

Ю.Ф. Рой, М.В. Левковская

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ОМЕЛЫ АВСТРИЙСКОЙ (*VISCUM AUSTRIACUM WIESB.*)

Изучено анатомическое строение стебля и листа представителя семейства Loranthaceae Juss. – омелы австрийской (*Viscum austriacum* Wiesb.). Рассмотрен механизм внедрения гаусторий паразита в ксилему дерева-хозяина. Выявлены признаки анатомической структуры стебля и листа омелы, которые можно интерпретировать как диагностические. К диагностическим признакам стебля следует отнести: наличие устьиц паразитного типа в эпидерме, присутствие кристаллического песка и друз в клетках первичной паренхимы, сильная разорванность кольца первичных механических элементов за счет мощного развития сердцевинных лучей, сегментное расположение ксилемы и флоэмы, спиральное вторичное утолщение клеточных стенок ситовидных трубок флоэмы. Диагностическими признаками листа являются следующие: амфистоматический лист, наличие хлоропластов в основных и замыкающих клетках устьиц, недифференцированный мезофилл, биколлатеральные проводящие пучки.

Введение. Большинство высших (цветковых) растений обладает способностью к самостоятельному питанию, но в составе некоторых семейств есть растения, частично или полностью утратившие способность к автотрофному питанию и перешедшие к паразитическому существованию. Среди последних выделяют группу корневых и стеблевых (стволовых) паразитов, у которых наблюдается значительное видоизменение, недоразвитие или полная деградация корневой системы. Организмы, поглощающие воду и минеральные вещества из древесины стеблей целого ряда древесных растений, но, синтезирующие самостоятельно пластические вещества, являются полупаразитами. Большинство паразитических покрытосеменных относится к семействам норичниковых (*Scrophulariaceae* Juss.), ремнецветниковых (*Loranthaceae* Juss.), повиликовых (*Cuscutaceae* Dumort.), заразиховых (*Orobanchaceae* Vent), орхидных (*Orchidaceae* Juss.) [1; 2; 3].

Экономическое значение паразитических цветковых растений по сравнению с другими группами фитопатогенных организмов (грибами, вирусами) не столь велико, однако некоторые виды повилики, заразики, омелы, причиняют значительный вред, т.к. гаустории у паразитов образуются из всех вегетативных органов – корней, стеблей и листьев. Чаще всего омела поселяется на деревьях, ветви которых покрыты мягкой корой со слабым пробковым слоем. Она паразитирует преимущественно на тополях, грушах, яблонях и ивах. Значительно реже – на липах, вязах, березах, грабах, дубах, грецком орехе и белой акации. Другая раса омелы живет на хвойных деревьях, пихте белой, сосне черной и сосне обыкновенной. Плоды омелы охотно поедают птицы, тем самым, распространяя омелу, так как семена, пройдя через пищеварительный тракт птиц, сохраняют всхожесть. Вместе с экскрементами птиц семена попадают на ветви деревьев и кустарников и прилипают к ним. Весной они прорастают, если попадают на подходящее для данной расы омелы дерево, и дают начало новым особям [1].

Рассмотрим более подробно некоторые эколого-анатомические аспекты представителя семейства ремнецветниковых – омелы австрийской (*Viscum austriacum* Wiesb.). Развитие данных видов на древесных породах приводит к отмиранию части кроны, а впоследствии, всего растения-хозяина. Так как свет является основным фактором, стимулирующим прорастание семян омелы, она чаще развивается на верхушках деревьев, которые под ее влиянием отпадают из-за недостатка воды и растворенных в ней солей, перехваченных полупаразитом. При сильном поражении дерева омелой резко снижается ассимилирующая поверхность листьев у растения-хозяина, что не может не отразиться на приросте древесины. Вызванная омелой суховершинность насаждений в парках, аллеях, на бульварах лишает пораженные деревья их декоративных качеств [1; 4].

Число особей, пораженных омелой, растет год от года, что приводит к снижению срока службы растений, применяемых в зеленом строительстве, а также усиливает

возможность ветроломов. На наш взгляд интерес вызывает механизм соединения тканей гаусторий и дерева-хозяина, который должен быть исследован не только с анатомической, но и с биохимической точки зрения, т.к. при прорастании данного вида совмещаются его ткани с тканями хозяина и при этом не происходит их отторжение. Изучение способов адаптаций покрытосеменных к развитию паразитов позволяет производить разработку методик борьбы с подобными вредителями, что в последние годы также становится весьма актуальным [5].

