

А. А. Паутов

О МНОГОСЛОЙНОЙ ЭПИДЕРМЕ ЛИСТЬЕВ У ТОПОЛЕЙ

Согласно существующим представлениям эпидерма листьев у тополей однослойная. Время от времени, однако, появляются работы, авторы которых указывают на формирование у некоторых видов рода двуслойной эпидермы. Так, например, А. У. Усманов [10] считает, что двуслойная эпидерма типична для пустынных тополей. Ее наличие здесь увеличивает кожистость и плотность листьев и является, по словам этого исследователя, «результатом соответствующей жары и сухости воздуха континентального пустынного климата» (с. 99). В ряде работ вопрос о слоистости эпидермы специально не рассматривается. Тем не менее на приводимых в них рисунках можно увидеть, что иногда участки однослойной покровной ткани соседствуют с участками, на которых насчитывается более одного слоя (например, у *P. diversifolia* на рис. 1.1 из работы М. Д. Гольшевой [5]).

Работа посвящена выяснению вопроса о возможности формирования многослойной эпидермы у тополей.

Материал и методы исследований. Изучено строение эпидермы у закончивших рост листьев следующих видов: подрод *Tsavo* (Jarm.) R. Kam.: *P. ilicifolia* (Engl.) Rouleau; подрод *Turanga* (Bunge) Dode, ряд *Euphraticae* (Dode) Kom.: *P. ariana* Dode, *P. diversifolia* Schrenk, *P. euphratica* Oliv., ряд *Pruinosae* (Dode) Kom.: *P. pruinosa* Schrenk; подрод *Tacamahaca* (Spach) R. Kam., секция *Leucoides* Spach, подсекция *Leucoides*: *P. ciliata* Wall. ex Royle, *P. heterophylla* Schneid., подсекция *Lasiocarpae* R. Kam.: *P. lasiocarpa* Oliv., *P. wilsonii* Schneid., секция *Tacamahaca*: *P. balsamifera* L., *P. canadensis* Ait., *P. cataracti* Kom., *P. darvasica* R. Kam., *P. koreana* Rehd., *P. laurifolia* Ledeb., *P. longifolia* Fisch., *P. maximowiczii* A. Henry, *P. pamirica* Kom., *P. simonii* Carr., *P. suaveolens* Fisch., *P. szechuanica* Schneid., *P. talassica* Kom., *P. trichocarpa* Torr. et Gr., *P. usbekistanica* Kom.; подрод *Aegeiros* (Duby) R. Kam.: *P. deltooides* Marsh., *P. fremontii* Wats., *P. italica* (DuRoi) Moench, *P. mexicana* West., *P. nigra* L., *P. sargentii* Dode, *P. tadshikistanica* Kom., *P. tianschanica* V. Tkaschenko; подрод *Populus*, секция *Trepidae* Dode: *P. davidiana* Dode, *P. grandidentata* Michaux, *P. sieboldii* Miq., *P. tremula* L., *P. tremuloides* Michaux, секция *Populus*: *P. alba* L., *P. bachofenii* Wierzb. ex Rochel, *P. bolleana* Lauche, *P. x canescens* (Ait.) Smith, *P. nivea* (Ait.) Willd., *P. tomentosa* Carr. Гистогенез эпидермы и мезофилла рассмотрен на примере *P. pruinosa*, *P. balsamifera*, *P. longifolia*, *P. maximowiczii*, *P. talassica*, *P. deltooides*, *P. tadshikistanica*, *P. alba*, *P. tremula*.

Листья видов отечественной флоры собраны в районах их естественного произрастания, главным образом в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Для анализа представителей иноземных видов использованы прежде всего гербарные материалы (LE). Исследованы фрагменты из средней части пластинки, расположенные между главной жилкой и краем листа. Препараты эпидермы и поперечных срезов пластинки изготовлены с использованием традиционных методов [9].

Строение поверхности листьев изучено на сканирующем электронном микроскопе JSM — 35. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата и спирта и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и исследовали на микроскопе.

