

СОФЬЯ ТУМАНЯН

АНАТОМИЯ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

(Краткий обзор работ)

В в е д е н и е

Классификация растений базируется главным образом на данных морфологии. Однако для построения классификации растений, особенно таксонов низших рангов, использование лишь морфологических признаков не достаточно. Современная систематика растений, построенная на целом комплексе самых различных методов исследования, ставит своей целью выявление эволюционного процесса у различных групп растений.

Анатомический метод исследования вегетативных органов растения бесспорно имеет огромное значение в систематике и филогении. Еще Б. М. Козо-Полянский говорил, что анатомический метод исследования способен дать ценнейший фактический материал для систематики [15, 16].

Систематическая анатомия устанавливает неизменные диагностические признаки для отдельных групп растений, и, разумеется, признаки, установленные для одних растений, являются характерными для данной группы.

Исключительно важное значение имеет анатомия растений для целей диагностики лекарственного сырья. Этому вопросу посвящено большое количество работ как советских, так и зарубежных исследователей [18, 42 и др.]. Нередки случаи когда растения разных систематических групп в смеси лекарственного сырья становятся почти неотличимыми. В таких случаях в помощь приходит анатомия [59].

Многочисленные исследования посвящены изучению строения листа двудольных растений. Большинство из них относится к вопросам строения эпидермиса и отчасти жилкования. Однако до настоящего времени нет определенного порядка описания строения листа. Для получения сравнительных данных необходимо стандартизировать описание структуры листа, как это сделано по древесине А. А. Яценко-Хмелевским.

Создание четкой схемы описания охватывающей все признаки строения листа крайне необходимо. Такая работа принесла бы большую пользу и помощь каждому, кто работает в области анатомии растений, в частности, листа покрытосеменных. Относительно недавно С. Ф. Захаревич попытался систематизировать и разработать методику для описания строения эпидермиса листа.

За последнее время была сделана попытка дать микроскопическое описание строения пластинки листа [18], автором учитываются следую-

щие признаки: толщина пластинки листа, толщина мезофилла, количество слоев и тип клеток палисадной ткани, характер губчатой ткани, характер, тип и густота волосков на верхнем и нижнем эпидермисе, кутикула, наличие гиподермы, тип и число устьиц на обеих сторонах листа, жилкование — жилки I и II порядка, организация мелких жилок III, IV, V порядков, наличие кристаллов, наличие и форма идиобластов. Составленный таким образом эталон дает возможность описать строение пластинки листа в определенном порядке.

На основании изучения строения листа представителей семейства злаков можно установить принадлежность того или иного рода к определенной трибе или подсемейству. Так, Л. А. Александровой [2] с целью уточнения родов *Neyrandia* Hook. и *Thysanoleana* Ness. изучалось строение их листьев. Аналогичную работу провел Caceres [35] с растениями, принадлежащими к группе *Paraphoreae*.

Tateoka [58], изучая строение листа *Friesea* (сем. злаков) и сравнивая с листьями рода *Avena*, пришел к выводу что *Eriachne* относится скорее к панквидному типу, о чем свидетельствуют и строение мезофилла листа, а также паренхимы влагалища.

Большую работу провел Walter [60] по систематической анатомии листьев злаков. Им были исследованы листья 72 родов 101 вида, и установлены 6 основных типов распределения ткани листьев.

Настоящая статья является попыткой дать краткий обзор наиболее значительных работ по анатомии листа двудольных, имеющих большое значение для систематики растений за последние несколько лет.

Эпидермис и мезофилл листа

Эпидермис, как известно, образуется из наружного слоя ткани первичной меристемы — дерматогена, состоящего из паренхимных клеток. Клетки эпидермиса могут быть тонкостенными (водные и растения влажных местообитаний), или иметь толстые лигнифицированные стенки (растения сухих местообитаний и ксерофиты).

Характерным для листа является присутствие устьиц, которые встречаются на обеих сторонах листа или на одной из них — на нижнем или (реже) верхнем эпидермисе. Этот своеобразный аппарат, служащий для газообмена и транспирации имеет весьма разнообразное строение, характеризующее собой те или иные растительные группы. Изучение устьиц представляет немалый интерес для эволюционной морфологии и филогении растений [23].