Материал и методика исследования

В качестве объекта исследования была выбрана омела австрийская (*Viscum austriacum* Wiesb.), поражающие сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) в условиях юго-запада Беларуси. Материал для анатомического исследования был собран в окрестностях д. Селяхи Брестского района.

Со средней части побегов полупаразита каждого года при помощи скальпеля вырезали участки длиной до 2 см. В местах внедрения гаусторий омелы в древесину ветви дерева-хозяина ножовкой по металлу делали спилы толщиной 0,5–1,5 см. Одно- и двухлетние стебли, листья изучаемых растений фиксировали в 96% спирте, затем выдерживали в смеси спирта и глицерина и использовали для получения микросрезов. Отбор образцов производили в период ноябрь–декабрь с деревьев, не имевших явных признаков повреждения болезнями и вредителями.

Срезы толщиной 10–15 мкм изготавливали на санном микротоме с замораживающим столиком в трех направлениях: радиальном, тангентальном, поперечном. Затем они окрашивались регрессивным способом с помощью сафранина и нильского синего. После окраски срезы проводили через растворы спиртов различных концентраций: 50%, 75%, 96%. Далее их обрабатывали карбол-ксилолом, ксилолом и помещали в канадский бальзам. Таким образом, методика была общепринятой в анатомии растений [7].

Исследования проводились на световом микроскопе «Биолам Р-15» в проходящем свете. Измерения осуществляли с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15.

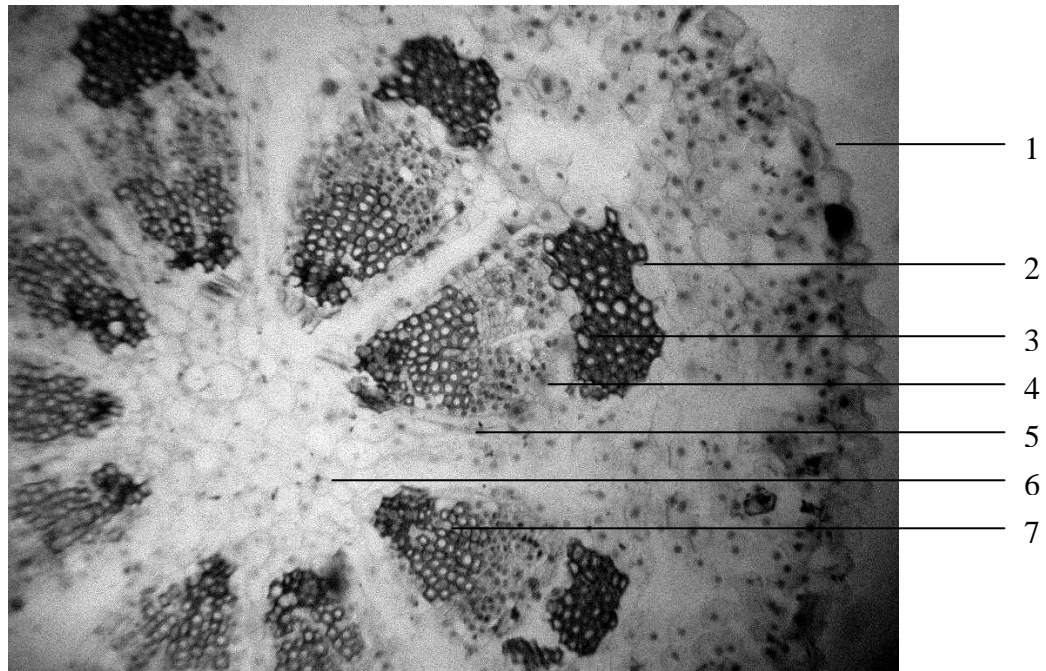
Результаты исследования

Омела австрийская – вечнозеленый кустарник с многократно вильчато-разветвленными от основания и слегка повисающими книзу стеблями, образующими в пространстве почти правильный шар [7]. Растение-полупаразит, развивающее гаусториальную систему внутри растения-хозяина, имеет зеленые фотосинтезирующие листья. На одном дереве может произрастать от 2–3 до 7–10 особей [8].

