Промышленная ботаника, 2024. Вып. 24, № 1. С. 154–158.

УДК 58.02:581.821.1:635.918 DOI: 10.5281/zenodo.10845720

Л.В. Озерова, Ю.К. Виноградова

ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ УСТЬИЦ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *CARPOBROTUS EDULIS* (L.) N.E. BR. В ОРАНЖЕРЕЙНЫХ УСЛОВИЯХ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук

Проведен сравнительный анализ параметров устьиц *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. BR. (Aizoaceae) у образцов из инвазионной популяции в Египте и из оранжереи Главного ботанического сада РАН. Устьичный аппарат изучен методом лаковых реплик по Полаччи и охарактеризован по 21 количественному признаку. Листья *C. edulis* амфистоматические, устьичный аппарат парацитного типа. У египетских образцов устьица на адаксиальной стороне листа более удлиненные, чем на боковых (L/D = 1,9 против 1,7), тогда как в оранжерейной культуре устьица более округлые (L/D = 1,6), и различий по форме устьиц между адаксиальной и боковыми сторонами не выявлено. В оранжерейной культуре устьица в 1,7–1,8 раза крупнее, чем в природе, однако число их резко, в 5–7 раз, сокращается. Адаптация устьиц *C. edulis* к условиям оранжерейной культуры проявляется в снижении площади транспирации в 3–4 раза.

Ключевые слова: *Carpobrotus edulis*, устьица, инвазия, оранжерея, адаптация

Цитирование: Озерова Л.В., Виноградова Ю.К. Изменения параметров устьиц инвазионного вида *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. BR. в оранжерейных условиях // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, № 1. С. 154–158. DOI: 10.5281/zenodo.10845720

Введение

Морфология и распределение устьиц зависят от целого ряда факторов – от внутриклеточных сигналов до глобальных климатических изменений. Поскольку устьица регулируют газообмен, они адаптируются к локальным и макроизменениям на всех временных масштабах – от минут до тысячелетий [6]. Число устьиц может варьировать как в пределах листа, так и в пределах отдельных особей одного вида [5]. У амфистоматических листьев численность устьиц обычно больше на нижней поверхности листа, чем на верхней, а отношение численности устьиц на верхней стороне листа к общей численности устьиц имеет тенденцию к снижению с уменьшением солнечной радиации [7]. У инвазионных растений площадь транспирации выше, чем у ненатурализующихся или аборигенных, что продемонстрировано на видах рода *Solidago* L. [11], *Symphyotrichum* Nees [2], *Impatiens* L. [1], *Amelanchier* Medik. [9], *Acer* L. [3], *Quercus* L. [4].

Однако число и размеры устьиц могут изменяться также под влиянием ряда экологических факторов: света, влажности воздуха, влагообеспеченности и концентрации CO_2 в атмосфере [12]. Растение должно поддерживать движение воды из почвы к листу и быстрая реакция устьиц на изменение окружающей среды является одной из основных характеристик этого поддержания [6]. Рабочая гипотеза нашего исследования предполагает, что параметры устьичного аппарата меняются также и при преднамеренной интродукции видов в новые условия среды. Однако сравнение микроморфологических признаков устьиц одного и того же вида в природе и в оранжерейной культуре до настоящего времени не проводилось.

Цель и задачи исследований

Цель данной работы – сравнительный анализ микроморфологических признаков листовой пластинки инвазионного вида *Carpobrotus edulis* N.E. Br. (Aizoaceae) в природе и в оранжерейных условиях для оценки лабильности устьичного аппарата при адаптации растений к новым условиям среды.

Объекты и методики исследований

Carpobrotus edulis – стелющееся многолетнее травянистое суккулентное растение, укореняющееся в узлах и образующее плотные заросли. Листья сочные, 60–130 × 10–12 мм длиной, слегка сросшиеся у основания, в сечении треугольные, с восковым налетом, зеленые или слегка сизоватые, в более зрелом возрасте – красноватые; адаксиальная и боковые поверхности отчетливо вогнутые. Цветки одиночные, 100–150 мм в диаметре, в типе желтые, выцветающие до бледно-розовых [10], у *C. edulis* var. *rubescens* – розовые или пурпурные [8]. В естественном ареале в южной Африке растет на прибрежных и внутренних склонах от Намаквaленда в Северной Капской провинции и Западной Капской провинции до Восточной Капской провинции. Часто встречается как пионер на нарушенных участках.

