

УДК 581.45:581.84:581.9

А. А. Паутов, Е. Ю. Кукушкина, В. А. Васильева, Е. Г. Крылова, И. А. Паутова

**СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ  
ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ**

К настоящему времени накоплены многочисленные данные по строению листьев Angiospermae из различных природных зон. Интерес к такой информации обусловлен тем, что адаптация растений к специфическим условиям среды зачастую связана с изменениями в строении данного органа побега. Эти изменения обеспечивают оптимальное выполнение им таких жизненно важных функций, как фотосинтез, транспирация, газообмен. Исследования в данной области позволили установить количественные соответствия между строением листа и зональными показателями климата [1]. Так, при идиоадаптации температурный фактор обуславливает размеры клеток и число слоев мезофилла, влажность климата — величину листа, число антиклинальных делений клеток его пластинки, устьичный индекс и т. д. Подобного рода связи легли в основу метода оценки палеоклиматических условий на основе морфологических признаков листьев современных и ископаемых древесных двудольных [14].

Предлагаемая работа направлена на изучение листьев древесных растений лесостепи — переходной зоны между лесной и степной природными зонами. Исследование проведено на территории Южного Зауралья, которая лежит в пределах лесостепной области Западной Сибири [6] и охватывает Курганскую область и сопредельные ей районы. Климат здесь резко континентальный, с суровой, ветреной, относительно малоснежной зимой и жарким, засушливым летом. Средняя годовая температура в Южном Зауралье составляет на широте Кургана +1,5 °С [8]. Годовая сумма осадков колеблется от 300 до 350 мм [12]. Средняя температура января, самого холодного месяца в году, -12 °С ... -17 °С, при абсолютном минимуме — 50 °С [13]. Весна короткая, нередко с поздними, вплоть до конца мая — начала июня, заморозками. Средняя температура июля +17 °С ... +19 °С, абсолютный максимум +41 °С [12, 13]. Летом обычны засухи и суховеи, а в его конце нередки ранние заморозки [2].

**Материал и методы исследования.** Сопоставлено строение, изменчивость и корреляции между признаками закончивших рост листьев 38 видов древесных растений (17 деревьев и 21 кустарника), относящихся к 19 родам из 9 семейств: 1 — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 2 — *A. incana* (L.) Moench, 3 — *Betula pendula* Roth., 4 — *B. krylovii* G. Kryl., 5 — *B. pubescens* Ehrh., 6 — *Lonicera xylosteum* L., 7 — *Ribes hispidulum* (Iancz) Pojark, 8 — *R. nigrum* L., 9 — *Frangula alnus* Mill., 10 — *Rhamnus cathartica* L., 11 — *Cerasus fruticosa* Pall., 12 — *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, 13 — *Crataegus sanguinea* Pall., 14 — *Padus avium* Mill., 15 — *Rosa acicularis* Lindl., 16 — *R. glabrifolia* C.A. Mey ex Rupr., 17 — *R. majalis* Herrm., 18 — *Rubus idaeus* L., 19 — *R. melanolasius* (Focke) Kom., 20 — *Sorbus aucuparia* L., 21 — *Spiraea crenata* L., 22 — *Populus alba* L., 23 — *P. x canescens* (Ait.) Smith, 24 — *P. nigra* L., 25 — *P. tremula* L., 26 — *Salix alba* L., 27 — *S. bebbiana* Sarg., 28 — *S. caprea* L., 29 — *S. cinerea* L., 30 — *S. dasyclados* Wimm., 31 — *S. myrsinifolia* Salisb., 32 — *S. pentandra* L., 33 — *S. rosmarinifolia* L., 34 — *S. triandra* L., 35 — *S. viminalis* L., 36 — *Sambucus sibirica* Nakai, 37 — *Tilia cordata* Mill., 38 — *Viburnum opulus* L.

© А. А. Паутов, Е. Ю. Кукушкина, В. А. Васильева, Е. Г. Крылова, И. А. Паутова, 2008

Материал собран в Курганской области в 2004 г. в местах естественного произрастания перечисленных выше видов. Объем выборки составил 190 листьев (по 5 листьев с пяти растений каждого вида). Отбирались неповрежденные листья из средней части побегов, взятых с южной стороны кроны растений, находившихся в генеративной фазе развития. Фиксация материала (70 %-ный спирт) и изготовление препаратов проведены по традиционным методам [10]. Рассмотрено 43 признака, характеризующих морфологию листа, а также строение эпидермы, мезофилла, тканей черешка. После предварительного анализа были оставлены 25 наиболее информативных показателя, которые представлены в данной работе (табл. 1). Качественная оценка степени их проявления дана по схеме из работы Б. Р. Васильева [1]. Для определения изменчивости признаков использован коэффициент вариации, для систематизации исходного материала — компонентный анализ [3].

Таблица 1

**Факторная структура изменчивости признаков строения листа изученных видов**

Признак	F1	F2	F3	F4
пп	-473	371	-703	-281
д/ш	237	-555	257	-438
дч	-128	322	-753	186
пч	-313	360	-506	-657
гв	-170	-125	-884	254
гн	-240	-123	-852	270
квэ	393	-736	-300	079
кнэ	253	-741	-380	132
чу	082	-788	-279	-167
ду	045	629	479	-114
уи	-313	-122	-172	-764
тп	899	323	-230	-079
тм	918	283	-202	-112
тс	867	-104	-218	-171
тг	555	723	-082	029
кп	441	-683	-170	-203
впк	772	291	-244	-146
упк	831	-077	-090	097
вкг	548	589	-107	-180
чсм	884	117	-098	065
чсс	558	-519	-137	-166
чсг	435	553	049	201
свп	242	064	-395	552
пкс	-325	356	-636	-529
опп	-520	211	-409	422
FD, %	28,1	20,9	17,9	10,0

Примечание. Здесь и в табл. 2 ноль и точка перед десятичными разрядами коэффициентов корреляции опущены. F1–F4 — нагрузки признаков по первому — четвертому факторам; FD, % — процент общей дисперсии, включенный в фактор; пп — площадь пластинки; д/ш — удлиненность пластинки; дч, пч — длина и площадь поперечного сечения черешка; гв, гн — число генераций клеток в верхней и нижней эпидермах; квэ, кнэ — число клеток на 1 мм<sup>2</sup> верхней и нижней эпидерм; чу — число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> нижней эпидермы; ду — длина устьица; уи — устьичный индекс; тп, тм, тс, тг — толщина пластинки, мезофилла, его столбчатой и губчатой тканей; кп — коэффициент палисадности; впк, упк — высота и удлиненность клеток столбчатой ткани; вкг — высота клеток губчатой ткани; чсм, чсс, чсг — число слоев мезофилла, столбчатой и губчатой тканей; свп — удельный вес сосудисто-волокнистых пучков в черешке; пкс — площадь ксилемы на поперечном срезе черешка; опп — относительная проводящая поверхность (отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка).

