

## Экологические характеристики строения листа и пластидного аппарата у дальневосточных представителей семейства *Araliaceae*

Ю. А. ХРОЛЕНКО, О. Л. БУРУНДУКОВА

Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159  
E-mail: khrolenko@biosoil.ru

### АННОТАЦИЯ

Изучено строение ассимиляционных тканей нескольких видов семейства *Araliaceae*, произрастающих на российском Дальнем Востоке. С учетом характера местообитания, жизненных форм, особенностей количественной анатомии листа дана сравнительная характеристика их адаптационных возможностей по отношению к световому и водному режимам.

**Ключевые слова:** российский Дальний Восток, *Araliaceae*, анатомия листа, жизненная форма, адаптации.

Сравнительное изучение морфологии и анатомии растений дает возможность оценить основные пути и закономерности их адаптаций к определенным условиям обитания. Т. К. Горышиной [1] отмечено, что подобные исследования желательно проводить на видах близкородственных таксонов или в пределах одного таксона. Традиционно такие работы проводятся на видах из одного рода [2–5], на видах в пределах семейства таких работ не так много [6, 7]. Отличительной чертой видов семейства *Araliaceae* (а именно его дальневосточные представители как нельзя лучше подходят для таких исследований), населяющих умеренную зону Северного полушария, является их тяготение к приокеаническим территориям. Кроме того, все дальневосточные виды семейства считаются лекарственными и обладают биологической активностью. Семейство является древним реликтовым, многие виды которого отнесены к редким и исчезающим.

Сведения об анатомии вегетативных органов *Aralia continentalis* Kitag. приводятся в работе И. С. Андреевой [8], сравнительно-анатомическая характеристика листа видов рода *Panax* L. дана И. В. Грушвицким с соавторами [2]. В основном в этих работах дается описательная характеристика покровных тканей листа, строения сосудистых пучков, секреторных каналов. Характеристика мезоструктуры листа *Panax ginseng* С. А. Меу. представлена нами в работах Ю. Н. Журавлева и О. Л. Бурундуковой с соавторами [9, 10]. В работе китайских исследователей [11] показано влияние разной интенсивности света на мезоструктуру листа *P. ginseng*. Сведений о мезоструктуре листа других дальневосточных видов этого семейства в известной нам литературе нет. В основу статьи положены данные, полученные авторами при изучении структуры ассимиляционного аппарата листа дальневосточных видов семейства *Araliaceae*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали следующие виды семейства *Araliaceae*, произрастающие на российском Дальнем Востоке:

*Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. – калопанакс семилопастной. Высокое дерево, входящее в состав первого яруса. Вид занесен в Красную книгу РСФСР [12]. Распространен в смешанных и широколиственных лесах, среди редколесья, на опушках, в долинах рек и по горным склонам.

*Aralia elata* (Miq.) Seem. – аралия высокая. Невысокое пахикаульное дерево. Встречается в кедрово-пихтово-широколиственных, смешанных, липово-дубовых лесах, на лесных опушках, в долинах рек и по горным склонам.

*Aralia cordata* Thunb. – аралия сердцевидная. Травянистый многолетник. Занесен в Красную книгу РСФСР [12]. Произрастает в смешанных и хвойных лесах, на опушках, в зарослях кустарников и на лугах среди разнотравья.

*Aralia continentalis* Kitag. – аралия материковая. Травянистый многолетник. Занесен в Красную книгу РСФСР [12]. Распространен в пихтово-широколиственных, дубовых лесах, на горных склонах, по тенистым оврагам и в долинах ручьев.

*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. – свободнаягодник колючий. Кустарник. Один из обычных видов в подлеске смешанных и хвойных лесов, встречается по горным склонам, по долинам рек.

*Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu – свободнаягодник сидячецветковый. Кустарник. Встречается в широколиственных, хвойно-широколиственных лесах, на лесных опушках и среди зарослей кустарников, одиночно или небольшими группами.

*Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai – заманиха высокая. Кустарничек, занесен в Красную книгу РСФСР [12]. Встречается небольшими группами по каменистым осыпям и россыпям, в елово-пихтовых, еловых, смешанных лесах, иногда вдоль ручьев.

*Panax ginseng* C. A. Mey. – женьшень настоящий. Травянистый многолетник. Занесен в Красную книгу РСФСР [12]. Встречается в широколиственных, хвойно-широколи-

ственных лесах, одиночно или небольшими группами.

