

Я. О. Пагода

СТРОЕНИЕ ЛИСТА *GNETUM MONTANUM* MARKGRAF (GNETACEAE)

Изучено строение листьев *G. montanum*. Оценены изменчивость и корреляции между описываемыми их признаками. Выявлены низкий уровень изменчивости и высокая интегрированность с остальными характеристиками листа числа генераций клеток в эпидерме, стабильность и автономность устьичного индекса, пластичность и автономность признаков водного режима листа, консервативность признаков мезофилла. Сопоставлено строение листьев данной лианы с листьями *G. gnemon*, имеющего жизненную форму дерева. По своей организации и структуре изменчивости признаков они сходны между собой. Использование компонентного анализа показало, что различия между листьями данных видов носят количественный характер. Библиогр. 31 назв. Ил. 4. Табл. 3.

Ключевые слова: *Gnetum montanum*, лист, строение, изменчивость, корреляции признаков.

THE LEAF STRUCTURE OF *GNETUM MONTANUM* MARKGRAF (GNETACEAE)

Ya. O. Pagoda

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russia Federation; ianinapagoda@gmail.com

The structure of leaves of *G. montanum* has been investigated. The variability and the correlations between its characteristics have been estimated. There were detected: low level of the variability and high relatedness with other characteristics of the leaf of number of cell proliferations in epidermis, fixity and low isolation of stomatal index, flexibility and isolation of water balance characteristics, conservatism of mesophyll characteristic. The structure of this liana has been compared with *G. gnemon*, which is a tree. The ones are similar according to their structure and level of variability. Using principal component analysis have shown that differences between leaves of these species are quantitative. Refs 31. Figs 4. Tables 3.

Keywords: *Gnetum montanum*, leaf, structure, variability, correlations.

Как известно, порядок Gnetales представляет несомненный научный интерес, обусловленный наличием у его представителей эволюционно значимых признаков, сближающих их как с покрытосеменными [1–5], так и с хвойными растениями [6–9], благодаря чему Gnetales являются как бы промежуточным звеном между этими двумя группами.

Близость цветковых и гнетовых (в особенности представителей рода *Gnetum*) по ключевым в эволюционном отношении признакам дает ряду авторов основание рассматривать Gnetales в качестве исходной группы для Angiospermae [5, 10, 11]. Однако многие сходные особенности строения и физиологии гнетовых и покрытосеменных могли возникнуть независимо, т. е. на разной основе, и зачастую носят внешний характер. Это относится, в частности, к сосудам и «двойному оплодотворению», вокруг происхождения которых ведутся многочисленные научные дискуссии. Ранее нами было выяснено, что листья *Gnetum gnemon* сходны с листьями тропических двудольных не только по внешнему виду и внутреннему строению, но и по их структурной организации. Так, выявлена серия корреляций, регулярно встречающихся

Я. О. Пагода (ianinapagoda@gmail.com): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9.

у цветковых растений: между числом генераций клеток в эпидерме пластинки, ее площадью, степенью развития палисадной ткани мезофилла и проводящих тканей черешка; плотностью размещения устьиц в эпидерме, величиной расположенных между ними основных клеток и устьичным индексом [12].

В качестве объекта в большинстве исследований служит *Gnetum gnemon* L. — один из двух видов рода, по жизненной форме являющихся деревом. Это обусловлено следующими факторами. Во-первых, последние литературные данные свидетельствуют о том, что древесная жизненная форма, которой обладает исследуемый вид, является исходной для рода *Gnetum* [13–15]. Соответственно, если между гнетовыми и покрытосеменными есть непосредственная филогенетическая связь, ее следы следует искать именно в особенностях строения и структурной организации *G. gnemon*. Во-вторых, данный вид является основным объектом исследования во множестве работ, посвященных роду *Gnetum*. Именно по особенностям его анатомии, морфологии и физиологии накоплен обширный массив данных [1, 2, 6–9].

Настоящая работа посвящена изучению строения листа, изменчивости и корреляций описывающих его признаков у *G. montanum*, имеющего в отличие от *G. gnemon* жизненную форму лианы. Это позволит оценить, насколько свойственные *G. gnemon* черты строения присущи представителям рода с иной жизненной формой.

Литературные данные по строению и гистогенезу листа освещают лишь незначительную часть видов рода *Gnetum*, и обычно касаются отдельных тканей. Так, строение покровной ткани описано у *G. ula* и *G. montanum* [16–18], а гистогенез листа — у *G. latifolium*, *G. nodiflorum* и *G. urens* [7, 16].

Материал и методы исследований

Изучены сформированные листья *G. montanum* Markgraf. Объем выборки составил 21 лист. Они были взяты с разных частей кроны. Материал собран в оранжерее ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Просмотр и фотографирование препаратов, а также измерение признаков осуществлены с помощью бинокля Leica EZ4, микроскопов Leica DM500, Leica DM1000 и цифровой фотокамеры Leica EC3.

Изучена верхняя и нижняя эпидерма в разных частях пластинки листа. Для изготовления препаратов применялся метод Шульца. При описании морфологии листа использован «Атлас по описательной морфологии высших растений» [19]. Определение типов устьиц и описание их взаимного расположения осуществлялись по классификациям из работ [18, 20].

Для качественной оценки количественного проявления признаков были использованы классификации, приведенные в работах Б. Р. Васильева [21] и А. А. Паутова [22].

Полученные данные по изученным признакам были подвергнуты статистической обработке в пакете программ Statistica 7.0. Для всех них оценены показатели одномерной статистики (табл. 1). Оценка уровней общей изменчивости признаков проведена в соответствии с классификацией С. А. Мамаева [23].

