

УДК 581.524.13:581.526.52

ВЛИЯНИЕ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НА ЛИГНИФИКАЦИЮ АНАТОМИЧЕСКИХ СТРУКТУР ОДНОЛЕТНИХ ГАЛОФИТОВ

Симагина Н. О., Лысякова Н. Ю.

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, nsimagina@list.ru

Установлено, что под воздействием аллелопатического фактора у растений-акцепторов происходит интенсивная лигнификация проводящих и механических тканей. Выявлены функции компартментации и детоксикации аллелопатически активных веществ идиобластов. Количество их в тканях растения-акцептора *Salicornia europaea* L. изменяется пропорционально напряженности аллелопатической составляющей фитогенного поля растений-доноров аллелопатически активных веществ.

Ключевые слова: анатомия галофитов, аллелопатические взаимодействия.

ВВЕДЕНИЕ

В фиоценозах растительные выделения оказывают многообразные физиологические и биохимические воздействия на растения-акцепторы. Внешние проявления этих воздействий очень похожи, хотя внутренние механизмы неодинаковы. Процессы проникновения аллелопатически активных веществ сложны и многообразны. Чаще всего они поступают в растения-акцепторы через корни с восходящим потоком воды и питательных веществ [1].

Известно, что у различных растений под воздействием аллелопатически активных веществ, происходят патологические изменения в области ксилемной части проводящих пучков, а именно буреют стенки и закупориваются полости сосудов ксилемы [2]. Однако такое явление может наблюдаться у растений также при недостатке бора в почве, при поражении грибами *Fusarium oxysporum*, *Botrytis cinerea*, *Althernaria solani* и бактериями *Pseudomonas solanacea*, *Bacterium radiciperda* [2, 3, 4]. Это свидетельствует о том, что независимо от фактора, раздражающего ксилему, реакция растений во многих случаях аналогична – буреют стенки или же их полости закупориваются бурой массой. Относительно причины возникновения закупорок в ксилеме имеются различные предположения. Многие ученые считают, что лакуны ксилемы при поражении закупориваются вследствие набухания клеточных стенок и растворения срединных пластинок [1, 2, 5]. Некоторые исследователи доказывают, что вещества, закупоривающие сосуды, синтезируются патогенной микрофлорой и не являются продуктами разрушения стенок сосудов ксилемы [6].

Гистохимическими исследованиями было установлено, что вещество, вызывающее побурение стенок и закупоривание полостей сосудов ксилемы, является комплексным соединением, процесс образования которого находится в динамике. В состав этого вещества на определенных этапах его формирования

могут входить лигнин, пектиновые вещества, суберин, меланоиды [7]. Образованию этих веществ способствует повышенная, а затем пониженная концентрация водородных ионов, повышенная активность пероксидазы, увеличение содержания аскорбиновой кислоты и сульфгидрильных соединений [8].

Целью данного исследования являлось установление аллелопатического влияния на лигнификацию анатомических структур однолетних галофитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В гистохимических исследованиях в качестве основного тест-объекта использовали *Salicornia europaea* L. В конце вегетационного периода выкапывали особи *Salicornia europaea* L. (растения-акцептора аллелопатически активных веществ), произрастающие в пределах фитогенных полей *Artemisia santonica* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb., *Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze (растений-доноров). В качестве контроля использовали особи *Salicornia europaea* L. произрастающие в моноценозах *Salicornietum prostratae purum*. Срезы выполняли на свежем растительном материале.

Качественная реакция на лигнин заключалась в обработке срезов флороглюцином (триоксибензол, $C_6H_3(OH)_3 \cdot 2H_2O$) в сочетании с концентрированной соляной кислотой. Для этого готовили 5–10% раствор флороглюцина, каплю которого наносили на срез, а затем добавляли каплю концентрированной соляной кислоты. В результате реакции одревесневшие элементы приобретают малиново-красный цвет. Интенсивность цветной реакции зависит от степени одревеснения [9, 10].

