

## БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 581.522.5+581.526.3(571.62)

### МИКРОМОРФОЛОГИЯ РЕЛИКТОВЫХ ГИДРОФИТОВ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2020 г. Д. Ю. Цыренова\*

Тихоокеанский государственный университет, Хабаровск, Россия

\*e-mail: Duma@mail.ru

Поступила в редакцию 03.12.2019 г.

После доработки 10.02.2020 г.

Принята к публикации 26.03.2020 г.

Исследована микроморфология реликтовых гидрофитов *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) и *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) с Нижнего Приамурья. Приведены подробные описания анатомического строения листьев, контактирующих с воздушной средой. Общая черта – дорзовентральность листовой пластинки и атактостелия черешков. Развитие системы диффузных межклетников и аэренхимы, редукция ксилемы у изученных видов – эффективные адаптации к водной среде обитания. Предположено, что изученные виды сохранились на юге Дальнего Востока России благодаря максимальной защищенности в зимний период. Компенсационные адаптации в микроструктуре листа – развитие многофункциональной паренхимы, повышенное содержание вторичных метаболитов и гидрофобных соединений, армированные листья.

**Ключевые слова:** *Nuphar japonica*, *Brasenia schreberi*, *Nelumbo komarovii*, анатомия, листовая пластинка, черешок, Нижнее Приамурье

**DOI:** 10.31857/S0320965220050137

#### ВВЕДЕНИЕ

Современная водная флора Нижнего Приамурья богата реликтовыми представителями, чьи предковые формы существовали на данной территории с третичного периода. Они достигают ~30% флоры водоемов (Крюкова, 2005, 2013). Объектами настоящего исследования, как примеры очевидного реликтового эндемизма, послужили виды бразения Шребера *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), кубышка японская *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) и лотос Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) (Харкевич, Качура, 1981; Шлотгауэр, Крюкова, 2005). Все виды находятся под угрозой исчезновения на северном и северо-восточном пределах распространения и внесены в список охраняемых растений (Красная книга Российской..., 2008; Красная книга Хабаровского..., 2008).

Исследованные виды относятся к гидрофитам, или настоящим водным растениям из двух экологических групп: плейстогидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями (*Brasenia schreberi*) и аэрогидрофиты с плавающими и надводными листьями (*Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii*) (Папченков, 1985; Распопов, 1985).

*Brasenia schreberi* – почти космополитный вид, распространенный в Южной и Восточной Азии,

Северной Америке, Африке и Австралии (Ohwi, 1965; Цвелев, 1987; Lee, 2007; www.efloras.org). В России встречается в Восточной Сибири (единственное местонахождение в Иркутской обл.) и на юге Дальнего Востока (Цвелев, 1987; Чепинова, 1999; Малышев, 2012). Хромосомное число  $2n = 80$  (Соколовская, Пробатова, 1985). Растение культивируют (Пшенникова, 2005). На территории Нижнего Приамурья популяции бразении Шребера произрастают в старицах с низкими заболоченными берегами, часто переходящими в сплавины, на глубине 1.5–2.5 м. Образуют монодоминантные куртины различных размеров с примесью *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton maackianus* A. Benn., *Trapa maximowiczii* Korsh., *Utricularia vulgaris* L. (Нечаев, Павленко, 1967; Мельникова, Мурдахаев, 1979).

*Nuphar japonica* – амуро-корейско-японский вид (Ohwi, 1965; Цвелев, 1987; Lee, 2007). На Дальнем Востоке России встречается лишь в нижнем течении р. Кия – притока р. Уссури (Нечаев, Павленко, 1969; Цвелев, 1987; Крюкова, 2013). Узлокальные дальневосточные популяции этого вида представляют собой самую северную материковую часть ареала преимущественно островного японского вида. Хромосомное число  $2n = 34$  (Пробатова и др., 2006). В Японии извест-

Таблица 1. Места сбора материала

Вид	Водный объект	Координаты: с.ш., в.д.	Дата сбора
Еврейская автономная область			
<i>Brasenia schreberi</i>	Озеро Ледяное	48°37'32.80", 134°19'02.94"	10 VIII 2018 г.
Хабаровский край			
<i>Nuphar japonica</i>	Река Кия	47°57'22.35", 135°03'39.58"	6 VIII 2014 г.
<i>Nelumbo komarovii</i>	Лotosовое озеро	48°32'11.23", 135°23'20"	21 VII 2016 г.