Распространение омелы австрийской (*Viscum austriacum* Wiesb.): Средняя и Восточная Европа, Средиземноморье, Кавказ, Малая Азия. Встречается в западных районах Украины и южных районах Польши, в Беларуси находится в изолированных локалитетах за северной границей ареала. С 70-х годов прошлого века известна в Житковичском районе Гомельской обл. (территория Национального парка «Припятский»), в последние годы найдена в Столинском и Брестском районах Брестской области. В Красную книгу Беларуси вид включен впервые. Произрастает на старовозрастных экземплярах сосны обыкновенной (преимущественно 120–150 лет и более), располагаясь на старых трещиноватых ветвях [4].

В нашей работе мы сделали анализ анатомической структуры стебля омелы австрийской.

Эпидерма образована одним слоем плотно сложенных клеток овальной, изодиаметрической формы в поперечном сечении, стенки которых имеют неравномерное утолщение от 1,5 до 4 мкм (рисунок 1). Наиболее утолщены наружные тангентальные оболочки, которые покрыты слоем кутикулы (10–20 мкм). Тангентальный размер клеток составляет 30–45 мкм, радиальный – 35–50 мкм. В отдельных клетках встречаются структуры, напоминающие крахмальные зерна, а в некоторых – скопления кристаллического песка.



1 – эпидерма, 2 – механическое кольцо, 3 – вторичная флоэма,
4 – первичная флоэма, 5 – вторичная ксилема, 6 – сердцевина,
7 – первичная ксилема.

Рисунок 1 – Поперечный срез однолетнего стебля омелы австрийской (*Viscum austriacum* Wiesb.)

Хорошо видны устьица, замыкающие клетки которых имеют форму от полукруглой до вытянутой. При этом наружная часть клеток имеет клювовидное уплощение. Околоустьичные клетки целиком огибают замыкающие, т.е. такой тип устьичного аппарата можно считать парацитным.

На второй год эпидермальные клетки продолжают функционировать, но после субэпидермального заложения феллогена начинается процесс формирования чечевичек.

Коровая паренхима сложена рыхло расположенными тонкостенными клетками изодиаметрической формы на поперечном срезе, которые имеют тангентальный размер 30–40 мкм, радиальный 50–60 мкм. У большинства клеток видны крупные ядра с остатками протопласта. При перемещении по направлению от эпидермы к кольцу первичных механических элементов наблюдается тенденция увеличения размеров клеток коровой паренхимы. Наиболее мелкие клетки образуют 2–3 слоя паренхимы первичной коры, располагающиеся непосредственно под эпидермой, ширина их составляет 270–300 мкм.

Для коровой паренхимы характерно наличие в клетках большого количества кристаллов оксалата кальция, которые представлены друзами диаметром 25–30 мкм, реже кристаллами кубической и призматической формы, единично встречается кристаллический песок. Наибольшее количество друз на продольном срезе, встречаются в клетках первичной коры, примыкающей к флоэме. По мере удаления от эпидермы размеры элементов паренхимы первичной коры увеличиваются на 20–30%.

Ко второму году толщина паренхимы первичной коры составляет 300–360 мкм, а размеры клеток данной ткани не меняются.

Кольцо первичных механических элементов, в результате разрастания стебля по диаметру, сильно разорвано. Расположение групп и отдельных волокон кольца первичных механических элементов в основном совпадает с сегментами, образуемыми ксилемой и флоэмой. Ко второму году толщина кутикулы составляет 16–20 мкм. Ширина групп волокон по радиусу стебля составляет 110–112 мкм, в тангентальном направлении – 170–180 мкм.

Флоэма и *ксилема* разделены разрастающимися сердцевинными лучами на крупные сегменты. Размеры участков проводящих тканей первого года в радиальном направлении – 300–320 мкм, в тангентальном – 140–170 мкм. Ко второму году радиальные размеры увеличиваются до 400–420 мкм, тангентальные до 200–260 мкм.

Размеры *флоэмы* в радиальном направлении составляют 60 мкм, в тангентальном – 90–120 мкм. Ситовидные трубки в поперечнике неправильной формы имеют диаметр 7–8 мкм, в большинстве вытянуты в тангентальном направлении. Толщина стенок составляет около 1,2–1,5 мкм. Сопровождающие клетки имеют в диаметре 5–6 мкм и содержат крупные ядра. На продольном срезе тяжи проводящих элементов флоэмы чередуются с паренхимными.

