

## СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4

© А. А. Паутов, Ю. В. Скоринова

РОЛЬ ПАПИЛЛООБРАЗОВАНИЯ В МОРФОГЕНЕЗЕ ЛИСТА  
*IDESIA POLYCARPA (FLACOURTIACEAE)*

А. А. PAUTOV, Yu. V. SKORINOVA.

THE ROLE OF PAPILLA FORMATION

IN THE LEAF MORPHOGENESIS OF *IDESIA POLYCARPA (FLACOURTIACEAE)*

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники.

198034 С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9

E-mail: irina@IP3972.spb.edu

Поступила 04.05.2005

Рассмотрены изменчивость и корреляции размера и формы основных клеток нижней эпидермы листа *Idesia polycarpa* Maxim. Выявлена отрицательная связь между площадью папиллы и тангентальной стенкой формирующей папиллы клетки. Чем больше первая, тем меньше вторая и, наоборот, чем меньше папилла, тем больше тангентальная стенка. Такое перераспределение поверхности клеток влияет на величину площади нижней эпидермы. Оно компенсирует различия между верхней и нижней эпидермой в числе и размере слагающих их клеток и участвует в поддержании плоской формы пластинки листа.

Ключевые слова: лист, эпидерма, форма основных клеток, папилла, морфогенез, корреляции, коадаптация.

Основные клетки эпидермы листьев цветковых растений разнообразны по своей форме. Различия касаются прежде всего извилистости антиклинальных и искривленности наружных клеточных стенок. На основе степени проявления этих черт создан ряд классификаций формы клеток, которые используются при описании эпидермы (Захаревич, 1954; Анели, 1970; Metcalfe, Chalk, 1979, и др.).

В литературе высказывались различные суждения относительно адаптивного значения той или иной формы клеток. Папиллам приписывается выполнение водо-запасующей функции, влияние на транспирацию, улавливание света в затененных условиях и др.; изменению извилистости антиклинальных стенок — поддержание оптимального для устойчивости клеток к засухе соотношения их поверхности и объема, влияние на прочность ткани за счет разной степени контакта между клетками и др. (Haberland, 1924; Linsbauer, 1930; Iljin, 1957; Barthlott, 1990, и др.). Вместе с этим имеются указания и на то, что приспособительное значение формы клеток остается не ясным (Васильев, 1970). Одна и та же форма клеток может встречаться у видов, произрастающих в различных условиях. Она в ряде случаев связана с характером роста листа, но способна сильно варьировать и при одинаковом его росте (Мирославов, 1974).

В представленной работе оценка возможной роли формы основных клеток нижней эпидермы листа *Idesia polycarpa* Maxim. осуществлена на основе анализа корреляций описывающих ее признаков. Структурные элементы тканей листа связаны друг с другом, как известно, морфогенетическими и эргонтическими корреляциями, обеспечивающими его развитие и функционирование. Выявление таких связей

может оказаться полезным для понимания особенностей функциональной нагрузки, которую выполняют те или иные структурные элементы, в том числе форма основных клеток эпидермы.

## Материал и методика

Изучены строение, изменчивость и корреляции между признаками пластинки и черешка у закончивших рост листьев, заложившихся в почке и в процессе открытого роста, взятых с укороченных и мощных удлиненных побегов *Idesia polycarpa* Maxim. Выбор листа идезии в качестве объекта исследования обусловлен тем, что основные клетки его нижней эпидермы формируют папиллы, величина которых не постоянна у разных листьев. Это позволяет оценить, с какими признаками листа и в какой мере связана степень развития папилл. Их строение и формирование были описаны ранее (Гольшцева, 1975; Metcalfe, Chalk, 1979; Паутов, 2002; Паутов и др., 2003).