Определение взаимосвязей между признаками осуществлено с использованием корреляционного и компонентного анализов. С помощью первого получены сведения о согласованной изменчивости признаков (r^2), второго — о характере вза-

Таблица 1. Статистические характеристики признаков строения листьев *G. montanum*

Признак	M	σ	m	Cv	r^2	min	max
пп	30,7	8	6,7	24,38	0,155	18,0	43,9
кнэ	970	156	211	16,15	0,191	521	1187
чду	135	28	29	20,88	0,168	72	213
гн	21,6	0,41	5	1,91	0,218	20,7	22,2
гв	21,3	0,46	5	2,18	0,212	20,2	21,8
квэ	850	143	185	16,91	0,172	424	1187
покв	1170	319	256	27,21	0,198	745	2393
покн	1260	353	274	28,10	0,188	809	2457
уин	0,065	0,007	0,014	11,01	0,039	0,08	0,11
пч	$4,43 \times 10^6$	$2,19 \times 10^6$	$0,97 \times 10^6$	49,56	0,107	$1,96 \times 10^6$	$10,66 \times 10^6$
кс	$0,3 \times 10^6$	$0,11 \times 10^6$	$0,06 \times 10^6$	41,93	0,087	$0,12 \times 10^6$	$0,65 \times 10^6$
сс	460	143	100	31,44	0,129	251	700
опп	1300×10^2	363×10^2	280×10^2	28,15	0,116	$521,96 \times 10^2$	$1896,56 \times 10^2$
ппс	$0,31 \times 10^6$	$0,75 \times 10^6$	$0,68 \times 10^6$	24,21	0,144	$0,17 \times 10^6$	$0,42 \times 10^6$
тп	210	24	45	11,58	0,145	165	247
чвм	150	60	33	40,24	0,016	69	336
уд	1,64	0,28	0,36	16,81	0,043	1,22	2,28
тгт	140	21	30	14,98	0,145	111	184
кпп	12,7	1,74	2,8	13,73	0,104	9,8	17,6

Примечание. пп — площадь пластинки, см²; кнэ — число клеток на 1 мм² нижней эпидермы; чду — число дифференцированных устьиц на 1 мм²; гн — число генераций клеток в нижней эпидерме; гв — число генераций клеток в верхней эпидерме; квэ — число клеток на 1 мм² верхней эпидермы; покв — площадь основной клетки верхней эпидермы, мкм²; покн — площадь основной клетки нижней эпидермы, мкм²; уин — устьичный индекс; пч — площадь поперечного сечения черешка, мм²; кс — площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, мкм²; сс — средняя площадь просвета сосудов метаксилемы на поперечном срезе черешка, мкм²; опп — относительная проводящая поверхность, мм²; ппс — площадь просветов сосудов ксилемы на 1 мм² поперечного среза черешка; тп — толщина пластинки, мкм; чвм — число волокон в мезофилле на 1мм² его поперечного среза; уд — удлиненность клетки палисадной ткани; тгт — толщина губчатой ткани, мкм; кпп — коэффициент палисадности пластинки.

имосвязей между ними. Для анализа главных компонент было отобрано 19 стандартных признаков, характеризующих анатомическое строение листа *G. montanum* (табл. 2), и столько же для сравнительного компонентного анализа анатомического строения листьев *G. gnemon* и *G. montanum* (табл. 3) [24]. При его описании использованы работы Б.Р. Васильева [21] и А.А. Паутова [25–27].

Покровная ткань исследована на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390LA. Объекты обезвоживали 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

Таблица 2. Факторная структура признаков строения листа *G. montanum*

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
пп	-571	649	-171	007
кнэ	-480	-743	-275	-123
чду	-280	-796	-193	-444
гн	-841	153	-328	-132
покн	484	732	251	127
уин	162	-353	070	-593
пч	422	634	-503	-188
кс	208	675	-071	-603
сс	-711	145	510	-197
опп	-658	-206	-079	604
пнс	-756	243	504	089
тп	-680	529	-157	-103
уд	-325	005	578	-516
ттт	-792	244	015	028
кпп	451	-177	708	134
<i>FD</i> , %	31,5	24,3	13,0	11,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: жирным шрифтом выделены значения признаков с $|r| > 0,5$; ноль и точка перед значениями опущены; *FD*, % — суммарная факторная дисперсия, выраженная в процентах.

Таблица 3. Факторная структура признаков строения листьев *G. gnetum* и *G. montanum*

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
пп	623	443	298
кнэ	956	-100	041
чду	778	032	-234
гн	936	-082	145
гв	951	-067	147
квэ	953	-106	113
покв	-920	076	-009
покн	-878	199	051
уин	436	153	-317
пч	-258	642	504
кс	746	432	167
сс	911	139	042
опп	873	-178	261
пнс	-085	044	-627
тп	451	621	-479
чвм	702	-166	116
уд	349	-323	-535
ттт	681	421	-407
кпп	370	-672	088
<i>FD</i> , %	52,86	11,03	9,21

при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики и напыляли ионами золота. Далее объекты изучались на сканирующем электронном микроскопе.

Результаты исследований

Лист *G. montanum* дифференцирован на пластинку и черешок (рис. 1, 1). Он простой, цельный, ланцетовидный, цельнокрайний, средних размеров — мезофилл (по классификации К. Раункиера [28]). Площадь пластинки варьирует в пределах 18–40 см². Ее основание округлое, верхушка заостренная. Поверхность гладкая или слегка складчатая, окраска темно-зеленого цвета, часто с пестрыми вкраплениями. Листорасположение супротивное. Жилкование — сетчатое, перисто-петлевидное. Жилки выступают с абаксиальной стороны.

