

СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА АРІОІДЕАЕ ДРУДЕ (АRІАСЕАЕ LINDL.)

Наумов С.Ю.

Луганский национальный аграрный университет

Листья бывают простые и сложные. Если у листа одна листовая пластинка, его называют простым. Если же на одном черешке с общим основанием располагается несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешочками, тогда такие листья называют сложными. Процесс формирования сложного листа напоминает ветвление, происходящее в одной плоскости, которое может идти до второго-третьего порядка и тогда образуются листья дважды- и триждыперистосложные, многократно тройчатые и т.д. (Линней, 1989; Серебряков, 1952; Cronk, 2009; Meyen, 1973, и др.). А. Тахтаджян отмечает, что простой лист никогда не расчленяется на отдельные резко отграниченные сегменты, называемые листочками, в отличие от сложных листьев (Жизнь растений, 1980). Листочки типичных сложных листьев снабжены сочленением, благодаря которым они во время листопада обычно опадают частями (Федоров, 1956). Указанная здесь особенность сложных листьев свойственна в основном древесным и кустарниковым растениям, из травянистых – только некоторым семействам, в частности, семейству Fabaceae Lindl. (Тен, 1973; Федоров, 1956; Takhtajan, 1997). Однако в некоторых семействах травянистых растений формируются листья, которые сложно однозначно отнести к тому или иному типу – простым или сложным в связи с тем, что им не свойственно раздельное опадание листочков. К таковым, в частности, следует отнести листья большинства видов подсемейства Аrioideae, которые после полного отмирания остаются прикрепленными к стеблю. В литературных источниках нет единого мнения относительно их структуры. Большая часть авторов относит листья представителей подсемейства к простым в различной степени расчлененным (Тихомиров, 1977; Тихомиров, 1996; Федоров, 1956; Флора, 1950; De Candolle, 1830), другие авторы не определились в этом вопросе и часто противоречат сами себе (Ботанический атлас, 1963), некоторые исследователи считают листья видов подсемейства сложными (Сацыперова, 1984; Eberwein, 1995, Guedes, 1984). Таким образом, целью наших исследований было однозначное определение типа листьев на основании полученных нами данных у некоторых представителей подсемейства Аrioideae.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований служили виды растений подсемейства Аrioideae Друде. Семена *Levisticum officinale* Koch. получены из Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова. Семена некоторых культурных видов подсемейства, в частности, *Apium graveolens* L., *Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl., *Foeniculum vulgare* Mill., *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W. Hill. приобретены в розничной торговле. Дикие виды подсемейства *Vupleurum rotundifolium* L., *Conium maculatum* L., *Daucus carota* L. собраны во время ботанических экспедиций на юго-востоке Украины. На территории Никитского ботанического сада (АР Крым)

собраны и исследованы *Bupleurum asperuloides* Heldr., *Bupleurum fruticosum* L. Растения *Bupleurum woronowii* Manden. собраны во время экспедиции на г. Чатыр-Даг.

Выращивание растений производили как в лаборатории светокультуры, так и в полевых условиях. За всеми растениями проводили регулярные наблюдения на протяжении всего жизненного цикла. Морфологические особенности листьев видов семейства *Apiaceae* и некоторых других травянистых растений изучали на живом и гербарном материале. Изображения листьев получали как традиционным способом фотографирования, так и с применением компьютерной техники. Для иллюстрации исследования автор использовал оригинальные фотографии, обработанные на компьютере с помощью таких программ как Adobe Photoshpe, Corel Draw.

Анатомическое строение черешков изучали на поперечных срезах. Использовали розеточные листья виргинильных особей. Поперечные срезы в 5-8-кратной повторности делали в средней части черешка полностью сформированных листьев, так как именно в этой части структура их наиболее константна (Тихомиров, 1996). Материал фиксировали в смеси Карнуа. Затем приготавливали по общепринятой методике серийные микротомные поперечные срезы толщиной 10-12 мкм. Окраску срезов производили гематоксилином Эрлиха с подкраской генциановым фиолетовым или метиленовым синим (Lillie, 1965). Строение черешков и черешочков изучали под микроскопом МБИ-3. Микрофотографии получили с помощью цифровой камеры Olympus SP350 (Наумов, 2004).