Клетки флоэмы вытянуты по оси органа, по форме напоминают ситовидные клетки большинства Двудольных покрытосеменных, а их стенки имеют спиральное, вторичное утолщение.

Сердцевинные лучи сложены рыхло крупными паренхимными клетками, вытянутыми в радиальном направлении, гетерогенные, двух-, трех- и четырехрядные. Тангентальные размеры клеток 10–12 мкм, радиальные – 12–15 мкм. Отдельные клетки достигают 25 мкм. Ширина ситовидных лучей варьирует от 40 до 70 мкм, а длина 240–250 мкм. Ко второму году отдельные лучи разрастаются до шестирядных.

Слой *камбия*, отделяющий флоэму от ксилемы, в одних сегментах имеет форму тангентально направленной дуги, а в других – в виде ломаной линии. Камбий образован одним слоем клеток прямоугольной или трапециевидной формы в поперечном сечении, тангентальный размер которых составляет 8–12 мкм, радиальный 5–6 мкм.

Ксилема в радиальном направлении достигает 170–180 мкм. Проводящие элементы ткани представлены сосудами округлой и изодиаметрической формы, диаметр которых варьирует от 20 до 30 мкм. Причем к периферии размеры сосудов увеличиваются. Толщина клеточных стенок проводящих элементов первого и второго года составляет 3–3,5 мкм. Сосуды на продольном срезе имеют спиральные вторичные оболочки, одинаковые по размерам, сложены рядами и сгруппированы в тяжи, между которыми находятся группы паренхимных клеток. Длина трахеид составляет 80–100 мкм, ширина 25–30 мкм.

Первичная ксилема представлена группами плотно сложенных клеток на поперечном срезе по 3–4 слоя в радиальном направлении и по 4–5 рядов. Диаметр групп составляет 30–40 мкм. Элементы ксилемы узкопросветные с утолщенными оболочками, полость некоторых сводится к точечной.

Сердцевина на поперечном сечении образована рыхло расположенными клетками изодиаметрической формы, размеры которых 10–20 мкм в диаметре (рисунок 1). Большинство содержат крупные ядра. Клетки сложены более плотно в перимедуллярной зоне.

Рассмотрим анатомическое строение *листа* омелы австрийской. Толщина листа в средней части составляет 55–60 мкм.

