

© А. А. Паутов,¹ О. В. Яковлева,^{1,2}
Ю. В. Гордиенко¹

О СХОДСТВЕ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *FLACOURTIACEAE* И *SALICACEAE*

A. A. PAUTOV, O. V. YAKOVLEVA, YU. V. GORDIENKO. ON SIMILARITY OF THE LEAF EPIDERMIS
STRUCTURE IN REPRESENTATIVES OF *FLACOURTIACEAE* AND *SALICACEAE*

¹ С.-Петербургский государственный университет, кафедра ботаники
199034 С.-Петербург, Университетская набережная, 7/9
E-mail: irina@IP3972.spb.edu

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: olga@KD1537.spb.edu
Поступила 31. 05. 2002

Изучено развитие эпидермы листа *Idesia polycarpa* (*Flacourtiaceae*). Полученные данные сопоставлены с материалами по строению покровной ткани листа у 4 видов рода *Populus* (*Salicaceae*), относящихся к секц. *Leucoides*. Показано, что в строении эпидермы идезии и тополей этой секции есть ряд общих черт: паразитный тип устьичного аппарата, складчатый микрорельеф поверхности в зоне устьиц, наличие одно- и многоклеточных кроющих трихом, а также папилл и др. Установлено, что папиллы тополей являются редуцированным вариантом папилл, характерных для идезии. Результаты исследования согласуются с представлениями о близости ивовых и флакуртиевых.

Ключевые слова: *Flacourtiaceae*, *Salicaceae*, эпидерма листа, папиллы, трихомы.

В литературе высказывались различные, порой существенно различающиеся, суждения о положении сем. *Salicaceae* в системе цветковых растений (см., например, обзор: Гроссгейм, 1966). Ряд авторов вслед за Н. Hallier (1908) сближают сем. *Salicaceae* с сем. *Flacourtiaceae*, в частности с монотипным родом *Idesia* (Takhtajan, 1997). В пользу такого родства свидетельствуют морфология листьев, данные по анатомии древесины (Гзырян, 1952), строению пыльцы (Keating, 1973) и др. В то же время эпидерма листа *Idesia polycarpa* Maxim. несет многоклеточные трихомы и крупные, соединенные перемычками, головчатые папиллы, которые не отмечены у ивовых (Гольшева, 1975; Metcalfe, Chalk, 1979).

Папиллозность эпидермы описана из флакуртиевых только у *I. polycarpa*. У других изученных видов этого семейства она не обнаружена. Не исключено, что и среди ивовых упомянутые структуры встречаются лишь у единичных представителей. Исходя из предположения о родстве двух семейств, таких представителей следует прежде всего искать среди архаичных групп, хотя в силу явлений гетеробатмии это могут быть и достаточно продвинутые формы. Наиболее вероятными претендентами на эту роль являются крупнолистные тополя (секц. *Leucoides* Spach). Они близки по морфологии листа к идезии и, как и пустынные тополя (секц. *Turanga* Bunge), наименее продвинуты по признакам генеративной сферы (Камелин, 1973).

Данная работа посвящена изучению эпидермы листа идезии и ряда крупнолистных тополей, поиску особенностей ее строения, общих для ивовых и флакуртиевых.

Материал и методика

Изучено строение эпидермы у формирующихся и закончивших рост листьев *Idesia polycarpa*, а также сформированных листьев тополей, относящихся к секц. *Leucoides*: *Populus ciliata* Wall. ex Royle, *P. heterophylla* L., *P. lasiocarpa* Oliv., *P. wilsonii* Schneid. Листья идезии были собраны в Батумском ботаническом саду и оранжереях Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН РАН, С.-Петербург). Для анализа эпидермы тополей использованы гербарные образцы (LE).

Фрагменты листовой пластинки, взятые из ее средней части между главной жилкой и краем листа, просветляли в жавелевой воде (Прозина, 1960). Измерения, оценивающие размер клеток и их количество на единице поверхности листа, проведены по рисункам, изготовленным с помощью рисовального аппарата РА-6. Обозначения степени проявления количественных показателей взяты из работы Б. Р. Васильева (1988).

Строение поверхности листьев изучено на сканирующем электронном микроскопе JSM-35. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, помещали в смесь изоамилацетата и спирта, затем в изоамилацетат. Образцы из изоамилацетата высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики и напыляли золотом.

Для трансмиссионной электронной микроскопии фиксацию материала проводили в 3%-м растворе глutarового альдегида в фосфатном буфере с постфиксацией в 2%-м растворе OsO₄. После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов его заключали в смесь эпона и аралдита. Срезы изготовлены на ультратоме Ultracut-E. Полученные срезы контрастировали раствором цитрата свинца. Микрофотографии сделаны на электронном микроскопе Telsa BS-500.