ны культурные формы вида (Харкевич, Качура, 1981). Дальневосточные популяции кубышки японской обитают в старицах и заводях реки с медленнотекущей водой. Сопутствующие виды: *Ceratophyllum demersum* L., *Hydrilla verticillata* Rich., *Potamogeton maackianus* A. Benn., *P. natans* L., *P. malainus* Miq. (Нечаев, Павленко, 1969).

*Nelumbo komarovii* — амуро-уссурийско-маньчжурский вид (Цвелев, 1987). На юге Дальнего Востока России встречается по долине р. Амур в пределах Амурской обл. и Хабаровского края, охватывая низовья рек Зея и Бурея. По долине р. Усури его ареал переходит на Приханкайскую низменность и о. Путятино Приморского края. Хромосомное число  $2n = 16$  (Probatova et al., 2011). Китайские исследователи синонимизируют *N. komarovii* с *N. nucifera* Gaertner (www.efloras.org). По мнению Н.Н. Цвелева (1987), дальневосточный лотос — наиболее северный по распространению восточноазиатский дикорастущий представитель древнего третичного рода *Nelumbo*, тогда как южноазиатский лотос *N. nucifera* и каспийский лотос *N. caspica* (DC.) Fisch. — культивируемые и уже подвергнувшиеся длительной селекции формы. На территории Нижнего Приамурья обнаружено около двух десятков лotosовых озер в пойме р. Амур как естественного, так и искусственного происхождения (Крюкова, 2009). Популяции образуют в пойменных озерах и старицах монодоминатные ценозы с примесью *Trapa japonica* Fleg., *Trapella sinensis* Oliv. и *Ceratophyllum demersum* L. (Крюкова, 2009; Дулин, Цыренова, 2017).

Известно, что для оценки адаптивного потенциала видов, наряду с морфо-физиологическими и биологическими особенностями, используются и анатомические признаки (Барыкина, Чубатова, 2005; Таршис, 2007; Efremov, 2016; Tsyrenova et al., 2018). Анализ литературных сведений показал, что микроморфологические особенности выбранных видов и их приспособления к естественным условиям существования на северном пределе распространения ранее не рассматривали.

Цель работы — изучить микроморфологию ассимилирующих листьев реликтовых гидрофитов

*Nuphar japonica*, *Brasenia schreberi* и *Nelumbo komarovii* из Нижнего Приамурья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

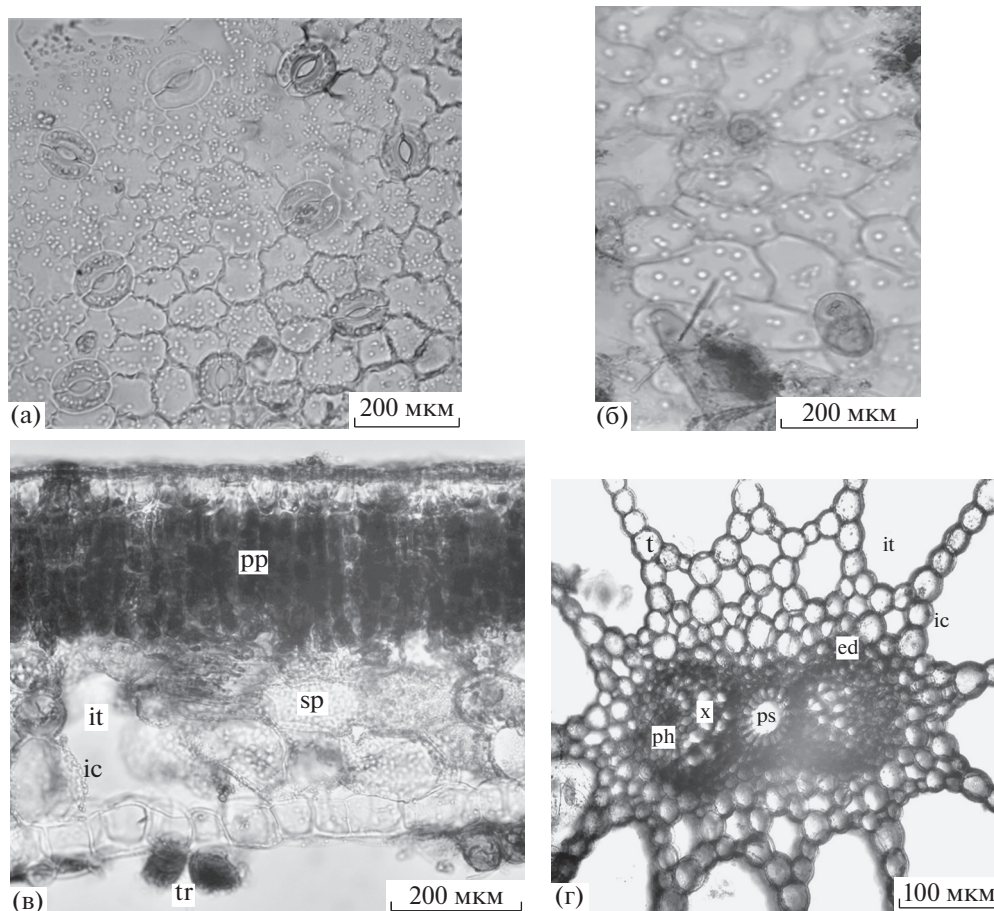
Исследования проведены на материале, собранном нами в естественных популяциях видов на территории Нижнего Приамурья (табл. 1).

