

Г. Р. Трухманова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ, ИМЕЮЩИХ ОБРАЗОВАННЫЙ СКЛАДКАМИ РЕЛЬЕФ ПОВЕРХНОСТИ

Для 22 видов цветковых растений, относящихся к 20 родам и 17 семействам, приведены данные о строении нижней эпидермы листьев, имеющих образованный складками рельеф поверхности. Она сложена клетками средних размеров (66,7% видов) или крупноклеточная (33,3%). Устьичный индекс чаще очень малый — малый (66,7% видов) и средний (27,8%). На 1 мм² площади ткани насчитывается очень немного — среднее число устьиц (94,4% видов). Они относятся главным образом к аномоцитному типу (83,3%). Оценена общая и согласованная изменчивость признаков строения этой покровной ткани. Полученные данные сопоставлены с данными по изменчивости листьев, обладающих гладкой поверхностью. Установлено, что эпидерма со складчатым рельефом более однообразна по своему строению. Она отличается более низким значением коэффициентов вариации и детерминации ее признаков. Библиогр. 29 назв. Ил. 5.

Ключевые слова: лист, эпидерма, изменчивость, рельеф поверхности.

VARIABILITY OF THE STRUCTURE OF LEAF EPIDERMIS OF FLOWERING PLANTS WITH STRIATED SURFACE ORNAMENTATION

G. R. Trukhmanova

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; botany@bio.pu.ru

For 22 species of flowering plants belonging to 20 genera and 17 families, data on the structure of the lower leaf epidermis with striated surface ornamentation were obtained. It is composed of medium-sized cells (66.7% of species) or large cells (33.3%). Stomatal index is often very small — small (66.7% of species) and average (27.8%). 1 mm² of tissue area is characterized by very low — average number of stomata (94.4% of the species). They belong mainly to anomocytic type (83.3%). General and coherent variability of the structural characters of this epidermal tissue is estimated. The obtained data are compared with data on the variability of leaves with smooth surface. Epidermis with folded relief was found to be more monotonous in its structure. It is characterized by a lower value of the coefficient of variation and determination of its characters. Refs 29. Figs 5.

Keywords: leaf, epidermis, variability, relief of the epidermal surface.

Листьям цветковых растений свойствен по-разному организованный микрорельеф поверхности. Выделяют несколько уровней его организации — выросты клеток (папиллы), складки на их поверхности, отложения кристаллов воска. Микрорельеф таксоноспецифичен и его признаки используются в качестве диагностических в палеоботанике, фармакогнозии при оценке сырья, в качестве дополнительных — в систематике [1–14]. В связи с этим в анатомических работах уделяется все большее внимание описанию признаков поверхности листа. Складки могут быть сформированы, согласно разным данным, выростами целлюлозной части стенки или кутикулой. В последнем случае они являются чисто кутикулярными образованиями или представляют складки кутикулы, субкутикулярное пространство в которых заполнено пектиновыми веществами [1, 3, 15–17]. Расположение складок на поверхности клеток зависит от их формы и размера [3, 18]. Последние, в свою очередь, тесно связаны с характером гистогенеза ткани [19–22].

Складкам на поверхности листа приписывается выполнение целого ряда функций. Предполагается, что от складчатости поверхности эпидермы зависит ее прочность [23] и подвижность воздуха возле ткани [24]. Данные компьютерного моделирования свидетельствуют в пользу того, что приуроченные к устьицам складки участвуют в их работе, влияя на механику устьичных движений [16, 25].

Цель данной работы — выявление наиболее стабильных черт в строении эпидермы листьев цветковых растений, наружные стенки которой имеют образованный складками рельеф поверхности. В ее задачи входило изучение строения эпидермы листьев со складчатым микрорельефом поверхности и без него, оценка общей и согласованной изменчивости признаков ее строения.

Материал и методика

Изучено строение эпидермы листьев 45 видов цветковых растений, имеющих разный микрорельеф поверхности. Виды с образованным складками рельефом поверхности (рис. 1): *Muehlenbeckia complexa* Meisn. (Polygonaceae), *Rhus integrifolia* Benth. et Hook. f. ex S.Wats. (Anacardiaceae), *Campsis radicans* (L.) Seem. (Bignoniaceae), *Ficus capensis* Thunb. (Moraceae), *Cissus antarctica* Vent. (Vitaceae), *Vinca major* L. (Apocynaceae), *Parthenocissus henryana* (Hemsl.) Graebn. ex Diels (Vitaceae), *Houttuynia cordata* Thunb. (Saururaceae), *Ficus triangularis* Warb. (Moraceae), *Dorstenia contrajerva* L. (Moraceae), *Cleyera japonica* Sieb. & Zucc. (Theaceae), *Coccoloba uvifera* L. (Polygonaceae), *Brachychiton populneum* (Cav.) R. Br. (Sterculiaceae), *Schefflera actinophylla* (Endl.) Harms. (Araliaceae), *Ficus myrsinifolia* (Moraceae), *Dillenia indica* L. (Dilleniaceae), *Phytolacca dioica* L. (Phytolaccaceae), *Chorisia insignis* Humb. Bonpl. et Kunth (Bombacaceae), *Cocculus laurifolius* DC. (Menispermaceae), *Doryphora sassafras* Endl. (Monimiaceae), *Eupomatia laurina* R. Br. (Eupomatiaceae).