Образцы листьев собраны на территории Верхнеуссурийского стационара, дендрария Горнотаежной станции и Ботанического сада-института ДВО РАН.

Для получения показателей количественной анатомии листа руководствовались известными методиками [1, 13]. Исследования выполнены на завершивших рост листьях среднего яруса с 3–10 особей каждого вида. Схемы анатомических рисунков выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4. Число хлоропластов в клетке и число клеток в единице площади листа отдельно для палисадной и губчатой ткани изучали на материале, зафиксированном в 3,5%-м растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН 7). Определение числа клеток в 1 см<sup>2</sup> листа производили после мацерации тканей в 50 %-м растворе КОН при нагревании, число хлоропластов в клетке определяли после мацерации тканей в 5 %-м растворе оксида хрома в 1N HCl при нагревании до 60–80 °С. Количество измерений в соответствии с требованиями методики определения толщины листа – 15, число хлоропластов в клетке – 30. Определение количества клеток в мацератах (для расчета числа клеток в 1 см<sup>2</sup> листа) производили в 20-кратной повторности в 90 квадратах камеры Горяева. Изучение устьиц проводили методом отпечатков по Полаччи [14]. Определение числа устьиц в поле зрения светового микроскопа известной площади производили в 20-кратной повторности для каждого образца. Число измерений длины замыкающих клеток устьиц для каждой пробы составляло 30. Слепки эпидермы фотографировали в масляной иммерсионной системе под микроскопом Axioskop-40 с помощью встроенной видеокамеры AxioCam HRc (Zeiss, Germany). Часть измерений проводили на временных препаратах с помощью программы Axio Vision версии 4.8.3. Объемы и площади поверхностей клеток мезофилла сложной формы определяли по методике, приведенной в работе Ю. А. Хроленко и О. Л. Бурундуковой [15].

Все полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета “Statistica” версии 8.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении мезоструктуры листа дальневосточных представителей семейства Araliaceae на тканевом и клеточном уровнях обнаруживаются с разной степенью выраженные как гелио-, так и сциоморфные признаки. Общими для всех видов сциоморфными чертами являются: гипостоматичность листьев, размещение устьиц выше или вровень с поверхностью эпидермы, губчатый мезофилл из амебовидных клеток. По отношению к световому режиму местообитаний обнаруживаются и присущие каждому виду структурные особенности. Для видов *A. continentalis*, *A. cordata*, *O. elatus*, *E. sessiliflorus*, *E. senticosus* отличительной особенностью мезофилла листа является наличие столбчатых дланевидных клеток (от слова “длань” – ладонь), т. е. таких, которые расположены характерным образом для столбчатой ткани, но имеют на концах перетяжки (рис. 1). Эти клетки могут быть рассечены надвое и даже натрое. Вероятно, они в определенной степени компенсируют несостоятельность типичных столбчатых клеток при фокусировании слабого и

рассеянного света. Все 5 видов являются представителями подлеска смешанных и хвойных лесов, где освещенность ниже, чем в верхнем ярусе. Как известно, грушевидные клетки, чьи внешние стенки по форме напоминают линзы, и дланевидные клетки обладают способностью фокусировать слабый свет и передавать его на хлоропласты [16, 17]. Поэтому такие клетки лучше приспособлены для поглощения диффузионного света. Отсутствие дифференциации мезофилла листа на губчатую и палисадную ткани у *P. ginseng* (гомогенный тип мезофилла) выводит его на первый план по числу сциоморфных черт в сравнении с другими видами семейства (см. рис. 1).

В анатомии листа изученных видов проявляется и синдром гелиоморфизма. У всех видов, за исключением *P. ginseng*, дорзовентральный тип мезофилла с 1–2 слоями палисадной паренхимы. Для *A. elata* и *K. septemlobus* характерна четкая дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую ткани. Палисадная паренхима составляет 1–2 слоя и представлена типичными столбчатыми клетками, причем эти клетки у *K. septem-*

