

ИССЛЕДОВАНИЕ СТРЕССОВЫХ РЕАКЦИЙ ЭПИДЕРМИСА ЛИСТА ВИДОВ РОДА *JUGLANS*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, НА ДЕЙСТВИЕ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Назарова Н.В., Кузнецова Т.А., Сорокопудов В.Н., Шестопалова Н.Н.

Белгородский государственный национальный исследовательский университет

Изучаются реакции устьиц и основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса на действие высоких температур (27, 35, 40, 45 °С), изменение водообеспеченности листьев видов рода *Juglans* при постоянной влажности воздуха (45%) и при исключении регуляторного влияния корневой системы. Показано, что наименьшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, что сопоставимо с большой долей свободной воды в тканях листа; наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. regia*, *J. nigra*. Устьица *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* обладают высокой термореактивностью, проводимость устьиц значительно снижается к 40°С, устьица имеют выраженный кутикулярный слой на поверхности. Устьица *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* характеризуются большой проводимости при действии 35°С, отличительной особенностью устьиц – отсутствие выраженного кутикулярного слоя на поверхности, выступающее их положение над поверхностью эпидермиса. Основные клетки абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере влаги уменьшают площадь, увеличивается коэффициент извилистости антиклинальных стенок. Увеличение толщины клеточной стенки, выраженности кутикулярного слоя на поверхности основных клеток увеличивает устойчивость клеток эпидермиса к влагопотере. Основные клетки *J. manshurica* отличаются наименьшей устойчивостью к водному дефициту (особенно основные клетки адаксиального эпидермиса).

Ключевые слова: *Juglans*, эпидермис, водный дефицит, стресс, устьица, основные клетки, устойчивость.

RESEARCH OF STRESSFUL REACTIONS ЭПИДЕРМИСА OF THE LEAF OF TYPES OF SORT *JUGLANS* GROWING IN CONDITIONS OF THE BELGOROD AREA ON ACTION OF HEATS

Nazarova N.V., Kuznetsova T.A., Sorokopudov V.N., Shestopalova N.N.

The Belgorod state national research university

It is studied reactions crack and the basic cells the bottom and top surface of a leaf at action of heats (27°, 35°, 40°, 45°) variation of water-security of leaves of types of sort *Juglans* at constant humidity of air (45 %) and at exception adjustable influences of root system. It is shown, that the least water-keeping capacity leaves *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, that comparably big fraction of freely water in fabrics of a leaf possess; the greatest water-keeping capacity leaves *J. regia*, *J. nigra*. Cracks *J. regia*, *J. nigra* possess, *J. cinerea* possess high stability to temperature, conductivity crack significantly decreases to 40°С, crack have expressed of a leaf a layer on a surface. Crack *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* are characterized the big conductivity at action 35°С, distinctive feature cracks – absence expressed of a leaf a layer on surfaces, their acting position above a surface of a leaf. The basic cells the bottom and top surface of a leaf at loss of a moisture reduce the area, the factor of tortuosity anticlinal wall increases. The increase become thick a cellular wall, expressiveness of a leaf a layer on surfaces of the basic cells increases stability of cells of a leaf to lose water. Basic cells *J. manshurica* differ the least stability to water deficiency (especially the basic cells top surface of a leaf).

Keywords: *Juglans*, эпидермис, water deficiency, stress, cracks, the basic cells, stability.

Введение

Засуха, приводящая к возникновению водного дефицита в растении, вызывающая временное завядание, отражается на продуктивности растений. Особую чувствительность к засухе растения проявляют в критические периоды потребности в воде.

Для увеличения разнообразия пищевой продукции, особенно в годы с аномальными погодными условиями, проводится интродукция растений в Белгородскую область. Виды из

рода *Juglans* наиболее интересны, так как обладают высокими вкусовыми, пищевыми и лечебными качествами [2, 3, 5]. В Белгородской области нет ни одной орехоплодной плантации, грецкий орех встречается в основном в частных хозяйствах и изредка используется в озеленении улиц.

Задача исследования – изучить роль устьиц и основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса в регуляции водного обмена листа видов рода *Juglans*.

Материалы и методы. Объектами исследования стали растения семи видов рода *Juglans*, произрастающих в Ботаническом саду БелГУ, 2001 года посадки: *J. regia* L., *J. manshurica* Max., *J. siboldiana* Maxim., *J. cordiformis* Max., *J. nigra* L., *J. cinerea* L., *J. rupestris* Engelm. в фенофазу формирования плодов. Контроль – растения вида *J. regia* L., произрастающий в течение длительного времени в Белгородской области. Учитывалось происхождение видов.