После проведения окрашивания срезы помещали в глицерин и исследовали под микроскопом МРІ-5. Для получения фотографий использовали кадрозахватчик (TV tuner Kworld 640x480), фотоприбор зарядовой связи (Camera SunKwang). Размеры анатомических структур определяли с помощью программы ImageProPlus.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных сообществах галофитной растительности представлен широкий спектр адаптационных механизмов, отражающих комплекс физиологических, биохимических, морфологических приспособлений растений засоленных мест обитания [11].

Особый интерес в этом аспекте представляют анатомические особенности, четко дифференцированные у галофитов разных эколого-физиологических групп. У гликогалофитов рода *Artemisia* описаны ксероморфные признаки. Они проявляются в значительной степени рассечения листовой пластинки на мелкие доли; наличии беловойлочного опушения из одно- и многоклеточных кроющих трихом, а также железистых трихом (железок и железистых волосков) в эпидермальном комплексе.

Для солевывделяющего криногалофита *Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze характерно наличие в эпидерме специализированных солевых железок, включающих секреторные, бокаловидные, побочные и собирательные клетки. Они

объединены в сложном механизме секреции солей из внутренних тканей на поверхность органов.

У эугалофитов отмечен уникальный комплекс приспособлений, позволяющий до минимума сократить транспирационную поверхность и предотвратить резкое повышение концентрации легкорастворимых солей в растениях на сильно засоленных почвах при недостатке воды или ограниченном потреблении воды при больших концентрациях хлоридов и сульфатов в ней. Эти особенности проявляются у мясистых солянок *Salicornia europaea* L. и *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb. с одной стороны в том, что супротивные листья их в большей или меньшей мере редуцированы вплоть до влагалищ, охватывающих стебель и срастающихся с ним, а с другой стороны в развитии водозапасающей паренхимы. Специфическими структурными компонентами последней являются трахеоподобные водозапасающие элементы с расширенной внутренней полостью – гидроциты [12, 13]. Стенки их имеют характерные лестничные утолщения, они слабо лигнифицированы. Локализация их различна: от центрального цилиндра до субэпидермальной зоны. Фотосинтезирующую функцию у таких солянок хлоридного типа выполняет ассимиляционная ткань зеленых члеников. Эпидерма у эугалофитов без трихом, возмимляющая восковой налет и кутикула. Устьичный комплекс аномоцитный. Подобный тип строения называется галоморфным [11].

Анатомо-морфологические особенности солянок хлоридного типа *Suaeda prostrata* Pall. и хлоридно-сульфатного типа *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. близки и проявляются в сочетании галоморфных и ксероморфных признаков. Листья их хорошо развиты, длинные, полуцилиндрические, мясистые, ассимилирующие, сохраняются летом. В эпидермальный комплекс *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. входят густоприжатые двураздельные кроющие трихомы.

Наибольший интерес из доминирующих в исследуемых нами галофитных сообществах однолетников представляет эугалофит *Salicornia europaea* L. Ассимилирующие побеги *Salicornia europaea* L. покрыты однослойной эпидермой с кутикулой. Большую часть их поверхности занимают видоизмененные до влагалища супротивные мясистые листья, сросшиеся со стеблем. Наличие листовых следов в зоне центрального цилиндра подтверждает это. Листовые следы разделены мощными паренхимными сердцевинными лучами и не анастомозируют между собой. У основания члеников края листовых пластинок не срастаются, а лишь плотно прилегают друг к другу. Здесь в генеративную фазу формируются элементы андроеца и гинецея, а затем после опыления и оплодотворения семени. Ассимиляционная ткань расположена на периферии члеников. Водосолезапасающая ткань представлена тонкостенными паренхимными клетками и гидроцитами. Количество их в члениках *Salicornia europaea* L. в моноценозе относительно невелико и составляет 17 ± 2 шт./мм². Длина их варьирует от 45,3 до 52,7 мкм, а диаметр от 21,4 до 26,2 мкм. Система гидроцитов равномерно распределена от центрального цилиндра до субэпидермальной зоны.