Материал собран в Батумском ботаническом саду. Фиксация материала (70%-й спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методикам (Прозина, 1960). Исследованы фрагменты пластинок, взятые из их средней части между главной жилкой и краем листа, а также поперечные срезы средней части черешков. Объем выборки составил 25 образцов. Все измерения проведены по рисункам, изготовленным с помощью рисовального аппарата РА-6. Рассмотрено 38 признаков, характеризующих морфологию листа, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988). Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации, силы и характера их взаимодействий — результаты корреляционного и компонентного анализов (Кендалл, Стьюарт, 1976; Шмидт, 1984). После предварительного рассмотрения связей всех изученных признаков были отобраны наиболее информативные показатели, которые и представлены в данной работе.

## Результаты исследований

Изученные листья идезии средних размеров (площадь пластинки  $\sim 140 \text{ см}^2$ ), сердцевидной формы. Жилкование актинодромное, несовершенное. Пластинки тонкие, их толщина немногим более 150 мкм. Мезофилл умеренной слоистости ( $\sim 6$  слоев). Хлоренхима дорсовентрального типа. Столбчатая ткань однослойная. Лист гипостоматный. Как нижняя, так и верхняя эпидерма сложена клетками средних размеров. На  $1 \text{ мм}^2$  их поверхности насчитывается около 2000 и 1000 клеток соответственно. Антиклинальные стенки основных клеток нижней эпидермы слабо извилистые. Коэффициент их извилистости (отношение длины периметра клетки к периметру квадрата одной с проекцией клетки площади) составляет  $\sim 1.2$ . Каждая клетка образует крупную головчатую папиллу. На долю папиллы приходится примерно 50 % площади поверхности наружной стенки основной клетки, равной почти  $1300 \text{ мкм}^2$ . Папилл нет на замыкающих и побочных клетках. Они также отсутствуют или не полностью сформированы над крупными жилками. На единице поверхности насчитывается среднее число устьиц ( $\sim 230$  на  $1 \text{ мм}^2$ ). Они, как правило, парацитного типа. Реже встречаются устьица, переходные между парацитными и латероцитными, а также близкие по структуре к актиноцитным. Устьичный индекс также средний (14.5 %).

Черешок округлой формы, толстый. Площадь его поперечного сечения составляет в средней части немногим более 5 мм<sup>2</sup>. Половина объема черешка приходится на долю сосудисто-волокнистых пучков. В нем выделяется один очень крупный центральный пучок и два мелких адаксиальных пучка.

Листья брахибластов и первых листьев ауксибластов меньше листьев из средней части удлинённых побегов. Площадь пластинки первых колеблется от 68.3 до 145 см<sup>2</sup>, составляя в среднем 96.9 см<sup>2</sup>, вторых — от 165.5 до 257.3 см<sup>2</sup>, при среднем значении 206.6 см<sup>2</sup>. Изменение площади пластинки скоррелировано с изменением количественных характеристик ее эпидермы, мезофилла, а также черешка (табл. 1). Из показателей числа, размера и формы слагающих покровные ткани листа клеток очень низкий уровень изменчивости ( $cv < 7\%$ ), по классификации С. А. Мамаева (1972), свойственен для числа генераций клеток в нижней (1%) и верхней (1.3%) эпидерме, а также извилистости антиклинальных стенок основных клеток нижней эпидермы (6.1%); низкий (8—12%) — для площади поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпидермы (9.6%); средний (13—20%) — для площади поверхности папиллы (15.7%) и ее доли от общей поверхности наружной клеточной стенки (17.3%); повышенный (21—30%) — для площади тангентальных стенок основных клеток нижней (22.5%) и верхней (24.1%) эпидермы.

Компонентный анализ позволил выявить три группы признаков пластинки ( $F_1$ — $F_3$ , табл. 2). На долю  $F_1$  приходится 57% от общей дисперсии. Высокую корреляцию с ним ( $r > 0.5$ ) имеют: величина пластинки, число и площадь клеток верхней эпидермы, площадь поверхности папиллы и тангентальной стенки основных клеток нижней эпидермы, устьичный индекс и плотность размещения устьиц, соотношение числа генераций клеток в нижней и верхней эпидерме, а также толщина мезофилла и коэффициент его палисадности. Несколько более низкий уровень связи демонстрирует площадь общей поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпидермы. Индикаторами данной группы признаков являются: относительная площадь поверхности папиллы, площадь пластинки листа, устьичный индекс. С  $F_2$ , суммарная факторная дисперсия которого составила 12.4%, наиболее прочно связано число генераций клеток нижней эпидермы, с  $F_3$  (10%) — площадь поверхности наружной стенки ее основных клеток.

