

Литература

1. Брей, С.М. Азотный обмен в растениях / С.М. Брей. – М.: Агропромиздат, 1986. – С. 188–191.
2. Еремин, Д.И. Продуктивность зернового с занятым паром севооборота в северной лесостепи Тюменской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Д.И. Еремин. – Тюмень, 2003. – 18 с.
3. Ермохин, Ю.И. Почвенно-растительная оперативная диагностика «ПРОД-ОмСХИ» минерального питания, эффективности удобрений, величины и качества урожая сельскохозяйственных культур / Ю.И. Ермохин; ОмГАУ. – Омск, 1995. – 208 с.
4. Кореньков, Д.А. Минеральные удобрения при интенсивных технологиях / Д.А. Кореньков. – М.: Росагропромиздат, 1990. – С. 45–59.
5. Мишустин, Е.Н. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс / Е.Н. Мишустин, В.К. Шильникова. – М.: Наука, 1973. – С. 149.



УДК 582.035.3(571.63)

Ю.А. Хроленко, О.Л. Бурундукова, Т.И. Музарок

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЖЕНЬШЕНЯ НАСТОЯЩЕГО В ОНТОГЕНЕЗЕ
В УСЛОВИЯХ ИСКУССТВЕННОЙ ПЛАНТАЦИИ***

Приведены данные по мезоструктуре листа и продукционным характеристикам в онтогенезе «дорощенного» женьшеня спасской популяции в условиях искусственной плантации (Спасский район Приморского края). «Дорощенный» женьшень в условиях искусственной плантации сохраняет некоторые черты мезоструктуры фотосинтетического аппарата, характерные для дикорастущего женьшеня, и существенно отличается от плантационного.

Ключевые слова: женьшень, онтогенез, плантация, продуктивность, мезоструктура листа.

Yu.A. Khrolenko, O.L. Burundukova, T.I. Muzarok

**MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF PANAX GINSENG IN THE ONTOGENESIS
IN THE UNNATURAL PLANTATION CONDITIONS**

The data on leaf mesostructure and productive characteristics in the ontogenesis of *Panax ginseng* of Spasskaya population in the unnatural plantations conditions (the Spasskiy region, Primorskiy region) are given in the article. In the unnatural population conditions *Panax ginseng* keeps some features of photosynthetic apparatus mesostructure which are typical for the wild ginseng and considerably differs from the plantational.

Key words: *Panax ginseng*, ontogenesis, plantation, productivity, leaf mesostructure.

Женьшень настоящий – очень редкое «краснокнижное» растение хвойно-широколиственных лесов Приморского края, имеющее ценные лекарственные свойства. Для разработки стратегии сохранения вида согласно международной «Конвенции о биологическом разнообразии» необходимо выполнение условий *in situ* и *ex situ*. *In situ* (дословно на месте) включает в себя сохранение женьшеня в его естественных местобитаниях путем поддержания сохранившихся популяций, создания заповедников, заказников и т.д. Второе условие означает выращивание особей женьшеня и получение семенного потомства в искусственных питомниках на основе найденных в тайге растений женьшеня и в дальнейшем высадка его в лесные урочища и пади [1]. Последний способ выращивания женьшеня известен давно и использовался как альтернатива плантационному культивированию, когда официальные заготовки этого растения не были запрещены. Это технология получения так называемого «дорощенного» корня ориентирована в основном на ускорение темпов роста и развития женьшеня и достижение максимальной продуктивности корней. Развитие «дорощиваемого» женьшеня в сравнении с дикорастущим ускоряется, но не в такой степени, как у плантационного.

* Работа частично поддержана грантом ДВО РАН (проект № 09-II-УО-06-006) «Женьшень *Panax ginseng* С.А. Meyer *in situ* и в условиях интродукции: физиолого-биохимические, цитогенетические и молекулярно-генетические механизмы регуляции продукционного процесса и биосинтеза гинзенозидов».