Результаты и обсуждение

Для целей классификации любых органов или организмов необходимо их изучение в то время, когда они полностью сформировались. Это относится, в частности, и к листьям.

Изучение развития листьев в онтогенезе в целом с применением только морфологических методов не может однозначно помочь в решении вопроса об их отнесении к простым или сложным, т.к. на ранних этапах развития простых рассеченных и сложных листьев их онтогенез протекает сходно в результате пролиферации клеток кастальной и интеркастальной тканей (Серебряков, 1952; Тен, 1973; Eberwein, 1995; Gerrath, 1997; Guedes, 1984). В последние годы интенсивные исследования на модельных растениях привели к идентификации определенного числа генов, контролирующих рост и развитие растений. В результате было показано, что сложные листья образуются из развивающихся простых индукцией класса I *KNOTTED*-подобных генов (*KNOX1*, а также генов *ARP*, *FLO*, *PHAN*) (Champagne, 2004; Cronk, 2009; Eckardt, 2007). Эти гены были обнаружены у *Solanum lycopersicum* L., у которых их активность ведет к более высокой расчлененности сложных листьев (Eckardt, 2007). Они были найдены и у представителей *Apiioideae* и, в частности, у *Pimpinella anisum* L. и *Daucus carota* L. Правда, стоит отметить, что листья *Pimpinella anisum* авторы считают простыми, образующимися из сложных примордиев, указывая при этом, что другие виды рода *Pimpinella*, как и в целом многие представители семейства *Apiaceae*, имеют высоко расчлененные листья. Т.о. авторы предполагают, что простые листья *Pimpinella anisum* имеют вторичное происхождение, несмотря на наличие сложных примордиев (Bharathan, 2002). Возможно, они не учитывают тот факт, что для аниса, как и для других видов подсемейства *Apiioideae*, характерна гетерофиллия. Ранее нами было установлено, что

в течение онтогенеза у *Pimpinella anisum* первыми образуются простые листья, которые в последующем сменяются непарноперистосложными с 9-ю листочками (Соколов, 2001).

Применение различных методов (физиономический, структурный, ритмологический, анатомический) анализа строения листьев у представителей семейства Ариасеae показало, что у изученных видов, входящих в подсемейство Ариоидеae, большая часть листьев, формирующихся в течение онтогенеза, обладает всеми морфологическими признаками сложных листьев. Исключение составляют представители рода *Vupleurum*, онтогенез листьев которого представляет отдельную проблему, требующую разрешения, в связи с наличием в этом таксоне видов с листьями, обладающими как сетчатым, так и параллельным жилкованием. Листья же большинства видов Ариоидеae несут более двух листовых пластинок, прикрепленных к рахису при помощи ясно выраженных черешочков, позволяющих листочкам располагаться в различных плоскостях по отношению к источнику света. Рахисы, как и черешочки боковых листочков, у различных видов сохраняют типичное строение, свойственное черешку – у одних видов они округлые, у других желобчатые. Однако во всех случаях на них нет каких-либо «оторочек» (полосок листовых пластинок), поэтому нет оснований называть боковые листочки сегментами простого листа. Кроме того, черешки, черешочки и рахисы листьев представленных видов подсемейства Ариоидеae состоят из тканей трех типов: покровной, основной и проводящей; проводящие пучки отделены друг от друга прослойками основной паренхимы (подобно первичной структуре стебля некоторых травянистых растений (Эзау, 1980) отличаются радиальной симметрией, т.е. их можно отнести к осевым структурам.

У большинства изученных видов, как уже отмечалось выше, формирование сложных листьев напоминает ветвление, начинающееся с отхождения в черешке и рахисе проводящих пучков и продолжающееся до второго-четвертого порядков; при этом морфологическое строение узлов ветвления сходно с узлами ветвления листьев, которые бесспорно относят к сложным, в частности, с узлами ветвления рыхлатосложных листьев *Melilotus albus* Medik.

