

УДК 581.8:576.88(292.471)

Анатомические особенности гемипаразита *Odontites luteus* (Orobanchaceae) в условиях Предгорного Крыма

Присянникова И. Б., Бодько Д. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
aphanisomenon@mail.ru, bodko.darya@bk.ru

В результате исследований, проведённых в течение вегетационного периода 2019 года на степных склонах в южных окрестностях села Левадки и поселка Чистенькое (Республика Крым, Симферопольский р-н.), получены новые данные по численности гемипаразита *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae). Составлен перечень видов растений, предпочитаемых в качестве растений-хозяев полупаразита. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающимися растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. В результате анатомических исследований вегетативных органов *O. luteus* получены новые сведения, демонстрирующие структурные особенности полупаразита. Корень у *O. luteus* является гаусториальным органом, выполняющим функции внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. В начале фазы бутонизации растений корень *O. luteus* покрыт ризодермой с вытянутыми в тангентальном направлении клетками, наружные стенки которых значительно утолщены, а в середине фазы бутонизации (конец июля – начало августа) в корне начинает закладываться перидерма. Обнаружено, что корень в конце вегетации покрывается перидермой, выполняющей защитную функцию в засушливых почвенных условиях степи. В центре корня *O. luteus* располагается диархная первичная система. Выявлено, что анатомическое строение стебля имеет типичный для однолетних двудольных травянистых растений тип с развитыми признаками ксероморфности. Снаружи стебель покрыт эпидермой с кутикулой, образующей единичные волоски, тангентальные стенки клеток эпидермы значительно утолщены. Наличие в паренхиме первичной коры стебля *O. luteus* четко выраженного слоя крахмалоносного влагилица (эндодермы) и отложение в нем запасных питательных веществ, вероятно, связано с полупаразитическим образом жизни растения. В фазе массового цветения и плодоношения план анатомического строения стебля *O. luteus* принципиально не меняется. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой. Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима, которая позволяет листу складываться и таким образом экономить влагу в засушливый период. Мезофилл листа однородный (диффузный) изолатерального типа, клетки мезофилла обильно заполнены хлоропластами, имеющими вытянутую форму. Исходя из анатомического строения вегетативных органов, *O. luteus* можно отнести к экологической группе ксеромезофиты.

Ключевые слова: цветковый гемипаразит *Odontites luteus*, численность, анатомическое строение, вегетативные органы, Предгорный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Предгорный Крым – это регион, соответствующий Лесостепному округу пушистодубовых лесов и луговых степей Горнокрымской подпровинции Средиземноморской лесной области. Рельеф, климат, разнообразие сосудистых растений и большой набор экотопов Предгорного Крыма создают благоприятные условия для развития как растений-хозяев, так и трофически тесно связанных с ними растений-паразитов. По подсчётам Э. С. Терехина (1973) из 269 тысяч видов цветковых растений, описанных на нашей планете, приблизительно 33 тысячи видов живут благодаря паразитизму. Как и любые паразиты, они принимают участие в регуляции численности популяций своих хозяев, тем самым оказывая определенное влияние на формирование и стабильность природных биоценозов. В антропогенных сообществах численность паразитов часто выходит из-под контроля естественных биологических регуляторных механизмов, что может причинять существенный вред хозяйственной деятельности человека (Бейлин, 1967; Teryokhin, 1997; Жук, 2001).

Наряду с этим многие паразитические растения издавна используются как ценные медоносные и лекарственные растения. Например, зубчатка желтая (*Odontites luteus* (L.) Clairv.) из семейства Заразиховые (Orobanchaceae) обладает лекарственными (гипототоническими, кардиотоническими, гепатопротекторными, анальгезирующими) свойствами и является отличным медоносом. Данный представитель встречается в Крыму довольно редко и растет на луговых, степных и каменистых склонах почти во всех природных зонах полуострова (Определитель..., 1972). Эколого-морфологическая характеристика *O. luteus* приведена у В. Н. Голубева (1996): средиземноморско-евроазиатский степной вид, аэропедофит, яровой однолетник, полупаразит, летне-зеленый, безрозеточные позднелетне-среднеосенний вид, гелиофит, гликофит, встречается редко.