Плантационные растения переходят от одного возрастного состояния к другому практически ежегодно, «дорощенный» женьшень может оставаться в одном и том же физиологическом возрасте в течение ряда лет.

Различные аспекты онтогенеза плантационного женьшеня исследованы достаточно подробно [2–7], данные по «дорощенному» женьшеню практически отсутствуют.

Целью настоящей работы было изучение мезоструктуры листа и продукционных характеристик в онтогенезе «дорощенного» женьшеня спасской популяции в условиях искусственной плантации (Спасский район Приморского края).

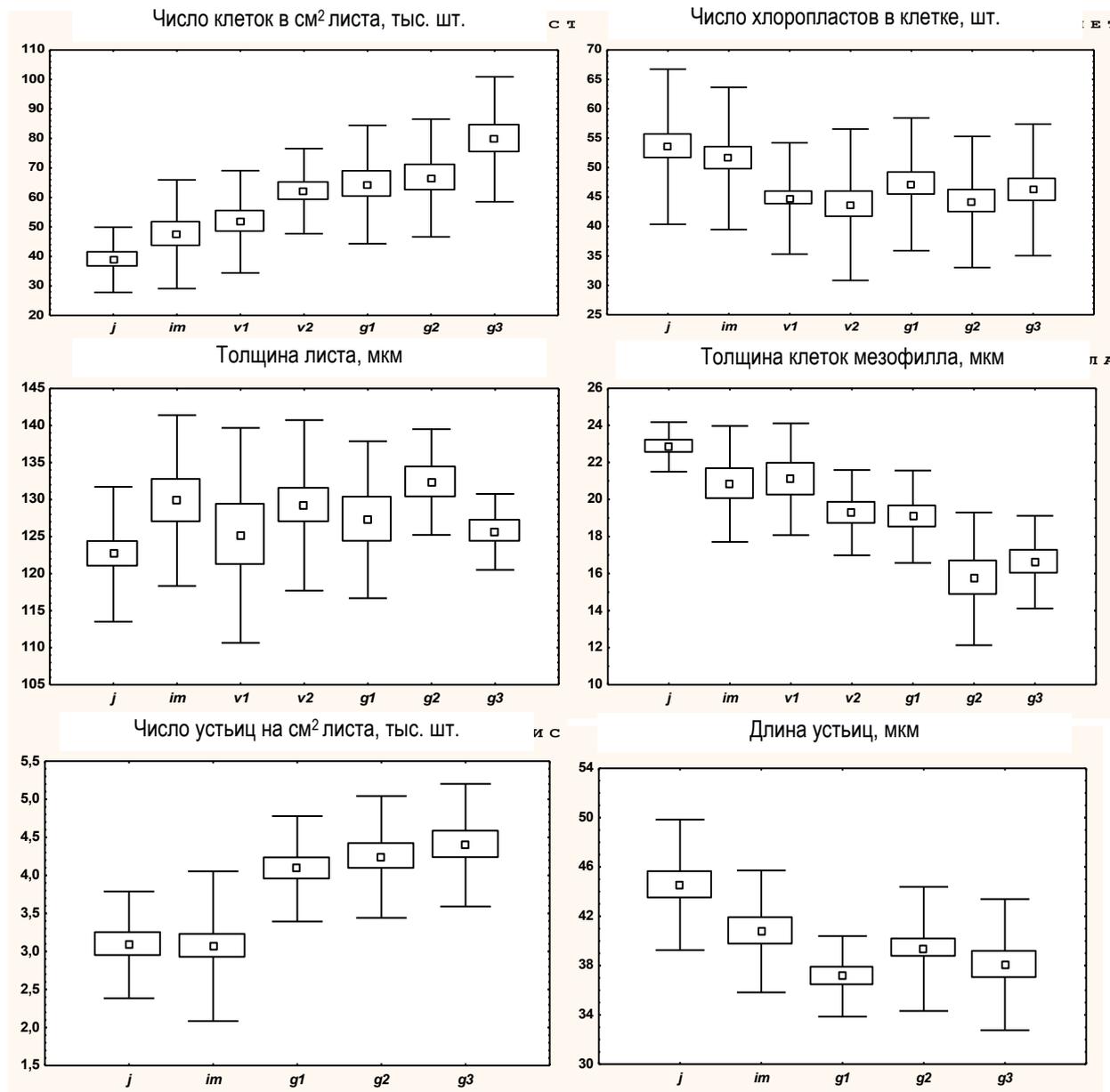
Материалы и методы исследований. Материалом для исследования служили растения из популяции «дорощенного» женьшеня и их семенного потомства в условиях искусственной плантации. Эта популяция культивируется в течение 16 лет, сформирована на основе растений спасской популяции, собранных на южных и северо-восточных склонах Синих гор (самой западной части Сихотэ-Алиня). Условия выращивания *P. ginseng* максимально приближены к естественным. Например, для гряд использовали лесную почву, не применяя комплексов агрохимических мероприятий по улучшению свойств этой почвы. Следует отметить важную особенность технологии культивирования *P. ginseng* – необходимость притенения растений, развитие которых угнетается под прямыми солнечными лучами. Культивирование этого вида по восточной технологии включает в себя сооружение деревянных щитов или навесов из травяных матрацев. Данная плантация оборудована навесами с травяными матрацами, расположенными на высоте 1,2–1,5 м от земли. Ширина и высота гряд составляет 1 м и 0,3 м соответственно. Возрастные периоды и состояния выделялись по следующей схеме: I. Латентный период – семена. II. Прегенеративный период – проростки (*pI*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные молодые (*v₁*), виргинильные взрослые (*v₂*). III. Генеративный период – генеративные молодые (*g₁*), генеративные