Результаты

Листья идезии гипостоматные. Верхняя эпидерма состоит из клеток средних размеров (~ 1000 клеток на 1 мм²). Их антиклинальные стенки слабо извилистые. Клетки имеют складчатый рельеф поверхности. Складки образованы выростами клеточной стенки, которые покрыты кутикулой.

Нижняя эпидерма сложена клетками средних размеров (~ 2000 клеток на 1 мм²). Устьичный индекс малый, около 10%. На 1 мм² насчитывается среднее число устьиц (> 200). Они, как правило, парацитного типа. Реже каждая или одна из замыкающих клеток граничит не с одной, а с большим числом побочных клеток, чаще двумя. Подобные устьица, вероятно, можно определить как переходные между парацитным и латероцитным типами. Изредка встречаются близкие по структуре к актиноцитным устьица. М. Д. Голышева (1975) наблюдала у идезии также аномоцитные, очень редко анизоцитные и сходные с тетрацитными устьица. В эпидерме формируются 1- и 2—3-клеточные кроющие трихомы.

Основные клетки нижней эпидермы образуют папиллы (табл. I, 1, 2). Их нет на замыкающих и побочных клетках. Они также отсутствуют или не полностью сформированы на клетках, расположенных над крупными жилками. Сформированная папилла состоит из ножки и расширенной верхней части — головки. Последняя обычно имеет округлую форму. Исключение составляют головки папилл, окружающих большую часть устьиц. Они, как правило, вытянуты в сторону устьичной щели. Такие папиллы могут смыкаться и полностью прикрывать расположенные под ними устьица (табл. I, 2). На долю папиллы приходится ~50 % наружной поверхности основной клетки эпидермы и ~20% ее общего объема. Клетки эпидермы, включая папиллы, имеют складчатый рельеф поверхности. Складки образованы выростами клеточной стенки, которые покрыты кутикулой. Степень участия стенки в этих образованиях зависит от их величины. Наряду с простыми головки папилл несут более или менее разветвленные выросты стенки (табл. I, 4). Папиллы соединены друг с другом перемычками, которые отсутствуют над устьицами. В середине перемычки проходят фрагменты клеточной стенки, которые окружены кутикулой (табл. I, 3).

Изучение развития покровной ткани листа идезии показало, что начало папиллообразования характеризуется изменением направления роста эпидермальных клеток. Они растягиваются не только в плоскости пластинки, но и перпендикулярно ей. Это не касается материнских клеток устьиц и возникающих из них замыкающих и побочных клеток, которые лежат в «углублениях», ниже общей поверхности листа (табл. II, 1, 2). Вместе с этим часть побочных клеток растягивается одинаково с

основными клетками. Такие побочные клетки нередко расположены парами (табл. II, 2). Следует также отметить, что, хотя на побочных клетках в сформированной эпидерме отсутствуют папиллы, иногда эти клетки несут образования, напоминающие поверхность головок крайне редуцированных папилл (табл. II, 8). Приведенные данные свидетельствуют в пользу того, что у части устьиц побочные клетки имеют разное происхождение. Они могут возникать как из одних с замыкающими клетками стоматоцитов, так и из соседних эпидермальных клеток. Этот вывод несколько отличается от представлений об онтогенетическом единстве устьичного аппарата идезии (Гольшева, 1975). Подчеркнем, что сказанное относится ко второму этапу дифференциации устьиц. Первый этап завершается до начала папиллообразования. Именно среди возникших на нем устьиц были отмечены устьица, близкие по структуре к актиноцитным.

Постепенно наружные стенки основных клеток приобретают куполообразную форму. Их поверхность имеет складчатый характер (табл. II, 3—5). По мере дальнейшего увеличения папиллы в ней выделяются ножка и головка. Ножка несет мощные продольные ребра, головка — значительно более мелкие извилистые, плотно упакованные складки (табл. II, 6). Ребра избегают на поверхность клетки и расходятся в стороны, объединяясь с ребрами папилл части соседних клеток (табл. II, 5). Такие общие ребра растягиваются вместе с увеличивающимися папиллами и обычно отрываются от поверхности, принимая вид перемычек (табл. II, 7).

Листья изученных крупнолистных тополей гипостоматные. Верхняя эпидерма *Populus heterophylla*, *P. wilsonii*, *P. lasiocarpa* сложена клетками средних размеров (1000—1500 клеток на 1 мм²), у *P. ciliata* — мелкоклеточная (> 2000 клеток). Нижняя эпидерма *P. heterophylla* образована клетками средних размеров (< 2000 клеток), у остальных видов — мелкоклеточная (~ 2500—3500).