В начале 1900-х гг. *C. edulis* был преднамеренно интродуцирован в другие страны с субтропическим климатом как декоративное или почвопокровное растение, а также для стабилизации почвы вдоль железнодорожных путей и обочин дорог. Вид натурализовался, легко и быстро распространяется, образуя плотные маты, которые заглушают аборигенные низкорослые виды, особенно в прибрежных местообитаниях. Растение также может вызывать изменения pH почвы. Внесен в списки инвазионных видов Франции, Португалии, Испании, США (Калифорния), Австралии и Новой Зеландии [8].

В июне 2023 г. в инвазионной популяции, занимающей открытую прибрежную полосу в окрестностях г. Сафага (Египет, N 26.842133, E 33.997041), отобрано 3 растения, с каждого из которых собрано по 2 листа из средней части побега. В это же время собраны листья с растений, которые выращиваются в Фондовой оранжерее Главного ботанического сада с 2017 г. из фрагментов корневищ, привезенных из Намаквaленда, расположенного в полупустыне Суккулент Кару. Интродуцированные растения культивируются при естественном освещении, без дополнительной подсветки, влажности менее 50 %, с умеренным поливом зимой (1 раз в 2 недели) и более частым поливом летом (1–2 раза в неделю).

Для изучения особенностей устьичного аппарата использовали метод получения лаковых реплик со свежих листьев [2]. Анализировали следующие микроморфологические признаки: число замыкающих клеток устьиц, длина продольной оси устьица (L), экваториальный диаметр устьица (D), форма устьиц (по соотношению L/D), площадь одного устьица ($S_{ус}$), число устьиц на единицу площади (n), общая транспирационная площадь = общая площадь всех устьиц в поле зрения микроскопа (средняя площадь одного устьица, умноженная на число устьиц в поле зрения микроскопа, $nS_{ус}$). Эти семь признаков изучены как для боковых, так и для адаксиальной стороны листа, а затем определено их соотношение. Таким образом, устьичный аппарат обоих образцов характеризовался по 21 количественному признаку.

Морфометрические признаки измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E. Объем пробы для определения размеров устьиц – 40–50 шт. Среднюю площадь устьиц вычисляли по формуле площади эллипса:

$$S_{ус} = \pi \times \frac{L}{2} \times \frac{D}{2},$$

где L – средняя длина продольной оси устьица, D – средний экваториальный диаметр устьица. Число устьиц (n) подсчитывали не менее чем в 5 полях зрения микроскопа при увеличении ×300, в этом случае поле зрения составляет 1 мм^2. Индекс относительной площади транспирации (I_{ot}) вычисляли по процентному отношению общей транспирационной площади к площади поля зрения микроскопа:

$$I_{ot} = \frac{nS_{ус}}{S_{\text{поля зрения}}}.$$

Статистический анализ проведен с использованием программы PAST 3.15. Различия между образцами устанавливали с помощью теста Tukey-Kramer ($\alpha = 0{,}05$).

Результаты исследований и их обсуждение

У обоих образцов *C. edulis* листья амфистоматические: устьица располагаются и на адаксиальной, и на боковых сторонах листа. Устьица окружены двумя крупными почковидными замыкающими клетками и несколько углублены в эпидермис. Устьичный аппарат парацитного типа: каждая из замыкающих клеток устьиц сопровождается одной побочной клеткой, располагающейся параллельно замыкающей клетке.

Данные по морфометрическим признакам представлены в таблице. У всех образцов (и в природе, и в оранжерейной культуре) на адаксиальной стороне листа устьица несколько крупнее и численность их выше, чем на боковых сторонах, хотя разница статистически недостоверна. У египетских образцов устьица на адаксиальной стороне листа более удлиненные, чем на боковых (L/D = 1,9 против 1,7), тогда как в оранжерейной культуре устьица более округлые (L/D = 1,6), и различий по форме устьиц между адаксиальной и боковыми сторонами не выявлено.

В условиях оранжереи средняя площадь устьиц больше, чем в природе: в 1,7 раза на боковых сторонах листа и в 1,8 раза – на адаксиальной стороне листа (рис. 1). При этом число устьиц на единицу площади в условиях оранжереи ниже, чем в природе: в 7 раз на боковых сторонах и в 5 раз – на адаксиальной стороне листа (рис. 2). В результате индекс общей площади транспирации и индекс относительной площади транспирации в условиях оранжереи ниже по сравнению с природными условиями в 4 раза на боковых сторонах и в 3 раза – на адаксиальной стороне листа.