средние (*g₂*), генеративные зрелые (*g₃*) [7]. Растения откапывали и выкладывали в морфологический возрастной ряд. Регистрация продуктивных характеристик сопровождалась измерением размеров побега, длины цветоноса, диаметра мутовки листьев, веса подземных органов и подсчетом числа плодов. Всего обработано более 47 растений по 5–7 растений из каждой возрастной группы. С каждого растения отбирали терминальный листочек, у которого определяли анатомические показатели по модифицированной методике, разработанной А.Т. Мокроносковым и Р.А. Борзенковой [8]. Количество хлоропластов в клетке и число клеток в единице площади листа изучали на материале, фиксированном в 3,5%-м растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН 7,0), с последующей мацерацией тканей в 50%-м растворе КОН при нагревании (для подсчета числа клеток) и в 5%-м растворе оксида хрома в 1н НСl (для определения числа хлоропластов в клетке). В соответствии с требованиями методики количество измерений числа хлоропластов в клетке – 50. Определение количества клеток в мацератах (для расчета числа клеток в единице листовой поверхности) производили в 20-кратной повторности в 90 квадратах камеры Горяева. Толщину листа и клеток мезофилла в 20-кратной повторности определяли на поперечных срезах листа с помощью окуляр-микрометра. Изучение устьиц проводили методом отпечатков по Полаччи [9], но вместо раствора коллодия использовали бесцветный лак. Исследовали два признака: длину замыкающих клеток устьиц и число устьиц на 1см² листа. Определение количества устьиц в поле зрения светового микроскопа Биолам-Д-13 («ЛОМО», Россия) известной площади производили в 20-кратной повторности для каждого образца. Число измерений длины замыкающих клеток устьиц для каждой пробы соответствует 30. Полученные данные были обработаны при помощи интегрированной системы Statistica версии 6.0. В качестве меры изменчивости применяли коэффициент вариации (*C_v*, %).