Устьичный индекс малый (7—10%), у *P. lasiocarpa* — средний (12%). На 1 мм² нижней эпидермы у *P. heterophylla* насчитывается мало (125), *P. wilsonii* — среднее число (> 150), *P. lasiocarpa* и *P. ciliata* — много (> 250) устьиц. Они, как правило, парацитного типа. Реже замыкающие клетки граничат не с одной, а с двумя побочными клетками. Иногда встречаются устьица, сходные с актиноцитными. Эпидерма *P. ciliata* несет одноклеточные, а *P. lasiocarpa* — многоклеточные, состоящие из 4—6 клеток, кроющие трихомы. Основания волосков постоянно встречаются и в эпидерме *P. wilsonii*.

Антиклинальные стенки основных клеток прямые, изогнутые или слабо извилистые. Эти клетки формируют у *P. heterophylla* и *P. wilsonii* папиллы (табл. I, 5—8). У первого вида папиллы несут продольные ребра, избегающие на поверхность (табл. I, 7). Отдельные папиллы соединены друг с другом складками. Складчатый микрорельеф поверхности в большей или меньшей степени развит возле устьиц. У *P. wilsonii* такой рельеф поверхности как самих клеток эпидермы, так и их папилл выражен слабее. Тем не менее отдельные папиллы здесь также соединены друг с другом (табл. I, 8).

Обсуждение

Сравнение эпидермы пластинки листа идезии и крупнолистных тополей показывает, что в строении этой ткани у изученных видов есть целый ряд общих черт. К их числу относятся: наличие папилл и многоклеточных трихом, складчатый микрорельеф поверхности возле устьиц, определенное сходство в организации устьичного аппарата. Хотя спектр стоматоципов у идезии шире, чем у крупнолистных тополей, у всех них преобладают парацитные устьица и встречаются переходные между парацитными и латероцитными, а также близкие к актиноцитным. Близки они и по ряду количественных показателей, характеризующих размеры слагающих покровные ткани клеток, плотность размещения устьиц, устьичный индекс. Более того, сопоставление строения эпидермы тополей с различными этапами развития этой ткани у идезии показывают, что папиллы тополей, скорее всего, следует рассматривать как

редуцированный вариант того типа папилл, который характерен для идезии. Так, папиллы *P. wilsonii* (табл. I, 8) и *P. heterophylla* (табл. I, 7) сходны соответственно с формирующимися папиллами *I. polycarpa* (табл. II, 4, 6). У названных видов тополей между папиллами образуются соединяющие их складки поверхности. Эту стадию проходят в своем развитии и папиллы *I. polycarpa* (табл. II, 5).

Таким образом, полученные результаты согласуются с данными, свидетельствующими о близости ивовых и флакуртиевых. В то же время отмеченное сходство не следует переоценивать. Общие для ивовых и флакуртиевых структуры встречаются и в других, далеких от них в систематическом отношении группах растений. Например, папиллы с перемычками отмечены в семействах *Annonaceae*, *Ebenaceae*, *Sapindaceae*, *Cornaceae* и др. (Solereder, 1908; Haberlandt, 1924; Linsbauer, 1930, и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
- Гзырян М. С. Семейство *Salicaceae* и его положение в системе покрытосеменных растений по данным анатомии древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1952. 27 с.
- Гольшиева 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.
- Гроссгейм А. А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, 1966. 198 с.
- Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
- Hallier H. Über *Juliania*, eine Terebinthaceen — Gattung mit Cupula und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Neue Beiträge zur Stammesgeschichte nebst einer Übersicht über das natürliche System der Dicotyledonen. Dresden, 1908. 210 S.
- Keating R. C. Pollen morphology and relationships of the *Flacourtiaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1973. Vol. 59. P. 282—296.
- Linsbauer K. Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 1. T. 2. Histologie. Die Epidermis. Berlin, 1930. Bd 4. 284 S.
- Metcalfe C. R., Chalk E. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. 1. 276 p.
- Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1908. 422 S.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

The leaf epidermis structure of *Idesia polycarpa* and 4 species of the genus *Populus* from the section *Leucoides* is compared. It is shown that the structure of epidermis of *Idesia* and *Populus* have a number of common characters: a type of stomata, a presence of unicellular and multicellular hairs as well as papillae. Papillae of *Populus* are established to be a reduced kind of papillae, which are characteristic for *Idesia*. The results of investigation are in accordance with a conception of close relationships between *Flacourtiaceae* and *Salicaceae*.