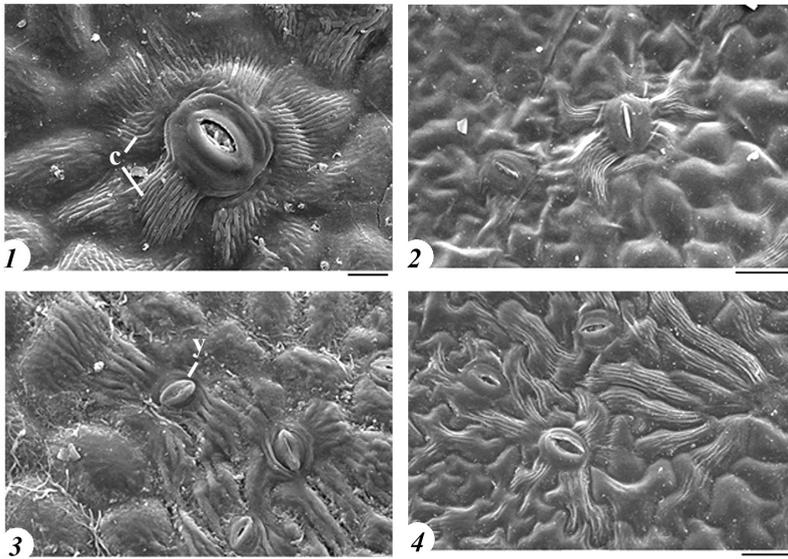


Рис. 1. Поверхность эпидермы листьев *Rhus integrifolia* (1), *Dillenia indica* (2), *Ficus triangularis* (3), *Campsis radicans* (4).

у — устьице, с — складки микрорельефа. Масштабные линейки: 1 — 10 мкм, 2, 3, 4 — 20 мкм.

Виды с «гладкой» поверхностью эпидермы (не имеющей складчатого рельефа): *Royena lucida* L. (Ebenaceae), *Eugenia rubicunda* Wight. (Myrtaceae), *Corynocarpus laevigata* J. R. Forst. et G. Forst. (Corynocarpaceae), *Ceratonia siliqua* L. (Fabaceae), *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. (Cercidiphyllaceae), *Aucuba japonica* Thunb. cv. Longifolia (Aucubaceae), *Dalechampia spathulata* (Scheidw.) Baill. (Euphorbiaceae), *Metrosideros tomentosa* A. Rich. (Myrtaceae), *Acalypha hispida* Burm. f. (Euphorbiaceae), *Ficus mucoso* Welw. ex Ficalho. (Moraceae), *Plumbago zeylanica* L. (Plumbaginaceae), *Jasminum sambac* Soland. (Oleaceae), *Aucuba japonica* Thunb. (Aucubaceae), *Fagus orientalis* (Fagaceae), *Nicodemia* sp. (Loganiaceae), *Aristolochia arborea* Linden (Aristolochiaceae), *Rollinia emarginata* Schlecht. (Annonaceae), *Brexia spinosa* Lindl. (Escaloniaceae), *Kigelia pinnata* DC (Bignoniaceae), *Ochna multiflora* DC. (Ochnaceae), *Picraena excelsa* Lindl. (Simaroubaceae), *Guettarda uruguensis* Cham. & Schldl. (Rubiaceae).

Материал собран в оранжереях ботанического сада СПбГУ. Для работы было взято по три закончивших рост листа каждого вида. Листья фиксировались в 70%-ном спирте. При выборе объектов исследования использованы предварительные данные Ю. О. Сапач о рельефе поверхности разных видов, полученные методом реплик [см. 26].

Анатомические исследования проводились методами световой и сканирующей электронной микроскопии. Изучались фрагменты из средней части листовой пластинки, заключенные между главной жилкой и краем листа. Для описания их эпидермы в проходящем свете фрагменты просветляли в жавелевой воде, а также методом Шульца и окрашивали сафранином и антоциановым синим. Полученные препараты заключали в глицерин-желатин.

Рассмотрено 10 признаков, характеризующих строение эпидермы (см. примечание к рис. 4). Качественная оценка степени проявления признаков дана по схеме из работы Б. Р. Васильева [27]. Для описания типов устьиц использована классификация М. А. Барановой [2], формы основных клеток — С. Ф. Захаревича [28].