**Результаты исследований.** Сложным листом обладают 6 изученных видов (15, 16, 17, 18, 19, 20), относящихся к сем. Rosaceae. У остальных видов он простой, с зубчатым

краем. Цельнокрайние пластинки отмечены только у *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Cotoneaster melanocarpus*. Лист у большинства растений (1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 28, 29, 30, 32, 37, 38) средних размеров (площадь пластинки от  $> 20 \text{ см}^2$  у *Salix cinerea* до  $> 160 \text{ см}^2$  у *Sorbus aucuparia*). Реже (4, 11, 12, 21, 26, 27, 31, 33, 34, 35) он мелкий (от  $> 2 \text{ см}^2$  у *Spiraea crenata* до  $\sim 16 \text{ см}^2$  у *Betula krylovii*). Крупный лист ( $\sim 290 \text{ см}^2$ ) у *Sambucus sibirica*.

Пластинка листа обычно чрезвычайно тонкая (от 55 мкм у *Rubus idaeus* почти до 100 мкм у *Viburnum opulus*) или очень тонкая (немногим более 100 мкм у *Ribes nigrum*, *Salix caprea* — 150 мкм у *Populus alba*). Первый вариант отмечен у 1, 2, 6, 7, 9, 10, 14, 15, 17, 18, 19, 29, 30, 35, 37, 38, второй — у 4, 5, 8, 11, 12, 13, 16, 20, 21, 22, 27, 28, 31, 33, 34, 36. Иногда (3, 23, 25, 26) она тонкая (180 мкм у *Betula pendula* — 190 мкм у *Salix alba*) или средней толщины (230 мкм у *Salix pentandra*, 240 мкм у *Populus nigra*). Мезофилл у большинства видов (1, 4, 5, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 21, 22, 26, 27, 30, 31, 33, 34, 35, 38) умеренной слоистости (5–6 слоев), реже (2, 6, 7, 9, 15, 18, 19, 20, 28, 29, 36, 37) — мало-слоистый (4 слоя), а у пяти видов (3, 23, 24, 25, 32) — многослойный (7–8 слоев). Он, в подавляющем большинстве случаев, дорсовентрального типа (рис. 1, 1–10, 13), обычно с одно-двуслойной столбчатой тканью. У нескольких видов (21, 24, 26, 32) мезофилл насчитывает четыре и более слоев столбчатой ткани, а его хлоренхима относится к изопалисадному или изолатеральному типам (рис. 1, 11, 12, 14, 15).

Листья, за исключением *Populus nigra*, *Salix alba* и *Spiraea crenata*, гипостоматные. Они, как правило, голые. Редкое опушение (10–25 волосков на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности нижней эпидермы) несут листья 2, 12, 28, 29, 31; умеренное (35 волосков) — 26; густое (70–80 волосков) — 30, 33; чрезвычайно густое (500–800 волосков) — 18, 19, 21, 22, 35. Верхняя эпидерма очень мелкоклеточная (2600 клеток на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности, *Rubus idaeus* — 5100 клеток, *Spiraea crenata*) у 2, 18, 21, 22, 23, 26, 27, 33, 35; мелкоклеточная (1700 клеток, *Salix dasyclados* — 2300, *Salix triandra*) у 3, 17, 19, 24, 25, 28, 29, 30, 32, 34, 37; сложена клетками средних размеров (940, *Cerasus fruticosa* — 1600, *Alnus glutinosa*, *Ribes nigrum*) у 1, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 16, 31; крупноклеточная (500, *Ribes hispidulum* — 870, *Sorbus aucuparia*) у 5, 7, 12, 13, 14, 15, 20, 38 и наконец очень крупноклеточная (260 клеток/ $\text{мм}^2$ ) у *Sambucus sibirica*. Столь же разнообразна по размерам клеток и нижняя эпидерма. Она очень мелкоклеточная (4000, *Salix triandra* — 8200, *Populus x canescens*) у 18, 19, 21, 22, 23, 27, 28, 33, 34, 35; мелкоклеточная (2500, *Alnus glutinosa* — 3600, *Alnus incana*) у 1, 2, 3, 8, 14, 24, 25, 26, 29, 30; сложена клетками средних размеров (1400, *Betula krylovii*, *Cotoneaster melanocarpus* — 2400, *Rosa majalis*) у 4, 6, 9, 10, 12, 13, 16, 17, 31, 32, 37; крупноклеточная (830, *Rosa acicularis* — 1300, *Sorbus aucuparia*) у 5, 7, 11, 15, 20, 38; очень крупноклеточная у *Sambucus sibirica* (350 клеток /  $\text{мм}^2$ ).

На  $1 \text{ мм}^2$  поверхности нижней эпидермы насчитывается чрезвычайно много устьиц (500, *Salix cinerea* — 1000, *Salix viminalis*) у 22, 23, 27, 28, 29, 33, 35; очень много (360, *Spiraea crenata*, *Salix triandra* — 480, *Salix dasyclados*) у 18, 19, 21, 30, 34; много (250, *Salix alba* — 350, *Populus tremula*) у 2, 14, 25, 26, 31; среднее их число (190, *Populus nigra* — 250, *Ribes nigrum*, *Rosa glabrifolia*) у 3, 6, 8, 9, 10, 13, 16, 17, 24, 32, 37; мало (100, *Betula krylovii* — 160, *Alnus glutinosa*) у 1, 4, 5, 7, 11, 12, 20, 38, а у двух видов — очень мало (80 у *Rosa acicularis* и 85 у *Sambucus sibirica*). Устьичный индекс очень малый у *Alnus glutinosa* (5,9 %); малый (6,3 %, *Populus nigra* — 10,9 %, *Crataegus sanguinea*) у 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 26, 32, 34, 38; средний (11 %, *Populus tremula* — 14,9 %, *Salix viminalis*) у 6, 11, 25, 27, 29, 30, 31, 33, 35, 37; большой у *Salix caprea* (16,3 %) и у *Sambucus sibirica* (19,8 %).



