



Биол. журн. Армении, 4 (73), 2021

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТЬИЦ НЕКОТОРЫХ КОМНАТНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ЭКОЛОГО - ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ

Р.К. СИМОНЯН

Армянский государственный педагогический университет им.Х. Абовяна
Кафедра биологии, химии и методики их преподавания
simonyan.ruzan@mail.ru

Исследованы характер распределения, длина и ширина, а также степень открытия устьиц некоторых широко распространенных комнатных растений. Делается вывод о том, что исследованные показатели сформировались в течение длительной эволюции в процессе приспособления к природно-климатическим условиям среды и в первую очередь к условиям увлажнения и теплового режима. При этом морфологические особенности строения листьев сопряжены с физиологической адаптацией к условиям географической родины изученных видов.

Комнатные растения – листья – устьица – морфофизиологическая адаптация

Յետազոտվել են լայն տարածում ունեցող որոշ սենյակային բույսերի հերձակցքների բաշխման բնույթը, երկարությունը և լայնությունը, ինչպես նաև բացվածության աստիճանը: Եզրակացություն է արվել այն մասին, որ հետազոտված ցուցանիշները ձևավորվել են երկարատև էվոլյուցիայի ընթացքում՝ միջավայրի բնակլիմայական պայմաններին և առաջին հերթին խոնավացման և ջերմային ռեժիմին հարմարվելու գործընթացում: Ընդ որում ուսումնասիրված տեսակների տերևների կառուցվածքի մորֆոլոգիական առանձնահատկությունները զուգակցված են դրանց աշխարհագրական հայրենիքի պայմաններում առաջ եկած ֆիզիոլոգիական հարմարվածության հետ:

Սենյակային բույսեր – տերևներ – հերձակցքներ – մորֆոֆիզիոլոգիական ադապտացիա

The character of distribution, length and width, as well as the degree of stomata opening of some widespread indoor plants were investigated. It is concluded that the studied indicators were formed during a long evolution in the process of adaptation to the natural and climatic conditions of the environment and, first of all, to the conditions of humidification and thermal regime. Herewith, the morphological features of the structure of the leaves are associated with physiological adaptation to the conditions of the geographical homeland of the studied species.

Indoor plants – leaves – stomata – morphophysiological adaptation

Адаптация растений к среде обитания осуществлялась в процессе длительной эволюции путем физиологических, анатомических и морфологических изменений. Растения обладают способностью к адаптации в меняющихся условиях среды в пределах, обусловленных генотипом. Чем выше способность растения изменять метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире норма реакции растения и лучше способность к адаптации. В этой связи особый интерес представляет исследование комнатных растений, большинство которых являются выходцами из тропиков и субтропиков. В комнатных условиях лучше всего при-

живаются растения тропических лесов, т.к. на своей родине они живут в схожих условиях. Растения же субтропиков нуждаются в ярком освещении и небольшом временном понижении температуры, в комнатных условиях зимой они чахнут, вытягиваются и восстанавливаются только весной. В меняющихся условиях среды из всех органов растений наиболее быстрым и значительным изменениям подвергается лист. Поэтому исследование листьев и их структурных составляющих позволяет выявить пути приспособления растительного организма, связь физиологических процессов и анатомо-морфологических особенностей, норму реакции признаков. Исходя из сказанного, целью исследования было изучение устьиц некоторых широко распространенных комнатных растений.

Материал и методика. Объектом исследования явились следующие представители однодольных – Сеткреазия пурпурная (*Setcreasea purpurea*), Традесканция белоцветковая (*Tradescantia albiflora*), Каллизия душистая (*Callisia fragrans*) (семейство Коммелиновые – Commelinaceae), Амариллис белладонна (*Amaryllis belladonna*) (семейство Амариллисовые – Amaryllidaceae), Хлорофитум капский (*Chlorophytum capense*), Сансевиерия Лауренти (*Sansevieria Laurenti*) (семейство Спаржевые – Asparagaceae). Из двудольных были исследованы Бегония красностная (Фиста) (*Begonia erythrophylla* (feastii)) (Begoniaceae), Кислица треугольная (*Oxalis triangularis*) (Oxalidaceae), Каланхоэ Дергемона (*Bryophyllum daigremontianum*) (Crassulaceae), Пilea пеперомиевидная (*Pilea peperomioides*) (Urticaceae).

Исследования проводились в лаборатории ботаники и физиологии растений кафедры биологии и методики ее преподавания АГПУ им. Х.Абовяна в сентябре 2018г. Исследованные растения содержались в одинаковых условиях освещения лаборатории, при одинаковой температуре. Их полив осуществлялся в утренние часы (09:30-10:30) с учетом потребности растения.