Результаты и их обсуждение

Мезоструктурные характеристики 7 возрастных групп растений (ювенильных, имматурных, виргинильных молодых, виргинильных взрослых, генеративных молодых, генеративных средних, генеративных зрелых) представлены на рисунке. Сравнительный анализ растений *P. ginseng* разных возрастных групп выявил, что в ряду от ювенильного до зрелого генеративного состояния наблюдается значительная изменчивость этих признаков. Коэффициент вариации для разных признаков изменялся от 5 до 30%. В ходе развития растений, параллельно с увеличением площади листьев, происходят структурные изменения мезофилла – увеличивается число клеток, хлоропластов и устьиц в расчете на единицу площади листа, уменьшаются размеры клеток и устьиц (см. рис.).

Морфометрические показатели вегетативных и генеративных органов растений с возрастом увеличиваются (табл.). Интересно, что диаметр мутовки вегетативных молодых особей в среднем превышает таковой у вегетативных взрослых. По-видимому, это объясняется тем, что при появлении 3-го листа черешки листьев располагаются под более острым углом к стеблю, чем у двулистных особей. Поэтому разница этого показателя между двумя вегетативными состояниями находится в пределах ошибки измерения. Резкое увеличение продуктивных характеристик наблюдается при вступлении растений в генеративный период развития. Некоторые показатели увеличиваются в 2–3 раза (см. табл.). Вероятно, это и объясняет традиционное

использование в оценке продуктивности растений сырьевых показателей, не включая данных по мезоструктуре листа, хотя есть авторы, которые используют комплексный подход [10]. Внешнее изменение габитуса растения, в частности появление новых листьев на растении, сопровождается внутренними изменениями мезоструктуры листьев (см. рис., табл.). Хорошо известно, что между мезофильным сопротивлением диффузии CO₂ и индексами поверхности наружных мембран клеток (ИМК), числом пластид в единице площади листа существует высокая обратная корреляция [11–13]. Появление нового листа на растении способствует увеличению ассимиляционной площади листьев, с увеличением числа клеток и хлоропластов в 1 см² листа возрастает площадь внутрилиственной ассимиляционной поверхности, что в свою очередь также увеличивает фотосинтетические способности ассимиляционного аппарата. С появлением 4–5 листа в мутовке значительная часть фотоассимилятов направляется в придаточные корни 1-го порядка, отчего они начинают расти и достигают в диаметре до 1,5–2 см, не уступая утолщенным боковым корням 2-го порядка [7], и тем самым придают корневой системе женьшеня сходство с фигуркой человека.



Количественная анатомия мезофилла листа плантационных растений *Panax ginseng*. По оси абсцисс: возрастные состояния растения: j – ювенильное; im – имматурное; v₁ – виргинильное молодое; v₂ – виргинильное взрослое; g₁ – генеративное молодое; g₂ – генеративное среднее; g₃ – генеративное зрелое

□ среднее □ стандартная ошибка I стандартное отклонение

Морфометрические показатели вегетативных и генеративных органов растений *Panax ginseng* разных возрастных состояний

Возрастное состояние	Длина побега, см	Длина цветоноса, см	Диаметр мутовки, см	Число плодов, шт.	Вес подземных органов, г
<i>j</i>	6,28 ± 0,32	—	5,06 ± 0,32	—	1,2 ± 0,2
<i>im</i>	7,64 ± 0,25	—	12,9 ± 0,84	—	Нет данных
<i>v₁</i>	7,70 ± 0,34	—	21,0 ± 1,35	—	3,27 ± 0,64
<i>v₂</i>	8,60 ± 0,48	—	18,9 ± 0,64	—	8,0 ± 1,53
<i>g₁</i>	28,1 ± 2,36	13,3 ± 1,58	31,7 ± 2,92	10,8 ± 0,97	16,67 ± 3,28
<i>g₂</i>	37,5 ± 1,14	17,5 ± 0,74	35,2 ± 1,27	22,4 ± 2,4	35,33 ± 5,17
<i>g₃</i>	50,9 ± 3,30	21,9 ± 2,25	50,0 ± 2,39	57,2 ± 5,37	81,8 ± 15,36

Примечание: обозначения те же, что и на рисунке.