Объекты исследованы на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390LA (БИН РАН). Кусочки листьев были обезвожены в серии спиртов возрастающих концентраций: 20, 50, 70, 80, 90, 96, 100°. Затем они проводились через смесь ацетона со спиртом, ацетона с изоамилацетатом и чистый изоамилацетат. Обезвоженные образцы высушивались при критической точке жидкой углекислоты в аппарате Hitachi Critical Point Dryer HCP-2. Сухие объекты наклеивали на столики и напыляли ионами золота с помощью аппарата Ion Sputer JFC1100. Далее объекты изучались на сканирующем электронном микроскопе.

Для измерения площадей, а также количественных и линейных показателей использованы световой микроскоп и объект-микромметр. После перевода в электронный вариант полученные данные обрабатывали с помощью программы ImageJ 1.42q.

Полученные данные по изученным признакам были статистически обработаны в пакете программ STATISTICA 7.0. Общая изменчивость признаков охарактеризована с помощью коэффициента вариации, согласованная — коэффициента детерминации. Оценка уровней общей изменчивости признаков проведена в соответствии с классификацией С. А. Мамаева [29].

Результаты и обсуждение

Рассмотрим строение нижней эпидермы листьев, поверхность которых несет образованный складками рельеф поверхности.

Muehlenbeckia complexa (рис. 2, 1). Лист простой, очень мелкий (нанофилл, $\sim 0,5 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная ($\sim 975 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток извилистые или изогнутые. Коэффициент извилистости 126,7%. На 1 мм^2 приходится малое число устьиц (~ 150). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 27,3 \text{ мкм}$. Устьичный индекс средний (11,8%). Устьица аномоцитного типа. Складки тонкие, на побочных клетках и на всей поверхности нижней эпидермы.

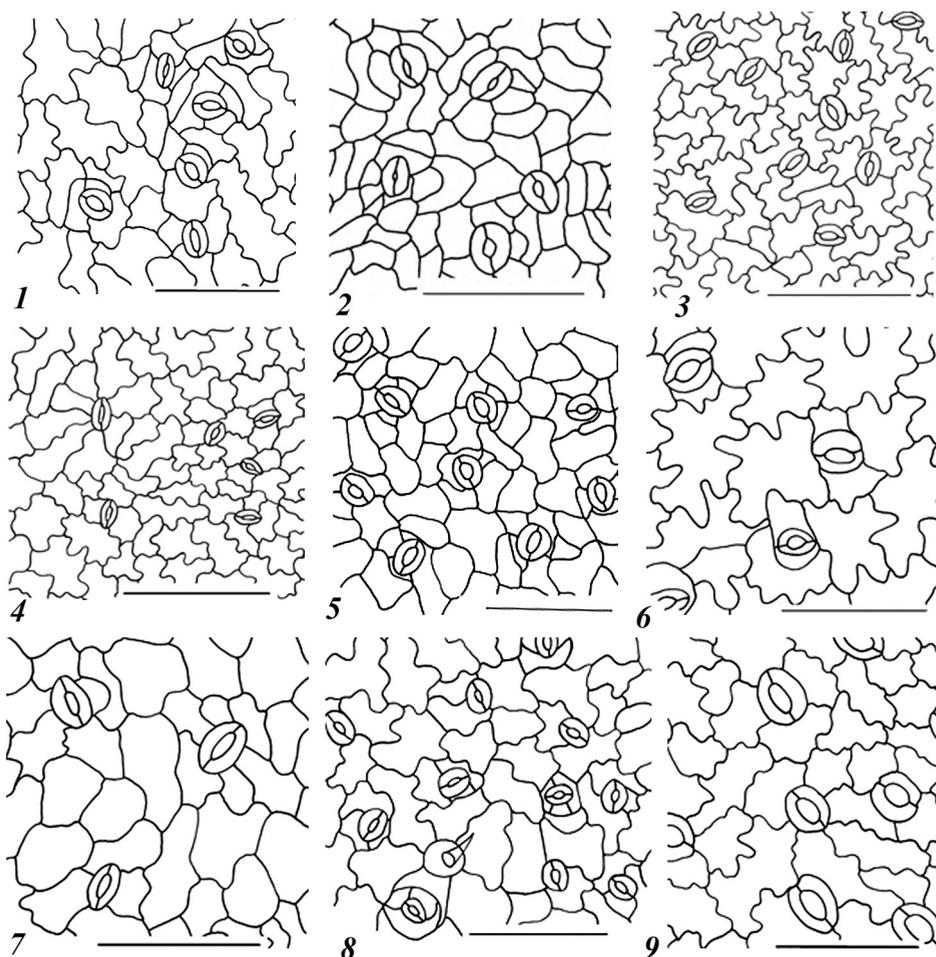


Рис. 2. Эпидерма листьев *Muehlenbeckia complexa* (1), *Rhus integrifolia* (2), *Campsis radicans* (3), *Ficus capensis* (4), *Cissus antarctica* (5), *Vinca major* (6), *Parthenocissus henryana* (7), *Dorstenia contrajerva* (8), *Cleyera japonica* (9).

Масштабная линейка: 100 мкм.