Покровная ткань крупноклеточная, однослойная. Число клеток на 1 мм² поверхности верхней эпидермы ~ 850 (рис. 1, 2), и нижней ~ 970 (рис. 1, 3). Проекция эпидермальных клеток распластанная или вытянутая. Очертания их боковых стенок извилисто-волнистые и крупно-волнистые в верхней эпидерме; извилисто-волнистые, извилистые, волнистые, округло-извилистые — в нижней.

Лист преимущественно гипостоматный. Устьиц на единице площади мало (~ 130). Устьичный индекс низкий (~ 6,5%). Замыкающие клетки устьиц погружены в эпидерму. В верхней эпидерме присутствуют устьица над крупными жилками.

Для *G. montanum* характерно явление гетеростоматности. Обнаружено пять типов устьичных аппаратов: паразитный, гемипаразитный, аномоцитный, латероцитный, тетрацитный.

На поверхности покровной ткани присутствует мощный восковой налет. Устьичные щели часто забиты восковыми пробками или покрыты кутикулярной пленкой (рис. 1, 4).

Индекс стоматотипов показал преобладание паразитного типа (~ 71%) (рис. 1, 3), также нередко встречаются гемипаразитные устьица (~ 24%) (рис. 1, 5). Остальные типы представлены значительно реже: аномоцитный (~ 2%) (рис. 1, 6), латероцитный (~ 0,3%) (рис. 1, 7, 8), тетрацитный (~ 0,6%) (рис. 1, 9) и переходный (~ 1%) (рис. 1, 10).

В нижней эпидерме встречаются аномальные устьица. Во-первых, это абортированные устьица (рис. 1, 11). Во-вторых, устьица с очень узкими деградировавшими замыкающими клетками, между которыми отсутствует апертура (рис. 1, 12). В-третьих, клетки относительно мелких размеров, округлые в проекции (рис. 1, 13). Вокруг этих клеток присутствуют хорошо развитые побочные клетки, по которым можно определить тип устьиц (к примеру, латероцитные, переходные). По-видимому, данные мелкие клетки являются недоразвитыми меристемоидами, рано прекратившими свое развитие. Такие клетки могут встречаться группами по 2–4, поэтому можно сделать предположение, что это материнские клетки устьиц и их производные, либо остатки трихом.

Встречаются устьица, объединенные в кластеры по два (парные) (рис. 2, 1) и по три (тройные), расположенные латерально, замыкающие клетки которых непосредственно примыкают друг к другу. Обнаружены все варианты соприкасающихся устьиц, описанные в работе [18] (рис. 2, 2–4).

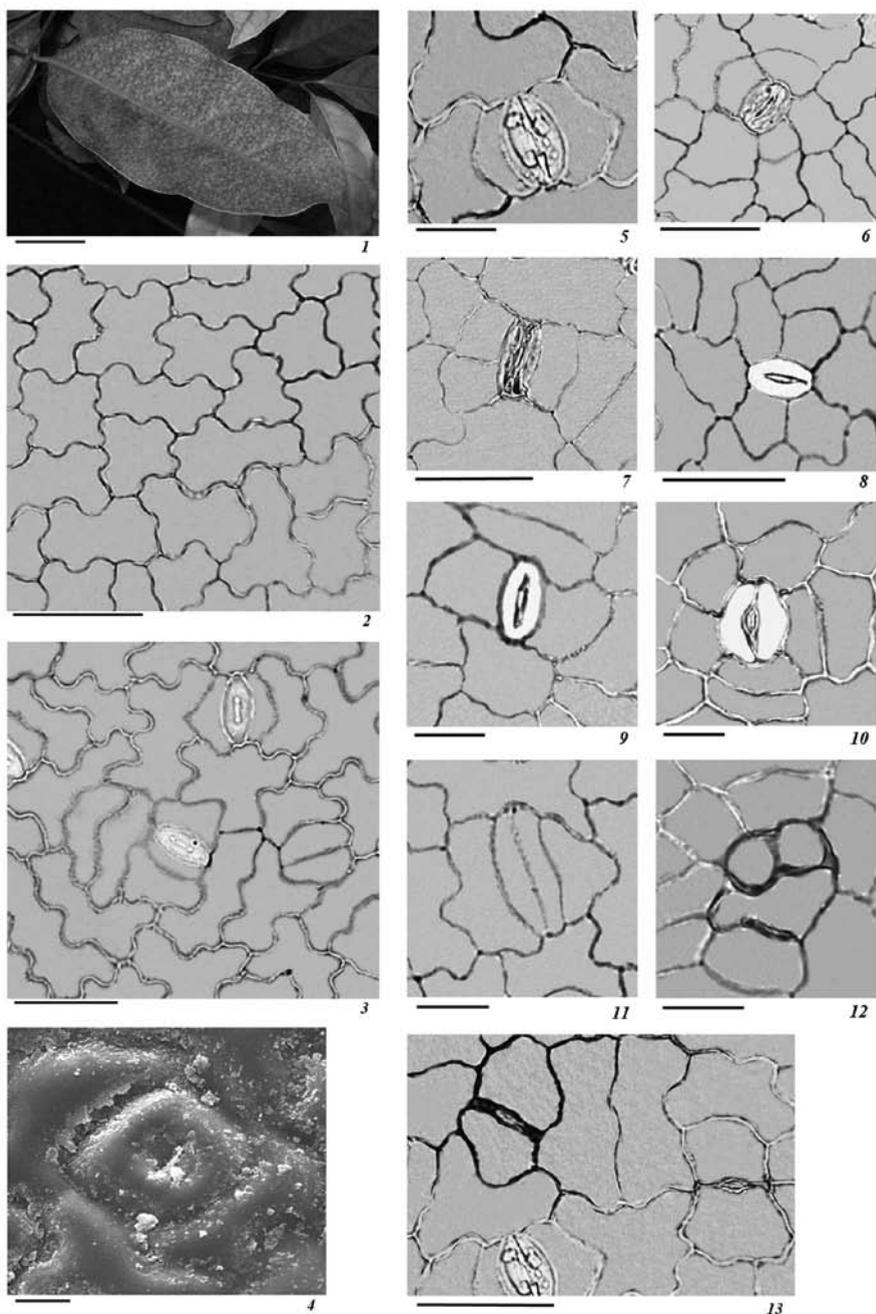
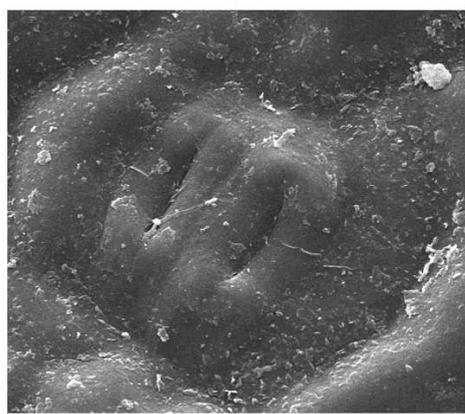
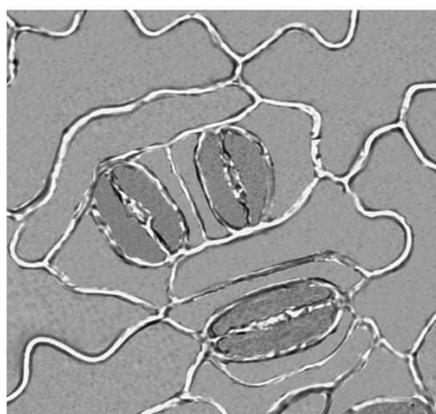