Изучая строение тканей листа у 47 видов фикусов Philpott [47] установил 3 группы по строению их листьев: I — мезоморфные листья, у которых пластинка тонкая, эпидермис однослойный и хорошо выражены палисадная и губчатая паренхима; II — листья толстые, эпидермис мелкоячеистый с толстой кутикулой, гиподерма из двух или более слоев, мезофилл большей частью состоит из губчатой ткани; III — листья средней толщины, у которых мезофилл состоит из нескольких слоев палисад-

ной ткани. Таким образом, изучая строение пластинки листа растений, собранных из разных местообитаний, можно по структуре пластинки листа выделить наиболее ксерофильные типы.

Большое значение для определения ископаемых растений имеет форма, размер и число устьиц. Исследования А. К. Шакрыл [25] по изучению изменчивости эпидермисов листьев камфорного дерева показали, что малая изменчивость признаков (форма, число, размер устьиц и клеток нижнего эпидермиса) при определении ископаемых форм семейства лавровых служит весьма надежным признаком.

Большое число работ посвящено изучению мезофилла, устьичному аппарату листа, но не всегда или очень мало говорится в них об эволюционных взаимоотношениях устьиц различных систематических групп растений. В большинстве случаев эти работы носят чисто описательный характер. Очевидно, для этого требуется еще накопление большого количества фактического материала.

В книге Metcalfe and Chalk приводится классификация устьиц, представленная пятью типами для всех исследованных ими растений. Эту классификацию в своих исследованиях использовала А. Я. Штромберг [26]. На изученном ею материале—(35 видов древесных и травянистых растений) установлены следующие типы устьиц: круциферондный или неравномерно клеточный, рубицеондный или параллельноклеточный, кариофиллоидный или перекрестноклеточный и ранункулоидный или беспорядочный тип. У наибольшего числа семейств и видов из числа изученных ею оказался ранункулоидный тип устьиц.

Исследование над устьицами насекомоядных растений из семейств *Droseraceae*, *Nepentaceae* и *Sarraceniacae* [57] показывает, что для каждого семейства и рода специфичен определенный тип строения устьиц. Кроме того встречаются и признаки, являющиеся общими для трех упомянутых семейств, что и дает основание объединить эти семейства в порядок *Sarraceniales*.

Аналогичную работу проводил Sen [52] по типам устьиц *Centrospermae*, исследуя 22 вида, относящихся к 7 семействам. Сен наблюдал различный тип устьиц у видов одного и того же рода и пришел к такому заключению, что тип устьиц не может быть диагностическим признаком потому, что устьичный аппарат может изменяться под давлением соседних эпидермальных клеток. Поэтому он предлагает построить классификацию устьиц на основании развития устьичного аппарата.

Диагностические признаки, установленные для одних групп растений, естественно, не могут быть диагностическими для другой группы. В данном случае, если для представителей порядка *Sarraceniales* тип устьиц является характерным признаком не только для семейств, но и родов, вовсе не обязательно, чтобы этот признак имел бы равное значение и для других семейств.

При описании эпидермиса и устьиц листа различных сортов капусты, Ф. Н. Захаревич наряду с качественными признаками приводит и данные измерений. Подробно рассматривается и черешок, расположение

в нем проводящих пучков и окружающие пучки ткани. Исследование показывает, что виды и сорта капусты уже в стадии третьего листа надсемядолями анатомически различаются. Очертания эпидермальных клеток, количество устьиц, характер дифференциации мезофилла и отчасти строение проводящих пучков считаются надежными диагностическими признаками для разных видов и сортов капусты.

В экологической анатомии изучению листа придается большое значение. При этом учитываются характер жилкования, волосяного покрова, строение эпидермиса и т. д., а также количественные признаки, как, напр., число устьиц на одном кв. мм на нижнем и верхнем эпидермисе листа. Ярким примером, характеризующим степень приспособления растения к ксерофитным условиям, является ассимиляционная ткань. Изучение онтогенеза ассимиляционной ткани показывает имеющиеся различия в тканях листа мезофитных и ксерофитных растений. Метод изучения онтогенеза вегетативных органов растения позволяет установить структурные отличия видов, и те их новые свойства, которые возникают на пути их приспособления в новых условиях обитания.