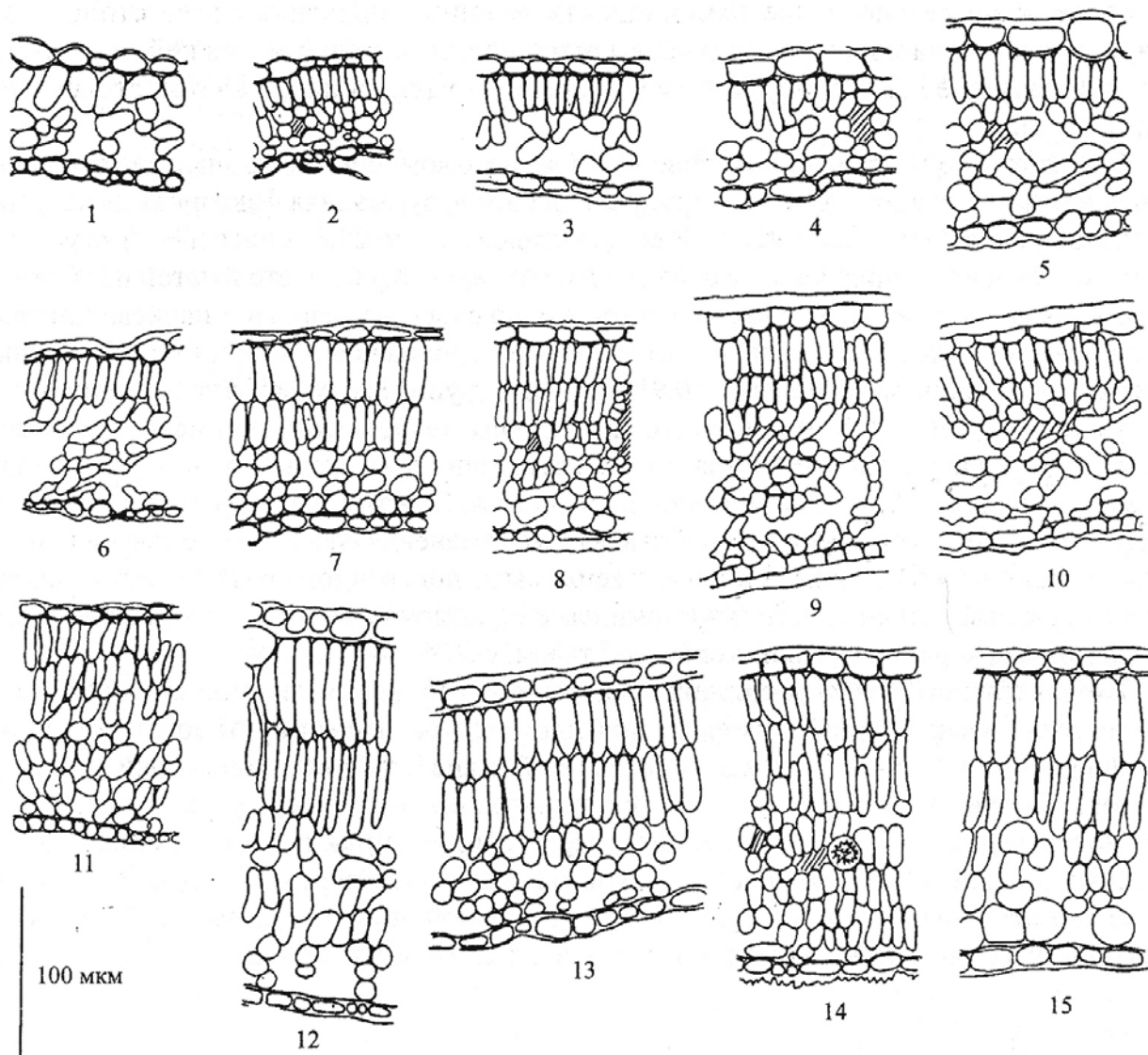


Рис. 1. Поперечные срезы листьев древесных растений Южного Зауралья

1 — *Ribes hispidulum*, 2 — *Rubus melanolasius*, 3 — *Tilia cordata*, 4 — *Lonicera xylosteum*, 5 — *Betula pubescens*, 6 — *Crataegus sanguinea*, 7 — *Salix rosmarinifolia*, 8 — *S. triandra*, 9 — *Cerasus fruticosa*, 10 — *Cotoneaster melanocarpus*, 11 — *Spiraea crenata*, 12 — *Populus nigra*, 13 — *P. alba*, 14 — *Salix alba*, 15 — *S. pentandra*.

Средний уровень изменчивости рассмотренных признаков составляет 50%. Согласно классификации, предложенной С. А. Мамаевым [5], очень низкий уровень изменчивости ( $cv < 7\%$ ) у изученных нами видов характерен для числа антиклинальных делений клеток в покровных тканях листа, средний (13–20%) — для числа слоев мезофилла и удлиненности клеток палисадной ткани, повышенный (21–30%) — для числа слоев губчатой ткани, высоты клеток палисадной ткани, коэффициента палисадности и устьичного индекса, высокий (31–40%) — для толщины пластинки, высоты клеток губчатой ткани, длины устьиц и удельного веса в черешке сосудисто-волокнистых пучков. Остальные признаки демонстрируют очень высокий уровень изменчивости ( $cv > 40\%$ ).

Сопоставление коэффициентов вариации одноименных признаков листа древесных растений Южного Зауралья и Северо-Запада европейской части России (данные взяты из работы [1]) обнаружило близость их средних значений (соответственно, 43,7 и 38,2%). При этом ряд признаков существенно различается в двух регионах по величине  $cv$  (~ на 10% и более, т. е. на величину интервалов в классификации С. А. Мамаева).

В Зауралье значительно выше изменчивость толщины пластинки и ее столбчатой ткани, а также числа слоев последней, размера клеток верхней и нижней эпидермы, плотности размещения устьиц, на Северо-Западе — удлиненности клеток столбчатой ткани (рис. 2).

