

УДК 58.02:581.821.1:527.7

DOI: 10.26456/vtbio400

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УСТЬИЧНОГО АППАРАТА *CARPOBROTUS EDULIS* (AIZOACEAE) В НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА*

Л.В. Озерова, Ю.К. Виноградова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Параметры устьичного аппарата в значительной степени определяются факторами внешней среды. Рабочая гипотеза нашего исследования предполагает, что морфометрические признаки устьиц меняются при формировании вторичного ареала чужеродного вида, поскольку растения активно адаптируются к новым условиям среды. Объект исследования – многолетнее травянистое суккулентное растение *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. BR. Этот вид с естественным ареалом, расположенном в Капской провинции, является одним из наиболее опасных инвазионных видов в прибрежных дюнных системах субтропического климата по всему миру. Цель исследования – сравнительный анализ параметров устьичного аппарата *C. edulis* в инвазионных популяциях вторичного ареала. Материал собран в 4 инвазионных популяциях: в Египте (2 образца), Калифорнии (1) и в Турции (1). Для изучения особенностей устьичного аппарата использовался метод получения лаковых реплик со свежих листьев. Морфометрические признаки измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E. Объем пробы для определения размеров устьиц – 40–50 шт. Среднюю площадь устьиц вычисляли по формуле площади эллипса. У всех изученных образцов *C. edulis* листья амфистоматические, устьичный аппарат парацитного типа. Морфометрические параметры устьиц слабо изменчивы, форма устьиц продолговатая, индекс относительной площади транспирации практически одинаково низкий – 3–4%. Выявлены различия в стратегии растений в различных популяциях: у египетских и калифорнийских образцов устьица мельче, но число их больше, тогда как у турецкого образца устьица в два раза крупнее, но число их в два раза меньше.

Ключевые слова: *Carpobrotus edulis*, устьица, инвазия, адаптация, вторичный ареал.

* Работа выполнена в рамках госзаданий ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№122042600141-3) и «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ 122042700002-6)

Введение. Одним из показателей адаптации растений к природно-климатическим условиям являются параметры устьичного аппарата. Морфология и распределение устьиц зависят и от биологии вида, и от глобальных климатических изменений. Поскольку устьица регулируют газообмен, они адаптируются к локальным и макро-изменениям на всех временных масштабах – от минут до тысячелетий (Hetherington, Woodward, 2003). Число и размеры устьиц могут изменяться также под влиянием ряда экологических факторов: света, влажности воздуха, влагообеспеченности и концентрации CO₂ в атмосфере (Woodward, Kelly, 1995). Растение должно поддерживать движение воды из почвы к листу, и быстрая реакция устьиц на изменение окружающей среды, является одной из основных характеристик этого поддержания (Hetherington, Woodward, 2003). Рабочая гипотеза нашего исследования предполагает, что параметры устьичного аппарата меняются также, при формировании вторичного ареала чужеродного вида, поскольку растения активно адаптируются к новым условиям среды.

Объектом исследования стал *Carpobrotus edulis* (L.) N.E. BR. (Aizoaceae) – стелющееся многолетнее травянистое суккулентное растение, укореняющееся в узлах и образующее плотные заросли. Листья сочные, 60-130 x 10-12 мм длины, слегка сросшиеся у основания, в сечении треугольные, с восковым налетом, зеленые или слегка сизоватые, в более зрелом возрасте – красноватые; адаксиальная и боковые поверхности отчетливо вогнутые. Цветки одиночные, 100-150 мм в диаметре, в типе желтые, выцветающие до бледно-розовых (Leistner, 2000), у *C. edulis* var. *rubescens* – розовые или пурпурные (Parker, 2025). В естественном ареале, в южной Африке, растет на прибрежных и внутренних склонах от Намакваленда в Северной Капской провинции и Западной Капской провинции до Восточной Капской провинции. Часто встречается как пионер на нарушенных участках.

В Европу, на Пиренейский полуостров, вид был интродуцирован для закрепления почвы в прибрежных районах. С 1892 года вид начал широко распространяться на север полуострова, и сначала его даже считали местным растением. В настоящее время *C. edulis* широко распространился во всех странах Европы с средиземноморским климатом (Lambdon et al., 2008).