Результаты корреляционного и компонентного анализов свидетельствуют о том, что увеличение пластинки в первую очередь сопровождается: в верхней эпидерме — увеличением числа и размера слагающих ее клеток, в нижней — увеличением тангентальной части наружной стенки основных клеток и уменьшением папилл, ростом устьичного индекса, в мезофилле — снижением коэффициента палисадности, в черешке — увеличением объема проводящих тканей и толщины самого черешка. Напротив, уменьшение пластинки листа коррелирует в верхней эпидерме с уменьшением числа и размера слагающих ее клеток, в нижней — с сокращением площади тангентальной части наружной стенки основных клеток и увеличением папилл, падением устьичного индекса, в мезофилле — с ростом коэффициента палисадности, в черешке — с сокращением объема его тканей.

Оценка количественных различий в строении покровных тканей двух групп листьев идезии показывает, что листья из средней части ауксибластов отличаются прежде всего большим размером и числом слагающих верхнюю эпидерму клеток (рис. 1, а). Незначительный, на первый взгляд, прирост числа происходящих в ней генераций клеток в действительности соответствует 30-процентному росту числа клеток в данной ткани. Увеличена у указанных листьев, но в существенно меньшей степени, и площадь поверхности наружной стенки основных клеток нижней эпи-

ТАБЛИЦА I  
Парные корреляции признаков строения листа *Idesia polycarpa*

	п л	т м	т с	к п	г в	г н	н/в	у	у и	к и	п в	п н	п т	п н	о н	п ч	ф л
т м	-374																
т с	-490	939															
к п	-562	652	872														
г в	898	-279	-412	-524													
г н	110	357	246	040	356												
н/в	-786	545	590	540	-697	422											
у	476	-339	-438	-498	552	232	-357										
у и	863	-466	-560	-590	805	-018	-794	787									
к и	175	-111	-084	-018	109	-073	-165	-279	004								
п в	801	-302	-377	-406	530	-058	-561	140	554	366							
п н	-699	324	376	381	-640	110	707	-478	-717	-288	-603						
п т	854	-344	-441	-507	676	-122	-747	476	832	-029	706	-565					
п н	475	-159	-233	-309	308	-059	-339	195	435	-263	373	112	757				
о н	-874	397	469	494	-705	162	808	-520	-870	-123	-760	820	-929	-470			
п ч	985	-377	-514	-609	922	128	-796	498	859	157	750	-695	826	445	-846		
ф л	953	-338	-481	-595	875	070	-795	394	787	158	731	-661	805	446	-815	972	
к с	989	-387	-504	-574	907	124	-783	520	876	123	749	-675	844	482	-853	993	958

При меч а н и е. Здесь и в табл. 2. ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. Обозначение признаков: п л — площадь пластинки листа; т м, т с — толщина мезофилла и столбчатой ткани; к п — коэффициент палисадности; г в, г н — число генераций клеток в верхней и нижней эпидерме; н/в — их отношение; у — число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> нижней эпидермы; у и — устьичный индекс; к и — коэффициент извилистости антиклинальных стенок основных клеток нижней эпидермы; п в — площадь поверхности наружной стенки клеток верхней эпидермы; п н, п т — площадь папиллы и тангентальной стенки основных клеток нижней эпидермы; п н — площадь общей поверхности наружной стенки клеток нижней эпидермы (п н + п т); о н — относительная площадь папиллы (п н/п н); п ч, ф л, к с — площадь поперечного сечения черешка, его флоэмы и ксилемы.

