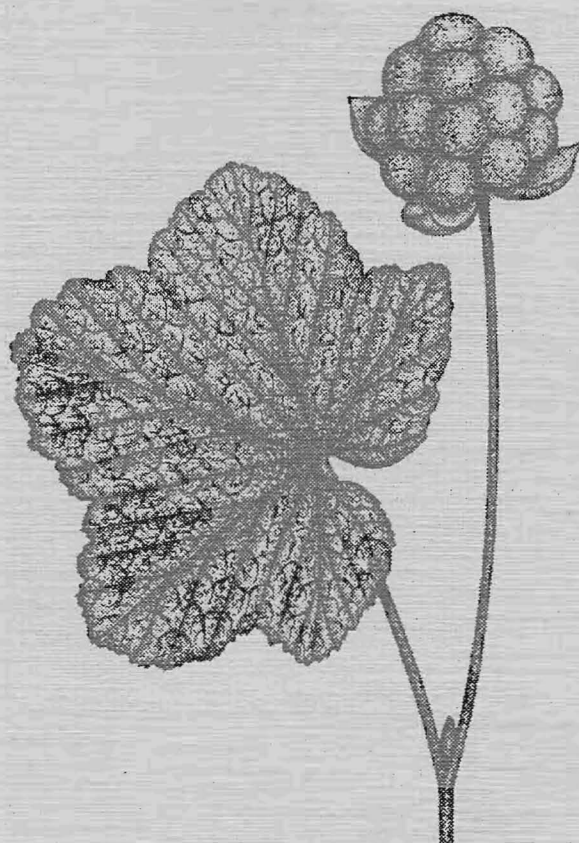




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ХII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ  
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ  
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

ЧАСТЬ 1

Петрозаводск  
2008

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ В ЭПИДЕРМЕ ЛИСТА  
ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Паутов А. А.<sup>1</sup>, Яковлева О. В.<sup>2</sup>, Сапач Ю. О.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

<sup>2</sup> Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Для листьев цветковых растений свойственен закономерно организованный микрорельеф поверхности. Его сходные типы встречаются на разных уровнях филогенетической продвинутости в различных филетических линиях *Angiospermae*. Такая ситуация может свидетельствовать как о случайном проявлении того или иного типа микрорельефа, так и о его тканеспецифическом характере, когда в ходе гистогенеза эпидермы складываются определённые морфогенетические и морфофункциональные корреляции, отражением которых и является микрорельеф. В пользу того, что организация микрорельефа не случайна, свидетельствует его стабильность в пределах вида (Ahmad, 1962; Сапач, 2005). По этой причине признаки микрорельефа используются в качестве диагностических в систематике, палеоботанике, фармакогнозии (Dilcher, 1974; Stace, 1984; Wu Han, 1985; Головнева, 2004). С такой же целью широко применяются и иные признаки эпидермы, в частности, тип устьичного аппарата, размер и форма клеток, устьичный индекс, которые в большей или меньшей степени скоррелированы друг с другом при своём изменении (Баранова, Остроумова, 1987; Паутов, 2002). Наличие подобных корреляций приводит к тому, что в процессе эволюции растений складываются специфические эпидермальные комплексы. Вопрос о роли в этих комплексах признаков микрорельефа остаётся открытым.

Рассмотрено структурное разнообразие перистоматического кольца в эпидерме листа цветковых растений, его встречаемость у представителей *Angiospermae*, предпосылки к возникновению, складывающиеся в гистогенезе эпидермы, а также возможная функциональная нагрузка.

С использованием метода реплик и сканирующей электронной микроскопии (JSM – 35) изучена поверхность листа 918 видов древесных двудольных растений, представляющих 499 родов из 131 семейства и 67 порядков. Более половины из них (553 вида) имеют микрорельеф поверхности, образованный по разному расположенными около устьиц складками. Выделяется два основных типа его организации. Первый – складчатый (стриатный) микрорельеф, при котором складки расходятся в стороны от замыкающих клеток. Второй – перистоматические кольца, когда складки кольцеобразно располагаются вокруг устьица. Кольцеобразное расположение складок отмечено у 150 видов. В пределах двух рассматриваемых типов выявлено значительное структурное разнообразие микрорельефа. Перистоматическое кольцо может быть сплошным (например у *Ternstroemia gymnanthera* (Wight et Arn.) Sprague) и составленным из отдельных фрагментов (*Sarcococca humilis* (Rehd. et E. H. Wilson) Stapf., опоясывать устьица целиком (*Pyracantha moretii* Hort.) и прерываться на его полюсах (*Photinia benthamiana* Maxim.), одиночным (*Stranvaesia davidiana* Decne.) или же устьице окружено несколькими кольцами (*Kadzura japonica* (L.) Dunal).