Общий объем сборов, включая гербарные образцы для коллекций и фиксированный в спирте материал для микроморфологического анализа, составил ~20 экз. растений. Материалы хранятся в Тихоокеанском государственном университете (г. Хабаровск). Определение собранных видов проводили по работе Н.Н. Цвелева (1987), анатомические исследования — по методике Г.Г. Фурст (1979). Поперечные срезы органов делали лезвием бритвы. Для окрашивания использовали спиртовой раствор флороглюцина с каплей концентрированной соляной кислоты. Готовые препараты просматривали с помощью микроскопа Биолам-ЛОМО и цифрового микрокомплекса Альтами БИО 8. При определении размеров клеток и пропорции гистологических зон применяли окуляр-микрометр М-ЛОМО и объект-микрометр ОМО. Визуализацию микропрепаратов проводили с помощью цифровой камеры для микроскопа TourCam с использованием программного обеспечения TourView.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Листовая пластинка.** Анатомические особенности листа у всех изученных видов коррелируют со степенью экспозиции их в воздушной среде. Листовая пластинка плавающих листьев у плейстогидрофита *Brasenia schreberi* эпистоматического типа (рис. 1а, 1б). В группе аэрогидрофитов у *Nuphar japonica* листья гипостоматического типа (рис. 2а, 2б). Плавающие и воздушные листья у *Nelumbo komarovii* одинаково эпистоматические (рис. 3а, 3в).

Для всех изученных видов устьичные аппараты однотипные — аномоцитные. Устьица крупные (длиной ~160 мкм, шириной ~130 мкм), замыкающие клетки почковидно-бобовидные, устьичные



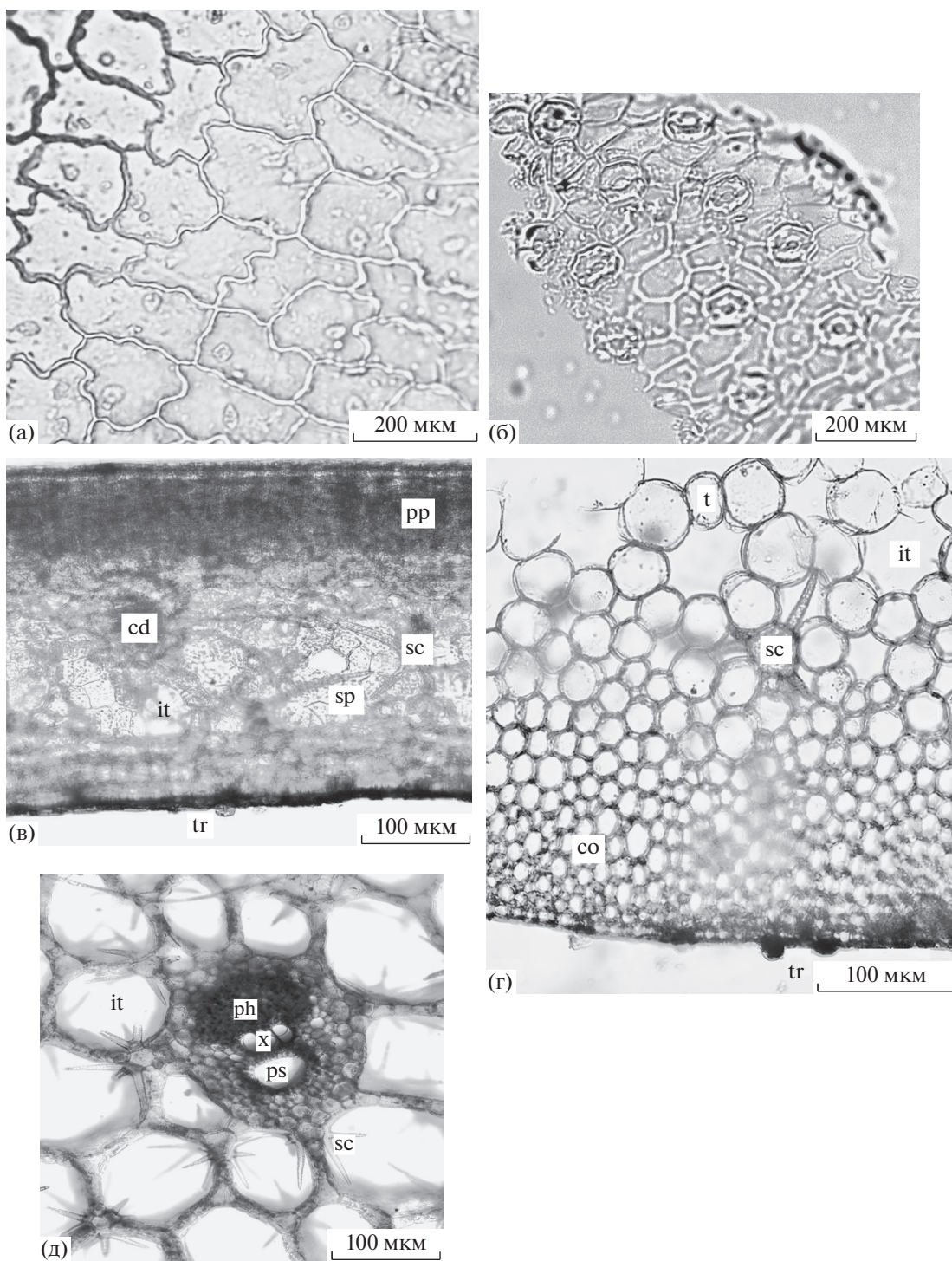
**Рис. 1.** Строение листа *Brasenia schreberi*: а – адаксиальная эпидерма, б – абаксиальная эпидерма, в – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), г – поперечный срез черешка (фрагмент), ed – эндодерма, ic – внутренняя кутикула, it – межклетник, ph – элементы флоэмы, pp – палисадная паренхима, ps – воздухоносная полость, sp – губчатая паренхима, t – трабекула, tr – слизевыделительная железка, x – элементы ксилемы.