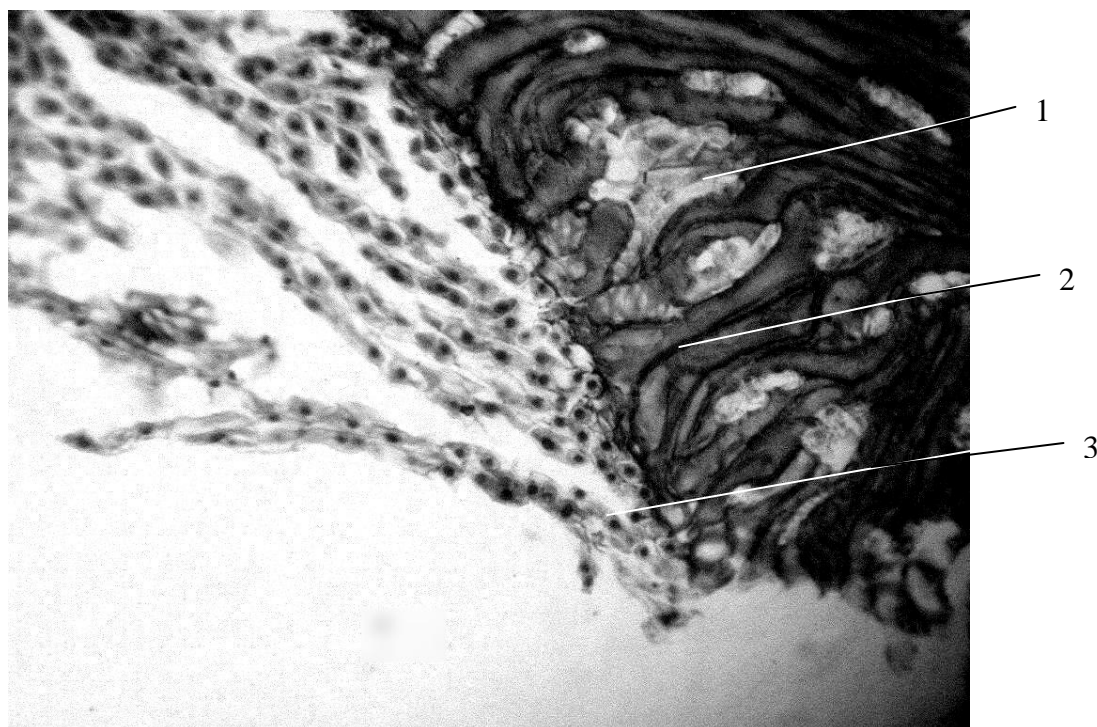
Эпидерма образована изодиаметрическими клетками, тангентальный размер которых 50–55 мкм, радиальный 35–40 мкм. Основные клетки кожицы имеют многоугольную и прямоугольную форму. Устьица парацитного типа, располагаются с обеих сторон листа и ориентированы хаотично. Замыкающие клетки устьиц бобовидной формы, радиальный размер составляет 55 мкм, тангентальный – около 20 мкм. Внутренние стенки замыкающих клеток, образующие устьичную щель, сильно утолщены (3–4 мкм), в то время как их наружные стенки и стенки основных клеток кожицы имеют толщину 1,5–2 мкм. Хлоропласты присутствуют в основных, околоустьичных и замыкающих клетках. Возможно, это указывает на то, что омела австрийская не способна к активной регуляции интенсивности транспирации. Размер клеток эпидермы на продольном срезе в радиальном направлении около 35 мкм, тангентальный размер – 25–85 мкм. Снаружи клетки эпидермы покрыты мощной кутикулой, толщина которой колеблется от 16 до 20 мкм с верхней стороны, 10–15 мкм с нижней стороны.

Под эпидермой располагается *мезофилл*, который не имеет дифференциации на столбчатый и губчатый. Мезофилл представлен клетками неправильной формы, чаще многогранной, в которых отчетливо видны крупные ядра и хлоропласты, в некоторых присутствуют друзы оксалата кальция либо кристаллический песок. Размеры клеток варьируют от 40 до 75 мкм.

Проводящую функцию выполняют биколлатеральные пучки открытого типа, не имеющие механической обкладки. Причем флоэмные группы с верхней стороны листа значительно меньше чем с нижней стороны. Диаметр центральной жилки 250 мкм, к краю листа их размер уменьшается до 120 мкм. Проводящие элементы ксилемы представлены сосудами, которые плотно сложены, имеют диаметр до 20 мкм, с толщиной стенок 6 мкм и размером полости 11–12 мкм. Ксилемная паренхима слабо выражена, на поперечном срезе она сопровождает сосуды лишь по краям ксилемной группы. Проводящие элементы флоэмы представлены члениками ситовидных трубок многоугольной формы, размером 15–17 мкм в диаметре, и клетками-спутницами от треугольной до многоугольной формы на поперечном срезе, размером 8–10 мкм. Флоэмная группа представлена объемнее ксилемной.

Механизм контакта тканей омелы австрийской и дерева-хозяина отражает на наш взгляд сущность этого полупаразита. Клетки гаусторий представлены паренхимными клетками изодиаметрической формы с крупными ядрами, не лигнифицированными в месте контакта с древесиной хозяина (рисунок 2). Паренхима гаусторий, разрастаясь, внедряется в ксилему хозяина, при этом активизируется рост ксилемной паренхимы. Трахеиды ксилемы существенно утолщают просветы, принимают извилистые, вместо веретеновидных очертания.

Однотипные клетки гаусторий внедряются между тяжами трахеид и располагаются на тангентальном срезе ксилемы в виде сердцевинных лучей. Клетки образуют цепочки, тяжи по мере углубления в ксилему хозяина, их участие в древесине уменьшается. Граница контакта гаусторий и ксилемы является расплывчатой. Между тканями полупаразита и ксилемы хозяина не формируется никаких отделительных слоев, групп мертвых клеток. Структура ксилемы постепенно разветвляется и принимает хаотичный облик, переходя в гаустории. При этом гаустории «подражают» проводящим элементам ксилемы хозяина. Клетки в месте контакта принимают веретеновидную форму, а образованные ими полости являются как бы продолжением разветвленной сети трахеид.