Сопоставлено строение эпидермы у 26 видов, листья которых имеют либо гладкую поверхность (*Acacia seyal* Delile, *Arfeuillea arborescens* Pierre, *Chimonanthus yunnanensis* W.W. Smith, *Chloranthus spicatus* Mak., *Delonix regia* Rafin., *Flacourtia jangomas* Raeusch., *Lomatia silaifolia* (Smith) R. br., *Lonicera nitida* E.H. Wilson, *Nandina domestica* Thunb., *Poncirus trifoliata* (L.) Raf., *Quercus annulata* Smith, *Talinum triangulare* Willd., *Wisteria floribunda* (Willd.) DC.), либо несут цельные одинарные перистоматические кольца (*Acokanthera oblongifolia* (Hochst.) Codd, *A. oppositifolia* (Lam.) Codd, *Artocarpus heterophylla* Lam., *Carissa spectabilis* (Sond.) Pichon, *Elaeodendron attenuatum* A. Rich., *Exbucklandia populnea* (R. Br. ex Griff.) R.W. Brown, *Ficus microcarpa* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Neopanax colensoi* (Hook. f.) Allan, *Pyracantha moretii*, *Sarcococca humilis* (Rehd. et E.H. Wilson) Stapf, *Stranvaesia davidiana*, *Ternstroemia gymnanthera*). Покровную ткань последних отличает пониженный устьичный индекс и разреженное размещение в ней устьиц. Каждое из них окружено БОЛЬШИМ, чем в случае гладкой эпидермы числом клеток, которые подстилают устьица, приподнятые над поверхностью листа. Они имеют более крупные относительно основных клеток размеры и относятся к энцитоцитному и аномоцитному, реже – латероцитному типам.

Проведённое с использованием сканирующей и трансмиссионной (Tesla BS-500) электронной микроскопии исследование эпидермы листа *Viburnum suspensum* Lindl. показало, что образование у данного вида цельного одинарного кольца происходит непосредственно на замыкающих клетках. Оно закладывается в виде широкого валика. По мере роста устьица из валика формируется кольцо, которое растягивается. В окончательном варианте оно представляет собой складку кутикулы, субкутикулярное пространство в которой заполнено пектиновыми веществами. Полученные данные свидетельствуют в

пользу того, что растяжение кольца увеличивающимися клетками устьица приводит к возникновению в нём механических напряжений. До тех пор, пока кольцо сохраняет свою целостность, его свободный верхний край обращён в сторону устьица. Но на поперечном срезе кольцо выворачивается наружу, чего следует ожидать при снятии в нём натяжения. Анализ формы замыкающих клеток при изменении их тургора показывает, что перистоматическому кольцу может принадлежать существенная роль в механике устьичных движений. Выполняя опорную функцию для замыкающих клеток, оно влияет на направление деформации и степень давления с их стороны на подстилающие устьице побочные клетки.

Следует отметить, что при однотипной организации устьичного комплекса, в состав которого входит перистоматическое кольцо, строение самого кольца у разных видов может отличаться. Так у *Laurocerasus officinalis* M. Roem. субкутикулярная полость в кольце не выражена или выражена крайне слабо, а через складку проходит мощная пектиновая прожилка. У *Trochodendron aralioides* Siebold et Zuss. в формировании кольца участвует только кутикула.

