

**КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ЛИСТА
POPULUS TREMULA L. НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ**
А.А. Паутов, Е.Г. Крылова, В.А. Васильева, З.А. Паутова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург,
irina@IP3972.spb.edu

CORRELATIONS BETWEEN CHARACTERS OF *POPULUS TREMULA* L. LEAF
STRUCTURE ON DIFFERENT STAGES OF ITS DEVELOPMENT
A.A. Pautov, E.G. Krilova, V.A. Vassilieva, Z.A. Pautova
St. Petersburg State University, St. Petersburg

К настоящему времени накоплены многочисленные данные о корреляционной структуре признаков сформированного листа цветковых растений. Информация же о системе и величине связей между признаками развивающегося листа крайне скучна. Проведенные в этом направлении работы выявили большую скоррелированность признаков растущего листа по сравнению с аналогичными признаками листа сформированного. Сделан вывод о том, что в процессе роста и развития листат уменьшается степень его целостности, возрастают самостоятельность отдельных элементов [1]. При всей определенности вывода вопрос о преобразовании корреляционной структуры развивающегося листа нельзя считать окончательно решенным, поскольку существуют представления об изменении взаимосвязей отдельных частей на разных этапах морфогенеза любого органа [2]. Это в полной мере может относиться и к листу. Его рост, как известно, распадается на три фазы [3]. Каждой из них свойственны свои закономерности морфогенеза [4]. Следовательно, для них можно ожидать и проявления различных корреляций.

Изучено строение разновозрастных листьев 10 годичных побегов *P. tremula* L. (*Salicaceae*). Проанализированы связи между признаками, характеризующими площадь пластинки листа, число и размер слагающих ее верхнюю и нижнюю эпидерму клеток, плотность размещения устьиц на единице ее поверхности, а также устьичный индекс.

Закончившие рост листья средних размеров, гипостоматические, с мезофиллом дорсовентрального типа. На уровне связи $r \geq 0,5$ выделяются две плеяды признаков. Первая из них характеризует величину пластинки листа. В ее состав входит площадь пластинки, число генераций клеток в покровных тканях, размер основных клеток нижней эпидермы. Чем больше делений клеток происходит в покровных тканях пластинки, тем она крупнее и тем мелкоклеточнее ее нижняя эпидерма. Связанные положительной корреляцией устьичный индекс и число устьиц на 1 mm^2 поверхности листа составляют вторую плеяду признаков. Среднее значение коэффициента детерминации составило для изученных признаков 0,02.

Рост листа *P. tremula* описывается логистической функцией. Первая фаза роста завершается по достижении листом $5,5 \pm 0,2$, вторая – $20,3 \pm 0,9 \text{ см}^2$. Коэффициент детерминации на трех последовательных фазах роста равен

0,06, 0,11 и 0,05. Общей для всех трех фаз является прямая зависимость площади растущего листа от числа делений клеток в его покровных тканях. Различия определяются положением в корреляционной структуре размера клеток эпидермы, плотности размещения в ней устьиц, а также устьичного индекса. На первой фазе роста размер клеток как нижней, так и верхней эпидермы не связан с остальными признаками. Число устьиц на единице поверхности листа зависит от устьичного индекса. При этом данная пара сопряженно изменяющихся признаков автономна от остальных показателей строения листового зачатка.

На второй фазе рост пластиинки листа происходит не только вследствие увеличения числа, но и размера слагающих ее покровные ткани клеток. Плотность размещения устьиц, как и прежде, зависит от устьичного индекса. Последний скоррелирован с размером клеток: чем крупнее становятся клетки эпидермы листа, тем большая их часть дифференцируется в устьица.

На третьей фазе, как и на первой, площадь пластиинки определяется только числом слагающих покровные ткани клеток. Чем больше делений клеток происходит в этих тканях, тем они мелкоклеточнее. Плотность размещения устьиц не зависит от устьичного индекса, который автономен на данной фазе. Она связана с величиной расположенных между устьицами основных клеток: чем клетки крупнее, тем более разрежены устьица, чем клетки мельче – тем плотнее расположены устьица.

Таким образом, в ходе морфогенеза листа происходит существенная перестройка корреляционной структуры признаков его строения, изменение уровня связей. При этом на каждой фазе роста проявляются как общие для всего морфогенеза, так и характерные только для отдельных фаз связи. В системной организации завершившего рост листа сохраняются корреляции, свойственные большей части морфогенеза, а также ряд связей, типичных только для последней, третьей фазы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48999).

Список литературы

1. Васильев Б.Р., Ростова Н.С. О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (Crassulaceae): опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 3. С. 319–329.
2. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 383 с.
3. Васильев Б.Р., Звонцова Н.А., Савинов И.П., Шмидт В.М. Математический анализ роста листьев // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1294–1301.
4. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей. СПб, 2002. – 163 с.