Цель работы – изучить анатомические особенности полупаразита *O. luteus* в условиях Предгорного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования полупаразита зубчатки желтой (*Odontites luteus* (L.) Clairv.) проводились в течение вегетационного периода 2019 года на степных склонах в южных окрестностях села Левадки и поселка Чистенькое Симферопольского района Республики Крым (рис. 1). На пробной площади, составляющей 400 м², нами были случайным образом выделены 30 учетных площадок площадью по 1 м². На каждой учетной площадке в течение вегетационного периода с периодичностью в 30 дней производился подсчет особей *O. luteus*.



Рис. 1. Карта-схема локализации пробной площади, вид отдельного участка этой площади и *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) (<https://www.google.ru/maps>)

Фиксация материала. Растительный материал, предназначенный для анатомического исследования, был предварительно препарирован на части: корни, листья, стебли (рис. 2). Подготовленный материал помещали в марлевые мешочки и хранили в банках с фиксатором,

предварительно указав дату заложения. Был использован фиксатор следующего состава: спирт (96 %) – 13 мл; глицерин – 0,5 мл; дистиллированная вода – 5 мл (Барыкина, 2004). Зафиксированный материал хранили в тёмном месте, защищённом от прямого попадания солнечных лучей при комнатной температуре. Полученные микроскопические срезы вегетативных органов растения окрашивали красителем флюороглюцином с соляной кислотой.



Рис. 2. Фиксируемый материал *Odontites luteus*

a – корни, *b* – листья, *c* – стебли.

Фотофиксацию анатомических срезов вегетативных органов *O. luteus* проводила Бодько Д.°В. с помощью фотонасадки, установленной на микроскоп медицинский прямой CX31RTSF, Olympus (Филиппины). Микроскопическая техника и оргтехника была приобретена в рамках реализации проекта Программы развития «Разработка сетевой образовательной программы по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки, направленности 03.02.08 Экология». Видовые названия высших растений приведены в соответствии с интерактивной международной сводкой «The Plant List» (<http://www.theplantlist.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В природном растительном покрове пробной площади и ее окрестностей на карбонатных черноземах сочетаются остатки луговых и петрофитных степей, разреженные кустарниковые и лесные сообщества с участием *Quercus pubescens* Willd, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Fraxinus excelsior* L. и других. Обезлесенные пространства между островными дубравами заняты луговыми и петрофитными степями; из ксерофильных полукустарничков и разнотравья встречаются следующие виды: *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Bothriochloa ischaetum* (L.) Keng, *Teucrium chamaedrys* L., *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl., а также виды родов *Thymus* L., *Achillea* L., *Euphorbia* L., *Paeonia* L., *Stipa* L. и другие.

Динамика численности *O. luteus*, исследованная на пробной площади в 2019 году, отражена в данных таблицы 1. Согласно ее данным, среднее значение численности растений полупаразита на учетных площадках составило 12,96 (август) и 10,53 (сентябрь) шт./м², соответственно. Таким образом, можно сделать вывод, что количество особей *O. luteus* в августе незначительно превышает показатель среднего количества в сентябре и в целом среднее количество особей *O. luteus* за вегетационный сезон составило 11,75 шт./м². Составлен перечень видов растений, предпочитаемых *O. luteus* в качестве растений-хозяев. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd.), *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающими растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin.

Таблица 1

Динамика численности особей *Odontites luteus* на пробной площади в 2019 году

Среднее количество особей на 1 м ² , шт.		
06.08.19	03.09.19	За весь вегетационный сезон
12,96±2,15	10,53±1,75	11,75±2,04

Корень. У *O. luteus* корень представляет собой гаусториальный орган, выполняющий функцию внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. Анализ анатомического строения вегетативных органов полупаразита показал, что в начале фазы бутонизации растений корень *O. luteus* покрыт ризодермой с вытянутыми в тангентальном направлении клетками, наружные стенки которых значительно утолщены. В середине фазы бутонизации (конец июля – начало августа) в корне начинает закладываться вторичная покровная ткань – перидерма (рис. 3).