Листья, несущие перистоматические кольца средних размеров ( $27,4 \pm 4,8$  см<sup>2</sup>), вечнозелёные, очень толстые ( $310,9 \pm 15,8$  мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, очень многослойный ( $10,3 \pm 0,5$  слоя). Коэффициент палисадности низкий ( $30,5 \pm 2,2\%$ ). Листья гипостоматные, реже – амфистоматные. В последнем случае основная часть устьиц листа (более 98%) сосредоточена в нижней эпидерме. Она мелкоячеистая ( $2500 \pm 180$  клеток на 1 мм<sup>2</sup>). Наружные стенки основных клеток эпидермы утолщены, с мощной кутикулой. У ряда видов отмечено отложение под кутикулой многочисленных кристаллов. Устьичный индекс малый ( $7,1 \pm 0,5\%$ ). На единице поверхности покровной ткани насчитывается среднее число устьиц ( $170 \pm 15$  устьиц на 1 мм<sup>2</sup>). Листья отличает большое значение относительной проводящей поверхности (отношение площади ксилемы на поперечном срезе черешка к площади пластинки) – показателя, от которого зависит эффективность водопроводящей ткани. Площадь ксилемы черешка, приходящаяся на одно устьице, здесь в 3 раза выше, чем у листьев без колец. Учитывая эти данные, а также толстую кутикулу, отложение у ряда видов в наружной стенке эпидермальных клеток кристаллов, можно отметить, что соотношение проводящей и транспирационной поверхностей сдвинуто у листьев с кольцами в сторону первой их них. По крайней мере, отчасти, это компенсирует потери воды, обусловленные приподнятостью устьиц над поверхностью листа. О существовании такой проблемы свидетельствует формирование у ряда видов на основе перистоматических колец камер, на дне которых и располагаются устьица (*Trochodendron aralioides*, *Acokanthera oblongifolia*). Стенки каждой камеры образованы кутикулой, а вход в неё представляет собой мелкое отверстие.

По своей организации рассмотренные устьица сходны с первичными устьицами в эпидерме листьев цветковых растений. Их объединяет большое число околоустьичных клеток, приподнятость над ними, крупные размеры относительно остальных клеток эпидермы. Изучение гетеростоматности показывает, что строение устьичного аппарата скоррелировано с размером и скоростью роста эпидермальных клеток в период его формирования. Увеличение формирующихся первичных устьиц в покровной ткани, сложенной мелкими, медленно растущими клетками возможно только при делении примыкающих к ним клеток. В результате каждое устьице оказывается окружено большим их числом. Установлено также, что материнские клетки первичных устьиц отделяются от соседних скошенными в сторону будущей подустьичной полости стенками. Это предопределяет последующее выпирание устьиц, отчасти разрешает проблему сдавливания функционирующих первичных устьиц растущими околоустьичными клетками. Отмеченные специфические черты в строении устьиц исчезают по мере нарастания согласованности в росте материнских клеток вторичных устьиц и окружающих их клеток (Паутов, 2006).

Механические напряжения и деформации, вызванные несоответствием в темпах роста входящих в состав устьичного комплекса клеток, влияют не только на строение устьичного аппарата, но и на появление на его клетках складок микрорельефа. Поскольку период заложения устьиц растянут, а параметры роста остальных клеток претерпевают в ходе гистогенеза эпидермы существенные изменения, то закономерно меняются и типы устьиц и геометрия микрорельефа. Так, на поверхности развивающегося листа *Populus tremula* L. отмечены перистоматические кольца, стрийный микрорельеф и переходные между ними варианты. По мере завершения развития устанавливается доминирующий стрийный микрорельеф, а вот перистоматические кольца деформируются при растяжении побочных клеток, которые их и несут у данного вида. Примеры динамики микрорельефа можно обнаружить и у других растений. Из 553 изученных нами видов, завершившие рост листья которых имеют складчатую поверхность, у 7% обнаружены в эпидерме и перистоматические кольца и складки, отходящие в стороны от устьиц (например, *Maesa calophylla* Pitard, *Homalanthus populifolius* R.Grah., *Weigela florida* (Bunge) A.DC.), более 4% видов – переходные между ними варианты (*Coriaria japonica* A. Gray, *Cneorum tricoccon* Gueld. ex Sieb., *Plumeria obtusa* L. и др.). Смена на последовательных этапах развития листа стоматотипов и микрорельефа поверхности отражает наличие в гистогенезе эпидермы морфогенетических предпосылок к возникновению рассмотренного в работе устьичного комплекса с перистоматиче-



ским кольцом. Появление того или иного микрорельефа, видимо, не всегда несёт функциональную нагрузку. Однако, некоторые его варианты могут оказаться преадаптивными к выполнению определённых функций, в том числе и в составе устьичного аппарата.