На американский континент вид попал в начале 1900-х годов, когда его завезли в Калифорнию для стабилизации почвы вдоль железнодорожных путей, и до 1970-х годов тысячи акров были засажены карпобротусом. В течение нескольких десятилетий его также широко продвигали как декоративное растение для домашних садов, и оно до сих пор доступно в некоторых питомниках. Семена *C. edulis*

легко распространяются оленями, кроликами и крысами. Отдельные клоны могут вырасти до 50 м в диаметре, а сегменты побега продолжают расти, даже если они изолированы от материнского растения. *C. edulis* распространяется за пределы ландшафтных посадок и вторгается в прибрежные кустарниковые заросли, дюны, прибрежные утёсы, в приморские чапарали, дубовые леса. Его всходы легко приживаются после нарушения целостности почвы, их часто можно увидеть вдоль дорог, на тропах и в курганах сусликов, а также на участках с открытым песком и недавно выжженными территориями. Он не переносит морозов и не встречается далеко от побережья или на высоте более 150 м. Цветение происходит почти круглый год, начиная с февраля в Южной Калифорнии и продолжая до осени в Северной Калифорнии (Novoa et al., 2023).

В настоящее время *C. edulis* считается одним из наиболее опасных инвазионных видов в прибрежных дюнных системах субтропического климата по всему миру. Успех *C. edulis* в качестве захватчика можно объяснить несколькими ключевыми адаптивными механизмами: растение демонстрирует высокую скорость клонального роста и высокий уровень фенотипической пластичности, что позволяет ему наилучшим образом интегрироваться в различные условия окружающей среды. Этот вид легко и быстро распространяется, образуя плотные маты, которые заглушают аборигенные низкорослые виды, особенно в прибрежных местообитаниях. *C. edulis* повышает содержание солей в почве и препятствует проникновению света к другим видам. Соли, выделяемые им, подавляют рост травянистых растений. Растение разлагается медленно, оставляя биомассу на несколько лет. Накопление органических веществ на песчаных дюнах может привести к вторжению других неместных растений, которые обычно не могут расти в песке. *C. edulis* также стабилизирует песчаные дюны, что меняет естественный процесс их формирования и перемещения. Таким образом, *C. edulis* представляет серьезную угрозу для местной флоры и существенно влияет на почвенные условия и геохимические процессы, вызывая изменения pH почвы. Вид внесен в списки инвазионных видов Франции, Португалии, Испании, Израиля, США (Калифорния), Австралии и Новой Зеландии (Parker, 2025). Как вид-трансформер приводится для Аргентины (Delucchi, 2021). Мы наблюдали инвазионную популяцию *C. edulis* в 2019 г. на острове Крит (Греция).

Род *Carpobrotus* включает в себя комплекс видов, которые легко гибридизуют, и их трудно отличить друг от друга (Novoa et al., 2023). Благодаря гибридизации инвазионный *C. edulis* приобретает генетическое разнообразие и новые признаки, которые еще больше повышают его адаптивность. В Аргентине вид легко вступает в

генетический обмен с *C. chilensis* (Mol.) N. E. Br., что приводит к гибридным вариантам с уникальными генетическими комбинациями, которые позволяют растениям процветать и вытеснять местную флору.



Рис. 1. Инвазионная популяция *Carpobrotus edulis*.

Крит, май 2019 г.

При сравнении меж- и внутривидовой изменчивости трех гибридных образцов и обоих родительских видов продемонстрирована высокая фенотипическая изменчивость признаков, характеризующих клональный рост и физиологию (Weber, D'Antonio, 2000). *C. edulis* во всех условиях эксперимента имел наибольшую биомассу, но *C. chilensis* формировал более длинные побеги. Авторы сделали вывод, что высокая степень изменчивости гибридов и *C. edulis*, возможно, объясняет успех их инвазии в различные места обитания в прибрежной Калифорнии.

Цель исследования – сравнительный анализ параметров устьичного аппарата *C. edulis* в инвазионных популяциях вторичного ареала и выявление степени изменчивости этого признака.

Методика. Материал собран в следующих инвазионных популяциях вторичного ареала:

- 1) в окрестностях г. Сафага, Египет, N 26.845724, E 33.997403;
- 2) в национальном парке Сомы Бей, Египет, N 26.860328, E 33.992836;
- 3) на границе парка Гриффит и парка Трейлс, недалеко от Обсерватории Гриффит, г. Лос-Анжелес, Калифорния, США, N 34.11050, W 118.30774;
- 4) в 4 км на юго-запад от г. Сиде, Турция, N 36.810676, E 31.338641.