Таблица. Параметры устьиц *Carpobrotus edulis*

Пункт сбора	*L*, мкм	*D*, мкм	*L*/*D*	$S_{ус}$, мкм^2	n/мм^2	$nS_{ус}$, мм^2	$I_{от}$, %
Египет, боковая сторона	21,7±0,4 15,8–28,9	13,0±0,2 9,7–16,0	1,7 1,2–2,4	222,4±5,9 153,8–305,9	166,3±4,8 161–176	36985	37
Египет, адаксиальная сторона	23,2±0,5 18,2–32,6	12,4±0,3 9,0–19,5	1,9 1,4–2,5	228,3±8,7 135,5–415,9	165,3±1,3 164–168	37738	38
Оранжерея ГБС, боковая сторона	27,6±0,9 20,4–36,1	17,3±0,6 9,4–23,9	1,6 1,3–2,4	385,8±25,2 166,2–675,5	23,0±3,5 17–29	8873	9
Оранжерея ГБС, адаксиальная сторона	30,5±0,8 21,2–42,2	17,2±0,5 12,8–24,9	1,6 1,3–2,8	416,4±18,0 228,0–743,2	33,3±1,3 32–36	13866	14

Примечание. В числителе M±m – среднее значение показателя с учетом ошибки среднего, в знаменателе – амплитуда изменчивости

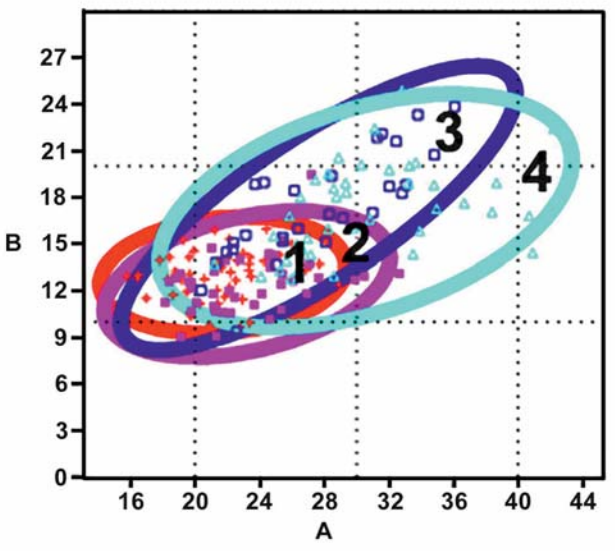


Рис. 1. Размеры устьиц *Carpobrotus edulis*: A – длина продольной оси устьица, B – экваториальный диаметр устьица; 1 – Египет, боковая сторона листа; 2 – Египет, адаксиальная сторона листа; 3 – оранжерея Главного Ботанического Сада, боковая сторона листа; 4 – оранжерея Главного Ботанического Сада, адаксиальная сторона листа

Fig. 1. Dimensions of *Carpobrotus edulis* stomata: A – length of the longitudinal axis of the stomata, B – equatorial diameter of the stomata; 1 – Egypt, lateral side of the leaf; 2 – Egypt, adaxial side of the leaf; 3 – greenhouse of the Main Botanical Garden, lateral side of the leaf; 4 – greenhouse of the Main Botanical Garden, adaxial side of the leaf

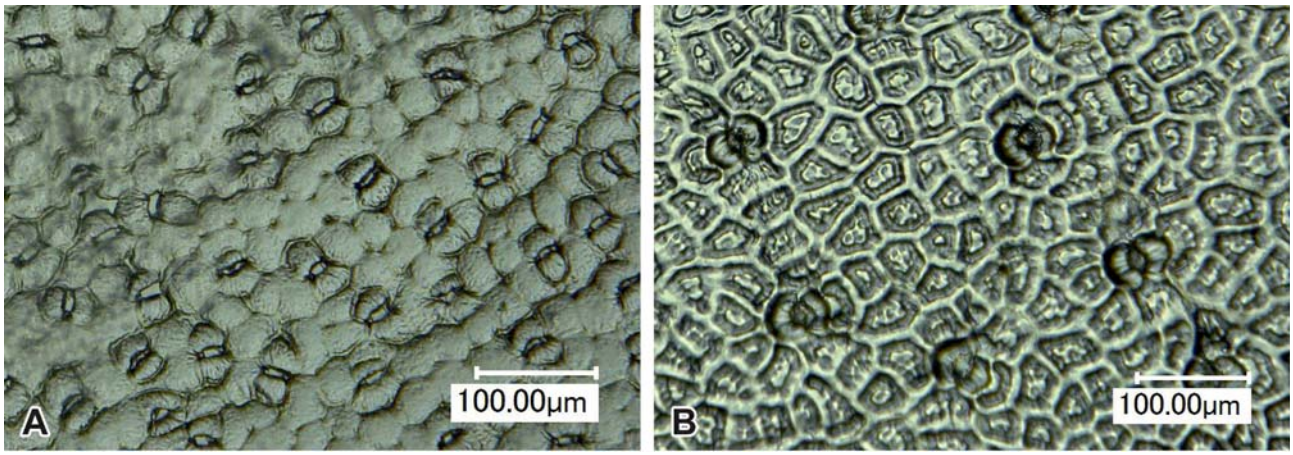


Рис. 2. Эпидермис боковой стороны листа *Carpobrotus edulis:* А – в природных условиях; В – в оранжерейной культуре
Fig. 2. Epidermis of the lateral side of the leaf of *Carpobrotus edulis*: A – in natural conditions; B – in greenhouse culture