Исследовались листья после воздействия температур 27, 30, 35, 40° С в течение 40 минут при влажности воздуха 54% при исключении подачи воды корневой системы. Находили интенсивность транспирации, взвешивая лист до и после термического воздействия.

Комплексная оценка засухоустойчивости осуществлялась, согласно методике Никитского ботанического сада (Кормилицын, Голубева, 1970).

Для исследования отбирались листья с годичных вегетативно-плагиотропных приростов (7-й от основания прироста) из средней части кроны, с учетом их морфологического адреса, освещенности в утренние часы. Консервация листьев проводилась общепринятым способом в смеси: спирт, вода, глицерин (1:1:1) [1]. Приготовление препаратов эпидермиса проводилось по модифицированной методике [5].

Изучение эпидермиса и его структур проводилось с помощью СМ «Биолам С 13», Микромед-5, бинокюляра МБС 10 и РЭМ Quanta 200 3D в центре коллективного пользования научным оборудованием БелГУ, программы «ВидеоТест-Мастер».

При анатомическом исследовании учитывались признаки зрелых, полностью сформированных структур при 50-кратной повторности измерений. В средней части листа между жилками подсчитывали концентрацию устьиц абаксиального эпидермиса, измеряли их длину и ширину, степень открытости устьиц (СОУ) [3], их ориентацию и степень погруженности. Находили площадь, удлиненность и степень извилистости антиклинальных стенок основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса. Для этого очерченный периметр клетки делили на ее площадь. РЭМ позволил описать форму основных клеток эпидермиса в трехмерной системе координат.

При анализе полученных данных использовалась статистическая обработка по Г.Н. Зайцеву [2, 3, 5] при помощи пакета программ Microsoft Office.

Обсуждение результатов

Лист — это один из основных органов растения, выполняющий функции фотосинтеза, транспирации (испарения воды растением) и газообмена с окружающей средой. Значительную долю устойчивости растений к засухе определяет их способность противостоять температурному стрессу и водному дефициту. При высокотемпературном стрессовом воздействии наблюдаются ответные защитные реакции, позволяющие выявить наиболее стресстолерантные виды растений и определить механизмы их адаптации к стрессовому воздействию.

Термическое воздействие на листья видов рода Орех приводят к увеличению интенсивности транспирации. Наименьшая водоудерживающая способность листа при всех температурах отмечается у видов *J. manshurica*, *J. cjhdiiformis*, *J. siboldiana* (ткани листа теряют до 30% воды от своей массы), а наименьшая – для *J. regia*, *J. nigra* (ткани листа теряют до 14% воды от своей массы).

Для видов *J. manshurica*, *J. cjhdiiformis*, *J. rupestris* интенсивность транспирации максимальна при воздействии 40С, а при воздействии 45С потеря влаги существенно снижается. Для *J. siboldiana*, *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* интенсивность транспирации наибольшая при воздействии 45С.

Водоудерживающая способность имеет прямую зависимость от соотношения свободной и связанной воды (рис. 1).