Во всех 4 инвазионных популяциях отбирали по 3 растения, с каждого из которых брали по 2 листа из средней части побега.

Для изучения особенностей устьичного аппарата использовался метод получения лаковых реплик со свежих листьев (Озерова, Виноградова, 2024). Анализировали следующие микроморфологические признаки: число замыкающих клеток устьиц, длина продольной оси устьица (L), длина экваториальной оси (D), форма устьиц (по соотношению L/D), площадь одного устьица (S_{yc}), число устьиц на единицу площади, общая транспирационная площадь (средняя площадь одного устьица, умноженная на число устьиц в поле зрения микроскопа, nS). Эти семь признаков изучены как для боковых, так и для адаксиальной стороны листа, а затем определено их соотношение. Таким образом, устьичный аппарат обоих образцов характеризовался по 21 количественному признаку.

Морфометрические признаки измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E. Объем пробы для определения размеров устьиц – 40–50 шт. Среднюю площадь устьиц вычисляли по формуле площади эллипса: $S_{yc} = \pi \cdot \frac{1}{2}L \cdot \frac{1}{2}D$, где L – средняя длина продольной оси устьица, D – средний экваториальный диаметр устьица. Число устьиц (n) подсчитывали не менее чем в 5 полях зрения микроскопа при увеличении $\times 300$. Статистический анализ проведен с использованием программы PAST 3.15. Различия между образцами устанавливали с помощью теста Tukey-Kramer ($\alpha = 0.05$).

Результаты и обсуждение. У всех образцов *C. edulis* листья амфистоматические: устьица располагаются и на адаксиальной, и на боковых сторонах листа. Устьица окружены двумя крупными округлыми замыкающими клетками и несколько углублены в эпидермис. Устьичный аппарат парацитного типа: каждая из замыкающих клеток устьиц сопровождается одной побочной клеткой, располагающейся параллельно замыкающей клетке (рис. 2).

Данные по морфометрическим признакам представлены в таблице. У всех образцов длина, диаметр и число устьиц статистически не различаются между адаксиальной и боковыми сторонами листа. Форма устьиц у всех образцов продолговатая ($L/D = 1,7-2,3$), и устьица на адаксиальной стороне листа немногим более удлиненные, чем на боковых. По размерам и численности устьиц не отмечено достоверных различий между тремя популяциями (Сафага, Сом-Бей, Лос-Анжелес), тогда как устьица у растений из турецкой популяции в два раза крупнее ($32,2 \times 16,8$ мкм на боковой стороне и $35,8 \times 18,1$ мкм на адаксиальной стороне), но число их в два раза меньше (рис. 3). Таким образом, общая площадь устьиц в пересчете на квадратный миллиметр у всех образцов статистически не различается, и индекс относительной площади транспирации практически одинаково низкий – 3-4%.

Таблица 1

Параметры устьиц *Carpobrotus edulis*

Место сбора образца	длина L, мкм	ширина D, мкм	L/D	S=LD, мкм ²	шт/мм ²	S, мкм ² total/ мм ²	I, %
Сафага, боковая сторона	$21,7 \pm 0,4$ 15,8-28,9	$13,0 \pm 0,2$ 9,7-16,0	$1,7 \pm 0,0$ 1,2-2,4	$222,4 \pm 5,9$ 153,8-305,9	$166,3$ 161-176	36985	4
Сафага, адаксиальная сторона	$23,2 \pm 0,5$ 18,2-32,6	$12,4 \pm 0,3$ 9,0-19,5	$1,9 \pm 0,0$ 1,4-2,5	$228,3 \pm 8,7$ 135,5-415,9	$165,3$ 164-168	37738	4
Сома-Бей, боковая сторона	$28,2 \pm 0,6$ 17,9-39,8	$13,0 \pm 0,3$ 9,6-17,2	$2,2 \pm 0,1$ 1,3-3,0	$291,2 \pm 10,3$ 172,0-463,9	$114,9$ 101-124	33459	3
Сома-Бей, адаксиальная сторона	$27,5 \pm 0,6$ 19,0-36,8	$12,2 \pm 0,2$ 9,2-17,5	$2,3 \pm 0,0$ 1,6-3,3	$265,5 \pm 9,4$ 166,2-456,5	$112,6$ 90-146	29895	3
Лос-Анжелес, боковая сторона	$24,2 \pm 0,3$ 17,4-32,8	$10,7 \pm 0,2$ 6,4-14,4	$2,3 \pm 0,0$ 1,4-3,7	$203,5 \pm 5,3$ 105,9-334,3	$153,1$ 135-169	31156	3
Лос-Анжелес, адаксиальная сторона	$24,8 \pm 0,3$ 13,8-33,9	$9,5 \pm 0,2$ 5,4-13,3	$2,7 \pm 0,1$ 1,6-3,9	$186,2 \pm 4,4$ 66,3-274,1	$164,4$ 158-180	30611	3
Сиде, боковая сторона	$32,2 \pm 0,5$ 20,8-41,3	$16,8 \pm 0,3$ 14,1-21,5	$1,9 \pm 0,0$ 1,4-2,3	$426,7 \pm 11,4$ 250,5-697,5	$63,8$ 56-78	27223	3
Сиде, адаксиальная сторона	$35,8 \pm 0,5$ 27,6-43,1	$18,1 \pm 0,2$ 15,4-22,2	$2,0 \pm 0,0$ 1,4-2,6	$509,8 \pm 9,1$ 384,9-721,3	$63,9$ 56-76	32576	3