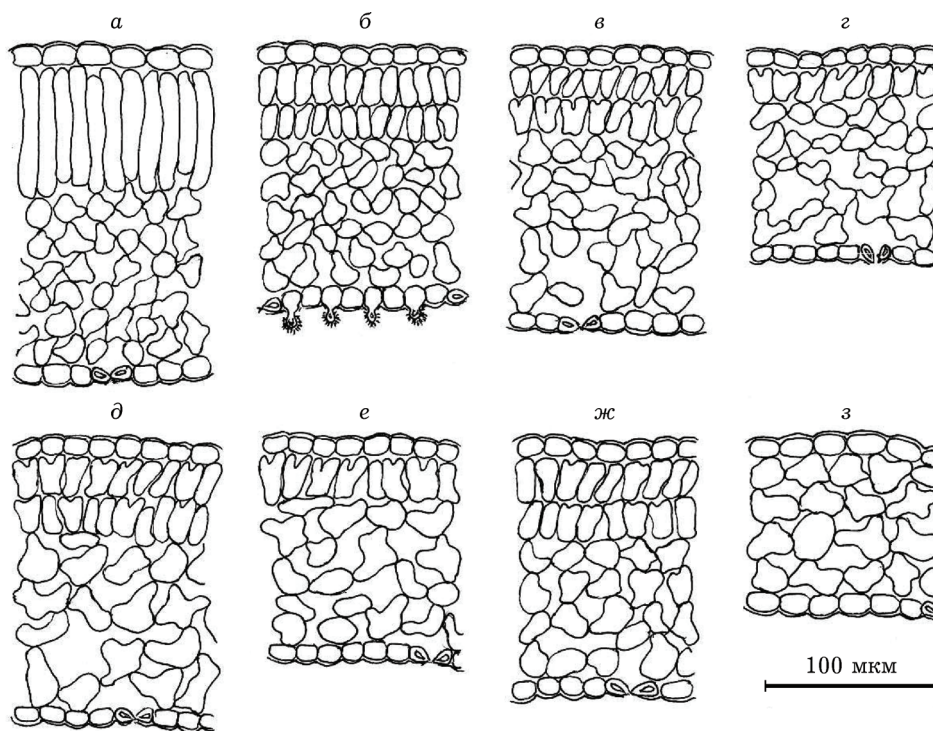


Рис. 1. Схемы строения мягких тканей мезофилла листа дальневосточных представителей семейства Araliaceae: а – *Kalopanax septemlobus*, б – *Aralia elata*, в – *Eleutherococcus senticosus*, г – *Eleutherococcus sessiliflorus*, д – *Oplonanax elatus*, е – *Aralia continentalis*, ж – *Aralia cordata*, з – *Panax ginseng*

*lobus* имеют более вытянутую форму (высота в 6–7 раз больше ширины), за счет чего увеличивается общая толщина пластинки (см. рис. 1). Таким образом, можно четко выделить светлюбивые виды – *A. elata* и *K. septemlobus*. Аралия высокая в природе встречается на открытых участках, вдоль просек, высоковольтных линий. Калопанакс семилопастной – дерево, которое достигает 20–27 и даже 30 м в высоту и выходит в верхний полог.

К сожалению, комплекс адаптивных признаков растений трудно разделить на типично гелио- и ксероморфные, потому что обычно они перекрываются. Приспособление к недостатку влаги наиболее выражено у *A. elata*, которая резко отличается от остальных видов семейства строением эпидермы абаксиальной поверхности листа (см. рис. 1). Для нее характерно очень мелкое опушение, наличие трихом – специальных выростов, которые защищают лист. Клетки эпидермы по своим очертаниям похожи на многоугольники, в углах которых находятся волоски, кутикула собрана в складки, радиально сходящиеся к основанию этих волосков (рис. 2). Считается, что трихомы способны защищать мезофилл от перегрева [18], но, по-видимому, опушение листа у *A. elata* обладает защитной функцией и от других факторов. Именно у *A. elata* повреждаемость листьев при воздействии моделированными кислотными осадками была наименьшей по сравнению с другими древесными видами [19]. Листья

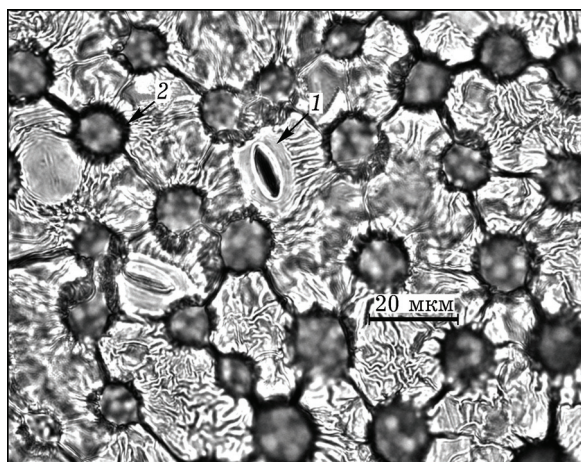


Рис. 2. Эпидермис нижней стороны листа *Aralia elata*: 1 – устьице, 2 – трихома

*A. elata* и *K. septemlobus* отличаются от других дальневосточных аралиевых мелкоклеточностью и имеют мезофилл из более плотно сомкнутых клеток (см. рис. 1).