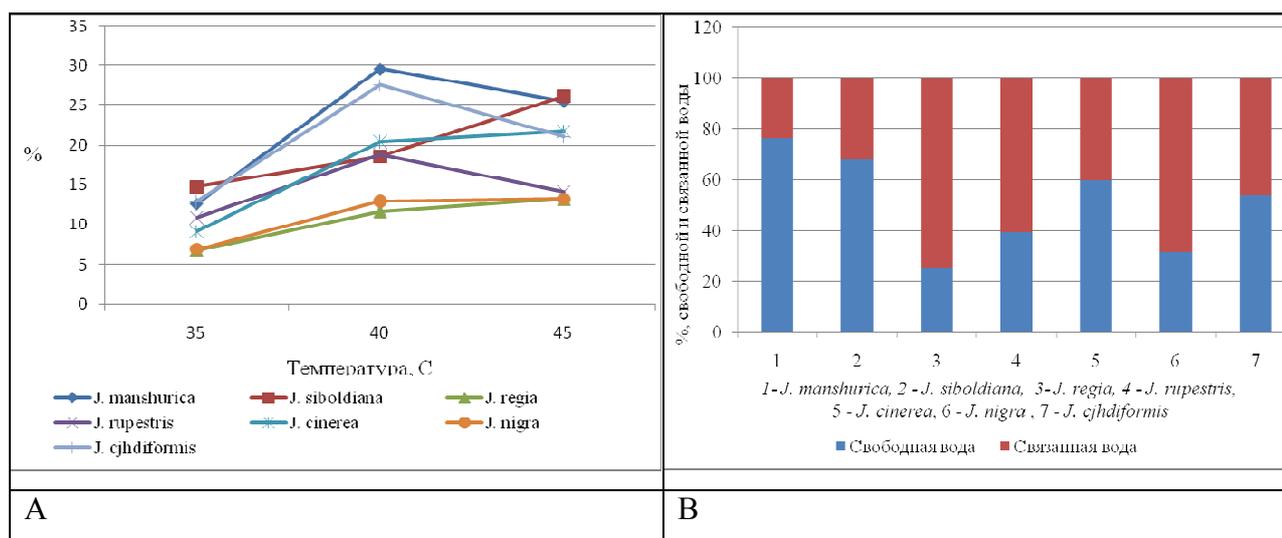


Рис. 1 Водоудерживающая способность в зависимости от соотношения свободной и связанной воды.

По нашим данным, *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. siboldiana*, *J. cinerea* имеют наибольшую долю свободной воды по отношению к оводненности тканей листа, чем у

других видов. Наиболее информативным ксероморфным признаком у видов рода *Juglans* являются особенности распределения кутикулярного слоя по поверхности абаксиального и адаксиального эпидермиса, степень открытости устьиц и их погруженность. Большое значение имеет утолщение кутикулярного слоя между выростами основных клеток эпидермиса, а также особенность распределения кутикулы вокруг устьиц. Устьица на абаксиальной поверхности *J. regia*, *J. nigra*, *J. rupestris* отличаются утолщенным на поверхности слоем кутикулы, устьица *J. manshurica*, *J. cordiformis*, *J. siboldiana*, *J. cinerea* находятся на поверхности эпидермиса и не имеют выраженного кутикулярного слоя.

Реакция устьиц на изменение температуры при постоянной влажности воздуха (54%). Состояние устьичного аппарата в значительной степени определяет водный баланс растений и интенсивность ассимиляции CO_2 , что отражается на характере продукционного процесса. При нарастании засухи наблюдается снижение устьичной проводимости. В условиях глубокой засухи возможны нарушения структуры устьичного аппарата, и снижалась способность устьиц регулировать ширину устьичной щели. При нарастании засухи наблюдается изменение интенсивности фотосинтеза, что обусловлено закрыванием устьиц и уменьшением поглощения CO_2 , что ведет к падению синтеза крахмала и сахаров. Высокая интенсивность транспирации обусловлена увеличением устьичной проводимости. При 27С наибольшая устьичная проводимость наблюдалась у о. Зибольда, о. маньчжурского, о. сердцевидного, при 35-40С наибольшая CO_2 у о. маньчжурского и сердцевидного, что сопоставимо с высокой интенсивностью транспирации листьев этих видов при воздействии температур (рис. 2), а также наибольшей долей свободной воды в тканях листа (рис. 1). Среди изучаемых видов наименьшей интенсивностью транспирации и пропускной способностью устьиц обладают листья ореха грецкого (рис. 2). Доля свободной воды в тканях листа среди изучаемых видов наименьшая у ореха грецкого (рис. 1).

Для **грецкого ореха** потеря воды незначительна, не превышает 12 % от массы листа. Проводимость устьиц снижается при повышении температуры на 8С. Держится на одном уровне при 35-40С и значительно уменьшается при 45С. Устьица полностью закрываются при уже 40С. Площадь замыкающих клеток увеличивается к 35С и резко падает к 40С. Таким образом, устьица листьев о. грецкого обладают высокой термореактивностью и некоторой устойчивостью тургора замыкающих клеток при температуре 27-35С.

Орех черный характеризуется также высокой реактивностью устьиц и поддержанием тургора замыкающих клеток при действии температур 27-35С. Однако при критическом термическом воздействии (45С) нарушается регуляторная способность устьиц, они открываются.