В зоне водозапасающей паренхимы, прилегающей к центральному цилиндру, а также между паренхимными клетками листовых следов выявлены идиобласты – склереиды по форме, относящиеся к типу брахисклереид [13, 14]. Размеры их соответствуют размерам близлежащих клеток и составляют $23,2 \pm 0,2$ мкм. Стенки идиобластов слабо лигнифицированы.

Центральный цилиндр представлен закрытыми коллатеральными пучками. Над проводящими пучками со стороны флоэмы находятся склеренхимные тяжи, сливающиеся в периферической зоне центрального цилиндра. Внутри от ксилемы расположены тонкостенные клетки паренхимы сердцевины (рис. 1).

Интерес представляет степень гистологических изменений описанных структур под действием аллелопатически активных веществ в естественных фитоценозах и модельных экспериментах. Выявление изменений на гистологическом уровне позволит расшифровать механизмы воздействия аллелопатически активных веществ на растения-акцепторы.

Выделен ряд особенностей анатомического строения *Salicornia europaea* L. при воздействии аллелопатического фактора. При качественной реакции на лигнин в малиновый цвет окрашивались структуры с лигнифицированными клеточными оболочками: проводящие элементы ксилемы, склеренхимные тяжи, идиобласты. Оболочки многих типов клеток инкрустируются лигнином – полимером, состоящим из фенилпропаноидных единиц. Лигнин представляет собой сложное гетерогенное вещество, придающее клеточной стенке прочность. Электронно-микроскопическими исследованиями показано, что лигнин заполняет пространство между целлюлозными фибриллами каркаса клеточной стенки. При этом лигнин химически связывается с полисахаридами [12]. Установлено, что при аллелопатическом воздействии в опытных растениях лигнификация значительно интенсифицировалась. Известно, что лигнин одно из важнейших веществ в клеточной оболочке растений. Некоторые авторы считают, что лигнин представляет собой конечный продукт метаболизма и после возникновения, по-видимому, существует как структурный компонент клеточной стенки без изменения [13]. Однако существует и другая точка зрения, согласно которой образующийся лигнин не остается неизменным, а превращается в более простые соединения, которые могут участвовать в сложных реакциях вторичного метаболизма, приводящих к образованию нового типа веществ – суберина и меланоидов [15].

В растениях *Salicornia europaea* L., выросших в зоне максимального аллелопатического воздействия как *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb., так и *Artemisia santonica* L. отмечена интенсивная лигнификация стенок сосудов ксилемы центрального цилиндра (рис. 2). Исследование интенсивности окрашивания с помощью компьютерной программы ImageProPlus позволило установить контрастность светового спектра зон лигнификации, зависящей от степени поглощения светового потока. При аллелопатическом стрессе этот показатель составляет 78–86 е.п., в моноценозе – 170–178 е.п. На основе этих данных можно заключить, что лигнификация, проявляющаяся по качественной реакции при действии аллелопатического фактора в два раза больше, чем в моноценозе. В ходе исследования было установлено, что при аллелопатическом влиянии многолетников, стенки сосудов ксилемы центрального цилиндра *Salicornia europaea* L. могут достигать максимального утолщения, вплоть до полного сближения стенок, что приводит к уменьшению просветов проводящих элементов ксилемы. Рассматриваемые тенденции находятся в соответствии с литературными данными [2].



Рис. 1. Лигнификация гистологических элементов *Salicornia europaea* L. при произрастании в моноценозе: 1 – центральный цилиндр; 2 – идиобласт.