Анализ количественной анатомии мезофилла листа дополнит и, возможно, уточнит те тенденции, которые выявлены в ходе морфологического описания анатомии листа. Известная из литературных данных закономерность – существование отрицательной корреляции между частотой расположения устьиц и их длиной [20] – обнаружена при сравнении видов семейства аралиевых (рис. 3). Так, например, устьица листьев *A. elata* при наименьших размерах (23,4 мкм) характеризуются максимальной плотностью на листе (18 тыс./см<sup>2</sup>). Листья *P. ginseng*, наоборот, имеют самые крупные устьица (41 мкм) при очень низкой их частоте (2,9 тыс./см<sup>2</sup>). По толщине листовой пластинки виды распределились следующим образом: наиболее толстые листья у *K. septemlobus*, наиболее тонкие – у *P. ginseng* (см. рис. 3). Остальные виды по толщине листа варьируют в пределах от 110 до 160 мкм. По числу клеток в единице листовой поверхности виды разделились на две большие группы: в одну из них вошли *A. elata*, *K. septemlobus* и *E. senticosus* (от 162 до 172 тыс./см<sup>2</sup>), а в другую – *P. ginseng*, *A. continentalis*, *A. cordata*, *O. elatus*, *E. sessiliflorus* (от 82 до 123 тыс./см<sup>2</sup>). Аналогичная тенденция варьирования показателей наблюдается и по пластидному наполнению листа (см. таблицу). Максимальные и очень близкие значения чисел хлоропластов в 1 см<sup>2</sup> листа имеют *A. elata*, *K. septemlobus* и *E. senticosus*, минимальные – у *P. ginseng* и *E. sessiliflorus*. Размеры губчатых клеток показаны в таблице: самые крупные клетки – у *P. ginseng*, *O. elatus*, *A. continentalis*, мелкие – у *A. elata*.

По отношению к влажности все виды следует отнести к мезофитным растениям. Об этом свидетельствует структура листа, а именно то, что клетки мезофилла очень крупные и, следовательно, сильно обводненные. Для сравнения: у типичного ксерофита *Pentaphylloides mandshurica* (Maxim.) Soják объем губчатых клеток 0,2 тыс. мкм<sup>3</sup>, а у типичного растения затененных местообитаний *Arisaema japonicum* Blume – 18,3 тыс. мкм<sup>3</sup> [21]. *O. elatus* по отношению к уровню увлажнения