Рис. 1. Анатомическое строение эпидермы листовой пластинки *G. montanum*:

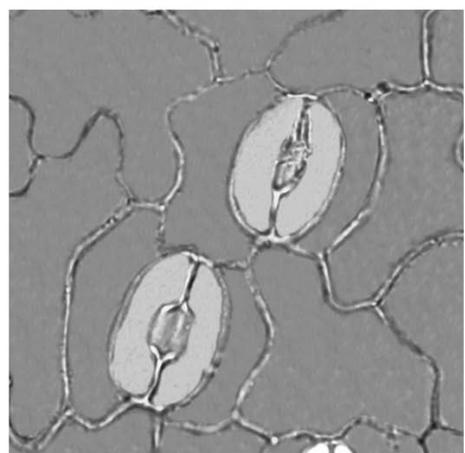
1 — внешний вид листа; 2 — нижняя эпидерма; 3 — верхняя эпидерма; 4 — завоскованное устьице (СЭМ); 5 — гемипарацитное устьице; 6 — аномоцитное устьице; 7, 8 — латероцитные устьица; 9 — тетрацитное устьице; 10 — устьице переходного типа; 11 — абортивное устьице; 12 — группа мелких клеток покровной ткани; 13 — устьица с деградировавшими замыкающими клетками. Масштаб: 1 — 4 см; 2, 3, 6–8, 12 — 50 мкм; 4 — 10 мкм; 5, 9–12 — 25 мкм.



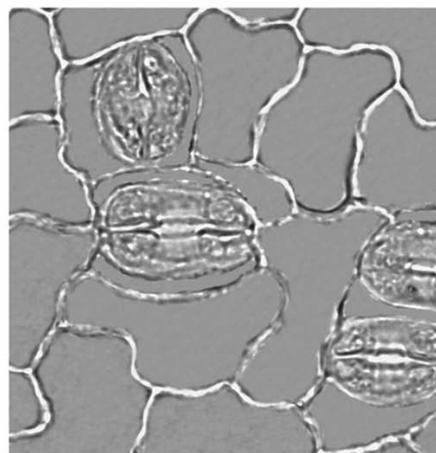
1



2



3



4

Рис. 2. Варианты взаимного расположения устьиц в эпидерме пластинки *G. montanum*:

1 — парные (двойные) устьица; 2 — устьица, апертюры которых располагаются параллельно друг другу; 3 — устьица, расположенные в ряд; 4 — устьица, расположенные перпендикулярно друг другу. Масштаб: 1 — 10 мкм; 2–4 — 50 мкм.

Лист средней толщины ~200–230 мкм. Мезофилл многослойный (7–10 слоев), дорсовентральный (рис. 3, 1).

Палисадная ткань однослойная, слабо развита и занимает малый объем по сравнению с губчатой. Удлиненность ее клеток составляет ~1,6. Коэффициент палисадности очень низкий (~12,7%). Клетки губчатой паренхимы расположены рыхло. Она состоит из горизонтально вытянутых, изогнутых или лопастных клеток. В клетках этих тканей содержится большое количество крахмальных зерен и кристаллов оксалата кальция.

Опорные клетки представлены многочисленными длинными разветвленными волокнами и астроклереидами. Плотность размещения волокон на единице площади ~150.