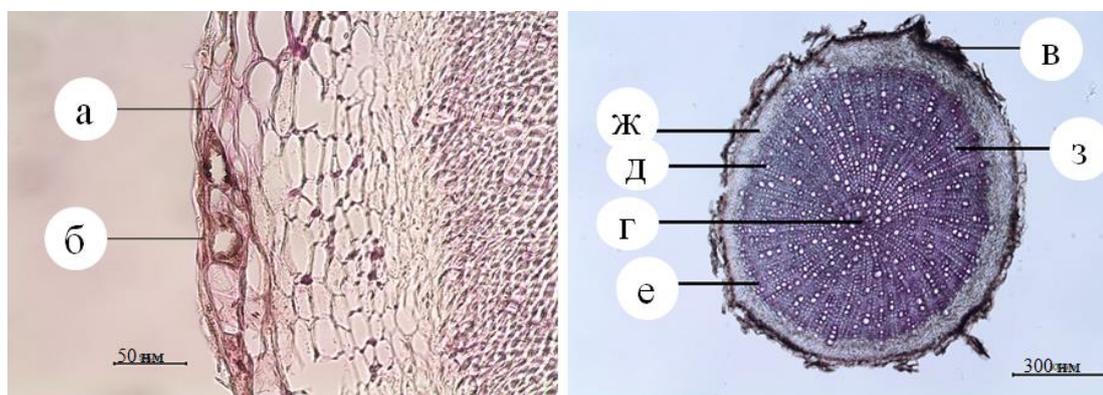


Рис. 3. Начало закладки перидермы в корне *Odontites luteus* в фазе бутонизации (июль) (фото слева) и анатомическое строение корня в начале цветения (сентябрь) (фото справа) а – ризодерма, б – формирующаяся перидерма: в – перидерма, г – первичная ксилема, д – вторичная ксилема, е – камбий, ж – флоэма, з – волокна либриформа.

Как видно из данных рисунка 3, количество слоев перидермы возрастает к началу цветения (сентябрь). В корне гемипаразита под покровной тканью располагается вторичная флоэма, наружные 3–4 слоя которой представлены остатками первичной коры. Во флоэме слабо развита механическая ткань.

Радиальные паренхимные лучи в зоне флоэмы значительно изгибаются (рис. 4). За слоем камбия располагается вторичная ксилема, которая представлена трахеями. Просвет трахей увеличивается ближе к центру, хорошо развиты волокна либриформа.

В центре корня зубчатки располагается диархная первичная система (рис. 4, в центре корня). Под эпидермой располагается первичная кора, образованная крупными тонкостенными клетками, упорядоченно расположенными в виде 3–4 слоев клеток. Первичная кора заканчивается крупными клетками крахмалоносного влагалища (эндодермы), клетки которого четко выражены и образованы крупными, плотно прилегающими друг другу клетками (рис. 5). По нашему мнению, наличие такого четко выраженного слоя в паренхиме первичной коры *O. luteus* связано с полупаразитическим образом жизни и отложением в крахмалоносном влагалище запасных питательных веществ. За ним находится слой флоэмы, имеющей типичное для двудольных строение и слой камбия.

Стебель. Снаружи стебель покрыт эпидермой с кутикулой, образующей единичные волоски. Тангентальные стенки клеток эпидермы значительно утолщены (рис. 5).