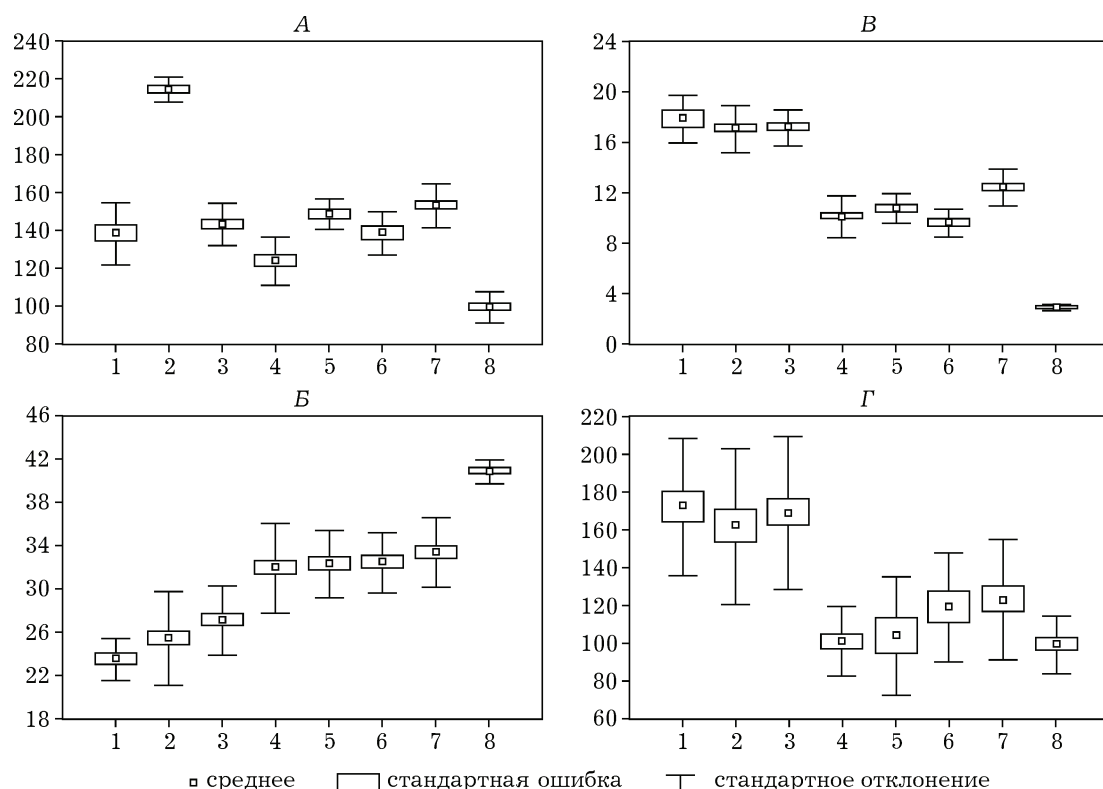


Рис. 3. Количественная анатомия и толщина листа дальневосточных видов семейства Araliaceae. По оси абсцисс: 1 – *Aralia elata*, 2 – *Kalopanax septemlobus*, 3 – *Eleutherococcus senticosus*, 4 – *Eleutherococcus sessiliflorus*, 5 – *Oplonanax elatus*, 6 – *Aralia continentalis*, 7 – *Aralia cordata*, 8 – *Panax ginseng*. По оси ординат: А – толщина листовой пластинки, мкм; Б – длина устьиц, мкм; В – число устьиц на 1 см<sup>2</sup>, тыс. шт.; Г – число клеток в 1 см<sup>2</sup>, тыс. шт.

П. Г. Остроградский [22] относит к гигромезофитам темнохвойных таежных лесов Южного Сихотэ-Алиня. Интересен тот факт, что из всех тропических аралиевых, населяющих умеренную зону, только у *Oplonanax* Miq. отсутствуют в древесине сосудистые трахеиды [23]. Причем автор считает, что сосудистые трахеиды функционируют как дополнительная проводящая система, которая представляет собой адаптацию к обитанию в местах с периодически наступающим водным дефицитом. По-видимому, из всех древесных и кустарниковых форм аралиевых *O. elatus* оказывается самым не приспособленным к климату умеренной зоны. Эта неприспособленность компенсируется тягой к высокогорным переувлажненным местообитаниям с частыми туманами и ограничениями к фотосинтетически активной радиации, что уводит от конкуренции. Возможно, это в какой-то степени объясняет причину его редкости, ведь еще в начале прошлого века, когда, безус-

ловно, не было такой антропогенной нагрузки на это лекарственное растение, как в настоящее время, А. А. Булавкина [24] назвала его “дважды редким растением”.

Тенденция изменчивости количественных показателей анатомии листа хорошо объясняется принадлежностью видов семейства к разным жизненным формам. В ряду древесные (*K. septemlobus*, *A. elata*) – кустарниковые (*O. elatus*, *E. sessiliflorus*, *E. senticosus*) и травянистые растения (*A. continentalis*, *A. cordata*, *P. ginseng*,) наблюдается уменьшение количества устьиц, клеток и хлоропластов в единице листовой поверхности, увеличение размеров замыкающих клеток устьиц и клеток мезофилла. Следует отметить, что не по каждому признаку мезоструктуры листа эта тенденция существует. Так, нетрудно заметить, что по количественным показателям анатомии листа *E. senticosus* не уступает древесным видам этого семейства. Мезофилл листа этого кустарника дифференцирован и

имеет чаще всего один слой палисадной паренхимы и переходный слой из дланевидных клеток, губчатый мезофилл из 4–5 слоев (см. рис. 1). Из литературных данных известно, что *E. senticosus* является весьма пластичным кустарником по отношению к свету, он хорошо выносит глубокое затенение, но может расти и на открытых местах с полным освещением [25]. В работах Е. Д. Солодухина [26] и Т. А. Комаровой [27] показано, что в возобновлении на вырубках и гарях участвуют *A. elata* и *E. senticosus*, часто образуя непроходимые заросли. Как видно, растения разных жизненных форм могут входить в одну экологическую группу, и, наоборот, растения одной жизненной формы могут находиться в разных экологических группах.