Систематизация исходного материала с помощью компонентного анализа позволила выявить и интерпретировать четыре группы признаков, суммарная факторная дисперсия которых составила 76,9% (см. табл. 1). В состав первой из них (28,1% дисперсии) на уровне связи  $r \geq 0,5$  входит 10 признаков: толщина пластинки, мезофилла, столбчатой и губчатой тканей, а также высота слагающих их клеток, число слоев мезофилла и палисадной ткани, удлиненность клеток последней, относительная проводящая поверхность. Признак-индикатор — толщина мезофилла ( $r = 0,918$ ). Данная группа характеризует толщину мезофилла и степень развития слагающих его тканей. Чем толще пластинка листа, тем толще мезофилл, его палисадная и губчатая ткани. Утолщение происходит за счет увеличения как числа слоев, так и высоты составляющих их клеток. При этом клетки столбчатой ткани приобретают более вытянутую форму. Отмеченные изменения сочетаются с уменьшением отношения площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Говоря об участии разных тканей пластинки в комплексе  $F_1$ , следует отметить, что сильнее с ним скоррелированы характеристики столбчатой ткани, слабее — губчатой.

Вторая группа (20,9% факторной дисперсии) объединяет удлиненность пластинки, признаки ее покровных тканей (размер клеток, плотность размещения устьиц, их величину) и мезофилла (число слоев палисадной и губчатой тканей, толщину последней и размер ее клеток, коэффициент палисадности). Признак-индикатор — число устьиц на единице поверхности листа ( $r = -0,791$ ). Комплекс характеризует, прежде всего, размер клеток покровных тканей пластинки листа. Учитывая знак связи перечисленных признаков с  $F_2$ , можно отметить, что у листьев с крупноклеточной эпидермой, несущей крупные, разреженно расположенные устьица, в мезофилле снижен коэффициент палисадности,

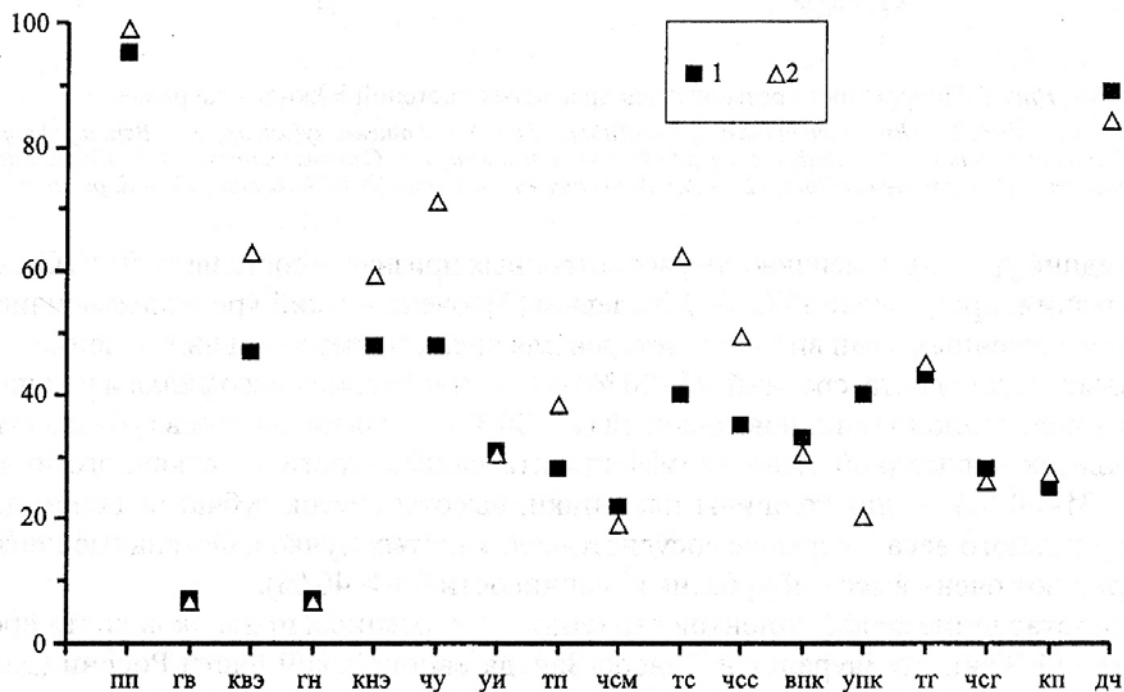


Рис. 2. Изменчивость признаков строения листьев древесных растений Северо-Запада европейской части России (1) и Южного Зауралья (2)

По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — коэффициенты вариации. Обозначения признаков те же, что и в табл. 1.

а губчатая ткань толстая, многослойная и сложена крупными клетками. Пластинка с таким строением покровных тканей и мезофилла обладает слабо удлиненной формой. Напротив, удлиненная форма пластинки сочетается с мелкоклеточной эпидермой, несущей плотно лежащие мелкие устьица, и мезофиллом, обладающим высоким коэффициентом палисадности и слабее, чем в первом случае, развитой губчатой тканью: она здесь тоньше, малослойнее и сложена более мелкими клетками.

В третью группу (17,9 % факторной дисперсии) входят на обозначенном уровне связи площадь пластинки листа, число антиклинальных делений клеток в ее эпидерме, длина и толщина черешка, площадь ксилемы на его поперечном срезе. Признак-индикатор — число генераций клеток в верхней эпидерме ( $r = -0,884$ ). Данная группа признаков характеризует размер пластинки листа. Последний определяется главным образом числом клеток. Чем больше в эпидерме насчитывается клеток, тем пластинка крупнее, длиннее и толще черешок, большую площадь поперечного сечения которого занимает ксилема. Напротив, снижение числа клеточных делений приводит к уменьшению пластинки листа и его черешка, ослаблению развития в нем водопроводящей ткани.

Четвертая группа (10 % факторной дисперсии) включает в свой состав на уровне  $r \geq 0,5$  толщину черешка, удельный вес сосудисто-волокнистых пучков и площадь ксилемы на его поперечном срезе, а также устьичный индекс (признак-индикатор,  $r = -0,764$ ). Сильно развитая ксилема в черешке сочетается с высоким устьичным индексом. Такая комбинация характерна для листьев с толстым черешком, высокий удельный вес в котором приходится на долю коровой части. В свою очередь слабо развитая ксилема наблюдается у листьев с пониженным устьичным индексом. Оба эти признака описывают структуры, участвующие в осуществлении водного транспорта.