...ты и их обсуждение. Вопрос о слоистости эпидермы проще всего ре-
 ...роде *Populus* и подсемейства *Lasiocarpae*, которые имеют, вероятно, тесные
 ...еские связи. У представителей этих групп весь мезофилл сложен клетками
 ...имеющей дорсовентральное строение. Ее покрывает однослойная эпидер-

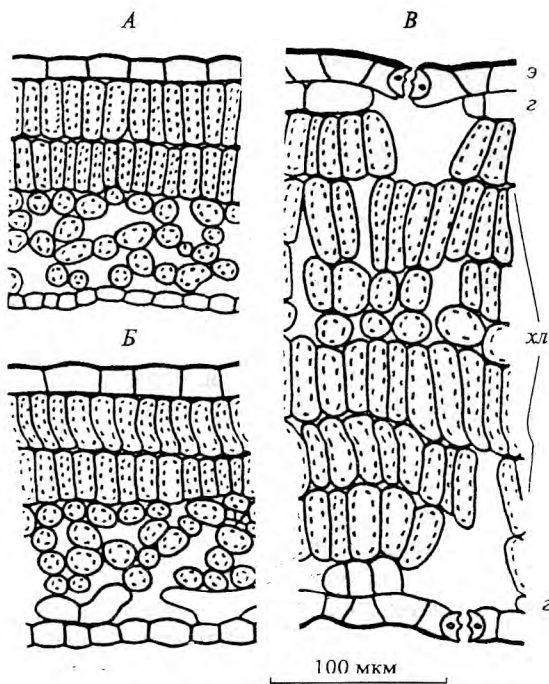


Рис. 1. Строение пластинки листа у некоторых представителей р. *Populus*.

А — *Populus tremula*, Б — *P. tadshikistanica*, В — *P. pruinosa*; э — эпидерма, г — гиподерма, хл — хлоренхима.

Сложнее дело обстоит с другими группами рода. У их представителей под покрывающим лист слоем клеток расположены клетки, лишенные хлоропластов или содержащие незначительное их количество. У черных и бальзамических тополей они подстилают нижнюю эпидерму (рис. 1, Б). Число слоев таких клеток варьирует от одного-двух (*P. pamirica*, *P. usbekistanica*, *P. ciliata*, *P. italica*, *P. nigra* и др.) до трех-пяти (*P. longifolia*, *P. maximowiczii*, *P. koreana*). В подродах *Turanga* и *Tsavo* клетки без хлоропластов образуют по одному слою как со стороны нижней, так и верхней эпидермы (рис. 1, В).

А. У. Усманов [10] приводит в своей работе рисунок поперечного среза пластинки листа *P. pruinosa* (рис. 5, 1 на с. 99). Из него следует, что данный автор именно эти клетки рассматривает в качестве второго слоя эпидермы. Согласно же М. Д. Гольшевой [4, 5], субэпидермальные клетки слагают совершенно иную ткань — гиподерму.

Анализ накопленных к настоящему времени данных позволяет перечислить ряд фактов, свидетельствующих о разной природе наружного и подстилающих его слоев клеток, т. е. подтверждающих вторую точку зрения.

Во-первых, при наличии нескольких субэпидермальных слоев их клетки могут образовывать серию постепенных переходов к типичной хлоренхиме.

Во-вторых, между клетками эпидермального и субэпидермального слоев отсутствуют плазмодесмы или их мало по сравнению с количеством плазмодесм между субэпидермальным слоем и расположенным под ним слоем хлоренхимы [14].

В-третьих, клетки эпидермы и вакуолизированных субэпидермальных слоев возникают у ивовых из разных инициалей. Периклинальных делений в протодерме, которые бы свидетельствовали об общности эпидермы и прилегающих к ней слоев мезофилла, нет [6].

В-четвертых, характер их дифференциации разный. Вакуолизация клеток субэпидермальных слоев сопряжена с активным протеканием аутолитических процессов, которые сопровождаются появлением в вакуолях электронноплотных включений. Ничего подобного в клетках формирующейся эпидермы не происходит [13].

В-пятых, стадию, на которой вакуолизированы субэпидермальные слои, проходят в своем развитии даже те листья, которые в сформированном состоянии не имеют гиподермы или обладают гиподермой, расположенной только с абаксиальной стороны пластинки. При этом, по мере роста листа, электронноплотные включения исчезают из центральной вакуоли, гиалоплазма просветляется, образуются многочисленные хлоропласты. В результате из клеток, развивающихся первоначально по гиподермальному типу, возникают клетки хлоренхимы [13].