ТАБЛИЦА 2

Факторная структура изменчивости признаков строения листа *Idesia polycarpa*

Признак	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	Признак	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>
<i>п л</i>	944	164	120	<i>у и</i>	942	114	-104
<i>т м</i>	-531	475	368	<i>п в</i>	737	-071	260
<i>к п</i>	-672	093	236	<i>п п</i>	-762	-003	392
<i>з в</i>	831	414	-067	<i>п т</i>	908	-037	371
<i>з н</i>	-074	953	009	<i>п н</i>	490	-047	756
<i>н / в</i>	-863	330	076	<i>о п</i>	-945	061	-090
<i>у</i>	615	370	-366	FD, %	57	12.4	10

Примечание. F<sub>1</sub>—F<sub>3</sub> — нагрузки признаков по первому—третьему факторам. FD, % — процент общей дисперсии, включенный в фактор. Обозначение признаков — см. табл. 1.

дермы. Несмотря на ее слабое увеличение, площадь тангентальных стенок этих клеток возрастает так же сильно, как и площадь тангентальных стенок клеток верхней эпидермы, а вот размер папилл, напротив, резко уменьшается. Отметим также, что ни число генераций клеток в верхней и нижней эпидерме, ни площадь поверхности слагающих их клеток не связаны между собой (табл. 1, рис. 1, б). В то же время с числом и размером клеток верхней эпидермы скоррелирована величина тангентальных стенок и папилл основных клеток нижней эпидермы.

Таким образом, признаки, характеризующие абсолютную и относительную величину папилл основных клеток нижней эпидермы, демонстрируют средний уровень изменчивости и входят в плейду размера листа.

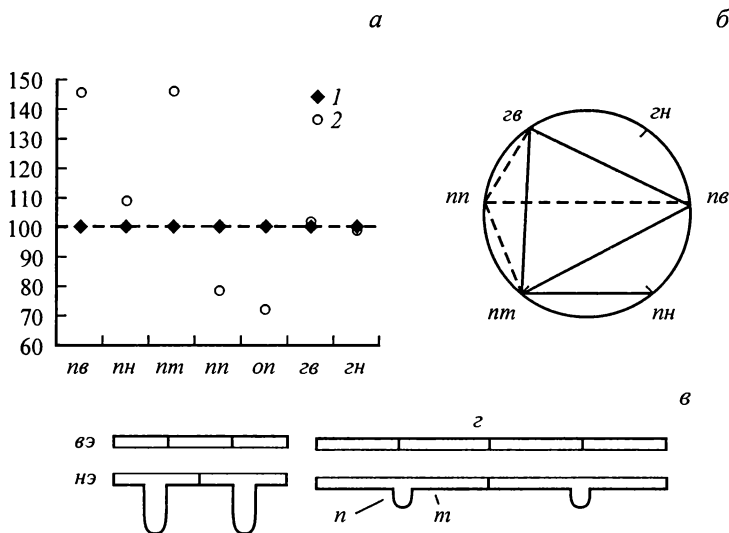


Рис. 1. Изменение числа и размера клеток в покровных тканях листьев разных метамеров годичных побегов *Idesia polycarpa*.

*а* — сопоставление средних значений признаков эпидермы листьев брахидластов, первых метамеров ауксидластов (1) и метамеров из средней части ауксидластов (2). По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — их значения (%); *б* — корреляционное кольцо. Выделены связи на уровне  $|r| \geq 0.5$ . Сплошными линиями обозначены положительные связи, пунктирными — отрицательные; *в* — схема, иллюстрирующая роль папиллообразования в обеспечении согласованного изменения площади верхней и нижней эпидермы пластинки листа. *вз*, *нз* — верхняя и нижняя эпидерма, *з* — граница клеток, *п* — папилла, *т* — тангентальная стенка. Обозначения остальных признаков те же, что и в табл. 1.

## Обсуждение результатов

Накопленные к настоящему времени данные показывают, что изменение размеров пластинки листа в пределах годовичного побега, крон одного или нескольких деревьев скоррелировано с числом антиклинальных делений клеток в ее покровных тканях и мезофилле (Гольцова, 1981; Попов, 1988, и др.). Согласованное изменение числа клеток в разных слоях пластинки является важным условием для сохранения ее плоской формы.