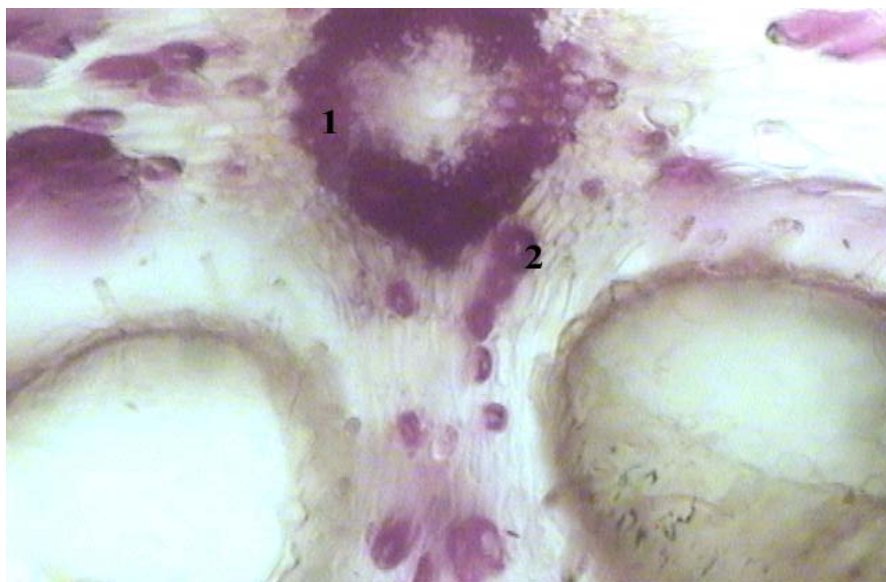


Рис. 2. Лигнификация гистологических элементов *Salicornia europaea* L. при максимальном аллелопатическом воздействии *Artemisia santonica* L.: 1 – центральный цилиндр; 2 – идиобласт.

Площадь лигнифицированной части центрального цилиндра у растений *Salicornia europaea* L., произрастающих в моноценозе и при действии аллелопатического фактора достоверно различается ($P < 0,05$). В моноценозе данный показатель составляет 19908 мкм², а при аллелопатическом угнетении 35341 мкм², что в 1,8 раза больше. Значительно большая степень лигнификации элементов отмечена в периферической зоне центрального цилиндра по сравнению с растениями в моноценозах. В условиях модельного эксперимента склеренхимные тяжи сливаются в единое кольцо. Важно отметить, что существенная лигнификация проявляется не только в ксилеме, но и во флоэме исследуемых растений. Функционально активными остаются лишь единичные ситовидные трубки.

Нарушение пропускной способности проводящих элементов ксилемы и флоэмы проявляется в сужении просветов члеников трахеи и ситовидных трубок за счет утолщения их клеточных стенок. Это выражено ярче в корне, корневой шейке, в нижних члениках стебля. Эта особенность не проявляется в ветвях I и тем более II порядка.

Степень лигнификации зоны центрального цилиндра уменьшается при сравнении объектов более удаленных от растения-донора аллелопатических веществ. Следует отметить также, что степень лигнификации центрального цилиндра выше у растений *Salicornia europaea* L., произрастающих в фитогенном поле *Artemisia santonica* L., чем в зоне влияния *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb. При аллелопатическом почвоутомлении у многолетников в первый год вегетации патологические изменения в ксилеме происходят у небольшого числа растений. Во второй вегетационный период около 50% многолетних растений характеризуются данными признаками. Максимальные патологические изменения ксилемы корня отмечены в третий вегетационный период, и проявляются в закупоривании бурой массой проводящих элементов [2]. Поскольку *Salicornia europaea* L. однолетнее растение, то максимальное поражение проводящих элементов ксилемы происходит к концу вегетации. Интенсивная лигнификация – это, по-видимому, первая стадия защитной реакции растения на интоксикацию аллелопатически активными веществами. Полученные данные могут объяснить снижение морфометрических параметров растений *Salicornia europaea* L. в фитогенном поле *Artemisia santonica* L. и *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb.

Идиобласты также дают положительную реакцию при качественном детектировании лигнина. В первичной коре *Salicornia europaea* L. вблизи центрального цилиндра обнаружены идиобласты, относящиеся к единичным склереидам (рис. 2). При аллелопатическом воздействии *Artemisia santonica* L. идиобласты имеют удлиненную палочковидную форму и относятся к типу макросклереид (рис. 3). У *Salicornia europaea* L. в фитогенном поле *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb. идиобласты изодиаметрической формы (брахисклереиды) (рис. 4). Установлено, что у *Salicornia europaea* L. количество и размеры идиобластов в 1,6 раза больше при аллелопатическом угнетении многолетниками, чем в моноценозах. Максимальное количество идиобластов отмечено в паренхиме листовых следов, прилегающих к центральному цилиндру, $35,2 \pm 2,7$ шт./мм². Размеры их достоверно отличаются от размеров идиобластов в