Примечание: В числителе среднее значение признака, в знаменателе – амплитуда изменчивости.

Как было отмечено ранее в литературных источниках, способность *C. edulis* к быстрой адаптивной эволюции проявляется в изменчивости его экофизиологических характеристик. Так, выявлено (Fenollosa et al., 2017), что во вторичном ареале в Испании *C. edulis* проявляет фотозащитные реакции на сезонную динамику окружающей среды и экологические стрессы. Летом *C. edulis* использует особые преимущества ксантофиллового цикла, а зимой демонстрирует высокое соотношение Fv/Fm. Экспериментальными методами при сравнении 4 образцов из естественного ареала и 4 образцов из вторичного ареала (северо-запад Пиренейского полуострова) показано, что повышение температуры увеличивает фотохимическую эффективность и относительную скорость роста *C. edulis* (Camproy et al., 2021). Инвазионные популяции демонстрировали меньшее

распределение корневой массы и более высокую выживаемость, а также повышенную эффективность использования воды, перекисное окисление липидов, содержание хлорофилла и пигментов ксантофиллового цикла по сравнению с образцами из естественного ареала. Различия между аборигенными и инвазионными генотипами по выживаемости и функциональным признакам показали, что популяции в процессе инвазии дивергировали.

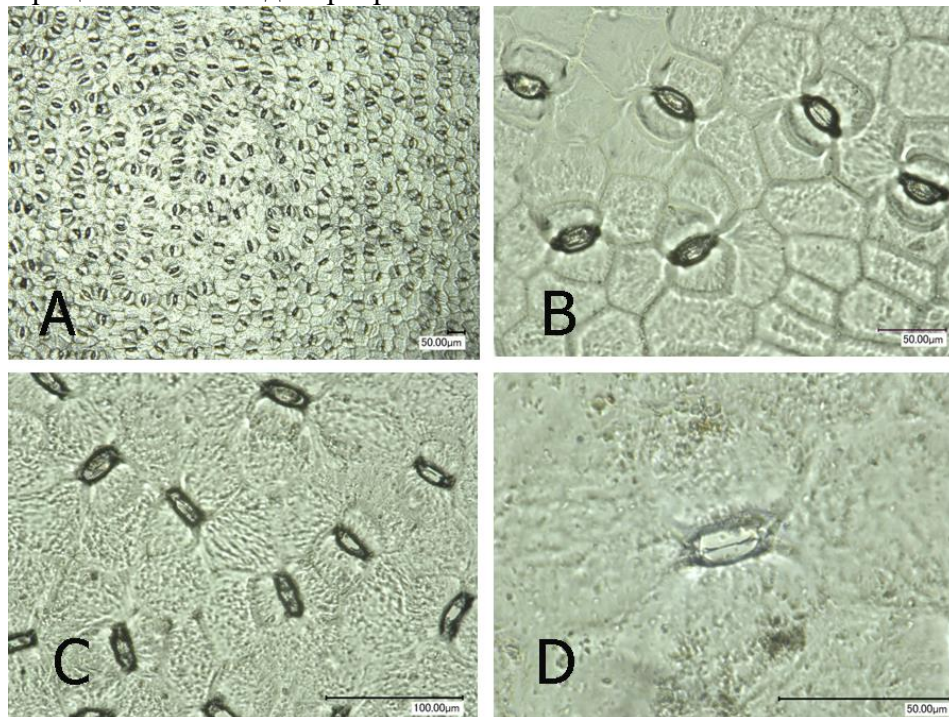


Рис. 2. Устьица *Carpobrotus edulis*.