Рассмотрим второй случай, когда на поперечных срезах пластинки листа участки однослойной покровной ткани соседствуют с участками, на которых насчитывается более одного слоя. Такая картина характерна для ряда *Pruinosae* (Сизолистные тополя), за исключением листьев молодых, активно растущих деревьев, отличающихся более мелкоклеточной и сильнее опушенной эпидермой. У видов второго ряда пустынных тополей — *Euphraticae* (Евфратские тополя) — она выражена слабее. Изучение препаратов эпидермы *P. pruinosa* позволяет заключить, что нередко антиклинальные стенки ее клеток скошены (рис. 2, А). При прохождении поперечного среза между такими клетками и наблюдается нетипичное строение покровной ткани. По этой же причине очертания наружной и внутренней стенок клеток эпидермы могут не совпадать (рис. 2, Б, В). Изучение протодермы зачатков листьев показывает, что эпизодически такие деления происходят и у других представителей рода (рис. 3).

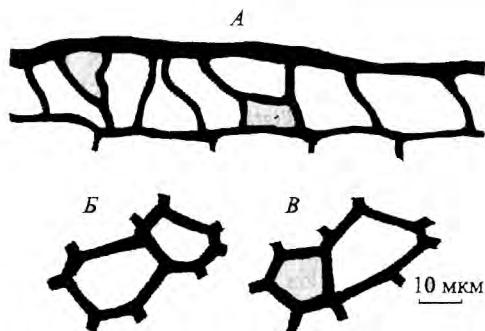


Рис. 2. Расположение клеток в нижней эпидерме пластинки листа *Populus pruinosa*.

А — поперечный срез; Б — очертания наружной и В — внутренней стенок соседних клеток.



Рис. 3. Протодерма зачатка листа *Populus alba* (увел. 4700).

Пустынные тополя распространены в области Древнего Средиземноморья и произрастают в условиях засушливого климата. Строение их листьев рассматривается как наиболее ксероморфное в роде [2, 3]. Виды *Turanga* зачастую растут на почвах с близким залеганием грунтовых вод и характеризуются очень высоким уровнем транспирации — максимальной в роде [1]. Последнее расценивается как приспособление к снижению температуры листьев при сильной инсоляции. Тем не менее они могут оказываться в условиях водного дефицита, когда происходит отрыв капиллярной каймы от корнеобитаемых горизонтов почвы [7]. Это указывает на то, что их транспирация должна носить строго регулируемый характер, поскольку она сама может вызывать понижение грунтовых вод. Действительно, в строении листьев туранг наблюдаются структуры, препятствующие нерегулируемым потерям воды. К их числу у *Populus pruinosa* принадлежит мощный восковой налет, в ряде случаев — чрезвычайно густое опушение (до 1000 волосков на мм²), снижающее подвижность пограничного пластинчатого слоя воздуха (рис. 4). В этот ряд, вероятно, следует поставить и описанное выше своеобразное расположение клеточных стенок туранги сизолистной. В частности, наличие в эпидермальном слое скошенных стенок, видимо, усиливает экранирующие свойства покровной ткани.

Черепитчатое расположение клеток изменяет механические свойства эпидермы. Это может проявляться, в частности, в ее более слабой деформации при изменении оводненности и, следовательно, до некоторой степени препятствовать гидropассивным движениям устьиц. В пользу этого свидетельствует отсутствие в зоне устьиц пустынных тополей складчатого микрорельефа поверхности типичного для тополей. Ранее нами было показано, что микрорельеф подобного типа принимает непосредственное участие в регуляции движений замыкающих клеток при изменении тургора основных клеток эпидермы [8].

Перечисленные особенности строения эпидермы сочетаются с формированием у пустынных тополей крупных, сильно разреженных устьиц (таблица). Крупные устьица характерны также для бальзамических тополей. Между этими группами есть, однако, существенная разница. У видов *Tasatanhaca* крупные устьица являются отражением крупноклеточности эпидермы в целом. Они соседствуют с большими основными клетками, периметр которых составляет $160,1 \pm 4,5$ мкм. Коэффициент корреляции между

