; осн. прнх. – basic parenchyma;
н.эп. – lower epiderm

Главная жилка листа представляет собой закрытый коллатеральный пучок, окруженный механической (угловая колленхима) и паренхимной обкладками.

Особенности анатомического строения листовой пластинки свидетельствуют о том, что лист всех изученных видов рода *Zinnia* обладает некоторыми ксероморфными признаками.

Сравнительный анализ анатомо-морфологических особенностей стебля и листа представителей рода *Zinnia* выявил различия между видами по степени одревеснения тканей и интенсивности опушения, которое преобладает у *Z. violacea* и *Z. haageana*. У *Z. peruviana* так же, как и у названных выше видов, имеется хорошо укрепленный и склерифицированный стебель, но опушение на нем выражено слабо.

Заключение

Установленные ксероморфные признаки в строении листа и стебля представителей рода *Zinnia* позволяют

им приспособиться к лимитирующим факторам среды (повышенная сухость и низкая относительная влажность воздуха, иссушающие ветры, засушливость климата, повышенная инсоляция). Полученные данные свидетельствуют о перспективности интродукции представителей рода *Zinnia* в регионы с климатическими условиями, сходными с условиями естественного ареала видов рода *Zinnia* в Центральной и Северной Америке.

На основании физиологического показателя водного дефицита (4,6%) и особенностей анатомо-морфологического строения (обильное опушение стебля, сокращение числа устьиц, наличие утолщенных наружных стенок эпидермы, покрытых кутикулой, мощных каркас из комплекса живых и одревесневающих механических тканей) вид *Z. violacea* представляется наиболее приспособленным к засушливым условиям Предгорного Крыма, что позволяет рекомендовать его для цветочного оформления в этой зоне и селекции новых засухоустойчивых сортов.

References/Литература

- Antyufeev V. V.* Directory on climate of the steppe branch of the NBG. Yalta, 2002, 88 p. [in Russian] (*Антюфеев В. В.* Справочник по климату степного отделения НБС. Ялта, 2002. 88 с.).
- Evert R. F.* Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. Madison, 2015, 600 p. [in Russian] (*Эверт Рэй Ф.* Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. Мадисон, 2015. 600 с.).
- Falkova T. V.* Guidelines for the integrated assessment of drought resistance of ornamental plants. Yalta, 1985, 40 p. [in Russian] (*Фалькова Т. В.* Методические рекомендации по комплексной оценке засухоустойчивости декоративных растений. Ялта, 1985. 40 с.).
- Frison E. A., Serwinski J.* Directory of european institutions holding crop genetic resources collections. Rome, 1995. 1:155.
- Genkel N. A.* Plant physiology. Moscow, 1985, 335 p. [in Russian] (*Генкель Н. А.* Физиология растений. Москва, 1975. 335 с.).
- Levko G. D.* Annual plant. Moscow, 2001, 144 p. [in Russian] (*Левко Г. Д.* Однолетние цветы. Москва, 2001. 144 с.).
- Pausheva Z. P.* Workshop on plant cytology. Moscow, 1988, 271 p. [in Russian] (*Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. Москва, 1988. 271 с.).
- Viktorov D. P.* Workshop on physiology. Moscow, 1983, 151 p. [in Russian] (*Викторов Д. П.* Малый практикум по физиологии. Москва, 1983. 151 с.).
- Yena V. G.* Reserve landscapes of Tauris. Simferopol', 2004, 424 p. [in Russian] (*Ена В. Г.* Заповедные ландшафты Тавриды. Симферополь, 2004. 424 с.).
- World agro-climatic directory.* Leningrad; Moscow, 1937, 418 p. [in Russian] (*Мировой агро-климатический справочник.* Ленинград; Москва, 1937. 418 с.).