Rhus integrifolia (рис. 2, 2). Лист простой, мелкий (микрофилл, $\sim 6 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров ($\sim 1950 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы изогнутые. Коэффициент извилистости 111,5%. На 1 мм^2 приходится малое число устьиц (~ 125). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 27 \text{ мкм}$. Устьичный индекс очень малый (5,7%). Устьица аномоцитного типа. Замыкающие клетки окружены в среднем 5 клетками. Складки расположены как на соседних, так и на основных клетках. (рис. 1, 1).

Campsis radicans (рис. 2, 3). Лист простой, мелкий (микрофилл, $\sim 18,2 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров ($\sim 1475 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 153,7%. На 1 мм^2 приходится среднее число устьиц (~ 225). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 23,3 \text{ мкм}$. Устьичный индекс средний (11,7%). Устьица аномоцитного типа. Складки микрорельефа расположены как на соседних, так и на значительной части основных клеток (рис. 1, 4).

Ficus capensis (рис. 2, 4). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 116,1 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров ($\sim 1700 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы изогнутые или извилистые. Коэффициент извилистости 132,4%. На 1 мм^2 приходится малое число устьиц (~ 150). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 18,9 \text{ мкм}$. Устьичный индекс малый (7,5%). Устьица аномоцитного типа. Элементы микрорельефа располагаются вдоль устьиц.

Cissus antarctica (рис. 2, 5). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 40,9 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная ($\sim 750 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 125,0%. На 1 мм^2 приходится среднее число устьиц (~ 225). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 37,2 \text{ мкм}$. Устьичный индекс средний (13,0%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет микрорельеф, представленный перистоматическими кольцами с отходящими от них складками.

Vinca major (рис. 2, 6). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 22,3 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма очень крупноклеточная ($\sim 575 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 147,8%. На 1 мм^2 приходится очень малое число устьиц (~ 75). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 29,4 \text{ мкм}$. Устьичный индекс малый (10,3%). Устьица парацитного типа. Эпидерма имеет микрорельеф, представленный характерными перистоматическими кольцами с отходящими складками.

Parthenocissus henryana (рис. 2, 7). Лист сложный, средних размеров (мезофилл, $\sim 60,2 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная ($\sim 950 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы изогнутые или слегка извилистые. Коэффициент извилистости 109%. На 1 мм^2 приходится очень малое число устьиц (~ 75). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 34,7 \text{ мкм}$. Устьичный индекс малый (6,8%). Устьица аномоцитного типа. Имеет стриатный микрорельеф (составлен складками, не образующими вокруг устьиц колец) и перистоматические кольца.

Houttuynia cordata. Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 40,9 \text{ см}^2$), гипостоматный. Нижняя эпидерма очень крупноклеточная ($\sim 575 \text{ кл./мм}^2$). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или чуть изогнутые. Коэффициент извилистости 114%. На 1 мм^2 приходится очень малое число устьиц (~ 50). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 40,5 \text{ мкм}$. Устьичный индекс малый (7,4%). Устьица

аномоцитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф. Складки тонкие, расположенные на побочных и основных клетках.

Ficus triangularis. Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 31,7$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров (~ 1900 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток прямые или чуть изогнутые. Коэффициент извилистости 106,8%. На 1 мм² приходится большое число устьиц (~ 275). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 22,5$ мкм. Устьичный индекс средний (11,2%). Устьица аномоцитного типа. Складки широкие, имеется тенденция к образованию колец (рис. 1, 3).

Dorstenia contrajerva (рис. 2, 8). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 35,2$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1100 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 125,0%. На 1 мм² приходится среднее число устьиц (~ 250). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 23,9$ мкм. Устьичный индекс малый (15,6%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф.

Cleyera japonica (рис. 2, 9). Лист простой, мелкий (микрофилл, $\sim 16,6$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма состоит из клеток средних размеров (~ 2100 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или слегка изогнутые. Коэффициент извилистости 113,8%. На 1 мм² приходится большое число устьиц (~ 325). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 22,1$ мкм. Устьичный индекс средний (11,8%). Устьица парацитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф. Его элементы располагаются по поверхности всей ткани.

Coccoloba uvifera (рис. 3, 1). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 143,0$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров (~ 1575 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или чуть изогнутые. Коэффициент извилистости 118,7%. На 1 мм² приходится малое число устьиц (~ 100). Длина замыкающих клеток устьиц ~ 39 мкм. Устьичный индекс очень малый (5,6%). Устьица аномоцитного типа. Складки микрорельефа короткие, расположены на побочных клетках устьиц.

Brachychiton populneum. Лист простой, крупный (макрофилл, $\sim 208,2$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма состоит из клеток средних размеров (~ 2300 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или слегка изогнутые. Коэффициент извилистости 113,1%. На 1 мм² приходится большое число устьиц (~ 300). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 24,4$ мкм. Устьичный индекс большой (10,4%). Устьица аномоцитного типа. Складки микрорельефа располагаются вокруг устьиц и отходят в стороны от них.