В исследованиях В. К. Василевской [10, 11] по формированию листа засухоустойчивых растений рассматривается строение листа большого количества растений, где хорошо освещены вопросы онтогенеза листа мезофитов и ксерофитов.

Анатомическая структура листа дуба от однолетнего проростка до взрослого состояния изменяется в сторону усиления ксероморфной структуры листа. На структуру листа особое влияние оказывают из внешних факторов свет и влага. У более взрослых дубков количество клеток на единицу поверхности площади листа больше, но размеры клеток относительно меньше, а сеть жилок более густая [8].

Висоўіе́скі, За́рэбска [34], исследуя устьица на листьях польских горечавок, установили, что лишь *Gentiana clusii* и *G. ciliata* имеют устьица на обеих сторонах листа, в то время как у других видов из числа исследованных ими, устьица встречаются только на нижней стороне листа. Следует отметить, что свои исследования эти авторы проводили над растениями, произрастающими в различных почвенных условиях и при подсчете устьиц у видов на известковых почвах их оказалось вдвое больше, чем у видов на неизвестковых почвах.

Исследуя строение листа некоторых лютиковых, Ю. А. Первова [9] стабильными диагностическими признаками вида считает: характер опушения, строение волосков, характер мезофилла листа. Неустойчивыми признаками для лютиковых являются форма и величина клеток эпидермиса, извилины их оболочек, число устьиц на одном кв. мм.

Отличительными видовыми признаками другой автор считает, наоборот, размеры клеток эпидермиса [20], замыкающие клетки устьиц, длина и поверхность волосков, толщина эпидермальных клеток. Е. А. Романович свои наблюдения проводил на листьях представителей семейства пасленовых (*Solanaceae*).

Исследование Н. Т. Скворцовой [21] посвящено изучению предста-

нителей сем. *Hamamelidaceae*. Для всех исследованных видов приводятся таблицы количественных признаков, эпидермальных клеток и устьиц. Тип клеток эпидермиса и количественные показатели элементов эпидермиса являются родовыми и даже видовыми признаками.

Клетки эпидермиса бывают покрыты кутикулой различной толщины. При исследовании листа для диагностики изучаемого растения учитывается и этот признак. Исследованием кутикулы на листьях травянистых и древесных растений установлено, что устьица являются центрами, к которым сходятся бороздки на кутикуле [44]. Изучение эпидермиса (и кутикулы), являющееся постоянным родовым признаком, имеет большое значение при палеоботанических исследованиях [21]. Сравнивая эпидермис ископаемых и современных растений, можно довольно точно определить ископаемое растение.

Для различного рода количественно-анатомических исследований лист является удобным объектом. Данными количественных показателей часто пользуются при характеристике разных сортов ячменя, пшеницы и др. растений [53, 1]. Для подсчетов и измерений используются клетки эпидермиса, устьица, а также клетки мезофилла листа.

В зависимости от экологического типа растения, механическая ткань в листьях может быть развита по-разному. Система механической ткани тем сильнее развита, чем больше подвергается растение инсоляции и засухам. Встречающиеся склеренхимные клетки и склереиды в листьях обуславливают его прочность. Форма и размер склереид в мезофилле и черешке листа имеют определенное значение в систематике. Клетки склереид оформляются в ранний период развития листа одиночно или группами [31]. Они очень разнообразны по форме и размерам. Немаловажное значение имеют и факторы формирования и распределения склереид в листьях [38, 40]. Rao [49, 50] разбил листовые склереиды на определенные группы и типы и дал их классификацию. Определенным группам растений свойственны характерные для данных растений склереиды.

При исследовании эпидермиса листа огромное значение имеет место взятия образца (например: ярус расположения листа, различные участки одного и того же листа и т. д.). Еще П. А. Баранов [5, 6] указывал, что число устьиц изменяется как от основания к вершине, так и от края к средней жилке листа.