В целом следует подчеркнуть, что черешочки устроены принципиально так же, как черешки. В частности, у *Conium maculatum* крупные черешочки и первого, и второго порядков имеют в центре полость, что не характерно ни для листовой пластинки вообще, ни для ее центральной жилки, но является особенностью черешков. По мере продвижения к верхушке листа и к верхушкам боковых листочков, полость в рахисе и черешочках становится все меньше и заменяется рыхлой паренхимной тканью белого цвета. Подобные признаки строения узлов, черешков, рахисов и черешочков встречались практически у всех исследованных видов подсемейства Ариоидеae (Наумов, 2007; Наумов, Бриль, 2007; Наумов, Злобина, 2008).

У представителей подсемейства Ариоидеae достаточно часто наблюдалось явление отмирания листочков сложного листа, не имеющих признаков повреждений. Листочки не опадали, оставались в прикрепленном состоянии вплоть до гибели всего листа. Это отмечалось у *Apium graveolens*, *Conium maculatum*, *Daucus carota*, *Peucedanum ruthenicum* и других.

Отвлекаясь от вышеприведенных данных можно предположить: если обязательной особенностью сложных листьев считать их подразделение на листочки с черешочками, то проблема может быть решена путем сравнения строения

черешочков и черешков. А именно, если черешочек цилиндрический и его строение сходно со строением черешка, мы имеем дело со сложным листом. Анатомические исследования показали, что по строению листочки сложного листа подобны первым простым листьям того же вида. В частности, черешочки листочков сохраняют типичное строение, характерное для черешков, а у некоторых видов, например, у *Apium graveolens*, они обладают даже более сложным строением, в сравнении с черешком первого настоящего листа (рис. 1). Так, из рисунка видно, что в отличие от черешка первого настоящего листа (рис. 1Г), в черешочке латерального листочка сформировались пять закрытых коллатеральных пучков, три из которых крупные и два, расположенные в выступах желобка, мелкие (рис. 1Д). Кроме того, в черешочке напротив проводящих пучков развиты тяжи угловой колленхимы, отсутствующие в черешке. Черешочек нельзя назвать частью сегмента или доли листовой пластинки.