Литература

- Баранова М. А., Остроумова Т. А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. 1987. Сер. ботаника. Т. 6. Вып. 1. С. 173–192.
- Головнева Л. Б. Позднемеловая флора Сибири: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 495 с.
- Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. 163 с.
- Паутов А. А. О возможных причинах структурного разнообразия устьиц в эпидерме листа цветковых растений (на примере *Populus tremula* L.) // Проблемы биологии растений. Материалы конф., посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письякуовой. СПб., 2006. С. 254–257.
- Сапач Ю. О. К вопросу о постоянстве микрорельефа поверхности листа цветковых растений // Герценовские чтения. Материалы межвузовской конференции. СПб., 2005. С. 30–31.
- Ahmad K. J. Cuticular striation in *Cestrum* // cur. Sci. 1962. Vol. 31. P. 388–390.
- Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1–157.
- Stace C. A. The taxonomic importance of the leaf surface // Syst. Assoc. 1984. Spec. vol. N 25. P. 67–94.
- Wu Han Comparative observation on leaf anatomy and pollen of *Vernicia* Lour. and *Aleurites* J.R. et G. Forst // Acta phytotaxon. 1985. Vol. 23. N 3. P. 188–191.

ОСОБЕННОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *SAMPANULACEAE* S.L.

Полева С. В., Золала Х.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В последние годы система колокольчиковых претерпела существенные изменения. Это связано с существенным прогрессом в молекулярногенетических исследованиях. Палиноморфологические данные очень хорошо коррелируют с новейшими таксономическими данными. В данной работе мы поставили себе задачу сопоставить накопленные к настоящему времени палиноморфологические данные с системой построенной в рамках проекта Systema Naturae 2000 (Brands, 2000).

Согласно Systema Naturae 2000 род *Sphenoclea* J. Gaertner относится к своему собственному семейству, не имеет отношения с колокольчиковыми и вообще сближается с порядком *Solanales*. Род *Pentaphragma* N. Wallich ex G. Don также выделяется в собственное монотипное семейство, но остается в рамках порядка *Asterales* как базальная группа. Собственно колокольчиковые состоят в проекте Systema Naturae 2000 из 5 семейств.

Монотипное семейство *Cyphiaceae* включает один род, который характеризуется трехборозднооровыми, эллипсоидальными или ромбовидными пыльцевыми зёрнами. P/E=1,1. Полярная ось – 51 (49–54) мкм. Экваториальный диаметр 47 (36–49) мкм. Борозды неглубокие, короткие. Оры неясных очертаний, округлые. Экзина 2,2 (1,5–2,6) мкм толщиной, покровная, однослойная. Скульптура поверхности гладкая, ямчатая. Ямки неглубокие. Мембрана борозд гранулярная. Мембрана ор гладкая. *Cyphia dentata* E. Wimm. (рис.) – Х. Золала и др. (2007), *Cyphia assimilis*, *C. bulbosa* – A. Dumbar (1975).

Следующее монотипное семейство *Cyphocarpaceae* характеризуется также трехборозднооровыми, довольно крупными пыльцевыми зёрнами, но сфероидальноэллипсоидальными. P/E=1,1. Полярная ось – 47 (45–53) мкм. Экваториальный диаметр 42 (40–46) мкм. Экзина 2,2 (2,0–2,4) мкм толщиной, полупокровная. Скульптура поверхности сетчатая, бугорчатая. *Cyphocarpus innocuus*, *C. psammophilus*, *C. rigescens* – A. Dumbar (1975).

Семейство *Nemacladaceae* включает 3 рода. Пыльцевые зёрна *Nemacladus rubescens* трехборозднооровые, сфероидальные, довольно мелкие. Диаметр пыльцевых зёрен около 27 мкм. Пыльцевые зёрна *Parishella californica* шестибороздные, сплюснутосфероидальные и несколько крупнее. Полярная ось около 32 мкм, экваториальный диаметр – 36 мкм. Экзина у представителей обоих родов устроена довольно сходно. Экзина покровная, её толщина 1,8–2 мкм. Скульптура поверхности шипиковоямчатая. Шипики около 1 мкм высотой равномерно распределены по поверхности пыльцевого зёрна, но у *Parishella californica* их больше, они располагаются теснее A. Dumbar (1975).

Семейство *Lobeliaceae* гораздо более крупное (более 30 родов). Палинологически оно очень однородно. Пыльцевые зёрна трехборозднооровые или трехбороздные. Форма их варьирует от эллипсоидальных, до широкоэллипсоидальных и эллипсоидально-сфероидальных. P/E=1,2. Среди видов родов *Lobelia* и *Laurentia* преобладают мелкие пыльцевые зёрна, с полярной осью 26 (22–29) мкм и экваториальным диаметром 20 (17–24) мкм. Однако *Lobelia sessilifolia*, *Laurentia petraea*, как и представители родов