Schefflera actinophylla (рис. 3, 2). Лист сложный, средних размеров (мезофилл, $\sim 57,1$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1100 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или слегка изогнутые. Коэффициент извилистости 114,6%. На 1 мм² приходится малое число устьиц (~ 125). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 24,9$ мкм. Устьичный индекс малый (9,4%). Устьица энциклоцитного типа. Эпидерма имеет микрорельеф, представленный характерными кольцами, состоящими из фрагментов складок, с отходящими от них короткими складками.

Ficus myrsinifolia (рис. 3, 3). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 28,9$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1200 кл./мм²).

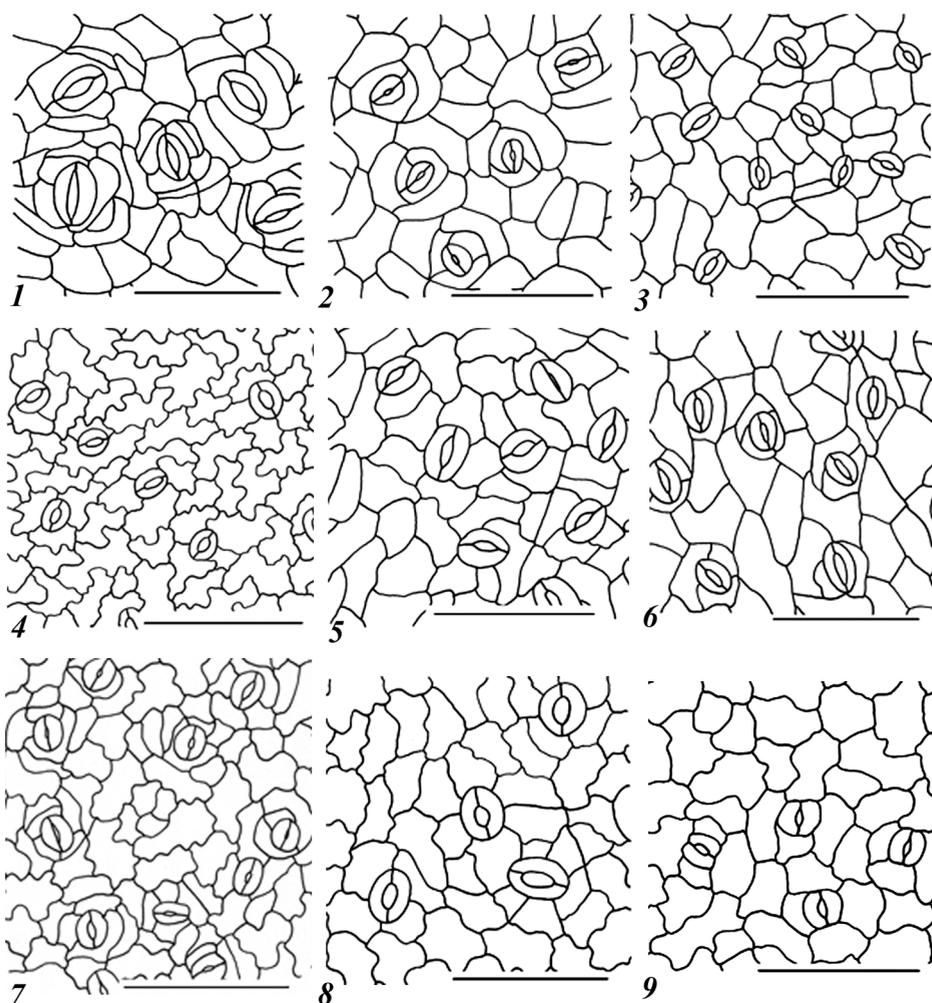


Рис. 3. Эпидерма листьев *Coccoloba uvifera* (1), *Schefflera actinophylla* (2), *Ficus myrsiniifolia* (3), *Dillenia indica* (4), *Phytolacca dioica* (5), *Chorisia insignis* (6), *Cocculus laurifolius* (7), *Doryphora sassafras* (8), *Eupomatia laurina* (9).

Масштабная линейка: 100 мкм.

Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые, чуть извилистые. Коэффициент извилистости 104,7%. На 1 мм^2 размещается среднее число устьиц (~175). Длина замыкающих клеток устьиц ~24,8 мкм. Устьичный индекс малый (11,4%). Устьица аномоцитного типа. Складки микрорельефа расходятся в стороны от устьиц.

Dillenia indica (рис. 3, 4). Лист простой, средних размеров (мезофилл, ~55,9 см^2), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров (~1750 кл./ мм^2). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 142,5%. На 1 мм^2 находится среднее число устьиц (~200). Длина замыкающих клеток устьиц ~22,6 мкм. Устьичный индекс малый (9,3%). Устьица аномоцитного типа. Замыкающие клетки окружены в среднем четырьмя клетками. Складки

микрорельефа расходятся в стороны от устьиц. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф (рис. 1, 2).