А – Лос-Анжелес, адаксиальная сторона, х 250; В – Сиде, адаксиальная сторона, х 1000; С – Сомма-Бей, адаксиальная сторона, х 1000;

Д – Сомма-Бей, боковая сторона, х 2500.

В нашем исследовании внутриклональная изменчивость параметров устьиц была невелика: CV длины и диаметра устьица составлял 12-16%, а площади одного устьица – 13-25%. Черты суккулентности – низкая относительная площадь транспирации и погруженные в ткань эпидермиса устьица – отмечены у всех образцов. Межпопуляционная изменчивость по размерам и числу устьиц выявлена между турецким и остальными образцами, что мы связываем с адаптацией растения в ходе формирования его вторичного ареала к более низким температурам и более высокой влажности воздуха Средиземноморского региона.

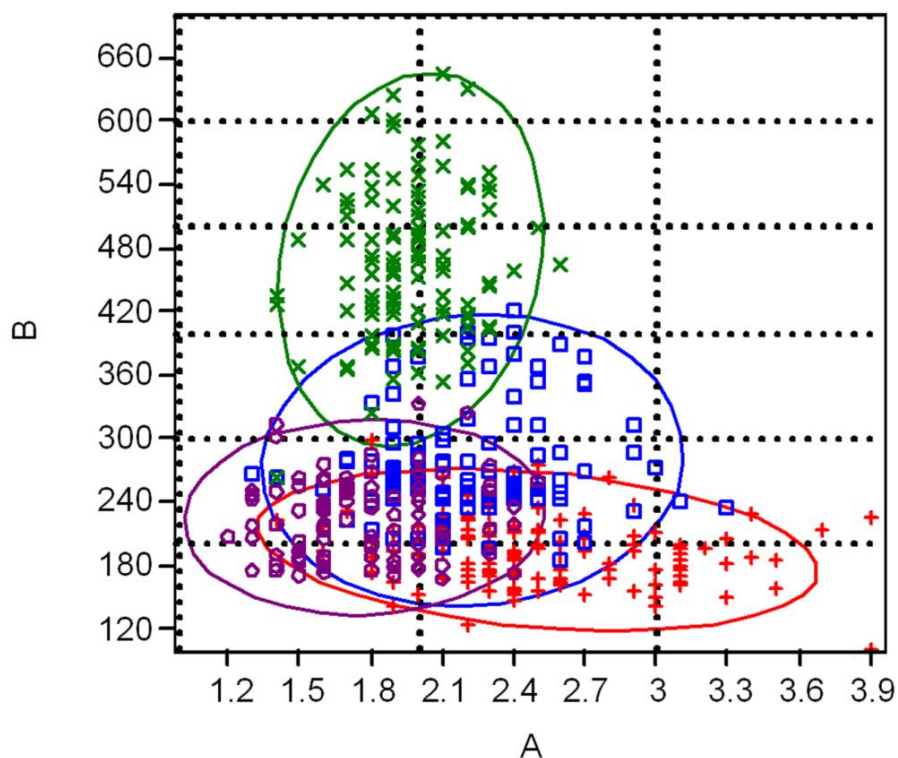


Рис. 3. Размеры устьиц *Carpobrotus edulis*.

А – отношение длины продольной оси устьица к его диаметру,
В – площадь устьица. Красный овал – Лос-Анжелес, синий – Сомма-Бей,
фиолетовый – Сафага, зеленый – Сиде.

Выводы. У всех изученных образцов *Carpobrotus edulis* листья амфистоматические, устьичный аппарат паразитного типа. Морфометрические параметры устьиц слабо изменчивы, форма устьиц продолговатая, индекс относительной площади транспирации практически одинаково низкий – 3-4%. Выявлены различия в стратегии растений в различных популяциях: у египетских и калифорнийских образцов устьица мельче, но число их больше, тогда как у самого северного турецкого образца устьица в два раза крупнее, но число их в два раза меньше. Полученные нами данные подчеркивают важность анализа внутривидовой изменчивости микроморфологических признаков для более точного прогноза реагирования инвазионных видов на изменения окружающей среды

Авторы искренне благодарят Ольгу Владимировну Шелепову (ГБС РАН) за предоставление материала для исследования.