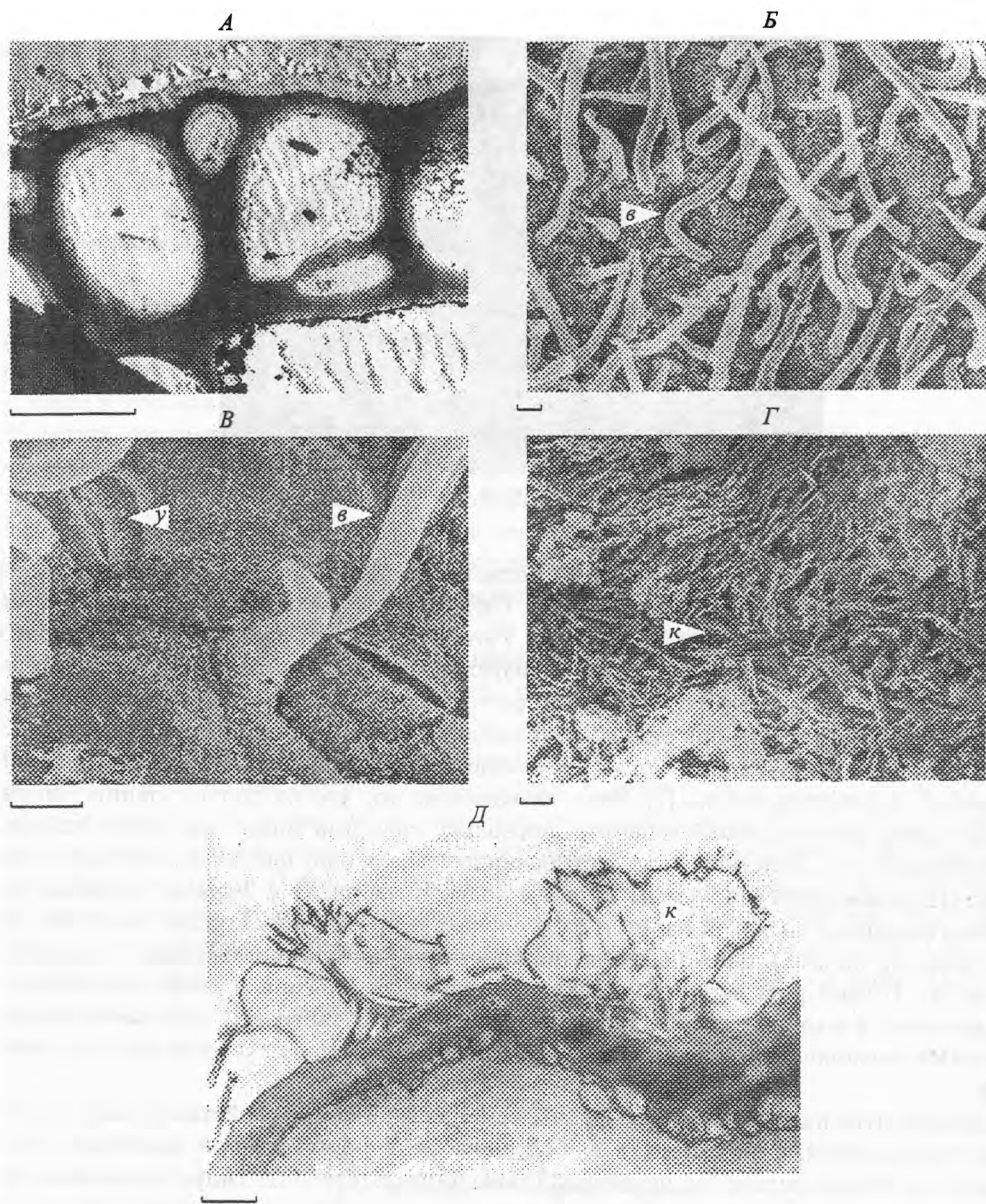


Рис. 4. Строение нижней эпидермы пластинки листа *Populus pruinosa*.

А — поперечный срез эпидермы; Б, Б' — поверхность эпидермы; Г, Д — кристаллические отложения воска: Г — вид с поверхности, Д — поперечный срез. в — волоски, у — устьица, к — кристаллические отложения воска. Масштабные линейки: А, Б, Б' — 10 мкм, Г, Д — 1 мкм.

этим признаками 0,59. У видов *Turanga* такой связи нет ($r = 0,19$) и их мелкоклеточная эпидерма (периметр основных клеток $74,3 \pm 2,7$ мкм) несет сильно разреженные крупные устьица. По мнению ряда исследователей, такое строение обеспечивает более эффективный контроль за потерей воды [11, 12].