Исследование устьиц проводилось на свежих временных препаратах эпидермиса. С помощью острой бритвы или ланцета с основания, средней части и верхушки листовой пластинки отделялись небольшие кусочки верхнего и нижнего эпидермиса, готовились временные препараты, которые сразу же рассматривали с помощью светового микроскопа Р 12 N 850697 (окуляр – 15х, объектив – 8х, 40х). Размеры устьиц определяли с помощью окуляр-микрометра К 15х PZO warszawa в 50-60-кратной повторности. Полученные данные статистически обработаны (Statistica 10 Excel).

Определение состояния устьиц проводилось в одно и то же время суток 14:00 на протяжении десяти дней по методике Е.Ф. Ким и Е.Н. Гришиной [5]. Суть метода состоит в том, что степень открытия устьиц определяется по проникновению в мякоть листа некоторых химических веществ, в данном случае – спирта, бензола и ксилола. Причем спирт проникает в лист только при широко открытых устьицах, бензол – уже при средней ширине открытия, а через почти закрытые устьица проникает только ксилол. Число повторностей составляло 60.

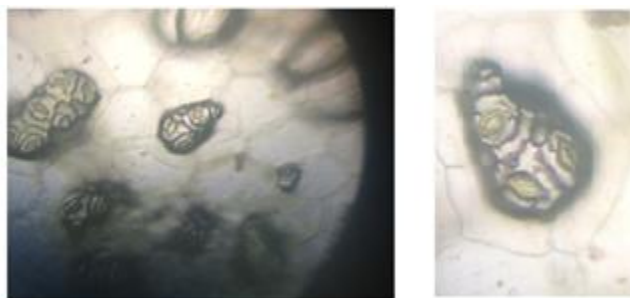
Результаты и обсуждение. Результаты исследований показали, что по характеру распределения устьиц листья четырех изученных видов являются амфистоматическими, пяти – гипостоматическими и только одного вида – эпистоматическими (табл. 1). Было выявлено, что все три представителя коммелиновых (**сеткреазия, традесканция, каллизия**) имели гипостоматические листья. Обычно листья, направленные к солнечному свету верхней поверхностью (адаксиальная сторона листа) при горизонтальной ориентации листа в воздушной среде, являются гипостоматическими. Если же обе стороны листовой поверхности освещаются в равной степени, то устьица развиваются и на адаксиальной, и на абаксиальной стороне листа (амфистоматические листья).

В этом плане наши данные совпадают с литературными. Амфистоматичность листьев **Амариллиса белладонны** и **Сансевиерии Лауренти** можно объяснить более или менее вертикальной ориентацией в пространстве, при которой листья с обеих сторон в равной степени освещаются естественным светом. Амфистоматичность листьев **Бегонии Фиста**, по-видимому, связана с происхождением растения. Бегония родом из тропических лесов острова Ява [2].

Вид	Листья по характеру расположения устьиц	Сторона листа	Длина устьиц (мкм) (M±m)	Ширина устьиц (мкм) (M±m)
<i>Begonia erythrophylla</i> (feastii)	амфистоматические	адаксиальная	32.4±1.08	22.3±0.66
		абаксиальная	32.2±0.90	21.8±0.71
<i>Oxalis triangularis</i>	гипостоматические	абаксиальная	21.7±0.60	13.1±0.51
<i>Bryophyllum daigremontianum</i>	амфистоматические	адаксиальная	22.1±0.69	14.6±0.49
		абаксиальная	21.5±0.62	13.0±0.47
<i>Pilea peperomioides</i>	эпистоматические	адаксиальная	30.5±0.91	21.8±0.58
<i>Setcreasea purpurea</i>	гипостоматические	абаксиальная	29.0 ±0.96	21.9±0.44
<i>Tradescantia albiflora</i>	гипостоматические	абаксиальная	29.6±0.89	19.6±0.49
<i>Callisia fragrans</i>	гипостоматические	абаксиальная	32.7±0.88	19.5±0.55
<i>Amaryllis belladonna</i>	амфистоматические	адаксиальная	23.6±0.72	16.5±0.31
		абаксиальная	22.9±0.69	16.2±0.42
<i>Chlorophytum capense</i>	гипостоматические	абаксиальная	24.1±0.78	15.9±0.39
<i>Sansevieria Laurenti</i>	амфистоматические	адаксиальная	22.0±0.56	14.7±0.33
		абаксиальная	22.5±0.55	14.3±0.36

В нижнем ярусе влажного тропического леса наличие устьиц и на верхней, и на нижней поверхности листа в сочетании с красным окрасом абаксиальной стороны листа является приспособлением, усиливающим транспирацию. Красный окрас нижней поверхности листьев способствует их нагреванию, установлению более высокой температуры по сравнению с окружающим воздухом, тем самым облегчая испарение с абаксиальной поверхности листа.