В наибольшей степени особенности флоры лесостепного Зауралья отражает строение листьев, описываемое первой и третьей группами признаков. В предложенной Н. И. Науменко [7] схеме географических элементов флоры данного региона выделено 6 хорологических групп. Рассматриваемые нами виды относятся к трем из них: бореальной, объединяющей «умеренно-северные» элементы; степной («южной»), включающей виды с ареалами в пределах степной, полупустынной и пустынной областей Евразии; и палеарктической, с видами, которые широко распространены в умеренных широтах Евразии, но нередко проникают в субтропики Старого Света. Распределение видов в факторном пространстве по величине пластинки листа ( $F_3$ ), степени развития мезофилла и слагающих его тканей ( $F_1$ ) показано на рис. 3. Они занимают в нем три более или менее обособленные области, соответствующие трем названным выше хорологическим группам.

Для листьев основной массы бореальных видов характерна наиболее крупная и, одновременно, тонкая и малослойная в рассматриваемой выборке пластинка, в которой слабо развиты ткани мезофилла, прежде всего — его столбчатая ткань (см. рис. 3; 1, 1–8).

Пластинка степных видов мельче (см. рис. 3). В ее покровных тканях сокращено число клеточных генераций. При этом она толще, чем у бореальных видов, насчитывает больше слоев мезофилла и обладает, прежде всего, сильнее развитой столбчатой тканью (рис. 1, 9–11). Черешок у такого листа короче, тоньше, со слабее развитой ксилемой. По сравнению с бореальными видами у них сокращено отношение площади транспирационной поверхности (площади пластинки) к водопроводящей (площади ксилемы на поперечном срезе черешка).

У палеарктических видов, в отличие от большинства бореальных и подобно степным видам, увеличена толщина пластинки, мезофилла и его тканей, преимущественно — столбчатой (см. рис. 3; 1, 12–14). Усиление слойности мезофилла и степени развития его столбчатой

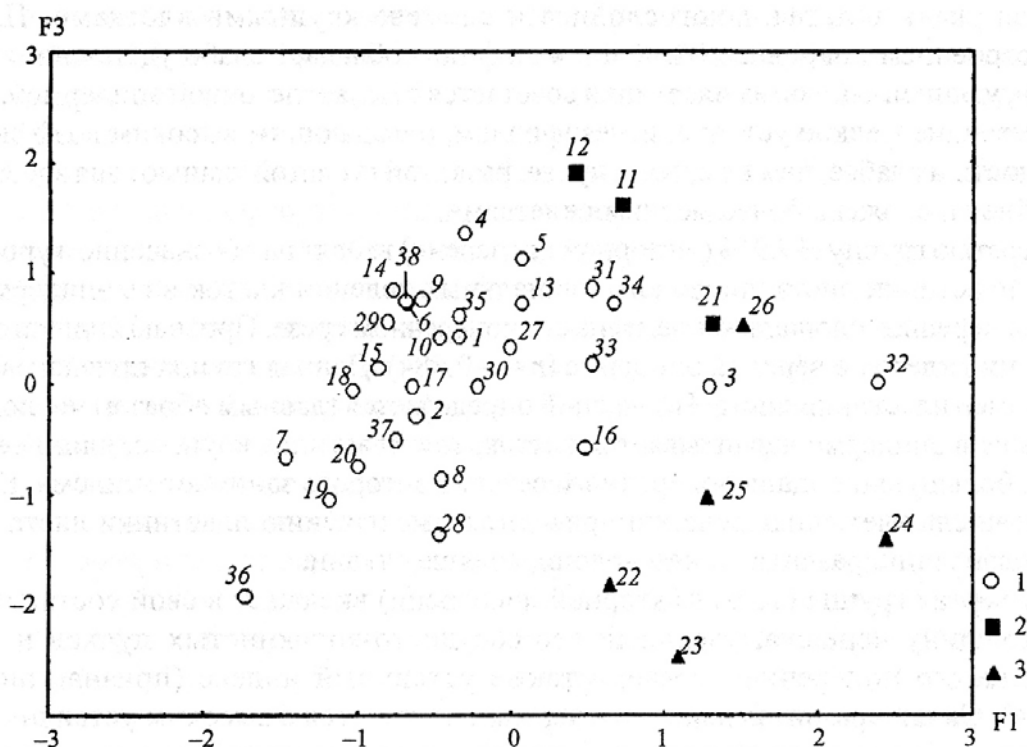


Рис. 3. Распределение видов различных хорологических групп по величине пластинки листа (F3) и строению мезофилла (F1)

Хорологические группы: 1 — бореальная, 2 — степная, 3 — палеарктическая. Здесь и на рис. 4 нумерация видов приведена в соответствии со списком на с.68.

ткани не сопровождается в большинстве случаев редукцией пластинки. Исключение составляет только *Salix alba*. В этой группе отмечается сокращение транспирационной поверхности относительно проводящей.

Н. И. Науменко [7] приведены данные по видовому составу 44 локальных флор, исследованных на территории Южного Зауралья. Согласно им 14 рассмотренных в данной работе видов представлены во всех локальных флорах (рис. 4). Среди них 11 бореальных видов (3 — *Betula pendula*, 5 — *B. pubescens*, 13 — *Crataegus sanguinea*, 17 — *Rosa majalis*, 27 — *Salix bebbiana*, 28 — *S. caprea*, 29 — *S. cinerea*, 30 — *S. dasyclados*, 33 — *S. rosmarinifolia*, 34 — *S. triandra*, 35 — *S. viminalis*), 2 лесостепных (12 — *Cotoneaster melanocarpus*, 21 — *Spiraea crenata*) и один палеарктический (25 — *Populus tremula*). Часть бореальных видов, напротив, имеет здесь границы ареалов: 1 — *Alnus glutinosa*, 2 — *A. incana*, 6 — *Lonicera xylosteum*, 7 — *Ribes hispidulum*, 19 — *R. melanolasius*, 20 — *Sorbus aucuparia*, 31 — *Salix myrsinifolia*, 36 — *Sambucus sibirica*, 37 — *Tilia cordata*. Оценим структурные особенности листьев этих двух групп бореальных видов.