В изученной выборке листьев иезидии, однако, связь между числом генераций клеток в верхней и нижней эпидерме, а также между величиной слагающих их клеток отсутствует (табл. 1, рис. 1, б). При этом изменчивость перечисленных признаков выше в верхней эпидерме по сравнению с нижней. В то же время в плеяду размера пластинки листа наряду с числом и размером клеток верхней эпидермы входят признаки, характеризующие величину папилл и тангентальных стенок основных клеток нижней эпидермы. Два последних признака скоррелированы обратной связью: увеличение папилл сопровождается уменьшением тангентальных стенок, уменьшение папилл — их увеличением. Благодаря такой связи даже при незначительном изменении общей поверхности наружной стенки основной клетки площадь ее тангентальной части может существенно увеличиваться или уменьшаться за счет перераспределения поверхности между ней и папиллой. Эти признаки демонстрируют уже не низкий, как общая поверхность, а повышенный и средний уровень изменчивости. Существенно, что степень их проявления коррелирует с изменением числа и размера клеток верхней эпидермы (рис. 1, б). Чем меньше делений происходит в верхней эпидерме и чем она мелкоклеточнее, тем меньше площадь тангентальных стенок основных клеток нижней эпидермы и крупнее папиллы. Напротив, чем больше делений в верхней эпидерме и чем она крупноклеточнее, тем больше площадь тангентальных стенок и меньше папиллы. Следовательно, различия в числе и размере основных клеток верхней и нижней эпидермы компенсируются в данном случае отчасти за счет в разной мере выраженного папиллообразования (рис. 1, в). Реализация отмеченных морфогенетических связей приводит к тому, что коэффициент корреляции между числом клеток на единице поверхности верхней и нижней эпидермы составляет 0.91.

При рассмотрении структурного разнообразия листьев отдельных видов неоднократно было показано, что формирование у них мелкоклеточной покровной ткани сочетается с низким устьичным индексом. Увеличение же площади тангентальных стенок основных клеток эпидермы, приводящее к более разреженному расположению устьиц, сглаживается за счет увеличения доли клеток, дифференцирующихся в устьица (Гольцова, 1981; Попов, 1988, и др.). Это наблюдается и у иезидии: коэффициент корреляции между площадью тангентальных стенок и устьичным индексом составляет 0.83. Следовательно, обнаруженная отрицательная связь устьичного индекса с величиной папилл может быть результатом отмеченных выше компенсаторных отношений между площадью последних и тангентальных стенок формирующих их основных клеток.

Сходные эффекты могут достигаться, вероятно, и за счет иных вариантов формы клеток, например благодаря образованию, подобно папиллам, трихом (рис. 2, в). Общая поверхность клетки может перераспределяться между тангентальными и антиклинальными стенками. Увеличение последних на фоне сокращения первых неизбежно приведет либо к росту высоты антиклинальных стенок (рис. 2, а), либо к усилению их извилистости (рис. 2, б).

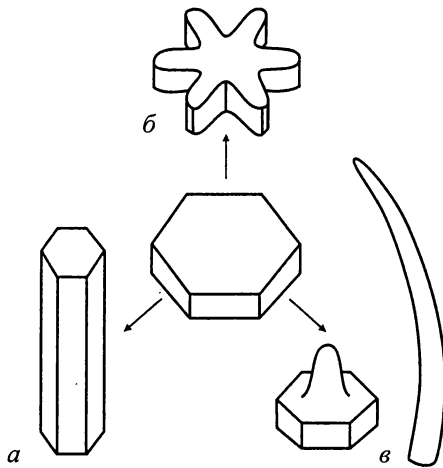


Рис. 2. Влияние формы клеток на величину их тангентальных стенок.  
Пояснение в тексте.