шели широко открытые. Редкие устьица наблюдаются у *Brasenia schreberi* (~44 экз./мм<sup>2</sup>), их значительно больше у *Nuphar japonica* (~160 экз./мм<sup>2</sup>) и *Nelumbo komarovii* (~116 экз./мм<sup>2</sup>).

Для видов характерны различные выросты эпидермального происхождения, обеспечивающие гидрофобность листьев в воде. Абаксиальная эпидерма *Brasenia schreberi* образует слизевыделительные железки (рис. 1в, tr). Каждая железка имеет ножку из двух мелких клеток и более крупную и округлую секреторирующую окрашенную головку. Благодаря этому, обращенная в воду нижняя сторона листа фиолетового цвета покрыта толстым слоем гидрофобной слизи. В толще слизи присутствуют микроскопические одноклеточные и нитчатые водоросли. У *Nuphar japonica* (особенно вдоль жилок на нижней стороне листовой пластинки) найдены редкие короткие головчатые трихомы (рис. 2в, tr). У *Nelumbo komarovii* адаксиальная эпидерма сплошь покрыта одноклеточными трихомами двух типов: короткими

сосочковидными тупоконечными (рис. 3б, rtr) и длинными остроконечными (рис. 3б, ptr).

Мезофилл плавающих и надводных листьев имеет дорзовентральное строение. Палисадная паренхима фотосинтезирующая, относительно компактная и многослойная, с продольно вытянутыми узкими клетками. У эпистоматических листьев они прерываются подустьичными воздушными полостями (*Brasenia schreberi* и *Nelumbo komarovii*). Губчатая паренхима аэренхиматизирована. В ней у *Brasenia schreberi* (рис. 1в, it) и *Nuphar japonica* (рис. 2в, it) между рыхло расположенными клетками находятся диффузные межклетники диаметром 120–500 мкм. У *Brasenia schreberi* межклетники изнутри выстланы внутренней кутикулой. Более дифференцирована губчатая паренхима у *Nelumbo komarovii* (рис. 3г, sp). К палисадной паренхиме изнутри прилегает компактная зона с проводящими пучками. За ней следует ряд крупных лизигенных воздухоносных полостей с ярко-коричневым содержимым диа-