Изучение листьев Бегонии Фиста показало, что часть устьиц расположена группами – по два, три (фотография 1). Такие устьица считаются атипичными.



Фотография 1. Атипичные устьица Бегонии Фиста

Причины образования плотно прилегающих друг к другу устьиц могут быть разные, например, заложение и развитие устьиц в более поздние сроки, чем при обычном течении онтогенеза листа, пробуждение образовательной активности эпидермиса в процессе возобновления роста органа, одновременная активация двух примыкающих меристемоидов – клеток, дающих начало устьичному аппарату [10].

Амфистоматические листья присущи также **Каланхое Дегремона**. Это типичный ксерофит, листовый суккулент, которому свойственен САМ путь фотосинтеза [7]. Именно с этой физиологической особенностью на наш взгляд связана амфистоматичность листьев каланхое и проявляется тесная связь строения и функции органа. У растений с отмеченным метаболическим путем связывания углерода устьица днем закрыты, а ночью открываются. Поглощенный углекислый газ рас-

ходуется на синтез органических кислот, в конечном счете синтезируется яблочная кислота, которая накапливается в центральной вакуоли клеток. Днем яблочная кислота перемещается в цитоплазму и подвергается декарбоксилированию. Образовавшийся углекислый газ поступает в хлоропласты и вступает в цикл Кальвина с конечным синтезом углеводов. При такой стратегии метаболических процессов растение “решает” сразу две задачи – с одной стороны экономит доставшуюся влагу, с другой – обеспечивает продуктивность фотосинтеза.

Из двудольных гипостоматические листья обнаружены у **кислицы**. По своим экологическим потребностям виды рода кислица – гигрофильные тенелюбивые или теневыносливые растения, приспособленные к жизни в нижнем ярусе темнохвойной тайги, широколиственных или смешанных лесов. Кислица треугольная родом из Бразилии. Для культуры характерен неравномерный окрас листовых пластин. В зависимости от количества освещения основной оттенок может меняться от темно-фиолетового до фиолетово-зеленого. Ближе к вечеру листочки закрываются. Можно предположить, что гипостоматические листья кислицы и присущие ей настии обеспечивают высокую экологическую пластичность растения. Так, кислице треугольной присущи никтинастии, связанные со сменой дня и ночи, фотонастии, когда при рассеянном свете тройчатосложные листья растения располагаются в горизонтальной плоскости, а при ярком солнечном освещении листочки складываются как зонтик, а также сейсмонастии – при механическом раздражении листочки складываются и опускаются [4]. Очевидно, при рассеянном свете, который является естественной экологической потребностью, листья теневыносливой кислицы принимают горизонтальное положение, а под действием ярких солнечных лучей имеет место фотонастия, которая резко снижает уровень транспирации, так как устьица находятся на абаксиальной стороне листа и при складывании листочков прикрываются.

По характеру распределения устьиц особый интерес представляет **Пилея пеперомиевидная**, у которой обнаружены эпистоматические листья с густо расположенными сосочками или папиллами на адаксиальной поверхности. Последние являются довольно широкими выростами клеток эпидермиса и окружают устьица [6]. В отличие от трихом многих растений, папиллы не видны невооруженным глазом, они образуют на листовой поверхности своеобразный рельеф (фотография 2).



Фотография 2. Устьица и папиллы на адаксиальной поверхности листа Пилеи пеперомиевидной

Папиллы молодых листьев мельче и нежнее, чем у зрелых листьев. В дикой природе пиilea пеперомиевидная произрастает в Индии и некоторых районах Китая – в горах или других местах с плодородными почвами. При высоком уровне освещения и теплом климате эпистоматические листья и устьица, окруженные папиллами – живыми клеточными выростами, вероятно, обеспечивают усиление уровня транспирации, не допуская перегрева поверхности листа. Об этом свидетельствует тот факт, что в комнатных условиях при попадании прямых солнечных лучей нежные листья пилены легко получают ожоги.

В нашем исследовании замечено некоторое соответствие формы листовой пластинки и эпидермальных клеток, что по мнению некоторых ботаников является закономерностью [9]. Например, эпидермальные клетки листа бегонии Фиста округлые, у Амариллиса белладонны и Хлорофитума капского они вытянутые. Вместе с этим у однодольных растений устьица эпидермиса расположены рядами.