К сожалению, работ по изучению мезоструктуры листа в ходе онтогенеза многолетних растений, очень долго развивающихся, подобно женьшеню настоящему, практически нет. Интересные данные были получены австралийскими авторами при исследовании мезоструктуры листа в онтогенезе растений *Eucalyptus globulus* [14]. Ими показано, что в онтогенезе происходит изменение горизонтальной ориентации листьев на вертикальную и изменяется строение мезофилла листа. У ювенильных растений тип мезофилла листа был дорзовентральный, в то время как у взрослых листьев – изолатеральный. Индекс ИМК у ювенильных листьев был максимальным в адаксиальном слое столбчатой паренхимы, в то время как у взрослых листьев этот показатель имел бимодальное распределение с максимумами в пределах первых слоев верхней и нижней палисадной паренхимы. Авторы считают, что эти изменения внутренней структуры у онтогенетически различных листьев *Eucalyptus globulus* (от всходов до взрослого дерева) могут быть интерпретированы как адаптация в сторону увеличения ксероморфности.

В ранее опубликованной работе нами было показано, что, несмотря на очевидные признаки теневыносливого растения, у женьшеня наблюдалась возрастная динамика мезоструктуры листа, направленная в сторону гелиоморфности [6]. Наблюдаемые изменения мезоструктуры листа в онтогенезе «дорощенного» женьшеня спасской популяции аналогичны ранее представленным для плантационного женьшеня в окрестностях г. Дальнегорска. Эти две плантации различаются по условиям притенения: в одном случае – деревянные навесы с просветами, которые пропускали 30–35% солнечной радиации, в другом – травяные матрасы, пропускающие 10–15% солнечной радиации. Мезоструктура листа чутко отреагировала на это, особенно по показателям числа клеток в единице площади листа и производным от них величинам (151 и 80 тыс/см² соответственно). В условиях более низкой освещенности эти показатели были ниже, что свидетельствует о формировании структуры листа более «теневого типа». Сравнение с данными по мезоструктуре листа генеративных растений дикорастущего женьшеня [15] показало, что «дорощенный» женьшень имеет близкие значения по числу клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа, числу пластид в клетке.

«Дорощенный» женьшень в условиях искусственной плантации, приближенной по световому режиму к природным местообитаниям, сохраняет некоторые параметры листа дикорастущего женьшеня, что, вероятно, и определяет его более низкие ассимиляционные способности и скорость роста и развития в сравнении с плантационным. Полученные данные также свидетельствуют о том, что световой режим играет ведущую роль в регуляции темпов развития женьшеня, а сама регуляция осуществляется посредством структурно-функциональных перестроек фотосинтетического аппарата.

При сравнении генеративных растений разных плантаций оказалось, что основной показатель – число клеток в 1 см² – у «дорощенного» женьшеня 1,8 раза ниже, чем у плантационного. Причем этот показатель от ювенильных до генеративных растений и в дальнегорской, и в спасской плантации увеличился в 2–2,5 раза. Это говорит об однотипности структурных изменений мезофилла листа женьшеня настоящего в онтогенезе, несмотря на то, что освещение этих плантаций различалось в 4–5 раз. Авторы S.A. James и D.T. Bell [16] продемонстрировали, насколько стабильны онтогенетические изменения в структуре мезофилла листа у растений *Eucalyptus globulus*, проведя следующий эксперимент: особи этого вида выращивались в течение 9 месяцев при 100, 50 и 10% солнечного света. И ювенильные, и взрослые листья оставались горизонтально ориентированными при низкой освещенности, но при высокой освещенности взрослые листья становились

вертикальными. Мезофилл ювенильных листьев был дорзовентрального типа, а взрослых – изолатерально-го, несмотря на 10-кратную разницу в освещенности.