Черешок короткий (~1 см), толстый, желобчатой формы, по направлению прямой, иногда закрученный, голый. Площадь его поперечного сечения ~4,5 мм² (рис. 3, 2)

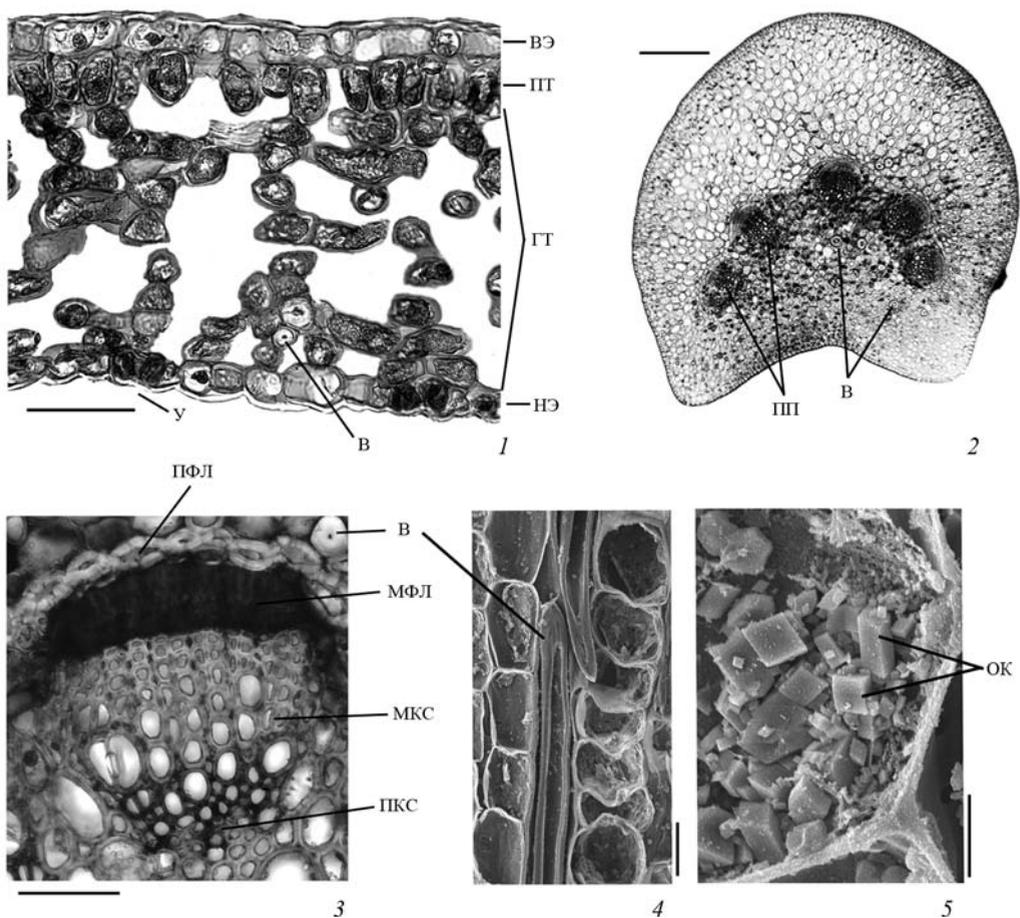


Рис. 3. Анатомическое строение пластинки и черешка листа *G. montanum*:

1 — поперечный срез пластинки; 2 — поперечный срез черешка; 3 — поперечный срез проводящего пучка черешка; 4 — продольный срез волокон в черешке; 5 — кристаллы оксалата кальция в паренхимной клетке черешка. ВЭ — верхняя эпидерма; ПТ — палисадная ткань; ГТ — губчатая ткань; НЭ — нижняя эпидерма; У — устьице; В — волокна; ПФЛ — протофлоэма; МФЛ — метафлоэма; МКС — метаксилема; ПКС — протоксилема; ОК — кристаллы оксалата кальция; ПП — проводящие пучки черешка. Масштаб: 1, 3, 5 — 50 мкм; 2 — 500 мкм; 4 — 100 мкм.

в субэпидермальных слоях черешка закладывается перидерма, а на его поверхности обнаружены многочисленные мелкие коровые бородавки.

Сосудисто-волокнистые пучки располагаются полукругом вокруг широкой крупноклеточной «сердцевины», ограничивая ее с абаксиальной и латеральных сторон (см. рис. 3,2). Количество пучков 6–9.

Ксилема подразделена на протоксилему и метаксилему (рис. 3,3). Она представлена сосудами, трахеидами и паренхимными клетками, которые располагаются неровными рядами. В метаксилеме присутствуют зоны с широко- и узкопросветными трахеальными элементами. Площадь ксилемы на поперечном срезе черешка $\sim 0,3 \text{ мм}^2$. Перфорационные пластинки трахеальных элементов скалароидного типа.

Средняя площадь просвета сосудов метаксилемы на поперечном срезе ~ 460 мкм². Относительная проводящая поверхность листа $\sim 0,13 \times 10^6$.

Флоэма подразделена на протофлоэму и метафлоэму. Клетки метафлоэмы в проводящих пучках расположены относительно ровными рядами. Протофлоэма сильно облитерирована.

«Сердцевина» крупноклеточная. «Стела» окружена несколькими рядами более крупных паренхимных клеток. Из опорных тканей в коровой паренхиме, «сердцевине» и пространстве между пучками часто встречаются небольшие астросклериды с толстыми лигнифицированными стенками, многочисленные крупные толстостенные волокна (рис. 3, 4) и млечники. В клетках «субэпидермальных» слоев и коровой паренхиме присутствует большое количество кристаллов оксалата кальция (рис. 3, 5).