Жилкование пластинки листа

Жилкование является наиболее сложной и интересной областью исследования строения листа. У покрытосеменных оно чрезвычайно разнообразно и может иметь первичные и вторичные ткани. Жилкование имеет большое диагностическое значение не только для систематики современных покрытосеменных, но и ископаемых растений.

В ассимилирующих листьях жилки выполняют важные функции, как, например, обеспечивают отток ассимилятов, снабжают листья водой и в механическом отношении, укрепляют мякоть листа.

Как утверждает Э. Ф. Келлер [13¹, длина жилок находится в зависимости от эволюционной истории растений. Ксерофитизация способствует увеличению длины сети жилок.

Рассматривая жилкование листа с ситогенетической точки зрения, Foster [39] отмечает, что большинство высказываний исследователей сводится к попытке установления соотношений между главной жилкой и «распределением роста» у молодой пластинки листа. Фостер считает, что тщательное исследование развития сети жилок покрытосеменных растений даст возможность заполнить пробел в наших знаниях в понимании и изучении морфологии листа.

Жилкование листа связано с деятельностью меристематической ткани. Появление главной и мелких жилок, безусловно, зависит от изменения в распределении деятельности меристемы.

Slade [54] свои исследования по развитию жилок листа и образованию окончаний мелкого жилкования проводил на листьях древесных пород. Происхождение главной жилки и образование мелкого жилкования связано с теми изменениями, которые претерпевает лист в своей меристематической деятельности.

Вторичная меристема в листьях закладывается в проводящих пучках в виде отдельных клеток или группы клеток, но имеет очень ограниченную деятельность. Как показали исследования А. Я. Штромберг [26¹, в листьях некоторых пород (бук, клен, лавровишня) встречаются сосуды с превалирующими лестничными перфорациями, в то время как в стеблях тех же пород почти все сосуды или большинство из них с простыми перфорациями. По всей вероятности в листьях двудольных уровень специализации ксилемы значительно ниже, чем в стебле. Возможно, это объясняется ограниченной деятельностью камбиальных клеток в листьях.

Значительные корреляции наблюдаются между типом мезофилла и распределением жилок Wylie [61, 62]. Очень интересным является исследование Solbrig [55] листьев рода *Raoulia* из сем. сложноцветных. У указанного рода вторично возник открытый тип жилкования листа, который отличается от типично дихотомического, примитивного жилкования, и коррелирует со специализированными признаками растений. Этот тип жилкования, по-видимому, произошел от более сложного, сетчатого типа в связи с редукцией листовой пластинки рода *Raoulia*. Данный тип напоминает жилкование листочков обертки некоторых других сложноцветных.

Черешок

Черешок по сравнению с другими органами или частями растения, анатомически относительно слабо изучен. Ткани черешка хотя и имеют большое сходство с тканями стебля, имея тот же порядок расположения, но при внимательном рассмотрении поперечного среза можно увидеть исключительное разнообразие их форм и структуры в отличие от прово-

дящей системы стебля. Сосудистая система черешка может состоять из отдельных пучков или их расчленения на множество пучков, благодаря чему и создается система проводящих пучков при прохождении их через черешок.

В 1943 году в Лондоне на собрании Линнеевского общества Лайтон Харе [43] сделал сообщение о таксономической ценности черешка, отмечая исключительное значение диагностических признаков черешка для систематики, заостряя внимание на структуре проводящей системы. Структуру проводящей системы Харе сводит к трем основным типам: круговой (или по форме буквы О), угловой (или по форме буквы U или V), и по форме буквы I. Образование этих структур он прежде всего связывает с функцией поддержания пластинки листа.

Наиболее характерными для большинства семейств являются два первых типа, третий тип встречается относительно редко. Он является типичным для папоротников, представителей рода *Zygoptera*.

Изучая строение черешка некоторых зонтичных, А. Н. Матюшенко [17] сопоставляет свои данные с данными Харе. Все признаки (расположение и строение проводящих пучков, механическая ткань, секреторные каналы и т. д.), на которые Матюшенко обратил внимание, оказались довольно устойчивыми в пределах вида.