Показатели длины и ширины устьиц колебались соответственно в пределах 21.5 – 32.7 мкм и 13.0 – 22.3 мкм. Наибольшая длина устьиц выявлена у Каллизии душистой – 32.7 мкм, а наименьшая у Каланхое Дегремона – 21.5 мкм на нижней листовой поверхности. Такие данные можно объяснить общей закономерностью – растения, приспособленные к жизни в засушливых условиях (Каланхое Дегремона), имеют устьица меньших размеров [11, 3]. Что касается Каллизии душистой, то сравнительно большая длина устьиц этого растения не означает более интенсивную транспирацию. Согласно литературным данным [1], регуляция транспирации в основном осуществляется изменением плотности расположения устьиц на единицу площади листа, а общая площадь устьиц преимущественно видовой признак и не зависит от режима увлажнения. Можно предположить, что при укорочении устьиц, когда длина устьичной щели также уменьшается, сохранение свойственной данному виду постоянной устьичной площади достигается увеличением ширины устьиц. Это предположение подтверждается результатами наших опытов при сопоставлении размеров устьиц растений семейства Коммелиновых (Commelinaceae). Так, из трех растений данного семейства (каллизия, традесканция, сеткреазия) наибольшая длина устьиц обнаружена у Каллизии душистой (32.7 мкм), вместе с этим у этого растения выявлена наименьшая ширина устьиц – 19.5 мкм, что на 11%-ов меньше, чем ширина устьиц Сеткреазии пурпурной. У последней выявлена максимальная ширина замыкающих клеток (21.9 мкм), в том случае, когда показатель их длины наименьший – 29.0 мкм. По величине рассматриваемого показателя среднее положение занимает Традесканция белоцветковая. При этом длина ее устьиц меньше соответствующей величины устьиц Каллизии душистой в 1.1 раза, а ширина меньше, чем ширина устьиц Сеткреазии пурпурной также в 1.1 раза (см. табл. 1).

Результаты исследования степени открытия устьиц исследованных растений представлены в табл. 2.

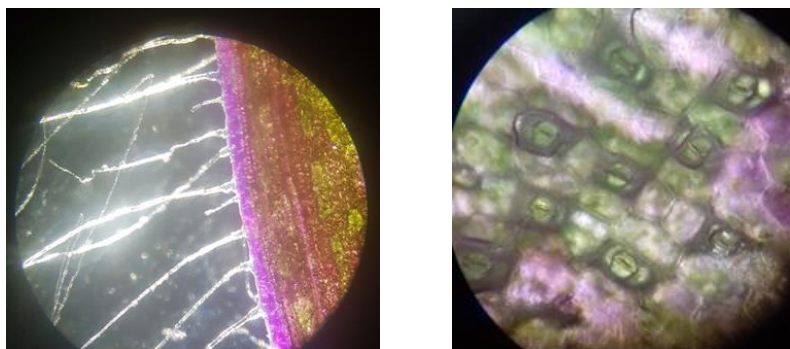
Отметим, что не у всех видов растений удалось определить степень открытия устьичной щели вышеуказанной методикой. Очевидно, у Амариллиса белладонны и Сансевиерии Лауренти это связано с наличием жестких листьев и толстого слоя кутикулы и воска, а в случае Каланхое Дегремона – полностью закрытыми устьицами в дневные часы, что связано с САМ фотосинтезом. У остальных видов в одно и то же время суток 14:00 и в одних и тех же условиях степень открытия устьиц была не одинаковой. Широко открытыми устьицами отличались бегония, сеткреазия и традесканция, средняя степень открытости устьиц выявлена у кислицы, пилены и каллизии, самой узкой устьичной щелью отличился хлорофитум.

Таблица 2. Степень открытия устьиц исследованных комнатных растений

Вид растения	Степень открытия устьиц		
	Широко открытые	Средняя степень открытия	Почти закрытые
Бегония Фиста <i>Begonia feastii</i>	+		
Кислица треугольная <i>Oxalis triangularis</i>		+	
Пилея пеперомиевидная <i>Pilea peperomioides</i>		+	
Сеткреазия пурпурная <i>Setcreasea purpurea</i>	+		
Традесканция белоцветковая <i>Tradescantia albiflora</i>	+		
Каллизия душистая <i>Callisia fragrans</i>		+	
Хлорофитум капский <i>Chlorophytum capense</i>			+

Очевидно, в дневные жаркие часы (среднее значение температуры в Ереване в сентябре 2018г. составляло 30⁰С, лаборатория на солнечной стороне) [12] широко открытые устьица белоцветковой традесканции способствуют активному газообмену и транспирации, что предотвращает перегрев нежных листьев.