Среднее значение коэффициента вариации (C_v) для всех изученных признаков составляет 21,2%. Больше половины из них (9 признаков) демонстрируют, согласно классификации С. А. Мамаева [23], повышенный и высокий уровни изменчивости. В соответствии с названной классификацией были выделены следующие группы изменчивости.

Очень низкая изменчивость ($C_v \leq 7,5\%$), характерна для числа генераций клеток в покровных тканях ($C_{v\min} = 1,9\%$, для числа клеточных генераций в нижней эпидерме); *низкая* ($8 \leq C_v \leq 12\%$) — для толщины пластинки и устьичного индекса; *повышенная* ($21 \leq C_v \leq 30\%$) — для числа дифференцированных устьиц в нижней эпидерме, площади пластинки листа, а также просветов сосудов ксилемы на единице площади поперечного сечения черешка, относительной проводящей поверхности, площади основных клеток в покровных тканях; *высокая* ($31 \leq C_v \leq 40\%$) — для средней площади просвета сосудов метаксилемы на поперечном срезе черешка; *очень высокая* ($C_v > 40\%$) изменчивость выявлена для площади черешка ($C_{v\max} = 49,6\%$).

Проведенное сопоставление коэффициентов вариации выявило прежде всего относительную стабильность числа генераций клеток в покровных тканях, признаков мезофилла и устьичного индекса, а также пластичность признаков, связанных с водным режимом листа.

Среднее значение коэффициента детерминации (r^2) для всех изученных признаков составляет 0,142. Наиболее низкая его величина ($r^2_{\min} = 0,039$) отмечена для устьичного индекса. Она несколько выше ($0,04 < r^2 < 0,1$) у признаков водопроводящей системы (относительная проводящая поверхность, площадь поперечного сечения черешка, ксилемы и просветов сосудов на его поперечном сечении) и признаков палисадной ткани.

Повышенное значение коэффициента детерминации ($0,15 < r^2 < 0,2$) выявлено у площади пластинки, у числа дифференцированных устьиц и основных клеток в покровной ткани, площади основных клеток.

Наибольшая величина r^2 ($> 0,2$) свойственна числу генераций клеток в верхней ($r^2 = 0,212$) и нижней ($r^2_{\max} = 0,218$) эпидерме.

Высокий уровень интегрированности наблюдается у признаков эпидермы и числа генераций клеток в покровных тканях, автономности — у признаков водопроводящей системы и устьичного индекса.

По результатам анализа главных компонент было выявлено четыре плеяды признаков (табл. 2). Их суммарная факторная дисперсия составила 80,2%.

Первая плеяда определяет число генераций клеток, величину листа и некоторые параметры его водопроводящей системы ($|r| \geq 0,5$; $FD = 31,5\%$). Признаки: число генераций клеток в нижней эпидерме и просветов сосудов на единице площади поперечного среза черешка, средняя площадь просветов сосудов метаксилемы, относительная проводящая поверхность, толщина пластинки листа, толщина губчатой ткани, коэффициент палисадности пластинки. Признак-индикатор: число генераций клеток в нижней эпидерме ($-0,841$). К этому фактору тяготеют такие показатели, как число и площадь основных клеток нижней эпидермы (значения $-0,480$ и $0,484$ соответственно), а также коэффициент палисадности ($0,451$). Чем выше число генераций клеток в покровных тканях, тем больше их мелкоклеточность, больше площадь просветов сосудов ксилемы на поперечном срезе черешка, площадь и толщина пластинки, выше относительная проводящая поверхность, сильнее развита губчатая ткань, ниже коэффициент палисадности.

Вторая плеяда ($|r| \geq 0,5$; $FD = 24,3\%$) описывает величину листа, определяемую размерами клеток, а также некоторые параметры водопроводящей системы листа. В его состав входят следующие признаки: площадь и толщина пластинки, площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, площадь основных клеток нижней эпидермы, число клеток и число дифференцированных устьиц на единице площади. Признак-индикатор: число устьиц на единице площади покровной ткани ($-0,796$). Чем больше площадь пластинки, тем меньше устьиц и общее число клеток на единице площади нижней эпидермы, но больше площадь последних, толще пластинка листа и сильнее развита ксилема на поперечном срезе черешка.

Третья плеяда ($|r| \geq 0,5$; $FD = 13,0\%$) характеризует степень развития палисадной ткани. Признаки: коэффициент палисадности пластинки, удлиненность клетки палисадной ткани, площадь поперечного сечения черешка, ксилемы и просветов сосудов на поперечном его срезе. Признак-индикатор: коэффициент палисадности пластинки ($-0,708$). Чем выше коэффициент палисадности пластинки, тем более удлиненную форму имеют клетки палисадной хлоренхимы, меньше площадь поперечного сечения черешка. Ксилема занимает значительную его площадь и характеризуется широкими просветами трахеальных элементов.

Четвертая плеяда характеризует степень развития структур, связанных с транспирацией ($|r| \geq 0,5$; $FD = 11,4\%$). Признаки: относительная проводящая поверхность (признак-индикатор, $0,604$), устьичный индекс, площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, удлиненность клетки палисадной ткани. Чем сильнее развита палисадная ткань, тем выше устьичный индекс, больше площадь ксилемы на поперечном срезе черешка, ниже относительная проводящая поверхность пластинки.