1 – проводящие элементы гаусторий, 2 – сосуды хозяина,

Рисунок 2 – Место контакта тканей гаусторий омелы австрийской (*Viscum austriacum* Wiesb.) с древесиной сосны обыкновенной

Вероятно, гаустории в первую очередь проникают в сеть лучевой паренхимы. «Проводящие элементы» гаусторий имеют стенки пронизанные порами, расположение которых носит хаотичный порядок. Они сохраняют меристематическую активность, о чем свидетельствуют крупные ядра и тонкие оболочки, что позволяет омеле формировать схожую с тканью хозяина структуру.

Интересным является тот факт, что клетки при необходимости меняют форму, размеры, сохраняя при этом в большинстве случаев ядра. В некоторых случаях гаустории в зоне перехода ксилемы хозяина отчетливо просматриваются 2–3 ядра. Деление клеток осуществляется митозом, о чем свидетельствуют стадии этого процесса, просматриваемые в некоторых клетках.

Выводы

1. Стебель омелы австрийской имеет схожую с большинством древесных пород топографию тканей.

К диагностическим признакам следует отнести: наличие устьиц парацитного типа в эпидерме, присутствие кристаллического песка, друз, крупных ядер в клетках первичной паренхимы, сильная разорванность кольца первичных механических элементов, расположение сегментами ксилемы и флоэмы, спиральное вторичное утолщение клеточных стенок ситовидных трубок флоэмы, мощное развитие сердцевинных лучей.

2. В анатомическом строении листа омелы австрийской можно выделить следующие диагностические признаки: амфистоматический лист, наличие хлоропластов в основных клетках устьиц, недифференцированный мезофилл, биколлатеральные проводящие пучки с более развитой флоэмной группой.

3. Изучение механизма соединения гаусторий с тканями дерева-хозяина показывает, что гаустории омелы, внедряясь, активизируют рост паренхимных клеток дерева, изменяя ориентированность элементов ксилемы. Проникновение гаусторий происходит первоначально в сеть лучей паренхимы, а сохранение митотической активности клеток гаусторий происходит, вероятно, на протяжении всей жизни омелы австрийской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Семенкова, И.Г. Фитопатология : учеб. для студ. вузов / И.Г. Семенкова, Э.С. Соколова. – М. : Изд. центр «Академия», 2003. – 480 с.
2. Степановских, А.С. Экология : учеб. для вузов / А.С. Степановских. – М. : ЮНИТИ-ДАНА, 2001. – 629 с.
3. Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С.К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 990 с.
4. Васильев, А.Е. Ботаника: морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев. – М. : Просвещение, 1988. – 479 с.
5. Культиасов, И.М. Экология растений / И.М. Культиасов. – М. : Московский ун-т, 1982. – 378 с.
6. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Просвещение, 1960. – 206 с.
7. Комарницкий, Н.А. Ботаника: систематика растений / Н.А. Комарницкий, А.А. Кудряшов, А.А. Уранов. – М. : Просвещение, 1975. – 608 с.
8. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М. : Высшая школа, 1962. – 377 с.

Y.F. Roi, M.V. Levkovskaya. Anatomic Composition of Vegetative Organs of Australian Mistletoe (Viscum Austriacum Wiesb.)

Anatomic composition of the stalk and the leaf of the representative of the family Loranthaceae Juss. - Australian mistletoe (*Viscum austriacum* Wiesb.) is studied. The mechanism of implantation of haustoria of Australian mistletoe into the xylem master tree is shown. The indications of anatomic composition of the stalk and leaf of mistletoe which can be interpreted as diagnostic are revealed. We can include the following to the diagnostic features of the stalk: the availability of stoma of paracytic type in epidermis, the presence of crystal sand and druse in the cells of primary parenchyma, strong ring incoherent of primary mechanical elements at the expense of powerful development of heart-shaped beams, segment arrangement of xylem and phloem, spiral secondary bulge of cell walls of cribriform pipes of phloem. The following is the diagnostic features of the leaf: amphistomic leaf, the availability of chloroplast in the main and trailing cells of stoma, undifferentiated mesophile, two-colour conducting fascicles.

Рукапіс паступіў у рэдкалегію 25.03.2011 г.