Бореальные представители флоры занимают в факторном пространстве область, имеющую вид вытянутого облака (см. рис. 3). Из него явно выпадает только *Salix pentandra*, для листьев которой свойственна одна из наиболее толстых среди изученных растений пластинка листа, имеющая многослойный мезофилл, гиподерму и хорошо развитую столбчатую ткань (рис. 1, 15). Виды, которые встречаются во всех локальных флорах, тяготеют к верхней части облака, где соседствуют с лесостепными древесными растениями (см. рис. 4). Исключение составляет *Salix caprea*, обладающая необычно крупной для этой группы видов пластинкой (около 110 см<sup>2</sup>). В свою очередь большинство обладателей границ ареалов в лесостепном Зауралье занимают нижнюю часть облака. Ближе к его к центру смещены *Alnus glutinosa*



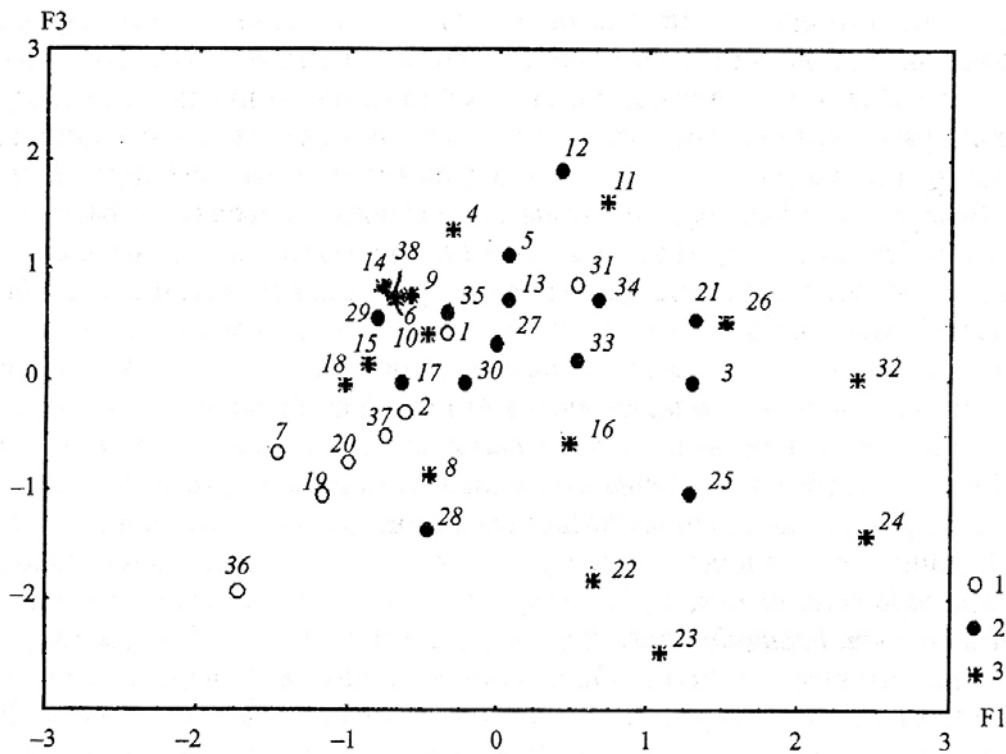


Рис. 4. Распределение видов разной встречаемости на территории Южного Зауралья по величине пластинки листа (F3) и строению мезофилла (F1)

1 — бореальные виды, имеющие границы ареалов в Южном Зауралье; 2 — виды, встречающиеся во всех локальных флорах, 3 — виды, встречающиеся в части локальных флор.

и *Lonicera xylosteum*. Резко уклоняется от рассматриваемой группы видов только *Salix myrsinifolia*. Ива мирзинолистная является, по оценке А. К. Скворцова [11], наиболее изменчивой и многоликкой из всех европейских ив. Повышенная изменчивость касается, в частности листьев, например их опушения. В данном случае лист *S. myrsinifolia* мелкий ( $\sim 9 \text{ см}^2$ ), редко опушенный (15 трихом на  $1 \text{ мм}^2$ ), с мезофиллом умеренной слойности (5 слоев), обладающим очень высоким коэффициентом палисадности ( $> 64 \%$ ) при двуслойной столбчатой ткани. По первому и третьему комплексам признаков вид занимает промежуточное положение между широко распространенными бореальными и лесостепными видами (см. рис. 4).

Основываясь на средних данных, можно выделить следующие наиболее характерные черты строения листа в каждой из рассмотренных групп видов. Пластинка листьев, обнаруженных во всех локальных флорах Южного Зауралья бореальных видов средних размеров (ее площадь  $32,2 \pm 3,9 \text{ см}^2$ ), очень тонкая ( $104,9 \pm 4,5 \text{ мкм}$ ), с мезофиллом умеренной слойности ( $5,3 \pm 0,1$  слоя), насчитывающим мало слоев столбчатой ткани ( $1,64 \pm 0,08$  слоя) (см. рис. 1, 5–8). Отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка оставляет  $(83,0 \pm 3,0) \cdot 10^3$ . В свою очередь пластинка листьев у представителей флоры, имеющих границы ареалов на данной территории, средних размеров ( $103,5 \pm 13,1 \text{ см}^2$ ), чрезвычайно тонкая ( $91,3 \pm 2,7 \text{ мкм}$ ), с малослойным мезофиллом ( $4,2 \pm 0,1$  слоя) и его столбчатой тканью ( $1,22 \pm 0,06$  слоя) (см. рис. 1, 1–4). Относительная проводящая поверхность составляет  $(128,0 \pm 10,0) \cdot 10^3$ .

Приведенные материалы свидетельствуют о наличии определенной связи между пределами распространения бореальных видов и особенностями строения их листьев. Ее, вероятно, не следует преувеличивать, придавая жесткий причинно-следственный характер. В самом деле, *Salix myrsinifolia*, как было показано выше, занимает в факторном пространстве



первого и третьего комплексов признаков промежуточное положение между широко распространенными бореальными и лесостепными видами. Ива мирзинолистная также широко распространена. Она встречается в 33 локальных флорах, но не проникает в полосу перехода от лесостепи к разнотравно-дерновинно-злаковым степям, расположенную южнее 54°40' [7]. Зато в четырех из семи локальных флор этой полосы встречается *Ribes hispidulum* (всего вид отмечен в 34 локальных флорах), хотя он имеет мало подходящее такому распространению строение листа (см. рис. 1, 1). И тем не менее не только границы ареалов, но и наиболее ограниченное распространение на данной территории демонстрируют те виды бореальной хорологической группы, у которых крупная пластинка (исключение — *Lonicera xylosteum*, площадь пластинки которой составляет немногим более 30 см<sup>2</sup>) сочетается с небольшой ее толщиной, малослойностью мезофилла и его столбчатой ткани. *Tilia cordata* встречается в 4, *Lonicera xylosteum* — 8, *Alnus incana* и *Sorbus aucuparia* — 9, *Rubus melanolasius* — в 14 локальных флорах. (Данные по *Sambucus sibirica* отсутствуют).