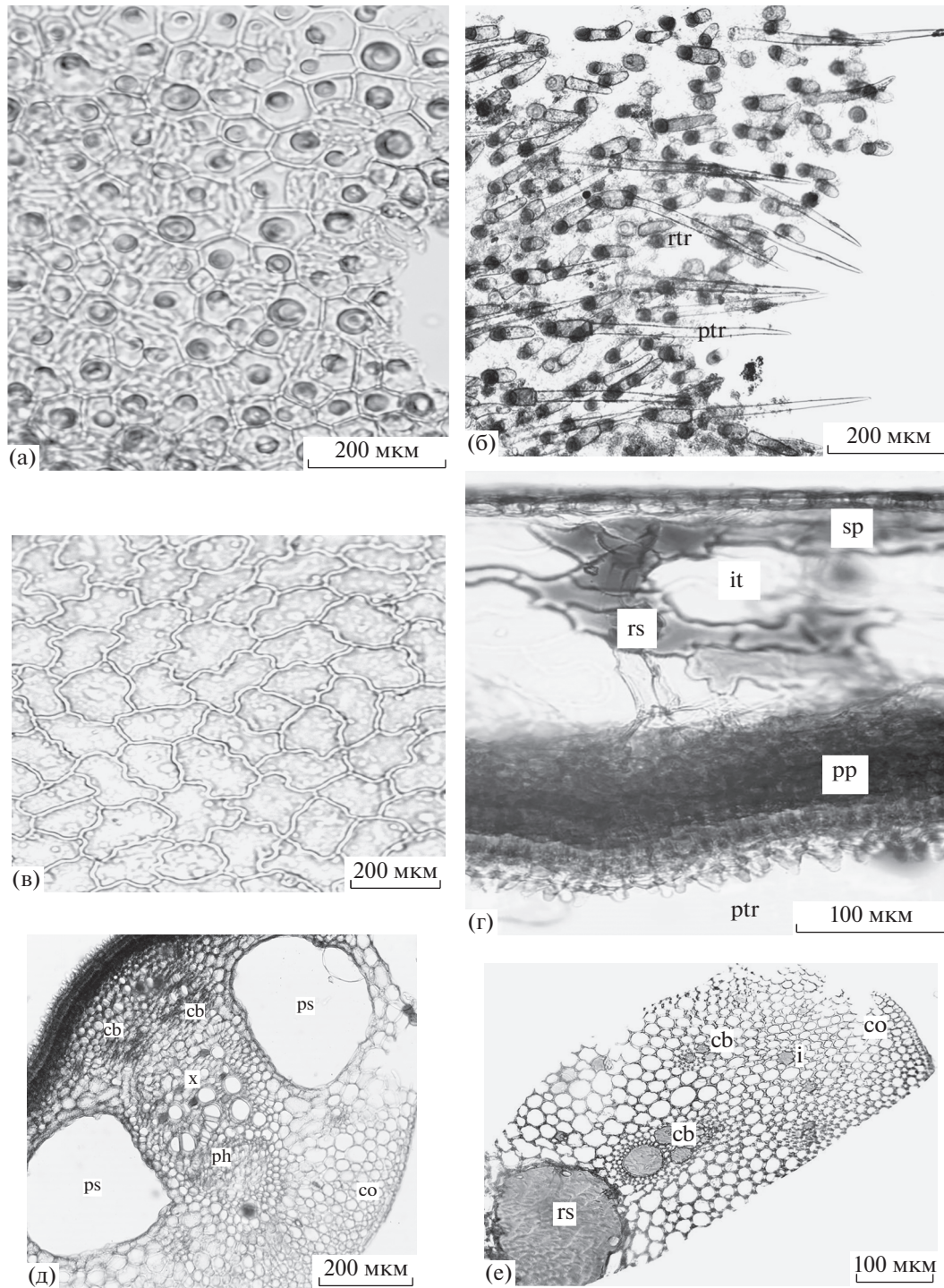


**Рис. 2.** Строение листа *Nuphar japonica*: а – адаксиальная эпидерма, б – абаксиальная эпидерма, в – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), г – поперечный срез черешка (фрагмент), д – проводящий пучок черешка, cb – проводящий пучок, sc – астроклереида, tr – головчатая трихома. Остальные обозначения, как на рис. 1.

метром 2000–2400 мкм, лакуны непосредственно контактируют с адаксиальной эпидермой.