Phytolacca dioica (рис. 3, 5). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 29,2$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1175 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые, чуть извилистые. Коэффициент извилистости 114,4%. На 1 мм² приходится среднее число устьиц (~ 175). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 32,2$ мкм. Устьичный индекс малый (11, 5%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф. Складчатость очень легкая.

Chorisia insignis (рис. 3, 6). Лист сложный, крупный (макрофилл, $\sim 246,0$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1175 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые или слегка изогнутые. Коэффициент извилистости 107,4%. На 1 мм² насчитывается среднее число устьиц (~ 225). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 29,9$ мкм. Устьичный индекс средний (13,9%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет микрорельеф, представленный перистоматическими кольцами и тонкой складчатостью.

Liriodendron tulipifera. Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 34,3$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1125 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые. Коэффициент извилистости 101%. На 1 мм² приходится малое число устьиц (~ 150). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 26,2$ мкм. Устьичный индекс средний (13,3%). Устьица парацитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф на побочных клетках устьиц. На основных клетках нижней эпидермы имеются папиллы.

Cocculus laurifolius (рис. 3, 7). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 28,1$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма имеет клетки средних размеров (~ 2175 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые или изогнутые. Коэффициент извилистости 116,4%. На 1 мм² размещается среднее число устьиц (~ 225). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 22,3$ мкм. Устьичный индекс малый (8,6%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф.

Doryphora sassafras (рис. 3, 8). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 22,2$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1200 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы изогнутые или извилистые. Коэффициент извилистости 118,5%. На 1 мм² приходится малое число устьиц (~ 100). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 36,5$ мкм. Устьичный индекс малый (7,1%). Устьица аномоцитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф.

Eupomatia laurina (рис. 3, 9). Лист простой, средних размеров (мезофилл, $\sim 82,8$ см²), гипостоматный. Нижняя эпидерма крупноклеточная (~ 1250 кл./мм²). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы изогнутые, чуть извилистые. Коэффициент извилистости 113,3%. На 1 мм² приходится малое число устьиц (~ 150). Длина замыкающих клеток устьиц $\sim 20,6$ мкм. Устьичный индекс малый (9,7%). Устьица парацитного типа. Эпидерма имеет стриатный микрорельеф.

Коэффициенты вариации признаков строения нижней эпидермы, имеющей образованный складками рельеф поверхности, колеблются от 10,2% (число генераций клеток) до 50,3% (площадь тангентальных стенок основных клеток) (рис. 4). Среднее значение коэффициента вариации — 28,4%.

Низкая изменчивость (8–12%) свойственна, кроме числа генераций, коэффициенту извилистости антиклинальных стенок основных клеток, средняя (13–20%) —

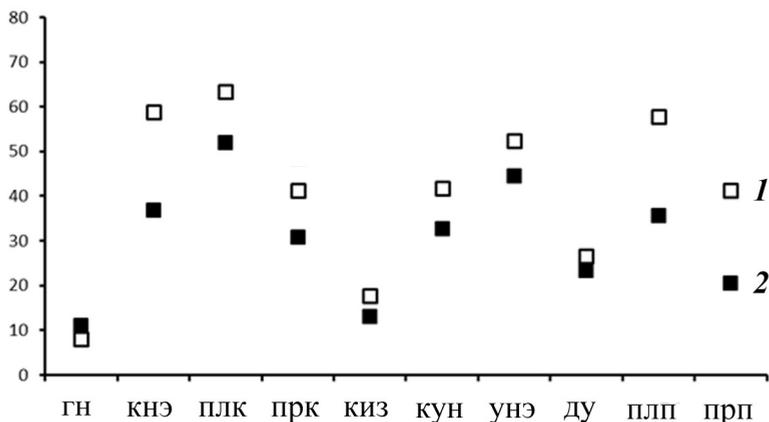


Рис. 4. Общая изменчивость признаков строения нижней эпидермы с разной поверхностью:

1 — виды с «гладкой» поверхностью эпидермы; 2 — виды со складчатым рельефом поверхности. По оси абсцисс — признаки: гн — число генераций клеток в эпидерме; кнэ — число клеток на 1 мм² ткани; плк — площадь тангентальной стенки основной клетки; прк — периметр тангентальной стенки основной клетки; киз — коэффициент извилистости антиклинальных стенок основных клеток; кун — устьичный индекс; унэ — число устьиц на 1 мм² ткани; ду — длина замыкающих клеток устьиц; плп — площадь тангентальной стенки побочной (соседней) клетки; прп — периметр тангентальной стенки побочной (соседней) клетки. По оси ординат — коэффициенты вариации, %.

периметру тангентальных стенок побочных (соседних) клеток; повышенная (21–30%) — длине устьиц, периметру тангентальных стенок основных клеток эпидермы; высокая (31–40%) — числу клеток на единице поверхности ткани и площади тангентальных стенок побочных (соседних) клеток; очень высокая (>40%) — числу устьиц на единице поверхности, площади тангентальных стенок основных клеток.