Компонентный анализ также был использован при сравнении двух видов рода *Gnetum* — *G. montanum* и *G. gnemon*. По его результатам выявлено три плеяды признаков (см. табл. 3), суммарная факторная дисперсия которых составила 73,1%.

Первая плеяда характеризует соотношение основных типов тканей листа ($|r| \geq 0,5$; $FD = 52,9\%$). Признак-индикатор: число клеток на единицу поверхности верхней эпидермы ($-0,953$). Признаки: площадь пластинки листа, число генераций клеток в покровных тканях, количество основных клеток и устьиц на единицу площади эпидермы, площадь основных клеток, число волокон в мезофилле, толщина губчатой ткани, коэффициент палисадности, относительная проводящая поверхность, площадь ксилемы и просветов сосудов на поперечном сечении черешка. Чем

выше число клеточных генераций, тем больше площадь пластинки и, соответственно, больше число слагающих покровную ткань элементов (основных клеток и устьица), но меньше площадь основных клеток, шире трахеальные элементы ксилемы, выше относительная проводящая поверхность, сильнее развита губчатая ткань и больше волокон в мезофилле.

Вторая плеяда описывает зависимость площади черешка от площади пластинки ($|r| \geq 0,5$; $FD = 11,0\%$). Признаки: площадь черешка (признак-индикатор $-0,642$), толщина пластинки и коэффициент ее палисадности. Чем больше площадь черешка, тем толще пластинка и ниже коэффициент палисадности.

Третья плеяда ($|r| \geq 0,5$; $FD = 9,2\%$) определяет зависимость толщины палисадной ткани от размера просветов трахеальных элементов. Признаки: площадь просветов сосудов на единицу поверхности (признак-индикатор, $-0,627$), площадь черешка и удлиненность клеток палисадной ткани. Чем больше площадь черешка, тем меньше площадь просветов сосудов на единицу поверхности проводящего пучка и меньше удлиненность клеток палисадной ткани.

Обсуждение результатов исследований

Проведенное исследование показало, что лист *G. montanum* простой, средних размеров, обычно гипостоматный, многослойный, дорсовентрального типа. В эпидерме обнаружено пять типов устьичного аппарата. Причем выделенный нами гемипарацитный тип, по-видимому, является переходным звеном между парацитным и аномоцитным типами. Эпидерма покрыта кутикулярной пленкой, а устьица забиты восковыми пробками. Многие из них являются нефункциональными. Данные черты являются ксероморфными. В то же время мезофилл рыхлый, палисадная ткань слабо развита, коэффициент палисадности очень низкий, что является чертами мезоморфности.

Сопоставление коэффициентов вариации и детерминации позволило выявить, что малоизменчивыми и скоррелированными являются признаки числа генераций клеток в покровной ткани; стабилен и автономен устьичный индекс; относительной пластичностью и автономностью характеризуются признаки водного режима листа.

Сравнивая листья двух жизненных форм: дерева (*G. gnemon*) и лианы (*G. montanum*), необходимо отметить, что по своему анатомическому строению они обладают большим сходством. Листья обоих видов характеризуются сочетанием ксероморфных и мезоморфных черт и являются склерофиллами. Сравнение спектра стоматотипов показало, что у обоих видов преобладающим является парацитный тип (65–78% для *G. gnemon* и 81–87% для *G. montanum*) и присутствуют переходные, латероцитные, аномоцитные устьица. У *G. montanum* также обнаружено значительное количество гемипарацитных (10–13%) и единично встречающихся тетрацитных устьиц. Не все устьица у обоих видов являются функциональными. Часто они прикрыты кутикулярной пленкой. Гетеростоматность часто встречается и у цветковых растений [20, 29, 30].

У обоих видов обнаружены некоторые варианты аномальных устьиц в единичном количестве, а именно: парные устьица, парные клетки с утолщенной клеточной стенкой на месте поры, группы предположительно инициальных клеток устьиц, а также устьица с деградировавшими замыкающими клетками. Значительное

число абортированных устьиц, представленных парными клетками, обнаружено у *G. gnemon* (13,5–24%) [12, 31]. У *G. montanum* последние встречаются единично.

По уровню общей и согласованной изменчивости *G. gnemon* и *G. montanum* также сходны: консервативными являются признаки числа генераций клеток; слабо изменчивыми и автономными — признаки мезофилла; пластичными и интегрированными — признаки водного режима листа и устьиц.

В факторном пространстве листьев обоих видов расходятся по первой плеяде, т. е. по количественным морфолого-анатомическим характеристикам, образуя два отдельных кластера (рис. 4), в то время как по остальным двум они сходны.

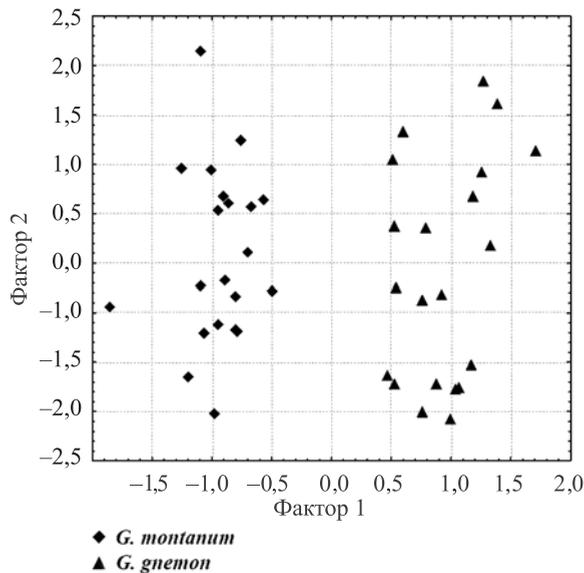


Рис. 4. Распределение листьев *G. gnemon* и *G. montanum* в пространстве первых двух факторов

Для *G. montanum* по сравнению с *G. gnemon* характерны: меньшее число генераций клеток в эпидерме, относительно меньшая площадь пластинки, меньшее число устьиц и основных клеток на единице площади покровной ткани, но большая площадь последних, более низкий устьичный индекс, меньшая площадь ксилемы в черешке, а также диаметр ее трахеальных элементов, более низкая относительная проводящая поверхность, тонкий лист и несколько более слабое развитие губчатой ткани.