У **Сеткреазии пурпурной** обе поверхности листа покрыты мягкими, белыми, многоклеточными, видимыми невооруженным глазом трихомами. Они состоят из мертвых клеток, заполненных воздухом, отчего кажутся белыми. Сеткреазия родом с побережья Мексиканского залива, растет в высокогорных районах Мексики с большим увлажнением. Вместе с тем это типичный гелиофит, фиолетовый окрас которой обусловлен каротиноидами, и в частности ксантофиллами. Один из них – зеаксантин способен в условиях высокой инсоляции рассеивать в виде тепла избыток световой энергии, защищая фотосинтетический аппарат растения [8] (фотография 3).



Фотография 3. Трихомы и устьица Сеткреазии пурпурной

Устьица светолюбивой сеткреазии расположены выше уровня основных эпидермальных клеток, что характерно для растений мест с высоким увлажнением, днем в жаркое время суток они широко открыты. Таким образом, наличие мертвых трихом сеткреазии обеспечивает не снижение уровня транспирации, а уменьшение нагрева листовой пластинки путем отражения солнечных лучей.

Среднее открытие устьичной щели **треугольной кислицы** в рассматриваемое время дня сочетается с уже начавшимися настическими движениями, что позволяет уменьшить транспирацию и одновременно избежать прямых солнечных лучей. У **пилен пеперомиевидной** также обнаружена средняя степень открытия устьиц, что в сочетании с эпистоматическим строением листьев и наличием живых папилл, участвующих в транспирации, обеспечивает достаточное охлаждение листовой поверхности. **Хлорофитум капский** растет в Африке в капском царстве – в условиях повышенной влажности по берегам рек, не очень требователен к режиму освещения, может расти как на свету, так и в полутени. Вероятно, в дневных довольно жарких условиях лаборатории почти закрытые устьичные щели хлорофитума предохраняют от лишней потери влаги и обеспечивают экономное потребление воды. Таким образом, разные виды растений в одинаковых условиях и в одно и то же время суток имеют различную степень открытости устьичной щели, которая отражает баланс водного режима в данном отрезке времени.

Можно сделать заключение, что характер распределения устьиц различных видов растений, их размеры и суточная динамика открытия и закрытия сформировались в течение длительной эволюции в процессе приспособления к природно-климатическим условиям среды и в первую очередь к условиям увлажнения и теплового режима. При этом морфологические особенности строения листьев сопряжены с физиологической адаптацией к условиям географической родины изученных видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабушкина Е.А., Гордеева М.И., Богушевский А.С. Изменчивость характеристик транспирационного аппарата листьев кустарников под влиянием контрастных условий произрастания. Актуальные проблемы лесного комплекса, ФГБОУ ВПО Брянская государственная инженерно-технологическая академия, Брянск, N 31, с. 96-98, 2012.
2. Верзилин Н.М. Путешествие с домашними растениями. Гос. изд. дет. лит-ры, Л., 333 с., 1954.
3. Двораковский М.С. Экология растений. М., Высшая школа, 190 с., 1983.
4. Жизнь растений. Гл. ред. А.Л. Тахтаджян. М., Просвещение, Т.5 (2) цветковые растения, с. 276, 1981.
5. Ким Е.Ф., Гришина Е.Н. Методические рекомендации по физиологии растений (летние практические занятия) для студентов естественно-географического факультета. Горно-Алтайск, с.3-16, 1984.
6. Лотова Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. Изд. 4-е, доп. М., Книжный дом "ЛИБРОКОМ", 512 с., 2010.
7. Медведев С.С. Физиология растений. "БХВ- Петербург", Санкт-Петербург, 512 с., 2012.
8. Петров К.А., Перк А.А., Чепалов В.А. Криорезистентность растений Якутии. Материалы Всероссийской науч. конф. Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде. (РАН), Иркутск, с. 8-11, 2013.
9. Тейлор Б. Воздух. Вода. Погода. Климат. Серия "Взгляд на мир". М., "КУБК", с. 50, 1995.
10. Тимонин А.К., Лотова Л.И. Атипичное строение устьичного аппарата стеблей некоторых видов *Amaranthus* L. Биологические науки, Ботаника. N 9, с.75-79, 1982.
11. Физиология сельскохозяйственных растений. Изд.МГУ, т.3, 1967, 405с.
12. (<https://world-weather.ru/pogoda/armenia/yerevan/september-2018/>)

Поступила 08.10.2021