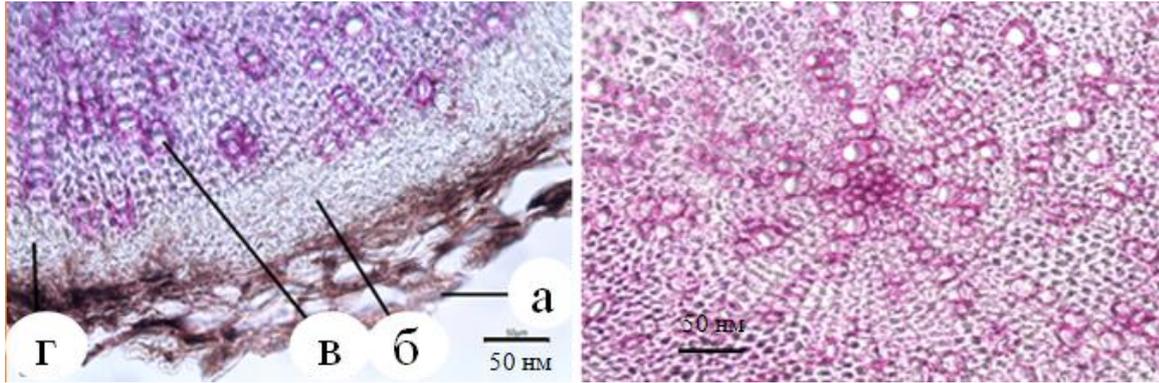


Рис. 4. Сформировавшаяся перидерма в корне *Odontites luteus* в начале фазы бутонизации (июль) (фото слева) и диархная первичная система корня (фото справа)
а – перидерма, б – вторичная флоэма, в – радиальные лучи в зоне флоэмы, г – сосуды вторичной ксилемы.

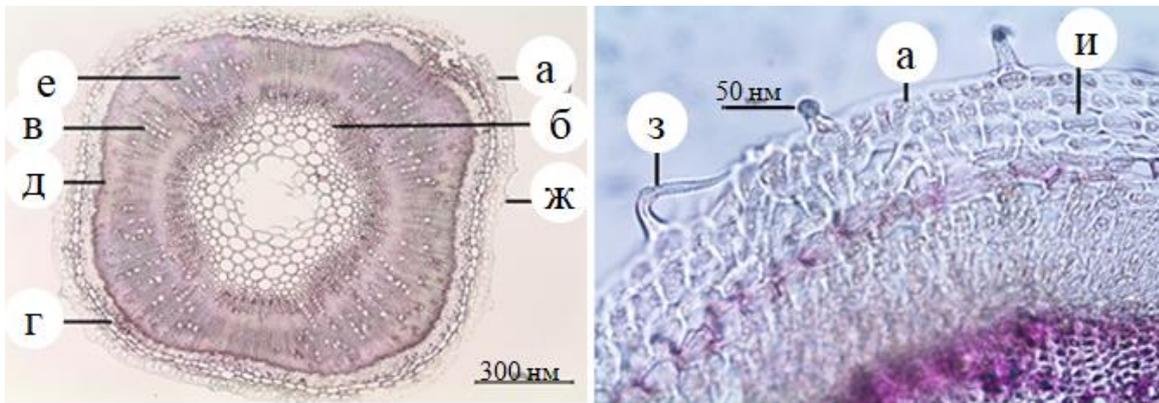


Рис. 5. Анатомическое строение стебля, эпидерма, трихомы (фото слева) и колленхима стебля *Odontites luteus* (фото справа)
а – эпидерма, б – перимедулярная зона, в – вторичная ксилема, г – эндодерма (крахмалоносное влагалище), д – камбий, е – волокна либриформа, ж – трихомы, з – кроющиеся трихомы, и – пластинчатая колленхима.

Внутри от камбия располагается вторичная ксилема, представленная довольно крупными сосудами. Слой ксилемы примерно в 4–5 раз толще слоя флоэмы. В ксилеме значительно развиты волокна либриформа с утолщенными стенками. Ксилема образована сосудами с сильно лигнифицированными стенками, при этом сосуды ксилемы располагаются правильными рядами и разделены узкими сердцевинными лучами. Ближе к сердцевине располагается перимедулярная зона (рис. 6), клетки которой содержат запасные питательные вещества, а затем следуют крупные, тонкостенные, имеющие округлую форму паренхимные клетки, заполняющие сердцевину стебля *O. luteus*.

В фазе массового цветения и плодоношения полупаразита план анатомического строения стебля принципиально не меняется.

Лист. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой (рис. 6). Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима, которая позволяет листу складываться и таким образом экономить влагу в засушливый период. Мезофилл листа однородный (диффузный), фотосинтезирующая паренхима расположена с

адаксиальной стороны листа в виде 3–2 слоев вытянутых в длину клеток, а с абаксиальной стороны – в виде 2–3 слоев клеток. Клетки обильно заполнены хлоропластами, имеющими вытянутую форму. В анатомическом отношении такой тип строения листа соответствует изолатеральному типу (рис. 6).