Полученные данные позволяют заключить, что тополям свойственна однослойная

**Размер устьиц и плотность их размещения
в нижней эпидерме пластинки листа у тополей**

Подрод	Признак	
	ДУ	ЧУ
<i>Aegeiros</i>	29,0±0,5	208,6±3,9
<i>Populus</i>	23,5±0,2	424,1±11,3
<i>Tacamahaca</i>	31,2±0,6	224,1±7,1
<i>Turanga</i>	31,3±0,5	152,3±8,3

Примечание. ДУ — длина устьиц (мкм), ЧУ — число устьиц на 1 мм².

эпидерма. Принимаемый рядом авторов как эпидермальный не только самый наружный, но и подстилающий его второй слой сильно вакуолизированных клеток является гиподермой. Вместе с этим антиклинальные деления клеток протодермы могут сочетаться у представителей различных групп рода с косыми делениями. В результате возникают участки покровной ткани, на которых клетки частично накладываются друг на друга. Такая картина типична для сизолистных тополей. Возникающее расположение клеток приводит, вероятно, к изменению некоторых свойств покровной ткани, которые повышают приспособление тополей к аридным условиям.

Работа выполнена при финансовой поддержке научной программы «Университеты России — фундаментальные исследования» (проект № 015.07.01.83).

Summary

Paurov A. A. On the multilayer epidermis in Poplar leaves.

Poplars form a unilayer epidermis. The differentiation of this tissue does not include periclinal cell divisions. Anticlinal divisions of the protoderm cells could, nevertheless, go together with askew divisions. As a result, there are some parts of the epidermis where cells are overlaid with one another. Such arrangement of cells changes some properties of the epidermis. It is typical of *Populus pruinosa* Schrenk.

Литература

1. Бессчетнов П. П., Груздинская Л. М. Туранговые тополя Казахстана. Алма-Ата, 1981.
2. Васильева В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954.
3. Васильев А. Е. Ксерофитные признаки в роде *Populus* L. // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.; Л., 1965. С. 69–74.
4. Гольшьева М. Д. Анатомическое строение и гистогенез листа в семействе ивовых (Salicaceae Mirbel.). Автореф. канд. дис. М., 1968. 15 с.
5. Гольшьева М. Д. Гиподерма в эмбриональном и взрослом листе и значение этого признака при решении некоторых вопросов эволюции и систематики сем. Salicaceae и других таксонов // Бюл. МОИП. 1973а. Т. 78. Вып. 4. С. 93–106.
6. Гольшьева М. Д. О некоторых чертах строения и формирования листа *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. // Бот. журн. 1973б. Т. 58, № 12. С. 1764–1774.
7. Никитин С. А. О некоторых приспособительных признаках, свойственных эремофитам Средней Азии // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.; Л., 1965. С. 93–95.
8. Пауров А. А., Гольшьева О. В., Колодяжский С. Ф. Складчатый микрорельеф поверхности листа в зоне устьиц у цветковых растений // XVIII Российская конференция по электронной микроскопии. ЭМ'2000: Тез. докл. (3–8 июня 2000 г.). Черноголовка, 2000. С. 283.
9. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960.
10. Усманов А. У. Тополь // Дендрология Узбекистана. Т. 3. Ташкент, 1971.
11. Ceulemans R., Jmenez J., Lemeur R., Moermans R., Samsuddin Z. Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. Comparative study of stomatal morphology and anatomy, and the influence of stomatal density and dimensions on the leaf diffusion characteristics in different poplars clones // Oecol. Plant. 1978. Vol. 13, P. 1–12.
12. Bissing D. R. Evolution of leaf architecture in the chaparral species *Fremontodendron californicum* ssp. *californicum* (Sterculiaceae) // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 6. P. 957–972.
13. Paurov A., Gholshieva-Tezier M. Structure et development de l'hypoderme dans les feuilles de Peupliers (Salicaceae) // Acta Bot. Gallica. 1999. Vol. 146, N 2. P. 123–137.
14. Russin W. A., Evert R. F. Studies on leaf of *Populus alba* (Salicaceae): ultrastructure, plasmodesmatal frequency and solute concentrations // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 8. P. 1232–1247.

Статья поступила в редакцию 9 ноября 2001 г.