В роде *Aralia* виды представлены не только разными жизненными формами, но и различными кариотипами. Так, *A. elata* и *A. cordata* являются диплоидами ( $2n = 24$ ), а *A. continentalis* – тетраплоид ( $2n = 48$ ) [28, 29]. Хорошо известно, что диплоидные виды в сравнении с тетраплоидными имеют большее число устьиц на единице листовой поверхности, меньшие размеры клеток эпидермы и мезофилла [30]. Поэтому, несмотря на то что виды *A. continentalis* и *A. cordata* являются травянистыми многолетниками, количественные показатели мезофилла листа у них различны. Особенно хорошо это прослеживается по числу устьиц на  $1 \text{ см}^2$  листа (см. рис. 3) и по объему губчатых клеток (см. таблицу).

Мезофитные растения разных жизненных форм различаются по степени компактности клеток мезофилла. Древесные растения по

сравнению с травянистыми характеризуются более плотным распределением фототрофных тканей, состоящих из большого количества мелких клеток [31]. Виды *A. elata* и *K. septemlobus* отличаются мелкоклеточностью, большим числом клеток в единице площади листа (см. таблицу). Из литературы известно, что эти два вида обладают высоким уровнем специализации древесины (наличие кольцесосудистости и сосудистых трахеид), который у тропических представителей этого семейства в условиях умеренной зоны приобретает адаптивное значение [23]. Структура мезофилла листа этих деревьев характеризует их как виды с широким диапазоном экологической приспособляемости. Так, *K. septemlobus* обладает самым протяженным ареалом из всех дальневосточных аралиевых [32].

У *P. ginseng* наиболее тонкий лист, отсутствует палисадная ткань мезофилла, наименьшее число слоев мезофилла, наиболее крупные клетки мезофилла, наименьшее количество устьиц на  $1 \text{ см}^2$ , а сами устьица наиболее крупные. Еще И. В. Грушвицкий [2, 33] отмечал весьма обособленное положение рода *Panax* в семействе. В семействе *Araliaceae* только роды *Panax* и *Stilbocarpa* целиком состоят из травянистых растений [34]. У большинства видов *Araliaceae* очередное расположение листьев, в то время как супротивное встречается лишь у видов родов *Cleirodendron*, *Eremopanax* и *Arthrophyllum*, а мутовчатое – у *Panax* [35]. Только у видов рода *Panax* прорастание семян происходит по подземному типу. Проведенное сравнение и по структуре мезофилла листа продемонст-

Объем клеток губчатой ткани листа и количественные показатели пластидного аппарата для дальневосточных видов семейства *Araliaceae*

Вид	Объем клетки губчатой ткани, $10^3 \text{ мкм}^3$	Число хлоропластов в клетках, шт.		Число пластид в $1 \text{ см}^2$ листа, млн
		в столбчатых	в губчатых	П + Г
<i>Aralia elata</i>	$4,5 \pm 0,3$	$28,3 \pm 0,9$	$36,4 \pm 1,4$	$5,6 \pm 0,4$
<i>Kalopanax septemlobus</i>	$9,1 \pm 0,6$	$45,1 \pm 2,2$	$34,9 \pm 1,9$	$6,5 \pm 0,6$
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	$9,4 \pm 0,4$	$36,0 \pm 1,1$	$39,9 \pm 0,9$	$6,5 \pm 0,4$
<i>Eleutherococcus sessiliflorus</i>	$8,8 \pm 0,9$	$32,3 \pm 1,2$	$37,2 \pm 1,2$	$3,5 \pm 0,3$
<i>Oplopanax elatus</i>	$19,9 \pm 0,1$	$36,7 \pm 1,3$	$39,9 \pm 1,9$	$4,1 \pm 0,5$
<i>Aralia continentalis</i>	$13,6 \pm 0,8$	$34,5 \pm 2,7$	$35,4 \pm 1,1$	$4,2 \pm 0,4$
<i>Aralia cordata</i>	$7,7 \pm 0,5$	$34,8 \pm 0,9$	$40,7 \pm 1,1$	$4,7 \pm 0,4$
<i>Panax ginseng</i>	$29,8 \pm 0,9$	–	$44,8 \pm 1,9$	$3,6 \pm 0,3$

П р и м е ч а н и е. П + Г – сумма для палисадной и губчатой ткани; прочерк – отсутствие палисадных клеток.