В систематике растений наиболее ценными считаются признаки, которые наименее изменчивы в процессе эволюции. По таким признакам легко установить родственные связи между отдельными систематическими группами растений. В этом отношении черешок является надежным объектом, сохранившим наиболее консервативные признаки. Строение проводящих пучков черешка является прочным диагностическим признаком не только для крупных систематических групп растений, но и для родов и видов. Это хорошо показано в работе Н. В. Черпаковой [24]. Ею проведено исследование 41 образца 26 родов сем. губоцветных. Признаки строения и расположения проводящей системы, наличие колленхимной гиподермы черешка могут быть использованы для диагностики отдельных видов семейства. Анатомические признаки, для этой группы растений, оказались более четкими и разнообразными, чем признак внешней морфологии.

А. А. Яценко Хмелевский [29, 30] дает детальное описание строения черешка рами (*Böhmeria nivale* L.), подробно характеризует слияние жилок между боковыми и главной. Сложная система следования проводящих пучков в черешке, как отмечает автор, несомненно связана с формирующим влиянием листа на стебле. Детальное исследование черешка рами показывает также, что пучки трех жилок листа не входят непосредственно в стебель, как это представлялось раньше, а претерпевают ряд слияний в черешке, в результате которых в каждом из трех листовых следов, входящих в стебель, заключаются элементы всех трех жилок листа.

Изучению строения черешка в течение многих лет посвящены исследования Н. А. Анели [3, 4], проведенные главным образом на черешках

лиственных древесных пород. На основании своих исследований Анели удалось уточнить систематические принадлежности некоторых растений, выявить родственные отношения разных семейств.

В своей работе по изучению филогении зонтичных (Umbelliferae) Г. С. Кикнадзе [14] подчеркивает важность таксономического значения строения черешка. При установлении возможных путей эволюции черешка у представителей зонтичных автор считает, что эволюцию черешка необходимо рассматривать в связи с эволюцией всего листа.

Наиболее примитивным типом черешка очевидно считается округленный компактный черешок со слабо развитыми механическими тканями и проводящей системой, сгруппированной близ продольной оси черешка.

Строение черешка оказалось очень важным по своей значимости для систематики представителей рода *Arctium* [33]. Исследования собранных на территории Франции виды рода *Arctium* показали, что представители этого рода хорошо отличаются по характеру расположения пучков в черешке. Анатомия черешка рода *Arctium* может оказать услугу не только в определении этого рода по вегетативным органам, но и по вопросу происхождения сложной структуры черешка семейства сложноцветных.

Таким образом анатомическое строение черешка может быть использовано при определении родов по вегетативным органам [20].

Немецкий ботаник Roth [51] очень подробно изучала историю развития листа, обращая особое внимание на развитие прилистников и язычков. Ею исследованы растения, принадлежащие к различным систематическим группам. Оказалось, что у всех исследованных видов отчетливо выступают краевые проводящие пучки черешка переходящие в края пластинки листа.

Установление филогенетического родства между отдельными группами растений является одной из важных, и вместе с тем, сложных задач систематики растений. Большим достижением современной систематики является привлечение различных методов исследования, которые открывают широкие перспективы в построении филогенетической системы растительного мира. Исследования, проведенные на основании анатомического анализа строения листа, в частности черешка, дают новый дополнительный материал в установлении родственных связей, особенно, для таксонов низших рангов различных групп растений.

Главный ботанический сад
АН СССР, г. Москва

Поступило 28.VII 1962 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1954.
2. Александрова Л. А. Бот. журн., 39, 6, 1956.
3. Анели Н. А. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 13, 4, 1952.
4. Анели Н. А. Сб. трудов Тбил. Хим.-фарм. ин-та (ТНИХФИ), т. IX, 1960.