Заключение

«Дорощенный» женьшень в условиях искусственной плантации сохраняет некоторые черты мезоструктуры фотосинтетического аппарата, характерные для дикорастущего женьшеня, и существенно отличается от плантационного. При этом направленность и количественное соотношение структурных параметров мезофилла листа между ювенильными и генеративными особями «дорощенного» женьшеня сопоставимы с наблюдаемыми возрастными изменениями мезоструктуры в условиях плантации. Появление морфологических новообразований (новые листья в мутовке, изменения в корневой системе и т.д.) в онтогенезе растения сопровождается количественными изменениями внутренней структуры мезофилла листа.

Литература

1. Гапонов, В.В. История и перспективы охраны и использования дикорастущего женьшеня в России / В.В. Гапонов // Вестн. ДВО РАН. – 2008. – № 4. – С. 87–96.
2. Воробьева, П.П. Развитие и некоторые анатомо-физиологические особенности женьшеня в зависимости от освещенности / П.П. Воробьева // Материалы к изучению женьшеня и лимонника. – Л.: ДВФ СО АН СССР, 1960. – Вып. 4. – С. 64–86.
3. Грушвицкий, И.В. Женьшень: вопросы биологии / И.В. Грушвицкий. – Л.: ДВФ СО АН СССР, 1961. – 344 с.
4. Гутникова, З.И. Женьшень в условиях Супутинского заповедника / З.И. Гутникова // Тр. Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. – 1941. – Т. 4. – С. 257–268.
5. Содержание гинзенозидов в листьях *Panax ginseng* (Araliaceae) в зависимости от возраста растений / В.В. Маханьков [и др.] // Растит. ресурсы. – 2007. – Т. 43. – Вып. 3. – С. 107–115.
6. Хроленко, Ю.А. Возрастные изменения мезоструктуры листа у плантационного *Panax ginseng* С.А. Меу. / Ю.А. Хроленко, О.Л. Бурундукова // Растит. ресурсы. – 2001. – Т. 37. – Вып. 3. – С. 54–59.
7. Возрастные этапы в онтогенезе *Panax ginseng* С.А. Меу. в условиях плантации / Ю.А. Хроленко [и др.] // Изв. РАН. Серия биологическая. – 2007. – Т. 34. – № 2. – С. 157–162.
8. Мокроносков, А.Т. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов / А.Т. Мокроносков, Р.А. Борзенкова // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т. 61. – Вып. 3. – С. 119–133.
9. Практикум по физиологии растений / под ред. И.И. Гунара. – М.: Колос, 1972. – 168 с.
10. Морфометрические признаки и химический состав растений яконо при интродукции на Среднем Урале / Р.И. Багаутдинова [и др.] // С.-х. биол. – 2003. – № 1. – С. 46–53.
11. Nobel, P.S. Structure of leaf photosynthetic tissue / P.S. Nobel, D.B. Walker // Photosynthetic Mechanisms and the Environment / Baker. Elsevier Science Publishers (Biomedical Division). – 1985. – P. 501–536.
12. Patton, L. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willows / L. Patton, M.B. Jones // New Phytol. – 1989. – Vol. 111. – № 4. – P. 657–661.
13. The relationship between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of rubisco / J.R. Evans [and alt.] // Austr. J. Plant Physiol. – 1994. – № 21. – P. 475–495.
14. James, S.A. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae) / S.A. James, W.K. Smith, T.C. Vogelmann // Amer. J. Bot. – 1999. – Vol. 86. – P. 198–207.
15. Мезоструктура фотосинтетического аппарата женьшеня в связи с экологической «стратегией» вида / О.Л. Бурундукова [и др.] // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – № 2. – С. 268–271.
16. James, S.A. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances / S.A. James, D.T. Bell // Tree Physiol. – 2000. – Vol. 20. – № 15. – P. 1007–1018.