Список литературы

- Озерова Л.В., Виноградова Ю.К. 2024. Изменения параметров устьиц инвазионного вида *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. в условиях оранжереи // Промышленная ботаника. Вып. 24, № 1. С. 154–158. DOI: 10.5281/zenodo.10845720.
- Camproy J., Lema M., Fenollosa E., Munné-Bosch S., Retuerto R. 2021. Functional responses to climate change may increase invasive potential of *Carpobrotus edulis* // American Journal of Botany. Vol. 108 (10). P. 1902-1916.
- Delucchi G. 2021. Las especies vegetales invasoras en la Argentina. Su categorización // Historia Natural. Tercera Serie. Vol. 11(2). P. 185-196.
- Fenollosa E., Munné-Bosch S., Pintó-Marijuan M. 2017. Contrasting phenotypic plasticity in the photoprotective strategies of the invasive species *Carpobrotus edulis* and the coexisting native species *Crithmum maritimum* // Physiologia plantarum. Vol. 160 (2). P. 185-200.
- Hetherington A.M., Woodward F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change // Nature. Vol. 424. P. 901-908.
- Lambdon P.W., Pysek P., Basnou C., et al. 2008. Alien flora of Europe: Species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. Preslia, 80 (2), 101-149.
- Leistner O.A. (ed.) 2000. Seed plants of southern Africa: families and genera. Strelitzia 10. National Botanical Institute, Pretoria. 775 p.
- Novoa A., Hirsch H., Castillo M. et al. 2023. Genetic and morphological insights into the *Carpobrotus* hybrid complex around the world // NeoBiota. Vol. 89ю P. 135-160 doi: 10.3897/neobiota.89.109164
- Parker Ch. *Carpobrotus edulis* (hottentot fig) // Электронный ресурс <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.10648>. 04.01.2024.
- Weber E., D'Antonio C.M. 2000. Phenotypic plasticity in hybridizing *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) from coastal California and its role in plant invasion // Canadian journal of botany. Vol. 77 (10). P. 1411-1418.
- Woodward F.I., Kelly C.K. 1995. The influence of CO₂ concentration on stomatal density // New Phytol. Vol. 131. P. 311-327.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF STOMATAL APPARATUS OF CARPOBROTUS EDULIS (AIZOACEAE) ACROSS INVASIVE POPULATIONS OF ITS SECONDARY RANGE

L.V. Ozerova, Yu.K. Vinogradova

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow

Stomatal apparatus parameters are strongly influenced by environmental factors. Our study hypothesizes that morphometric traits of stomata shift during the establishment of a secondary range in alien species, reflecting adaptive responses to novel environmental conditions. The focus of this

research is *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br., a perennial succulent herb native to the Cape Province (South Africa) and now a highly invasive species in coastal dune ecosystems of subtropical regions globally. This study aims to compare stomatal apparatus characteristics of *C. edulis* across invasive populations within its secondary range. Leaf samples were collected from four invasive populations: two in Egypt, one in California (USA), and one in Turkey. Stomatal features were analyzed using lacquer replicas from fresh leaves, with morphometric measurements conducted via a Keyence VHX-1000E digital microscope. Stomatal size was assessed in samples of 40–50 stomata per population, and mean stomatal area was calculated using the ellipse area formula. All examined *C. edulis* leaves exhibited amphistomatic distribution and paracytic stomatal type. Morphometric parameters showed low variability: stomata were oblong, and the relative transpiration area index remained consistently low (3–4%). Population-specific strategies were observed: Egyptian and Californian samples had smaller stomata with higher density, whereas the Turkish sample displayed stomata twice as large but half as dense.

Keywords: *Carpobrotus edulis*, stomata, invasion, adaptation, secondary range.

Об авторах:

ОЗЕРОВА Людмила Викторовна – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории тропических растений, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, e-mail: lyozeroва@yandex.ru.

ВИНОГРАДОВА Юлия Константиновна – доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории природной флоры, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, e-mail: gbsad@mail.ru.

Озерова Л.В. Сравнительная характеристика устьичного аппарата *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) в некоторых популяциях вторичного ареала / Л.В. Озерова, Ю.К. Виноградова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2025. № 1(77). С. 89-98.

Дата поступления рукописи в редакцию: 06.01.25

Дата подписания рукописи в печать: 25.03.25