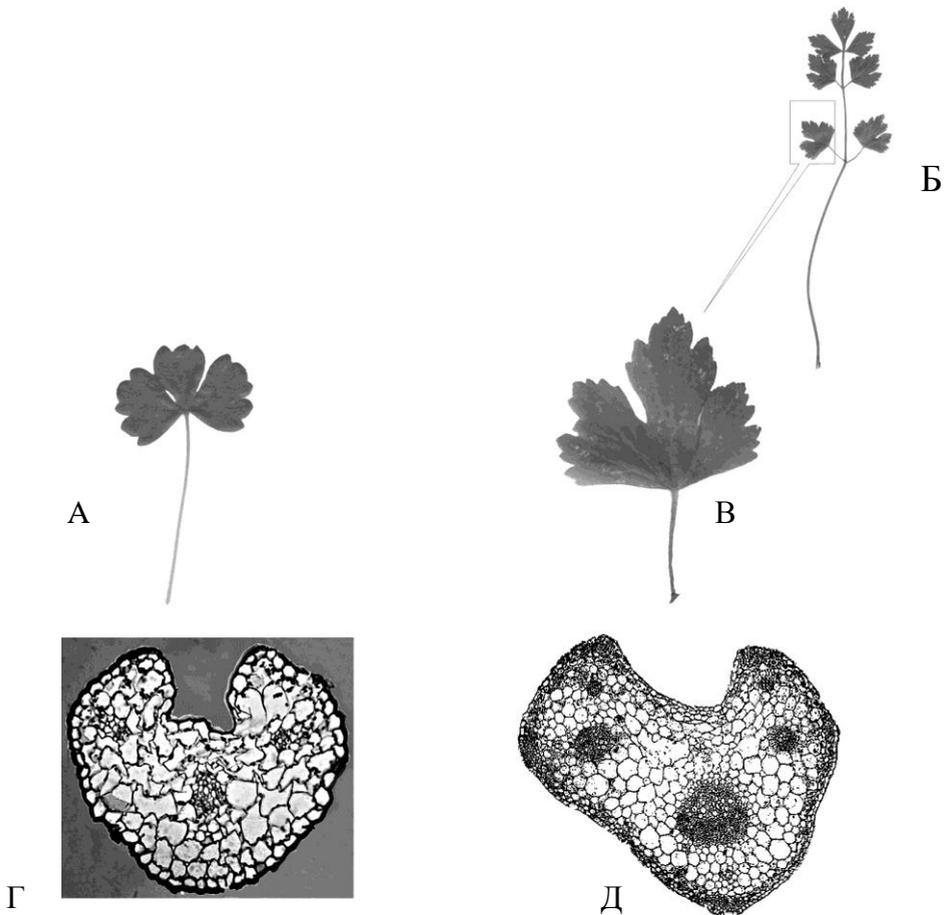


Рис. 1. Первый настоящий лист (А), непарноперистосложный лист (Б) и отсеченный латеральный листочек (В) *Apium graveolens*: Г – срез черешка первого настоящего листа (гематоксилин, ув. 20x7); Д – срез черешочка латерального листочка (гематоксилин, ув. 10x10)

Первый настоящий лист *Petroselinum crispum* простой, рассеченный на три сегмента (рис. 2А). Черешок длинный, желобчатый, в поперечном разрезе близок к треугольному, сверху покрыт одним слоем клеток эпидермиса, под которым располагается два слоя клеток хлоренхимы (рис. 2Г). Большая часть черешка заполнена овальными клетками основной паренхимы, в толще которой располагается три проводящих пучка. Следующим у *P. crispum* формируется тройчатосложный лист (рис. 2Б). Черешочек нижней пары боковых листочков по своему строению сходен с черешком первого листа. Разница заключается лишь в том, что в черешочке напротив проводящих пучков под клетками эпидермиса и в выступах желобка развиты тяжи колленхимы, отсутствующие в черешках первых листьев (рис. 2Д). Кроме того, линейные размеры черешков больше таковых черешочков. Подобные небольшие различия в строении черешков простых листьев и черешочков сложных листьев одного и того же вида растений подсемейства *Apioideae* характерны и для других изученных видов: *Daucus sativus*, *D. carota*, *Foeniculum vulgare* и др. (Наумов, 2007а; Наумов, 2007б; Наумов, Бриль, 2007; Наумов, Злобина, 2008).