пировало резкое отличие *P. ginseng* от других видов семейства, даже тех его представителей, которые, как и он, являются травянистыми многолетниками.

Полученные нами результаты хорошо согласуются с представлениями об адаптационных возможностях растений: виды, обладающие дорзовентральным типом мезофилла, имеют широкую экологическую амплитуду, тогда как виды с гомогенным и изолатеральным типами мезофилла считаются узкоспециализированными [36, 37].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ мезоструктуры листа дальневосточных представителей семейства Araliaceae выявил специфику анатомической структуры листьев в связи с экологией и жизненной формой видов. Ранжирование видов по параметрам мезоструктуры листа иллюстрирует закономерные изменения экологических свойств – ослабление гелио- и усиление сциоморфных (*A. elata* – *P. ginseng*). Первые и последние виды в данном ряду узкоспециализированы к высокой и низкой освещенности, а виды, занимающие средние позиции, выступают как экологически более пластичные, что следует учитывать при интродукции, реинтродукции и плантационном культивировании этих редких реликтовых и лекарственных видов.

Авторы благодарят канд. биол. наук Н. А. Коляду и д-ра биол. наук В. Ю. Баркалова за проверку определения видов. Работа частично поддержана грантами РФФИ № 12-1-ОБН-06, ДВО РАН № 11-04-98515-р-восток\_a и МКБ Президиума РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. 203 с.
2. Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Высоцкая Р. И., Глинина Л. В., Тарасова Т. С. Сравнительное анатомо-морфологическое изучение листа видов рода *Panax* L. (Araliaceae) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений / под ред. Л. Ю. Буданцева, Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 80–89.
3. Пленник Р. Я., Попова Н. А. Особенности анатомического строения листа видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири в связи с их адаптацией // Экология. 1990. № 5. С. 3–10.
4. Lee D. W., Oberbauer S. F., Johnson P., Krishnapilay B., Mansor M., Mohamad H., Yap S. K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. P. 447–455.
5. James S. A., Bell D. T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances // Tree Physiol. 2000. Vol. 20, N 15. P. 1007–1018.
6. Пьянков В. И., Вознесенская Е. В., Кондрачук А. В., Кузьмин А. Н., Демидов Э. Д., Дзюбенко О. А. Сравнительная характеристика горных и пустынных растений сем. Chenopodiaceae с C<sub>4</sub>-типом фиксации CO<sub>2</sub> // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 10. С. 45–58.
7. Balsamo R. A., Bauer A. M., Davis S. D., Rice B. M. Leaf biomechanics, morphology and anatomy of deciduous mesophyte *Prunus serrulata* (Rosaceae) and the evergreen sclerophyllous shrub *Heteromeles arbutifolia* (Rosaceae) // Am. J. Bot. 2003. Vol. 90. P. 72–77.
8. Андреева И. С. Анатомическое строение вегетативных органов аралии материковой // Лекарственные средства Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972. Вып. 11. С. 250–259.
9. Zhuravlev Yu. N., Burundukova O. L., Koren O. G., Zaytseva Yu. A., Kovaleva E. V. *Panax ginseng* C. A. Meyer: Biodiversity evaluation and conservation // Challenges of the 21st century: Proc. of the international ginseng conference. Vancouver, 1994. P. 162–168.
10. Бурундукова О. Л., Иванова Л. А., Иванов Л. А., Хроленко Ю. А., Бурковская Е. В., Журавлев Ю. Н. Мезоструктура фотосинтетического аппарата женьшеня в связи с экологической “стратегией” вида // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 2. С. 268–271.
11. Xu Ke-khang, Zhang Zhi-an, Wang Ying-dian, Ren Yue-ying, Chen Xing Qiao Ren-tang, Cui Qiu-hua. Effect of light intensity on microstructure and ultrastructure of *Panax ginseng* leaves under field condition // Acta Bot. Sinica. 1994. Vol. 36. P. 23–27.
12. Красная книга РСФСР (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
13. Мокронос А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1978. Т. 61, вып. 3. С. 119–133.
14. Практикум по физиологии растений / под ред. проф. И. И. Гунара. М.: Колос, 1972. 168 с.
15. Хроленко Ю. А., Бурундукова О. Л. Возрастные изменения мезоструктуры листа у плантационного *Panax ginseng* C. A. Mey. // Растит. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 3. С. 54–59.
16. Singh T. C. N. An anatomical and ecological study of some ferns from Mussoorie (North + Western Himalayas) // J. Indian Bot. Soc. 1963. Vol. 42, N 4. P. 475–544.
17. Vogelmann T. C. Plant tissue optics // Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 1993. Vol. 44. P. 231–251.
18. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 1. 218 с.
19. Воронкова Н. М., Прилуцкий А. Н. Фотосинтез древесных растений при кислотном стрессе // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Уссурийск: Изд-во УГПИ, 1995. Вып. 2. 178 с.