В свете приведенных данных представляет интерес сопоставление листьев у представителей одних и тех же видов, но растущих в разных природных зонах. Оно было проведено на примере *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Betula pubescens*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum*, *Frangula alnus*, *Rhamnus cathartica*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Tilia cordata*, произрастающих на Северо-Западе европейской части России и в Южном Зауралье. Исходные данные по образцам с Северо-Запада любезно предоставлены Б. Р. Васильевым. Подчеркнем, что сбор материала и изготовление препаратов проводились в обоих исследованиях по одним и тем же методикам.

Использование компонентного анализа позволило выявить и интерпретировать четыре группы признаков, суммарная факторная дисперсия которых составила 77,9 % (табл. 2). Первая из них объединяет на уровне связи  $r \geq 0,5$  семь признаков, которые характеризуют строение эпидермы (число генераций клеток в верхней эпидерме, размер клеток верхней и нижней эпидермы, плотность размещения устьиц), степень развития палисадной ткани (число слоев палисадной ткани, коэффициент палисадности), площадь ксилемы на поперечном срезе черешка. Признак-индикатор — число клеток на единице поверхности нижней эпидермы ( $r = -0,827$ ). Для листьев с эпидермой, сложенной большим числом мелких клеток и плотным размещением в ней устьиц, характерно усиленное развитие в мезофилле столбчатой ткани, а в черешке — ксилемы. Сокращение числа генераций клеток в эпидерме, ее крупноклеточность и разреженное размещение устьиц коррелируют с ослаблением в мезофилле степени развития столбчатой ткани, а в черешке — ксилемы.

Таблица 2

**Факторная структура изменчивости признаков строения листа древесных растений Южного Зауралья и Ленинградской области**

Признак	F1	F2	F3	F4
1	2	3	4	5
пп	396	-478	-608	067
гв	772	-416	-149	285
квэ	800	-045	490	083
кнэ	827	-259	411	-162
чу	785	001	-080	-502
уи	126	426	-650	-493
1	2	3	4	5

1	2	3	4	5
тп	-176	737	-036	-123
чсм	-028	412	407	-294
чсс	533	680	-041	006
кп	736	386	-068	-099
пкс	512	436	-295	641
опп	029	-764	-123	-378
FD, %	31,9	22,9	12,5	10,6

Вторая группа признаков включает на обозначенном уровне связи толщину пластинки листа, число слоев палисадной ткани, относительную проводящую поверхность. Признак-индикатор — относительная проводящая поверхность ( $r = -0,764$ ). У листьев с толстой пластинкой листа, мезофилл которой насчитывает большое число слоев столбчатой ткани, наблюдается пониженное отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Уменьшение толщины пластинки и снижение слойности ее столбчатой ткани сопровождается увеличением указанного выше отношения.

В третью группу признаков входят соединенные положительной связью площадь пластинки листа и устьичный индекс (признак-индикатор,  $r = -0,65$ ). Четвертая группа признаков охватывает на уровне  $r \geq 0,5$  площадь ксилемы на поперечном срезе черешка (признак-индикатор,  $r = 0,641$ ) и число устьиц на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности листа. Чем слабее развита ксилема в черешке, тем выше плотность размещения устьиц в покровной ткани пластинки. Напротив, чем больше объем ксилемы в черешке, тем меньше насчитывается устьиц на единице поверхности эпидермы.

Одинаковые по своему характеру различия между образцами с Северо-Запада европейской части России и лесостепного Зауралья выявлены по второму комплексу признаков (рис. 5). Для листьев всех 13 видов, собранных на Северо-Западе характерна более толстая пластинка, насчитывающая большее число слоев столбчатой ткани, а также пониженное отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Соответственно, у зауральских представителей одноименных видов листовая пластинка тоньше, содержит меньше слоев столбчатой ткани, а соотношение площадей пластинки и ксилемы выше, чем на Северо-Западе.

**Обсуждение результатов.** Проведенное исследование показало, что для древесных растений лесостепного Зауралья наиболее характерен простой цельный лист средних размеров (71 % видов) с чрезвычайно тонкой или очень тонкой пластинкой (84 %). Ее мезофилл умеренной слойности (53 %), в подавляющем большинстве случаев дорсовентрального типа, с одно-двуслойной столбчатой тканью. Лист, за редким исключением, гипостоматный. Он, как правило, не опушен. Строение эпидермы носит менее определенный характер. Во флоре Южного Зауралья практически в равной мере представлены виды с очень мелкоклеточной, мелкоклеточной, сложенной клетками средних размеров и крупноклеточной эпидермой. Это относится и к плотности размещения устьиц на единице поверхности листа.

Уровень межвидовой изменчивости листьев древесных растений Южного Зауралья относительно высок (84 % изученных признаков имеют повышенные — очень высокие значения коэффициентов вариации). При всем разнообразии данного органа виды распадаются по его строению на три более или менее обособленные группы, которые соответствуют бореальной, степной и палеарктической хорологическим группам. Последние