5. Баранов П. А. Бюллет. САГУ, 4, 1924.
6. Баранов П. А. Бюллет. САГУ, вып. 8, 1925.
7. Березина М. И. Научн. работы студ. Моск. фармац. ин-та, 1, 1957.
8. Борисова М. А. Уч. Зап. Моск. пед. ин-та, 29, 1955.
9. Василевская В. К. Бот. журн., т. 23, 4, 1938.
10. Василевская В. К. Проблемы ботаники, 1, 1950.
11. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954.
12. Гзырян М. С. Тр. Ин-та ботаники, Азерб. ССР, т. 1, 1959.
13. Келлер Э. Ф. Растение и среда, ч. 1, 1940.
14. Кикнадзе Г. С. Автореферат канд. дисс. Л., 1955.
15. Козо-Полянский Б. М. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 32, 1923—24.
16. Козо-Полянский Б. М. Проблемы ботаники, т. 1, 1950.
17. Матюшенко А. Н. Работы научн. студ. общ. Воронежского гос. ун-та, 1949.
18. Медведева Р. Г. Вестник АН Казах. ССР, 8, 1960.
19. Первова Ю. А. Тр. Харьковск. фармац. ин-та, 1, 1957.
20. Романович Е. А. Бот. журн. т. 45, 2, 1960.
21. Свешникова И. Н. Бот. журн. 4, 1955.
22. Скворцова Н. Т. Бот. журн. т. 45, 5, 1960.
23. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948.
24. Черпакова Н. В. Тр. Воронежск. ун-та, 35, 1956.
25. Шакрыл А. К. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 24, 1, 1960.
26. Штромберг А. Я. Сб. трудов Тбил. н.-и. хим. фарм. ин-та, кн. 8, 1956.
27. Штромберг А. Я. ДАН СССР, т. 124, 3, 1959.
28. Штромберг А. Я. ДАН СССР, 6, 1961.
29. Яценко-Хмелевский А. А. ДАН СССР, т. XVI, 9, 1937.
30. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. Тбил. бот. ин-та, 4, 1938.
31. Arsee T. Amer. Journ. Bot., v. 40, 9, 1953.
32. Arsee T. Amer. Journ. Bot., v. 40, 10, 1953.
33. Bailland L. Ann. Scient. Univ. Besango, 2, Ser. Bot., 1, 1954.
34. Bukowicki H., Zarebska J. Farmacja polska, 9, 7, 1953.
35. Caceres M. R. Rev. argent. agron., 25, 1—2, 1958.
36. Esau K. Plant anatomy. New York, 1953.
37. Fell K. R., Rowson J. M. Journ. Pharmacy and Pharmacol., 9, 5, 1957.
38. Foard D. E. Nature, 9, 184, 1959.
39. Foster A. S. Amer. Journ. Bot., 39, 1952.
40. Gaudet J. Amer. Journ. Bot., v. 47, 7, 1960.
41. Gifford E. M. Bull. Museum nat. hist. natru., 25, 2, 1953.
42. Grigorescu E. L. Sommer Farmacia (Romin.) 5, 1, 1957.
43. Hare C. L. Preseed. Linn. Soc. London, 1944.
44. Hluchavsky B., Srb. V. Preslia, 31, 1, 1959.
45. Metcalfe C. R. Proseed. Linn. Soc., London, part. 3, 1943.
46. Metcalfe C. R. Phil. Soc. Biol. Rev., v. 21, 4, 1946.
47. Philpott J. Bot. Gaz., 115, 1, 1953.
48. Pray T. R. Am. Journ. Bot., 42, 1, 1955.
49. Rao T. A. Journ. Indcan Bot., 30, 1951.
50. Rao T. A. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 18, 1952.
51. Roth I. Planta archiv für Wiss. Bot., Bd., 37, A. 3, 1949.
52. Sen S. Current, Sci., 27, 2, 1958.
53. Singh M. M. Gurreut. Sci., 24, 7, 1955.
54. Slade B. New Phytologist, v. 58, 3, 1959.
55. Solbrig O. T. Journ. Arnold Arbor., 41, 3, 1960.
56. Sprague T. A. Pros. Linn. Soc., London, p. 3, 1943.

57. Tarnavski J. T., Rădulescu D. Studii și cercetări biol. Acad. RPR. Ser...
biol. veget., 10, 1, 1958.
58. Tateoka T. Bull. Torr. Bot. Club, 88, 1, 1961.
59. Wallis T. E. Proceed. Linn. Soc. London, 1943.
60. Walter V. B. Bot. Gaz., 119, 3, 1958.
61. Wylie R. B. Am. Journ. Bot., v. 26, 219–231, 1939.
62. Wylie R. B. Am. Journ. Bot., 39, 9, 1952