В области крупных жилок листа строение губчатой паренхимы значительно усложняется. Это особенно заметно у надводных листьев *Nuphar ja-*

*ponica* и *Nelumbo komarovii*, которым необходима дополнительная жесткость для их нахождения в воздушной среде. У *Nuphar japonica* формируется типичная аэренхима в виде ажурной сетки с шестиугольными воздушными полостями и армиру-



**Рис. 3.** Строение листьев *Nelumbo komarovii*: а – адаксиальная эпидерма плавающего листа, б – опушение верхней эпидермы плавающего листа, в – абаксиальная эпидерма надводного листа, г – поперечный срез листовой пластинки (фрагмент), д – поперечный срез крупной жилки, е – поперечный срез черешка (фрагмент), и – идиобласт, ptr – остроконечная трихома, rtr – тупоконечная трихома, rs – секреторное вместилище. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

ется астроклереидами (рис. 2д, sc). Стенки полостей (трабекулы) образованы однорядными клетками, соединенными друг с другом одной более крупной опорной клеткой. К опорной клетке тесно прижата многоветвистая астроклереида, рас-

полагающая свои ответвления в трех смежных воздухоносных полостях аэренхимы. Астроклереиды живые, с зернистым содержимым внутри, утолщения стенок пронизаны поровыми каналами. Наружная поверхность астроклереид неров-

ная. Проводящие пучки коллатеральные, с воздухоносной полостью в ксилеме и с выраженной паренхимной обкладкой. Они дополнительно армируются колленхимой уголкового типа. У *Brasenia schreberi* крупные жилки заметно выступают на нижней стороне листовой пластинки. В них находится один проводящий пучок коллатерального типа и один-два слоя колленхимы под абаксиальной эпидермой. Армированные листья *Nuphar japonica* обладают достаточной жесткостью и способны не только возвышаться высоко над водной поверхностью, но и противостоять течению речной воды. Из исследованных нами видов только кубышка японская встречается в медленнотекущих водах малой реки. Крупные жилки *Nelumbo komarovii* представлены колленхиматизированной паренхимой, двумя лизигенными вместилищами округлой формы, одним крупным проводящим пучком нормального коллатерального типа (рис. 3д, ph, x) и несколькими мелкими редуцированными пучками (рис. 3д, cb).

**Черешок.** Эпидерма черешка у изученных видов однослойная. Выполняет секреторную функцию: слизевыделительные железы у *Brasenia schreberi* (рис. 1в, tr) и головчатые трихомы у *Nuphar japonica* (рис. 2г, tr).

Зона первичной коры дифференцирована на внешний и внутренний участки по-разному. У *Brasenia schreberi* внешняя кора представлена 3–4 слоями компактной колленхиматизированной паренхимы. Внутренняя кора – это аэренхима с крупными воздухоносными полостями, располагающимися в один или несколько кругов и отделяющимися друг от друга однослойными перегородками. Включает многочисленные крахмальные зерна. Стенки клеток, обращенные к воздухоносной полости, кутиinizированы (рис. 1в, 1г, ic).

У *Nuphar japonica* внешняя кора представлена 6–7 (8) слоями колленхиматизированной паренхимы. Внутренняя кора в виде аэренхимы с ажурной сетью крупных воздухоносных полостей. Воздухоносные полости армированы немногочисленными астроклереидами (рис. 2г, sc).

У *Nelumbo komarovii* в черешках у плавающих и надводных листьев вся кора одинаково компактная, без межклетников. Внешняя кора состоит из 1–2 параллельных слоев радиально вытянутых паренхимных клеток, отличающихся от нижележащих клеток своей упорядоченностью и светлокоричневым содержанием. Внутренняя кора несет 4–5 слоев уголкового колленхимы (рис. 3е, со) и одиночные секреторные идиобласты (рис. 3е, i).

У изученных видов в черешках присутствует атактостела. Она образована проводящими пучками коллатерального типа. У *Brasenia schreberi* наблюдаются два проводящих пучка, расположенных по обе стороны от узкопросветного воз-

духоносного канала в центре органа. Стела отграничена от первичной коры эндодермой в виде однослойного крахмалоносного влагиалища (рис. 1г, ed). У двух других видов проводящие пучки многочисленны и разбросаны среди аэренхиматизированной паренхимы. У *Brasenia schreberi* (рис. 1г, ps) и *Nuphar japonica* (рис. 2д, ps) сосудистые элементы ксилемы частично или полностью замещены одной–двумя воздухоносными полостями. У *Nelumbo komarovii* многие из сосудистых элементов пучков становятся секреторными вместилищами (3е, rs).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Листовая пластинка.** У изученных видов в листьях проявляются микроморфологические адаптации, характерные для гидроморфной эволюции растений. К типичным гидроморфным признакам относятся: развитие полифункциональной аэренхимы, выполняющей функции фотосинтеза, транспорта газов, вместилища секретов и воздуха; слабое развитие ксилемы, частично замещенной воздухоносными полостями; диффузное расположение механических элементов.