20. Jones H. G. Breeding for stomatal characters / Eds. E. Zeiger, G. D. Farquar, I. R. Cowan // *Stomatal function*. Stanford (CA): Stanford University Press, 1987. P. 431–443.
21. Воронкова Н. М., Бурундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Нестерова С. В., Абанькина М. Н. Структурно-функциональные особенности некоторых редких и исчезающих видов растений // *Комаровские чтения*. 1997. Вып. 44. С. 72–88.
22. Остроградский П. Г. Заманиха высокая – *Oplonax elatus* (Nakai) Nakai // *Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока*. Владивосток: Дальнаука, 1991. С. 146–152.
23. Оскольский А. А. Анатомия древесины аралиевых // *Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова / под ред. Е. С. Чавчавадзе*. СПб., 1994. Вып. 10. 106 с.
24. Булавкина А. А. Растительность Сучана и острова Путятин в Южно-Уссурийском крае // *Тр. почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России*. Ч. 2. Ботанические исследования 1913. 1917. С. 217–271.
25. Воробьева П. П., Чуян А. Х. Отношение элеутерококка колючего к свету // *Итоги изучения элеутерококка в Советском Союзе*. Владивосток, 1966. С. 15–16.
26. Солодухин Е. Д. Лесовозобновление на гарях и некоторых местах леса Приморского края // *Сообщ. ДВФ АН СССР*. Владивосток, 1952. Вып. 5. С. 52.
27. Комарова Т. А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
28. Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile islands // *Nat. Hist. Res.* 2000. N 7. P. 21–38.
29. Гурзенков Н. Н., Стародубцев В. Н., Коляда А. С., Смирнова М. В. Кариотипы четырех видов семейства Araliaceae российского Дальнего Востока // *Биологические исследования на Горнотаежной станции*. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 151–156.
30. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
31. Pyankov V. I., Ivanova L. A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetation // *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* / eds. H. Lambers, H. Porter, M. M. I. Van Vuuren. The Netherlands, Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.
32. Журавлев Ю. Н., Коляда А. С. Araliaceae: женьшень и другие. Владивосток: Дальнаука, 1996. 280 с.
33. Грушвицкий И. В. Подземное прорастание и функции семян // *Ботан. журн.* 1963. Т. 48, № 6. С. 906–915.
34. Philipson W. R. Constant and variable features of the Araliaceae // *Bot. J. Linn. Soc.* 1970. Vol. 63, N 1. P. 87–100.
35. Hutchinson J. The genera of flowering plants. Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.
36. Пленник Р. Я. Анатомический метод и теория интродукции растений // *Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири* / под ред. А. А. Горшковой, В. П. Седельникова. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 71–77.
37. Тюрина Е. В. Значение анатомического метода для выяснения происхождения, адаптационных и интродукционных возможностей растений // *Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири* / под ред. А. А. Горшковой, В. П. Седельникова. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 77–88.

## Ecological Features of the Leaf Structure and Plastid Apparatus in Far Eastern Araliaceae Species

Yu. A. KHROLENKO, O. L. BURUNDUKOVA

*Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS  
690022, Vladivostok, Stoletiya Street, 159  
E-mail: khrolenko@biosoil.ru*

The leaf mesostructure of several Araliaceae species has been investigated in the plants growing in the Russian Far East. Araliaceae species reveal variability in quantitative traits of the leaf, which is dependent on the ecological conditions of their habitats and life forms. Comparative description of their adaptive capacity in relation to the light and water regimes is given.

**Key words:** Russian Far East, Araliaceae, life form, adaptation, mesophyll structure, quantitative leaf anatomy.