В случае видов, эпидерма которых не имеет стрiatedного рельефа поверхности, коэффициенты вариации колеблются от 9,3% (число генераций клеток в эпидерме) до 63% (площадь тангентальных стенок основных клеток эпидермы) (см. рис. 4). Среднее значение коэффициента вариации 40,4%. Более половины признаков демонстрируют, согласно классификации С. А. Мамаева [29], очень высокий уровень изменчивости. Низкая изменчивость (8–12%) свойственна числу генераций клеток; средняя (13–20%) — коэффициенту извилистости антиклинальных стенок основных клеток; повышенная (21–30%) — длине устьиц; высокая (31–40%) — периметру тангентальных стенок побочных (соседних) клеток; очень высокая (>40%) — площади тангентальных стенок основных и побочных (соседних) клеток, периметру первых из них, устьичному индексу, числу устьиц на 1 мм² поверхности ткани, а также общему числу клеток на той же площади нижней эпидермы.

Коэффициенты детерминации признаков строения эпидермы со складчатым рельефом поверхности колеблются от 0,066 (устьичный индекс) до 0,314 (периметр тангентальных стенок основных клеток) (рис. 5). Среднее значение составляет 0,2.

Низкий коэффициент детерминации ($r^2 \leq 0,1$) свойственен, помимо устьичного индекса, длине замыкающих клеток и коэффициенту извилистости антиклинальных

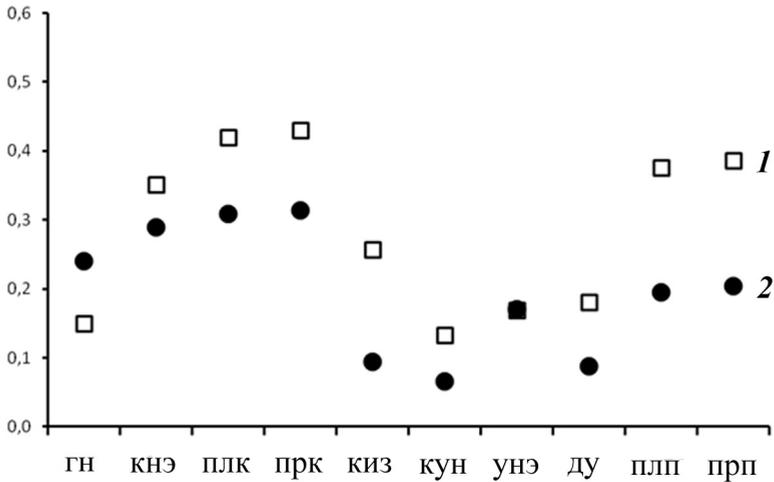


Рис. 5. Согласованная изменчивость признаков строения эпидермы с разной поверхностью:

По оси ординат — коэффициенты детерминации. Остальные обозначения те же, что на рис. 4.

стенок клеток нижней эпидермы; средний ($0,1 < r^2 \leq 0,2$) — числу устьиц на единице поверхности ткани, площади и периметру тангентальных стенок их побочных клеток; повышенный ($0,2 < r^2 \leq 0,3$) — числу генераций клеток и общему числу клеток на единице поверхности листа; высокий ($r^2 > 0,3$) — площади и периметру основных клеток эпидермы.

Коэффициенты детерминации изученных признаков строения эпидермы с «гладкой» поверхностью меняются от 0,116 (устьичный индекс) до 0,430 (периметр основных клеток эпидермы), составляя в среднем 0,29 (см. рис. 5).

Среднее значение коэффициента детерминации ($0,1 < r^2 \leq 0,2$) свойственно, помимо устьичного индекса, числу клеточных генераций в ее покровных тканях, количеству устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы и длине замыкающих клеток; высокий ($0,2 < r^2 \leq 0,3$) — коэффициенту извилистости антиклинальных стенок основных клеток; очень высокий ($r^2 > 0,3$) — общему числу клеток на 1 мм^2 эпидермы, площади и периметру тангентальных стенок основных и побочных клеток покровной ткани.

Итак, нижняя эпидерма, несущая на своей поверхности образованный складками рельеф, сложена клетками средних размеров (66,7% видов) или крупноклеточная (33,3%). Коэффициент извилистости антиклинальных стенок составляет 120,9%. Устьичный индекс чаще очень малый — малый (66,7% видов) и средний (27,8%). На единице поверхности ткани насчитывается очень малое — среднее число устьиц (94,4% видов). Они относятся главным образом к аномощитному типу (83,3%).

В свою очередь, нижняя эпидерма, на которой не развит складчатый рельеф поверхности, сложена клетками средних размеров (43,5% видов) или мелкоклеточная — очень мелкоклеточная (47,8%). Коэффициент извилистости антиклинальных стенок основных клеток составляет 130,2%. Устьичный индекс чаще очень малый — малый (52,2%) или средний (31,1%). На единице поверхности эпидермы насчитывается разное число устьиц: очень мало — мало (30,4% видов), среднее число (23,9%),

много — чрезвычайно много (45,7%). Среди них преобладают парацитные и аномоцитные типы (по 43,5%).