Все эти изменения могут появляться не только непосредственно в ходе адапциогенеза к внешним условиям, но и возникать в эволюции в качестве ответной реакции на сдвиги в самой системной организации листа (например, при переходе от гипо- к амфистоматности и наоборот, изменении устьичного индекса и др.) и быть нацелены на восстановление равновесия между его структурными элементами. Иными словами, они могут возникать в результате процессов коадаптации. Видимо, по этой причине интерпретация их прямой адаптивной нагрузки по отношению к факторам внешней среды вызывает в ряде случаев затруднение. Возможно, подобные преобразования формы нередко сами по себе нейтральны или даже не соответствуют общей стратегии адаптации к внешним условиям. В то же время они, несомненно, могут приобретать специфические функции, поддерживаться отбором и получать гипертрофированное развитие, т. е. оказываться преадаптивными к тем или иным условиям.

### Благодарности

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 110 с.  
 Васильев Б. Р. Анатомическая и экологическая характеристика листа некоторых древесных и кустарниковых растений западно-африканской сухой саванны: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 203 с.  
 Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.  
 Гольцова Н. И. Формирование побега древесных двудольных (на примере *Liriodendron tulipifera* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 18 с.  
 Гольщикова М. Д. Анатомическое строение листьев *Idesia polycarpa* Maxim. и других флакуртиевых в связи с вопросом о родственных взаимоотношениях семейств *Salicaceae* и *Flacourtiaceae* // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 6. С. 787—799.  
 Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. ЛГУ. 1954. № 4. С. 65—75.  
 Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М., 1976. 736 с.

- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 210 с.
- Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002. 163 с.
- Паутов А. А., Яковлева О. В., Гордиенко Ю. В. О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств *Flacourtiaceae* и *Salicaceae* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 84—87.
- Попов С. И. Морфолого-биологическая характеристика скороплодной и обыкновенной форм ореха грецкого (*Juglans regia* L., *Juglandaceae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 190 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology // Sys. Ass. special vol. 1990. N 41. P. 69—94.
- Ijijn W. S. Drought resistance in plant and physiological processes // Ann. Rev. Plant Physiol. 1957. Vol. 8. P. 257—274.
- Haberland G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
- Linsbauer K. Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 1. Teil 2. Histologie. Die Epidermis. Berlin. 1930. Bd 4. 284 S.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 276 p.

## SUMMARY

The variability and correlation of the size and form of basic epidermal cells of the lower epidermis of *Idesia polycarpa* Maxim. were studied. A compensatory relationship between the size of a papilla and the tangential wall of a cell forming the papilla was revealed: the larger the former the smaller the latter, and the opposite, the smaller the papilla the larger the tangential wall. Such changes in the cell surface determine the area of the lower epidermis. They compensate for the difference between the upper and the lower epidermis in size and number of their cells, and they also maintain the flat shape of a leaf blade.

УДК 581.444 : 582.542.1

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 2

© Е. И. Курченко

## СИНФЛОРЕСЦЕНЦИЯ *COLEANTHUS SUBTILIS* (POACEAE)

E. I. KURCHENKO. THE SYNFLORESCENCE OF *COLEANTHUS SUBTILIS* (POACEAE)

Московский педагогический государственный университет,  
биолого-химический ф-т  
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5  
E-mail: kurchenko@inbox.ru  
Поступила 13.07.2005

Дается описание соцветия *Coleanthus subtilis* с типологической точки зрения. Выделено 4 зоны побега: зона возобновления имеет предлист и 1-й лист; зона торможения включает 2-й и 3-й листья; паракладильная зона содержит 3—5 пучков паракладиев, главная ось синфлоресценции коленчато-извилистая; главное соцветие и кофлоресценции слабо обособлены. Обнаружена некоторая гетеробатмия, которая выражается в продвинутых в эволюционном отношении признаках соцветия, включая колоски (монотелия, развитие пучков неветвящихся веточек, редукция одной из трех тычинок), и в древнем признаке злаков — диплоидном числе хромосом, равном 14.

Ключевые слова: соцветия, монотелия, *Coleanthus*, *Poaceae*.

Целью настоящего сообщения является типологический анализ соцветия *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidal — влагалищецветника маленького. Это растение привлекало внимание многих ботаников (Кернер, 1903; Селиванова, 1929; Hejný, 1969; Siegfried, 1969, и др.). Интерес к нему вызван крайне мелкими размерами, своеобразием соцветий, которые состоят из зонтикообразных пучков с простыми