члениках *Salicornia europaea* L. в моноценозах, и составляют в длину $87,1 \pm 0,3$ мкм; в ширину $26,1 \pm 0,4$ мкм (рис. 4). Однако по мере удаления от центрального цилиндра количество идиобластов уменьшается до $22,4 \pm 1,3$ шт./мм², а размеры увеличиваются (длина $141,0 \pm 0,5$ мкм, ширина $31,3 \pm 0,5$ мкм).



Рис. 3. Идиобласт в паренхиме первичной коры *Salicornia europaea* L. при аллелопатическом воздействии *Artemisia santonica* L.



Рис. 4. Идиобласты в паренхиме первичной коры *Salicornia europaea* L. при аллелопатическом воздействии *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Vieb.

Периферические участки члеников свободны от идиобластов. Выявлена отрицательная коррелятивная зависимость между расстоянием *Salicornia europaea* L. от растения-донора аллелопатически активных веществ и размерами $r=-0,63\pm 0,12$; а также количеством идиобластов $r=-0,72\pm 0,09$. Связь этих показателей с эдафическими факторами (влажностью, концентрацией солей в почве) не установлена ($P>0,05$). Возможно, в идиобластах локализуется и изолируется часть наиболее агрессивных аллелопатически активных веществ, что согласуется с данными литературы [14]. Идиобласты являются специализированными клетками, в которых экскреторная функция становится основной [13,14]. Если содержимое идиобластов представляет собой продукты отброса, то их принято называть экскреторными идиобластами, если содержат танины – таниновыми. Известно, что в специализированных секреторных клетках (идиобластах) могут накапливаться минеральные соли, эфирные масла, смолы, танины, производные фенолов, терпенов, алкалоидов и слизи [16]. Следовательно, идиобластам характерна не только опорная, но секреторная функция.

Количество, размеры, локализация гидроцитов в паренхиме первичной коры *Salicornia europaea* L., при действии аллелопатического фактора, существенно отличается от этих показателей у растений в моноценозах. Так, отмечено увеличение их диаметра в 1,2 раза ($31,4\pm 2,1$ мкм). Количество гидроцитов больше в 2,3 раза и варьирует от $36,2\pm 1,7$ до $45,3\pm 2,3$ шт./мм². Интерес представляет появление большого количества гидроцитов в непосредственной близости от центрального цилиндра. Они образуют с идиобластами как бы сплошное кольцо, ограничивающее водозапасающую паренхиму.

Выявленные особенности анатомических структур однолетних галофитов, произрастающих в фитогенном поле свидетельствуют о проявлении аллелопатического эффекта на гистологическом уровне.

ВЫВОДЫ

1. Под воздействием аллелопатического фактора у растения-акцептора *Salicornia europaea* L. происходит интенсивная лигнификация проводящих и механических тканей.

2. Выявлены функции компартментации и детоксикации аллелопатически активных веществ идиобластов. Количество их в тканях растений акцептора *Salicornia europaea* L. изменяется пропорционально напряженности аллелопатической составляющей фитогенного поля многолетников.

3. Выявлена отрицательная коррелятивная зависимость между расстоянием *Salicornia europaea* L. от растения-донора аллелопатически активных веществ и размерами $r=-0,63\pm 0,12$; а также количеством идиобластов $r=-0,72\pm 0,09$.

4. Количество, размеры, локализация гидроцитов в паренхиме первичной коры *Salicornia europaea* L., при действии аллелопатического фактора, существенно отличается от этих показателей у растений в моноценозах.