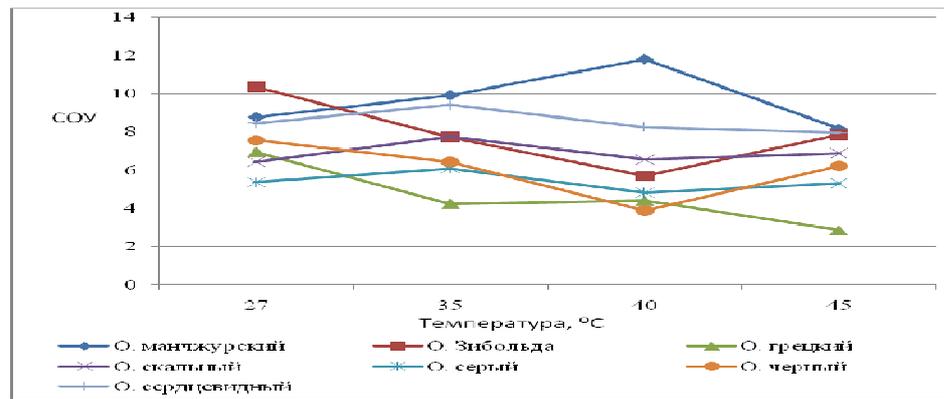


Рис. 2. Степень открытости устьиц

Орех скальный характеризуется незначительным уменьшением проводимости устьиц при действии температур 27-45С. Потеря влаги не превышает 20%, снижается при действии 45С. С повышением силы стрессового воздействия уменьшается размер замыкающих клеток (вследствие снижения тургора), а также закрывается устьичная щель. Таким образом, при 27-35С проводимость устьиц не уменьшается, сохраняются условия для оптимального газообмена и фотосинтеза. Ткани о. Зибольда при увеличении стрессового воздействия температур увеличивают потерю воды (до 30% от массы листа). При повышении температуры на 8°С площадь устьичной щели и замыкающих клеток растет при действии 27-35°С и резко снижается при 40-45С. Ткани Ореха серого при повышении температуры увеличивают потерю воды (до 22% от массы листа). СОУ практически не изменяется при увеличении стресса. Размеры замыкающих клеток и устьичной щели значительно снижаются к 40°С. Орех маньчжурский отличается высокой потерей влаги при действии температур (27-45°С). Наибольшая потеря влаги при действии 40°С (30% от массы листа). СОУ ореха маньчжурского достоверно больше, чем у о. грецкого. Проводимость устьиц увеличивается к 40°С, только при действии 45°С снижается. При 35С пропускная способность устьиц увеличивается (растет площадь замыкающих клеток и устьичной щели). При 40-45°С площадь устьица и устьичной щели значительно снижается (рис. 3).

Ткани листа ореха сердцевидного при температурном воздействии теряют до 30% влаги от массы листа. СОУ при температурном воздействии незначительно снижается. Площадь устьичной щели и замыкающих клеток растет при действии температур до 35°С и значительно снижается при действии температур 40-45°С.

В нашем исследовании не всегда наблюдается отрицательная корреляция между нарастанием водного дефицита и проводимостью устьиц. У о. Зибольда и черного с увеличением водного дефицита устьица не снижают свою проводимость. По литературным данным, в условиях глубокой засухи нарушается структура устьичного аппарата и снижается способность устьиц регулировать ширину устьичной щели.

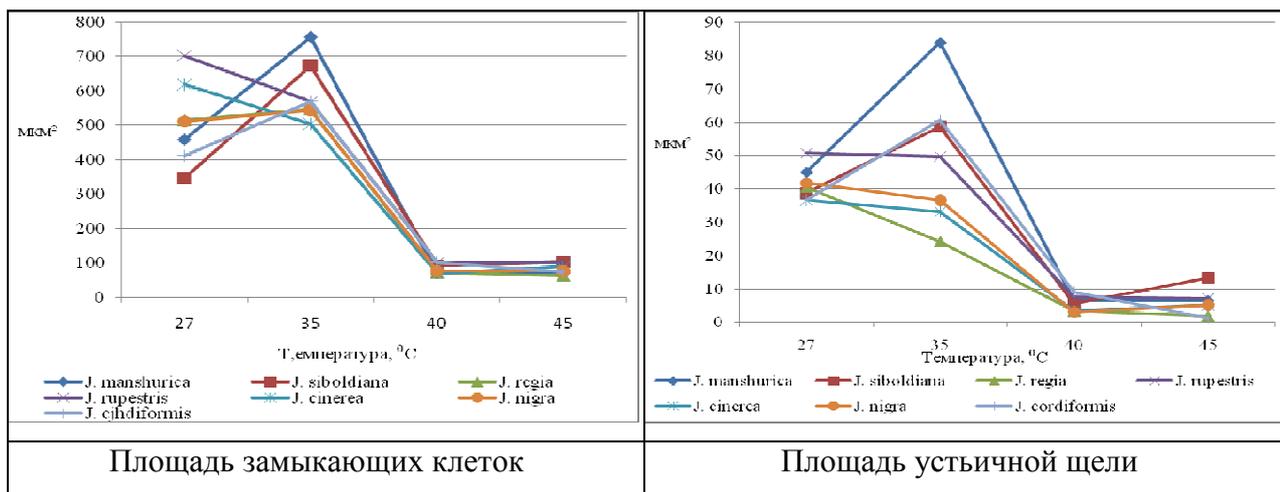


Рис. 3. Некоторые особенности морфологии листа.