Выводы

Листья *Carpobrotus edulis* амфистоматические, устьичный аппарат парацитного типа. Адаптация устьиц *C. edulis* к условиям оранжерейной культуры проявляется в увеличении размеров устьиц одновременно с резким, в 5–7 раз, снижении количества устьиц, что ведет к уменьшению площади транспирации в 3–4 раза.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№122042600141-3).

1. *Виноградова Ю.К.* Строение устьичного аппарата видов рода *Impatiens* // Бюллетень Главного ботанического сада. 2021. Вып. 207, N 1. С. 40–45.
2. *Виноградова Ю.К.*, Григорьева О.В., Вергун Е.Н. Строение устьичного аппарата видов рода *Symphyotrichum* Nees как дополнительный показатель их инвазивности // Российский журнал биологических инвазий. 2020. N 4. С.34–44.
3. *Виноградова Ю.К.*, Майоров С.Р., Костина М.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 218 с.
4. *Соколова В.В.*, Гревцова В.В. Устьичный аппарат *Quercus rubra* L. как показатель его адаптационных возможностей // Промышленная ботаника. 2024. Вып. 24, N 1 (в печати)
5. *Al Afas N.*, Marron N., Ceulemans R. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture // Environmental and Experimental Botany. 2006. Vol. 58. P. 279–286.
6. *Hetherington A.M.*, Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // Nature. 2003. Vol. 424. P. 901–908.
7. *James A.S.*, Bell D.T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances // Tree physiology. 2000. Vol. 20, Iss. 15. P. 1007–1018.
8. *Parker Ch. Carpobrotus edulis* (hottentot fig) // CABI Compendium [Electronic resource]. URL: https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.10648 (accessed 25.01.2024)
9. *Raeva-Bogoslovskaya E.R.*, Vinogradova Y., Molkanova O., Hussien M. Anatomical Structures of Saskatoon Berry (*Amelanchier* Medik.) Leaves Under Different Cultivation Conditions // Bangladesh Journal of Plant Taxonomy. 2023. Vol. 30, N 2. P. 185–193.
10. *Seed* plants of southern Africa: families and genera. Strelitzia 10 / ed. by O.A. Leistner. Pretoria: National Botanical Institute, 2000. 775 p.
11. *Vinogradova Yu.*, Grygorieva O., Vergun O. Stomatal structure in *Solidago* L. species as the

index of their adaptation opportunities // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2019. N 3. P. 101–110.

12. *Woodward F.I.*, Kelly C.K. The influence of CO_2 concentration on stomatal density // New Phytologist. 1995. Vol. 131. P. 311–327.

Поступила в редакцию: 29.01.2024

UDC 58.02:581.821.1:635.918

CHANGES IN THE PARAMETERS OF STOMATA IN THE INVASIVE *CARPOBROTUS EDULIS* (L.) N.E. BR. UNDER GREENHOUSE CONDITIONS

L.V. Ozerova, Yu.K. Vinogradova

Federal State Budgetary Institution for Sciences Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences

A comparative analysis of the stomatal parameters in *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in specimens from invasive population in Egypt and from the greenhouse of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences was carried out. The stomatal apparatus was studied by the method of lacquer replicas according to Polacci and characterized by 21 quantitative traits. *Carpobrotus edulis* is characterized by amphistomatic leaves with paracytic stomata. In Egyptian specimens, the stomata on the adaxial side of the leaf are more elongated than on lateral sides (L/D = 1.9 vs. 1.7), whereas in the greenhouse the stomata are more rounded (L/D = 1.6), and differences in stomatal shape between the adaxial and lateral sides were not found. In greenhouse, the stomata are 1.7–1.8 times larger than in nature, but their number decreases dramatically, in 5–7 times. Adaptation of *C. edulis* stomata to the conditions of greenhouse is revealed in the reduction of transpiration area by 3–4 times.

Key words: *Carpobrotus edulis*, stomata, invasion, greenhouse, adaptation

Citation: Ozerova L.V., Vinogradova Yu.K. Changes in the parameters of stomata in the invasive *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. BR. under greenhouse conditions // Industrial Botany. 2024. Vol. 24, N 1. P. 154–158. DOI: 10.5281/zenodo.10845720