Список литературы

1. Putnam A.R. Allelopathy: State of the science / A.R. Putnam, C.S.Tang // The science of allelopathy. – New York: John Wiley and Sons, 1986. – P. 1–19.
2. Богдан Г.П. Природа защитной реакции растений / Г.П. Богдан. – К.: Наукова думка, 1981. – 207 с.
3. Браун Э.Ч. Патогенные факторы, играющие роль в физиологии заболевания – токсины и другие метаболиты / Э.Ч. Браун, Р.П. Прингл // Проблемы и достижения фитопатологии. – 1962. – С. 69–73.
4. Husain A. The role of pectic and cellulolytic enzymes in pathogenesis by *Pseudomonas solanacearum* / A. Husain, A. Kelman // Phytopathology. – 1958. – Vol. 48, № 7. – P. 79–83.
5. Райс Э. Аллелопаия / Э. Райс. – М.: Мир, 1978. – 392 с.
6. Sutton J.C. Relation of xylem plugging to blackrot lesion development in cabbage / J.C. Sutton, P.H. Williams // Can. J. Bot. – 1970. – Vol. 48, № 2. – P. 391
7. Гродзінський А.М. Гістохімічне вивчення пектинових речовин, лігніну, суберину та меланінів у рослинах, що перебували під впливом аллопатично активних речовин / А.М. Гродзінський, Г.П. Богдан // Укр. бот. журн. – 1972. – Т. 29, № 2. – С. 137–139.
8. Богдан Г.П. Ультраструктурные изменения в ксилеме корней клевера при почвоутомлении / Г.П. Богдан, Б.Е. Шпилева, О.В. Майстренко, Н.В. Сидорова // Роль аллелопатии в растениеводстве: Сборник научных трудов. – К.: Наукова думка, 1982. – С. 33–42.
9. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство / [Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов, Х.Х. Джалилова, Г.М. Ильина, Н.В. Чубатова]. – М.: Наука, 2000. – 125 с.
10. Пирс Э. Гистохимия / Э. Пирс. – М.: Ил, 1962. – 768 с.
11. Нагалецкий В.Я. Экологическая анатомия растений / В.Я. Нагалецкий, В.Г. Николаевский. – Краснодар: Кубанского университета, 1981. – 88 с.
12. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528с.
13. Эзау К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – Т. 1–2.
14. Рощина В.Д. Выделительная функция высших растений / В.Д. Рощина, В.В. Рощина. – М.: Наука, 1989. – 173 с.
15. Freudenberg K. Lignin: Its constitution and formation from p-hydroxycinnamyl alcohols / K. Freudenberg // Science. – 1971. – Vol. 148. – P. 533–537.
16. Eilert U. Ultrastructure of acridone alkaloid idioblasts in roots and cell cultures of *Ruta graveolens* / U. Eilert, B. Wolters, F. Constabel // Ibid. – 1986. – Vol. 64, № 6. – P. 1089–1096.

Сімагіна Н. О., Лисякова Н. Ю. Вплив аллопатичних взаємодій на лігніфікацію анатомічних структур однорічних галофітів // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2010. Вип. 2. С. 75–83.

Встановлено, що під впливом аллопатичного чинника у рослин-акцепторів відбувається інтенсивна лігніфікація провідних і механічних тканин. Виявлені функції компартментації і детоксикації аллопатично активних речовин ідіобластів. Кількість їх в тканинах рослини-акцептора *Salicornia europaea* L. змінюється пропорційно напруженості аллопатичної складової фітогенного поля рослин-донорів аллопатично активних речовин.

Ключові слова: анатомія галофітів, аллопатичні взаємодії.

Simagina N. O., Lysyakova N. Yu. Influence of allelopathic interactions on lignification of anatomic structures of annual halophytes // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2010. Iss. 2. P. 75–83.

It was established that the intensive lignification of conducting and mechanical tissues of plants-acceptors occurs under influence of allelopathic factor. The functions of compartmentation and detoxication of allelopathic active substances of idioblasts were revealed. Quantity of them in tissues of plant-acceptor of *Salicornia europaea* L. changes proportionally to tension of allelopathic constituent of the phytogenous field of plants-donors of allelopathic active substances.

Key words: anatomy of halophytes, allelopathic interactions.

Поступила в редакцію 18.11.2010 г.