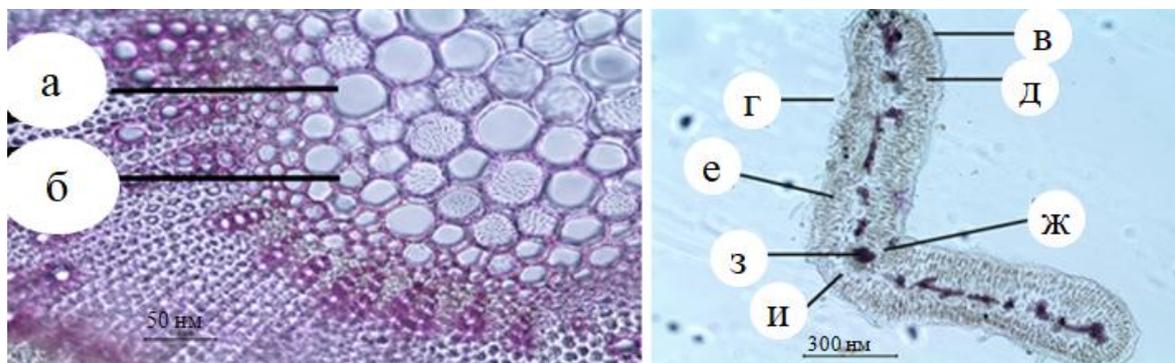


Рис. 6. Перимедулярная зона стебля и анатомическое строение листа *Odontites luteus*
а – перимедулярная зона, б – сердцевина, в – эпидерма, г – трихома, д – фотосинтезирующая паренхима, е – колленхима над проводящим пучком, ж – центральная жилка, з – водозапасяющие клетки паренхимной обкладки проводящего пучка.

Межклетники в листе слабо развиты. Внутри мезофилла листа *O. luteus* выделяются крупные водозапасяющие клетки паренхимной обкладки проводящих пучков (рис. 6). Таким образом, анализируя анатомические признаки листа, можно сделать вывод, что лист гемипаразита имеет признаки ксероморфной структуры. В целом, по совокупности анатомических признаков вегетативных органов *O. luteus* данный вид можно отнести к экологической группе ксеромезофитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях Предгорного Крыма исследована численность гемипаразита *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) и выявлено, что среднее количество особей на пробной площади в течение вегетационного периода 2019 года составило 11,75 шт./м². Составлен перечень видов растений, предпочитаемых в качестве растений-хозяев полупаразита. Среди них выявлены такие виды, как: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., виды рода *Euphorbia* L., но наиболее часто встречающимися питающими растениями для *O. luteus* явились: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. В результате анатомических исследований вегетативных органов *O. luteus* получены новые данные, демонстрирующие структурные особенности растения, связанные с полупаразитическим образом жизни. Корень у *O. luteus* является гаусториальным органом, выполняющим функции внедрения в корневую систему растений-хозяев для отсасывания воды и минеральных веществ. Обнаружено, что корень в конце вегетации покрывается перидермой, выполняющей защитную функцию в засушливых почвенных условиях. Выявлено, что анатомическое строение стебля имеет типичный для однолетних двудольных травянистых растений тип с развитыми признаками ксероморфности. В фазе массового цветения и плодоношения план анатомического строения стебля *O. luteus* принципиально не меняется. Клетки эпидермы листа имеют утолщенные наружные стенки с хорошо развитой кутикулой. Снаружи лист покрыт простыми трихомами. В листе помимо главной жилки имеется множество мелких жилок. Над центральной жилкой, представленной закрытым коллатеральным проводящим пучком, располагается колленхима. Мезофилл листа однородный (диффузный), клетки мезофилла обильно заполнены хлоропластами, имеющими

вытянутую форму. Лист при нехватке влаги способен складываться и в анатомическом отношении его строение соответствует изолатеральному типу. Наличие в паренхиме первичной коры стебля *O. luteus* четко выраженного слоя крахмалоносного влагалища (эндодермы) и отложение в нем запасных питательных веществ, вероятно, связано с полупаразитическим образом жизни растения. Исходя из анатомического строения вегетативных органов, *O. luteus* можно отнести к экологической группе по отношению к влаге ксеромезофиты

Благодарности. Авторы выражают признательность к. б. н., доценту Э. Г. Бирюлевой за оказание консультативной помощи.