Реакция основных клеток адаксиального и абаксиального эпидермиса на изменение температуры при постоянной влажности воздуха (54%).

Основное внимание исследователей сосредоточено на изучении роли устьиц в регуляции водного обмена [2, 3]. При температурном воздействии мы исследовали изменения, происходящие с основными клетками абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере тканями листа влаги.

Уменьшение тургора при потере влаги ведет к уменьшению площади основных клеток, этому процессу препятствует клеточная стенка, а также кутикулярный слой на поверхности эпидермиса. Самые значительные уменьшения площади клеток происходит при действии температур 40-45°C.

Основные клетки адаксиального эпидермиса *J. manshurica* при увеличении стрессового воздействия значительно снижают свою площадь уже при действии 35°C, что свидетельствует о более низкой устойчивости к влагопотере. Причиной такой реакции может быть отсутствие кутикулярного слоя на поверхности эпидермиса, а также тонкая клеточная стенка. Площадь основных клеток адаксиального эпидермиса *J. siboldiana*, *J. nigra*, *J. cordiformis*, *J. rupestris* при действии 35°C несколько увеличивается. Эти клетки имеют выпуклую проекцию, при снижении тургора клетки, уплощаясь, увеличивают тангентальную поверхность.

Площадь основных клеток абаксиального эпидермиса при действии 35°C незначительно увеличивается и существенно уменьшается при 40-45°C. Больше всех варьирует площадь основных клеток абаксиального эпидермиса *J. manshurica*, что объясняется отсутствием кутикулярного слоя на поверхности эпидермиса и тонкой клеточной стенкой.

Снижение тургорного давления в клетках ведет к увеличению извилистости антиклинальных стенок. Наиболее значимые изменения коэффициента извилистости

антиклинальных стенок наблюдаются у основных клеток *J. manshurica*, что подтверждает предположение об уменьшении сопротивления клеточной стенки большой влагопотере, а эти признаки – показатель действия засухи, высоких температур, водного дефицита, а признаком ксероморфности является способность сохранять высокую продуктивность в засушливых условиях.

Выводы

1. Наименьшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis*, что сопоставимо с большой долей свободной воды в тканях листа; наибольшей водоудерживающей способностью обладают листья *J. regia*, *J. nigra*.
2. Устьица *J. regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* обладают высокой термореактивностью, проводимость устьиц значительно снижается к 40С, устьица имеют выраженный кутикулярный слой на поверхности. Устьица *J. manshurica*, *J. siboldiana*, *J. cordiformis* характеризуются большой проводимости при действии 35С, отличительной особенностью устьиц – отсутствие выраженного кутикулярного слоя на поверхности, выступающее их положение над поверхностью эпидермиса.
3. Основные клетки абаксиального и адаксиального эпидермиса при потере влаги уменьшают площадь, увеличивается коэффициент извилистости антиклинальных стенок. Увеличение толщины клеточной стенки, выраженности кутикулярного слоя на поверхности основных клеток увеличивает устойчивость клеток эпидермиса к влагопотере. Основные клетки *J. manshurica* отличаются наименьшей устойчивостью к водному дефициту (особенно основные клетки адаксиального эпидермиса).

Список литературы

1. Васильев Н.П. Характеристика интродуцированных видов рода *Juglans* L. / Н.П. Васильев, Е.А. Васин // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы Третьей Международной научной конференции (23-25 сентября 2003 г., Санкт-Петербург). – 2003. – С. 179-180.
2. Васин Е.А. Перспективные формы грецкого ореха для Тульской области // Доклады ТСХА. – 2002. – Вып. 274. – С. 444-448.
3. Журавлева Н.А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция / Н.А. Журавлева. – Новосибирск: ВО «Наукова» Сибирская издательская фирма, 1992. – 141 с.
4. Ибрагимов З.А. Плодоношение ореха грецкого в лесных биоценозах // НАН Азербайджана. Баку. – 2009. - № 5. – С. 60-62.

5. Кудоярова Г.Р. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях / Г.Р. Кудоярова Д.С. Веселов, Р.Г. Фанзов, С.В. Веселова, Е.А. Иванов, Р.Г. Фархутдинов // Физиология растений. – 2007. – том 54. - № 1. – С. 54-58.

Рецензенты:

Ткаченко И.К., д.с.-х.н., профессор, профессор кафедры анатомии и физиологии живых организмов Биолого-химического факультета Белгородского государственного университета Министерства образования и науки РФ, г. Белгород.

Лазарев А.В., д.б.н., доцент, профессор кафедры биотехнологии и микробиологии Биолого-химического факультета Белгородского государственного университета Министерства образования и науки РФ, г. Белгород.