Несмачиваемость листьев в воде обеспечивается гидрофобными соединениями, вырабатываемыми секреторными образованиями эпидермального происхождения. При исследовании *Brasenia schreberi* обнаружено присутствие внутренней кутикулы, выстилающей межклетники в губчатой паренхиме. Это относится к редким явлениям, поскольку у большинства растений образуются только поверхностные кутикулярные слои (Эсау, 1980).

У всех трех видов листья контактируют в той или иной степени с воздушной средой. Общая черта в их строении – дорзовентральность мезофилла. Надводные листья у аэрогидрофитов *Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii* имеют больше признаков наземных растений по локализации устьиц, их количеству, очертанию антиклинальных стенок основных клеток и секреции эпидермы. При понижении уровня воды эти виды могут входить в сообщество околводных растений, что часто наблюдается у дальневосточных популяций (Дулин, Цыренова, 2017; Крюкова, 2009).

**Черешок** изученных видов характеризуется микроструктурой осевого органа с типичными гистолого-топографическими комплексами. Пропорции между этими комплексами видоспецифичны. В черешках *Brasenia schreberi* крахмалоносная и аэренхиматизированная первичная кора превалирует над сильно смещенной к центру стелой, т.е. черешки у этого вида представляют собой запасящие органы. В черешках *Nuphar japonica* и *Nelumbo komarovii* стела, наоборот, топографически преобладает над первичной корой. Запасящие

ткани не развиты. Черешки у этих видов функционируют как типичные несущие органы. Дополнительную жесткость и упругость черешкам придают колленхиматизация и аэренхиматизация тканей.

Всем изученным видам присуща атактостелия. Этот признак – эволюционная особенность предшественников двудольных из древних сем. Cabombaceae, Nymphaeaceae и Nelumbonaceae близкородственных с однодольными (Тахтаджян, 1987).

Не вызывает сомнения, что изученные виды сохранились на юге Дальнего Востока России благодаря своим биологическим особенностям на разных уровнях, в том числе, и на микроморфологическом. Особенно эффективны идиоадаптации видов для перенесения неблагоприятного существования в воде в зимний период. По-видимому, повышенное содержание вторичных метаболитов в тканях изученных видов обеспечивают максимальную защищенность живых тканей растений при контакте со льдом. Студенистая слизь и внутренняя кутикула воздухоносных каналов у *Brasenia schreberi* также способствуют холодостойкости вида.

**Выводы.** Проведенные микроморфологические исследования ассимилирующих органов у реликтовых видов водной флоры Нижнего Приамурья позволяют сделать некоторые предположения об эволюционной истории видов. Выработка внутренней кутикулы у *Brasenia schreberi*, гипостоматическая эпидерма и экскреторные структуры у *Nuphar japonica*, слабая аэрация коровой паренхимы, превалирование стелы в черешке у *Nelumbo komarovii*, свидетельствуют о существовании в прошлом у этих видов наземных предковых форм. По особенностям аэренхиматизации тканей листовой пластинки и черешка *Brasenia schreberi* и *Nuphar japonica*, вероятно, прошли более длительную эволюцию в водной среде, чем *Nelumbo komarovii*. Два первых вида уже выработали специализированную аэренхиму с упорядоченной системой межклетников и армированием их опорных клеток с помощью диффузных склеридов или уголковой колленхимой. Судя по значительной редукции проводящей системы листьев и черешка, степень гидроморфности *Brasenia schreberi* выше, чем у *Nuphar japonica*. Напротив, *Nelumbo komarovii*, по-видимому, освоил водную среду обитания в более позднее время, типичная аэренхима не развита, аэрация вегетативных органов происходит через дефинитивные лизигенные секреторные вместилища. Выявленные особенности микроморфологической структуры изученных видов, предшественников реликтовой водной флоры региона, весьма устойчивы и консервативны, что при современных климатических и антропогенных изменениях окружающей среды может привести к вымиранию этих видов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателна А.Ф. Дулину (Тихоокеанский государственный университет) и К.-Г. Горохову (Детский эколого-биологический центр г. Хабаровск) за участие в полевых сборах материала, студентам Н.И. Уртыковой, Н.А. Савченко и Г.Г. Шарину (Тихоокеанский государственный университет) за техническую помощь в оформлении работы.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