Таким образом, листья древесной и лианной жизненных форм представителей рода *Gnetum* сходны друг с другом по многим морфолого-анатомическим аспектам. Основное различие проявляется в наличии у *G. gnemon* значительного числа абортированных устьиц, включенных в структурную организацию изучаемого органа побега [12, 31]. Так как древесная жизненная форма считается исходной для рода [15], наличие такой закономерности косвенно подтверждает это предположение и свидетельствует об архаичности *G. gnemon*.

Литература

1. Muhammad A. F., Sattler R. Vessel structure of *Gnetum* and the origin of angiosperms // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69, N 6. P. 1004–1021.
2. Carmichael J. S., Friedman W. E. Double fertilization in *Gnetum gnemon* (Gnetaceae): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the *Gnetales* and the anthophyte clade // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83, N 6. P. 767–780.
3. Friedman W. E. The evolution of double fertilization and endosperm: an “historical” perspective // Sex Plant Reprod. 1998. Vol. 11. P. 6–16.
4. Пономаренко А. Г. Палеобиология ангиоспермизации // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 3–10.
5. Donoghue M. J., Doyle J. A. Seed plant phylogeny: Demise of the anthophyte hypothesis? // Current Biology. 2000. Vol. 10. P. 106–109.
6. Thompson W. P. Independent evolution of vessels in Gnetales and Angiosperms // Botanical Gazette. 1918. Vol. 65, N 1. P. 83–90.
7. Rodin R. J. Ontogeny of foliage leaves in *Gnetum* // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. P. 118–128.
8. Fisher J. B., Ewers F. W. Vessel dimension in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales) // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82, N 11. P. 350–357.
9. Haycraft C. J., Carmichael J. S. Development of sterile ovules on bisexual cones of *Gnetum gnemon* (Gnetaceae) // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 1326–1330.
10. Doyle J. A. Seed plant phylogeny and the relationships of Gnetales // International J. Plant Sci. 1996. Vol. 157, N 6. P. 3–39.
11. Soltis D. E., Soltis P. S., Zanis M. J. Phylogeny of seed plants based on evidence from eight genes // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1670–1681.
12. Паутов А. А., Пагода Я. О., Крылова Е. Г. Строение листа *Gnetum gnemon* (Gnetaceae) // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 12. С. 1497–1505.
13. Дуэльд А. Б. Восстановление рода *Thoa* Aublet (Gnetaceae) // Turczaninowia. 2000. Т. 3, № 4. С. 28–36.
14. Won H., Renner S. S. Horizontal gene transfer from flowering plants to *Gnetum* // PNAS. 2003. Vol. 100, N 19. P. 10824–10829.
15. Won H., Renner S. S. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales) — clock calibration when outgroup relationships are uncertain // Systematic Biology. 2006. Vol. 55, N 4. P. 610–622.
16. Maheswari P., Vasil B. The stomata of *Gnetum* // Ann. Bot. 1961. Vol. 25. P. 313–319.
17. Inamdar J. A., Bhatt D. C. Epidermal structure and ontogeny of stomata in vegetative and reproductive organs of *Ephedra* and *Gnetum* // Ann. Bot. 1972. Vol. 36. P. 1041–1046.
18. Nautiyal D. D., Pant D. D. Epidermal structure and ontogeny of stomata in *Gnetum gnemon*, *G. montanum* and *G. ula* // Phytomorphology. 1976. Vol. 26, N 3. P. 282–296.
19. Фёдоров А. А., Курпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л., 1956. 302 с.
20. Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений // Комаровские чтения. Наука. Л., 1990. 69 с.
21. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 208 с.
22. Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. 164 с. (Тр. С.-Петербург. об-ва естествоиспытателей. Т. 78. Сер. 3).
23. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1873. 284 с.
24. Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
25. 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. 84–88.
26. Паутов А. А., Скоринова Ю. В. Роль папиллообразования в морфогенезе *Idesia polycarpa* (Flacourtiaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 193–200.
27. Паутов А. А., Васильева В. А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Намamelidaceae // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 338–347.
28. Raunkiaer C. The life-forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.
29. Паутов А. А. Закономерности филоморфогенеза вегетативных органов растений. СПб., 2009а. 219 с.
30. Паутов А. А. Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности // Бот. журн. 2009б. Т. 94, № 6. С. 785–792.

31. Паутов А. А., Пагода Я. О. Распределение абортированных устьиц в эпидерме листа *Gnetum gneton* (Gnetaceae) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2013. Сер. 3: Биология. Вып. 4. С. 26–33.

Статья поступила в редакцию 3 апреля 2014 г.

Сведения об авторах

Пагода Янина Олеговна — магистр ботаники и микологии

Pagoda Ianina O. — Master of Botany and Mycology