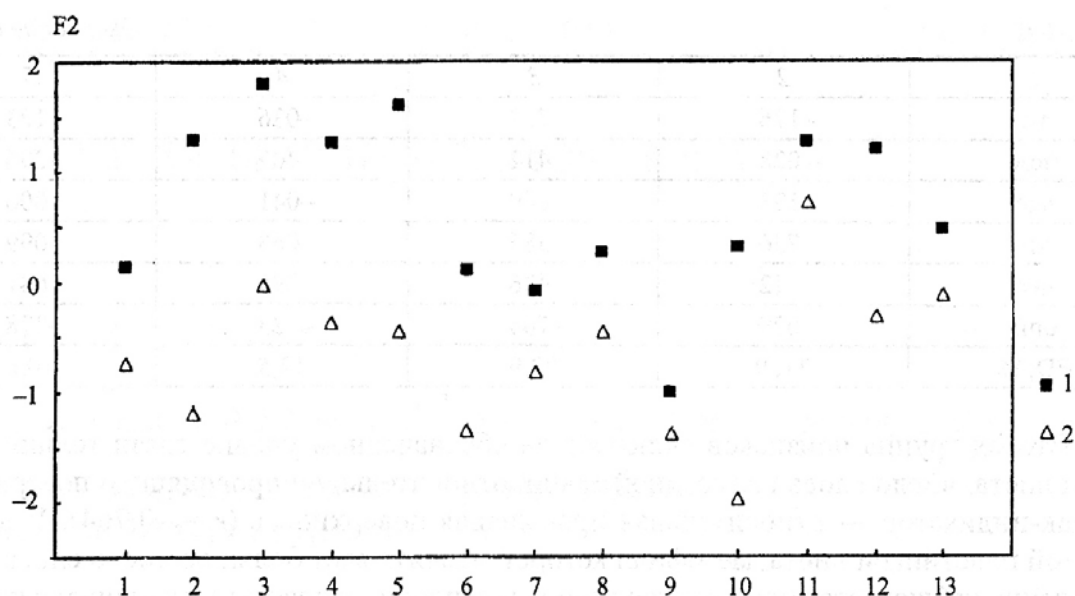


Рис. 5. Сопоставление листьев одноименных видов древесных растений Северо-Запада европейской части России (1) и Южного Зауралья (2) по толщине пластинки, слоистости ее палисадной ткани и относительной проводящей поверхности (F2)

1 — *Alnus incana*, 2 — *A. glutinosa*, 3 — *Betula pubescens*, 4 — *Lonicera xylosteum*, 5 — *Viburnum opulus*, 6 — *Ribes nigrum*, 7 — *Frangula alnus*, 8 — *Rhamnus cathartica*, 9 — *Rubus idaeus*, 10 — *Sorbus aucuparia*, 11 — *Populus tremula*, 12 — *Salix caprea*, 13 — *Tilia cordata*.

различаются между собой по комплексам признаков, характеризующим величину листа, строение мезофилла, значение относительной проводящей поверхности. Виды в пределах каждой из групп демонстрируют определенное сходство по перечисленным признакам.

Степень проявления этих признаков коррелирует и с представленностью изученных видов древесных растений во флоре региона. Так, границы ареалов на данной территории отмечаются у бореальных видов, для которых характерны крупные листья, обладающие тонкой малослойной пластинкой со слабо развитой столбчатой тканью и большим значением отношения площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка. Не у всех видов, демонстрирующих пределы распространения в Зауралье, данный набор признаков выражен одинаково. Учитывая множественность факторов, которым приписывается та или иная роль в определении границ ареалов, этого и не следовало ожидать. Исключений, однако, немного. Уменьшение размеров листа, увеличение толщины пластинки и слоистости ее мезофилла, усиление развития в нем столбчатой ткани, снижение отношения площади пластинки к площади ксилемы в черешке — черты, типичные для листьев видов, представленных во всех или большей части локальных флор Южного Зауралья.

Среди совокупности факторов, ограничивающих развитие леса в степях, выделяют недостаток осадков при усиленном испарении [4]. В лесостепи — природной зоне, переходной между лесной и степной зонами — прежде всего обрываются ареалы древесных растений с наиболее мезоморфным строением листьев. Для последних характерно, в частности, значительное преобладание транспирационной поверхности (площади пластинки) над водопрводящей (площадь ксилемы на поперечном срезе черешка) — сочетание, способствующее развитию в них водного дефицита.

Сопоставление листьев одноименных видов с Северо-Запада европейской части России и Южного Зауралья показало, что в Зауралье они имеют более тонкую пластинку, слабее развитую столбчатую ткань, большее значение соотношения площадей пластинки

и ксилемы. В лесостепной области усиливаются, таким образом, черты строения листа, которые свойственны видам, находящимся здесь на пределе распространения. К такому результату надо относиться с определенной осторожностью. Исходные данные по Северо-Западу и Зауралью были получены разными исследователями, что не исключает наличия некой индивидуальной погрешности. Но, возможно, ему есть и другое объяснение.

Листопадный лес умеренной зоны формировался на основе субтропической флоры. Низкие зимние температуры обусловили переход древесных растений к листопадности, а короткий период роста и жизни листа определил появление у него признаков, которые принято называть мезоморфными: уменьшены толщина пластинки, число слоев мезофилла и его столбчатой ткани и др. [1]. В ряде случаев происходило упрощение тканевой организации листа [9]. В ходе изучения листьев древесных растений различных климатических зон выявлена прямая зависимость толщины пластинки и числа слоев ее мезофилла от средней месячной температуры января: чем ниже температура, тем тоньше и малослойнее пластинка [1]. В связи с этим важно отметить, что черты редукции в строении листьев растений Южного Зауралья наблюдаются в условиях более низких зимних температур по сравнению с Северо-Западом европейской части России. Возрастающая мезоморфность листьев не характерна, однако, как показало данное исследование, для широко распространенных в лесостепной зоне растений и мало соответствует складывающимся на ее протяжении условиям водного режима.

## Summary

*Pautov A. A., Kukushkina E. Yu., Vasilieva V. A., Krylova E. G., Pautova I. A.* Leaf structure in woody plants of Zauralye woody steppe.

The work contains information about structure, variability, correlations between leaf characters in 38 species of South Zauralye woody plants. Species of every geographic element of the flora are shown to have specific leaf structure characters. Correlation between the occurrence of woody plants in the woody steppe zone and their leaf structure: size, mesophyll structure, value of the relative conductive surface (the ratio between the leaf blade area and xylem area at the petiole transverse section) is revealed. The problem of the role of the leaf structural features in the limitation of plants dispersal within the investigated territory is discussed.

## Литература

1. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988.
2. Григорчук Е. В. Неблагоприятные явления природы // Агроклиматические ресурсы Курганской области. Л., 1977.
3. Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М., 1976.
4. Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л. 1940.
5. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972.
6. Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. М., 1977.
7. Науменко Н. И. Флора Южного Зауралья: Докт. дис. СПб., 2003. 811 с.
8. Никитин В. В. Природные условия Западно-Сибирской лесостепи. Обзор Курганского округа в естественно-историческом, административном и хозяйственном отношении // Труды Биол. НИИ Пермского ун-та. 1933. Т. 5. С. 19–32.
9. Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. СПб., 2002.
10. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960.
11. Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968.
12. Фельдман Я. И. Климат Северного Казахстана // Природное районирование Северного Казахстана. М.; Л. 1960.
13. Халевицкая Г. С. Основные климатические особенности // Агроклиматические ресурсы Курганской области. Л., 1977.
14. Wolfe J. A. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages // U. S. Geol. Surv. Bull. 1993. Vol. 2040.