НИР № 28-18-ТОГУ(ам) “Исследование микроморфологии эндемичных и реликтовых видов Приамурья в связи реализацией научно-исследовательских компетенций магистра” 20.02.2018–29.12.2018 г.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2005. Экологическая анатомия цветковых растений: учебно-методическое пособие. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Дулин А.Ф., Цыренова Д.Ю. 2017. Исследование фенологии и семенной продуктивности лотоса Комарова *Nelumbo komarovii* Grossh. в популяции вида вблизи Хабаровска (Дальний Восток, Россия) // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Серия Биологические науки. Т. 12. № 1. С. 13.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2008. Хабаровск: Изд. дом “Приамурские ведомости”.
- Крюкова М.В. 2005. Флора водоемов Нижнего Амура. Владивосток: Дальнаука.
- Крюкова М.В. 2009. Эколого-биологические особенности лотоса Комарова на северо-восточной границе ареала // Вест. Дальневост. отд. РАН. № 3. С. 27.
- Крюкова М.В. 2013. Сосудистые растения Нижнего Приамурья. Владивосток: Дальнаука.
- Мальшев Л.И. 2012. Сем. Cabombaceae. Сем. Nymphaeaceae. Сем. Nelumbonaceae // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 28.
- Мельникова А.Б., Мурдахаев Ю.М. 1979. Бразения Шребера на севере своего ареала и при интродукции в бассейны Ботанического сада УзССР // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН. Вып. 16. С. 41.
- Нечаев А.П., Павленко Г.Е. 1967. *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. в Хабаровском крае // Бот. журн. Т. 52. № 12. С. 1795.
- Нечаев А.П., Павленко Г.Е. 1969. *Nuphar japonica* DC. на юге Хабаровского края // Бот. журн. Т. 54. № 6. С. 931.
- Папченков В.Г. 1985. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. № 6. С. 8.

- Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Баркалов В.Ю. и др. 2006. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. Т. 91. № 7. С. 1117.
- Пшеничкова Л.М. 2005. Водные растения российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука.
- Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. 1985. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Ботан. журн. Т. 70. № 7. С. 997.
- Таршиц Л.Г. 2007. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН.
- Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Ленинград: Наука.
- Фурст Г.Г. 1979. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. Москва: Наука.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. 1981. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. Москва: Наука.
- Цвелев Н.Н. 1987. Сем. Кабомбовые – Cabombaceae. Сем. Кувшинковые – Nymphaeaceae. Сем. Лотосовые – Nelumbonaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Ленинград: Наука. Т. 2. С. 21.
- Ченинога В.В. 1999. *Brasenia schreberi* (Cabombaceae) – новый вид для флоры Сибири // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 144.
- Шлотгаузэр С.Д., Крюкова М.В. 2005. Редкие и исчезающие виды сосудистых растений Хабаровского края // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 51. С. 57.
- Эсау К. 1980. Анатомия семенных растений. Москва: Мир. Кн. 1, 2. (*Esau Katherine. Anatomy of Seed Plants.* N.Y.: John Wiley and Sons. 1977).
- Efremov A.N. 2016. Anatomy and morphology of vegetative organs and inflorescence of *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) // *Inland Water Biology*. V. 9. № 1. P. 27. <https://doi.org/10.1134/S1995082916010041>
- Lee Yong No. 2007. Flora of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publishing Co.
- Ohwi J. 1965. Flora of Japon. Washington: Smithsonian Institution.
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G. et al. 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12 // *Taxon*. V. 60. № 6. P. 1790.
- Tsyrenova D.Ju., Varfolomeeva A.S., Goroshko Ju.M. 2018. Micromorphology of *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer (Hydrocharitaceae) plants from the Far East of Russia // *Inland Water Biology*. V. 11. № 3. P. 264. <https://doi.org/10.1134/S1995082918030227>

## Micromorphology of Relict Hydrophytes from the Lower Amur Region

D. Ju. Tsyrenova\*

*Pacific National University, Khabarovsk, Russia*

\*e-mail: [Duma@mail.ru](mailto:Duma@mail.ru)

The micromorphology of relict hydrophytes *Brasenia schreberi* J.F. Gmel. (Cabombaceae), *Nuphar japonica* DC. (Nymphaeaceae) and *Nelumbo komarovii* Grossh. (Nelumbonaceae) was studied based on the material from the Lower Amur region. Detailed descriptions of the anatomical structure of leaves in contact with the air are given. A common feature is the dorsoventrality of the leaf blade and atactostelia of leaf petioles. The development of a system of diffuse intercellular spaces and aerenchyma, reduction of xylem in the studied species are effective adaptations to the aquatic habitat. It was assumed that the studied species was preserved in the south of the Russian Far East due to maximum protection in the winter. Compensatory adaptations in the microstructure of the leaf are the development of a multifunctional parenchyma, an increased content of secondary metabolites and hydrophobic compounds, reinforced leaves.

*Keywords:* *Brasenia schreberi*, *Nuphar japonica*, *Nelumbo komarovii*, anatomy, leaf blade, petiole, Lower Amur region, Russia