Оценка изменчивости изученных признаков показывает, что они более стабильны в ткани, имеющей складчатый рельеф поверхности (см. рис. 4). Исключение — число генераций клеток в эпидерме. Этот признак менее изменчив у листьев с гладкой поверхностью. Идентичные результаты были получены при сравнении согласованной изменчивости (рис. 5). Все признаки, за исключением числа генераций клеток в эпидерме, имеют более низкий коэффициент детерминации при наличии складчатого рельефа.

Структура изменчивости признаков, оцениваемая по соотношению коэффициентов вариации и детерминации, является важной характеристикой системной организации тканей растений [21]. Низкая изменчивость и автономность признаков свидетельствуют об их высокой консервативности. Таким образом, эпидерма, обладающая образованным складками рельефом поверхности, более консервативна по своему строению, чем «гладкая» эпидерма.

Литература

1. Баранова М. А., Остроумова Т. А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. 1987. Сер. бот. Т. 6, вып. 1. С. 173–192.
2. Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 70 с. (Комаровские чтения. Т. 38).
3. 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.
4. Adedejo O., Jewoola O. A. Importance of leaf epidermal characters in the *Asteraceae* family // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 2008. Vol. 36 (2). P. 7–16.
5. Ahmad K. J. Cuticular striation in *Cestrum* // Curr. Sci. 1962. Vol. 31. P. 388–390.
6. Aliero A. A. The foliar micromorphology of *Solanum pseudocapsicum* // Flora. 2006. Vol. 201. P. 326–330.
7. Boso S., Gago P. Variability at the electron microscopic level in leaves of members of the genus *Vitis* // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 128. P. 228–238.
8. Dilcher D. L. Cuticular analysis of Eocene leaves of *Ocotea obtusifolia* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. P. 1–8.
9. Ganeva T., Uzunova K. Comparative leaf epidermis study in species of genus *Malus* Mill. (Rosaceae) // Botanica Serbica. 2010. Vol. 34 (1). P. 45–49.
10. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press, 1950. Vol. 1. 724 p.
11. Moon Hye-Khyoung, Hong Suk-Pyo, Smets Eric, Huysmans Suzy. Phylogenetic significance of leaf micromorphology and anatomy in the tribe Mentheae (Nepentoideae: *Lamiaceae*) // Bot. J. Linnean Society. 2009. Vol. 160. P. 211–231.
12. Moore B. R., Narkkong N.-A., Moore Th., Lutat P. Epicuticular leaf architecture confirms a new *Smilax* species (*Smilacaceae*) from Northeast Thailand // Science Asia. 2008. Vol. 34. P. 103–106.
13. Pole M. Cuticle morphology of Australasian *Sapindaceae* // Bot. J. Linnean Society. 2010. Vol. 164. P. 264–292.
14. Zorić L., Merkulov Lj., Luković J., Boža P., Polić D. Leaf epidermal characteristics of *Trifolium* L. Species from Serbia and Montenegro // Flora. 2009. Vol. 204. P. 198–209.
15. Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 110 с.
16. Паутов А. А., Яковлева О. В., Колодяжный С. Ф. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (*Salicaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 1. С. 63–69.
17. Яковлева О. В., Бармичева Е. М. Особенности строения и развития абаксиальной эпидермы листа у представителей семейства *Ericaceae* // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 9. С. 1421–1429.
18. Паутов А. А. Расположение складок микрорельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (*Hydrangeaceae*) // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3: Биология. 2011. № 2. С. 39–44.
19. Паутов А. А., Скоринова Ю. В. Роль папиллообразования в морфогенезе листа *Idesia polycarpa* (*Flacourtiaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 193–200.

20. Паутов А. А. Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 5. С. 785–792.
21. Паутов А. А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб., Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2009. 219 с.
22. Паутов А. А., Васильева В. А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Hamamelidaceae // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 338–345.
23. Васильев А. Е. Ксероморфные признаки в роде *Populus* L. // Проблемы современной ботаники. М.; Л. 1965. Т. 2. С. 69–74.
24. Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Syst. Ass. 1990. Vol. 41. P. 69–83.
25. Паутов А. А., Сапач Ю. О., Иванова О. В., Крылова Е. Г. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы // Бот. журн. 2014. Т. 99, № 6. С. 625–640.
26. Klein R. M., Klein D. Research method in plant science. New York, 1970. 756 p.
27. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
28. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. № 4. С. 65–75.
29. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1973. 284 с.

Статья поступила в редакцию 4 мая 2014 г., принята в печать 12 июня 2014 г.

Сведения об авторах

Трухманова Гули Рузмаматовна — магистрант
Trukhmanova Guli R. — post graduate student