Список литературы

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г. и др. Прижизненное окрашивание // Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: изд-во МГУ. – 2004. – 312 с.
Бейлин И. Г. Борьба с повиликами и заразихами. М: Колос. – 1967. – 88 с.
Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ. – 1996. – 126 с.
Жук А. В. Происхождение паразитизма у цветковых растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. – Серия 3. Биология. – Вып. 1, № 3. – 2001. – С. 24–37.
Определитель высших растений Крыма / [Под общей ред. Н. И. Рубцова]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
Plant List. A working list of all plant species. [Electronic resource]. Access mode: <http://www.theplantlist.org> (web-site, version 1.1) (date of the application: 29.03.2020).
Teryokhin E. S. Weed broomrapes – systematics, ontogenesis, biology and evolution. – Aufstieg-Verlag, Germany, 1997. – 243 p.

Prosiannikova I. B., Bodko D. V. Anatomical features of hemiparasite *Odontites luteus* (Orobanchaceae) in the conditions of Piedmont Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 93–99.

New data on the number of hemiparasite *Odontites luteus* (L.) Clairv. (Orobanchaceae) were found in result of studies conducted during the growing season in 2019 on the steppe slopes in the southern vicinity of Levadki and Chistenkoye (Republic of Crimea, Simferopol district). It was revealed that the average number of individuals during the growing season on the trial plot was 11.75 pcs/m². A list of plant species preferred by *O. luteus* as feeding hosts of a semi-parasite has been compiled. Among them, such species as: *Artemisia taurica* Willd., *A. absinthium* L., *Satureja taurica* Velen., *Reseda lutea* L., *Xeranthemum annuum* L., *Plantago lanceolata* L., species of the genus *Euphorbia* L., but the most common host plants for the semi-parasite were: *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin. Anatomical studies of the vegetative organs of *O. luteus* resulted in obtaining new information demonstrating the structural features of semi-parasitic plants. The root of *O. luteus* is a gaustorial organ that performs the functions of introducing water and minerals into the root system of host plants. At the beginning of the plant budding phase, the root of *O. luteus* is covered with a rhizoderma with tangentially elongated cells, the outer walls of which are significantly thickened, and in the middle of the budding phase (late July – early August), the periderm begins to form in the root. It was found out that at the end of the growing season the root is covered by the periderm, which performs a protective function in the arid soil conditions of the steppe. In the center of the *O. luteus* root there is the diarchal primary system. It was revealed that the anatomical structure of the stem is typical for annual dicotyledonous herbaceous plants with developed signs of xeromorphism. Outside, the stem is covered with an epidermis with a cuticle forming single hairs, the tangential walls of the epidermal cells are significantly thickened. The presence in the parenchyma of the primary bark of the stem of *O. luteus* of a clearly defined layer of starchy vagina (endoderm) and the deposition of reserve nutrients in it are likely to be associated with a semi-parasitic lifestyle of the plant. In the phase of mass flowering and fruiting, the anatomic structure of the stem *O. luteus* does not fundamentally change. Leaf epidermal cells have thickened outer walls with well-developed cuticles. Outside, the leaf is covered with simple trichomes. In addition to the main vein, the leaf has many small veins. Above the central vein, represented by a closed collateral conducting bundle, there is a collenchyme, which allows the sheet to fold and thus save moisture in the dry period. The mesophyll of the leaf is homogeneous (diffuse) of the isolateral type, the cells are abundantly mesophyll filled with chloroplasts having an elongated shape. According to the anatomical structure of the vegetative organs, *O. luteus* can be attributed to the ecological group of xeromesophytes.

Key words: flowering hemiparasite *Odontites luteus*, abundance, anatomical structure of vegetative organs, Piedmont Crimea.

Поступила в редакцию 05.04.20