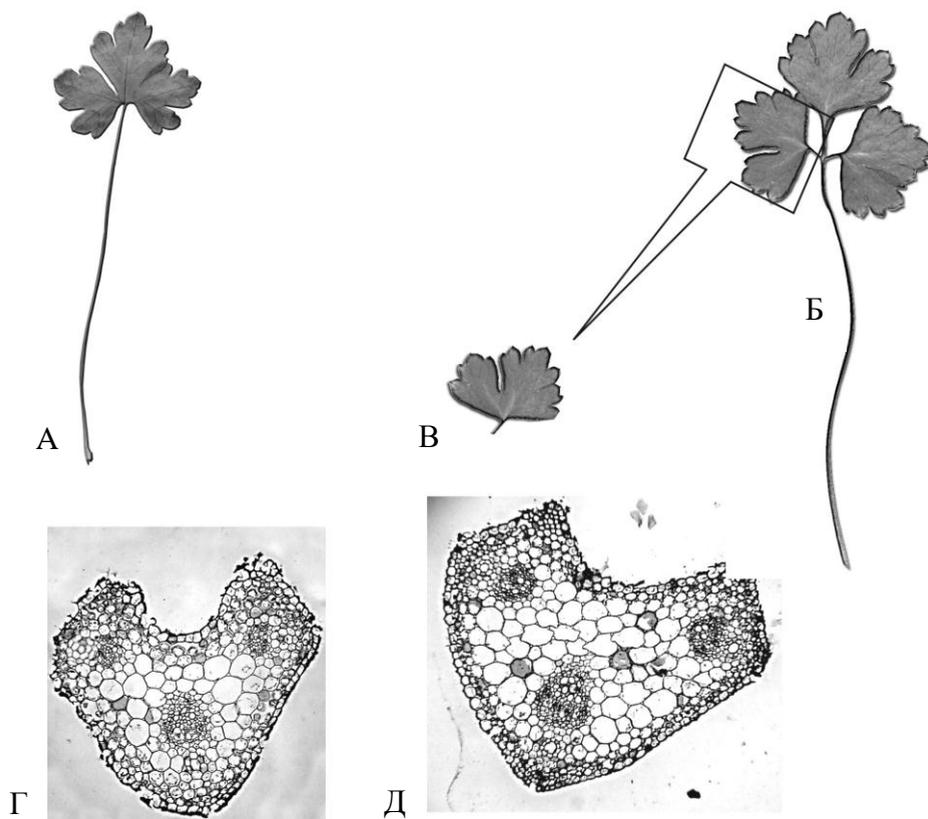


Рис. 2. Первый настоящий лист (А), тройчатосложный лист (Б) и отсеченный латеральный листочек (В) *Petroselinum crispum*: Г – срез черешка первого настоящего листа (гематоксилин, ув. 8x7); Д – срез черешочка латерального листочка (гематоксилин, ув. 8x7)

Известно существование двух гипотез, объясняющих гомологию простых и сложных листьев. Первая гипотеза, предложенная Sattler R. и Rutishauser R., уравнивает отдельные листочки сложного листа с простыми листьями. Вторая гипотеза, предложенная Kaplan D., трактует целый сложный лист как эквивалент простого листа (Champagne, 2004). Полученные нами данные свидетельствуют в пользу первой гипотезы, т.к. по анатомическому строению листочки сложного листа сходны с простыми листьями того же самого растения, а в большинстве случаев имеют и более сложное строение (Наумов, 2007а; Наумов, 2007б; Наумов, Бриль, 2007; Наумов, Злобина, 2008; Наумов, Соколов, 2004).

Выводы

1. Изученные листья представителей подсемейства *Apiioideae* обладают всеми признаками сложных листьев. Типичные сочленения в узлах, позволяющие листочкам сложного листа самостоятельно опадать, отсутствуют. По нашему мнению, применение термина «сочленение» в случае сложных листьев, не совсем уместно, т.к. в процессе заложения и развития сложных листьев никаких процессов сочленения частей не происходит. Известно, что сложный лист развивается как единое целое (Серебряков, 1952; Тен, 1973; Cronk, 2009; Eberwein, 1995; Gerrath, 1997; Guedes, 1984) и как уже отмечалось выше, в узлах происходит разветвление проводящих пучков с сопутствующими элементами механической ткани.

2. Основываясь на полученных нами результатах исследований, считаем, что листья представителей *Apiioideae*, состоящие из нескольких обособленных листовых пластинок, вне зависимости от того, опадают они отдельно или лист отмирает целиком, следует считать сложными. Заметим в этой связи, что Линней К. (Линней, 1989) разграничивал простые и сложные листья именно по степени их расчлененности.

Благодарности

Автор приносит свою благодарность старшему научному сотруднику ботанического института им. В. Комарова (Санкт-Петербург, Россия) доктору Оскольскому А.А. за полезные консультации и советы при обсуждении статьи.

Литература

- Ботанический атлас / Под общ. ред. Б.К. Шишкина. – М.-Л.: Сельхозиздат, 1963. – 504 с.
Гендельс Т.В. Особенности морфогенеза листа двудольных // Ботан. журн., 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1554-1559.
Жизнь растений в 6-ти тт. /Под общ. ред акад. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5, ч. 1. – 430 с.
Линней К. Философия ботаники. – М.: Наука, 1989. – 456 с.
Наумов С.Ю. Анатомічні дослідження листків *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W.Hill. // Укр. ботан. журн., 2007а. – Т. 64, № 6. – С. 901-904.
Наумов С.Ю. Формообразование листьев *Daucus carota* L. в течение онтогенеза // Збірник наукових праць ЛНАУ. – Луганськ: «Елтон-2», 2007б. – № 75 (98). – С. 87-93.
Наумов С.Ю., Бриль О.А. Анатомические исследования васкулярной системы листьев *Daucus carota* L. // Збірник наукових праць Луганського НАУ. – Луганськ: «Елтон-2», 2007. – № 79 (102). – С. 32-40.

- Наумов С.Ю., Злобина А.А. Изменение васкулярной системы листьев прикорневой розетки *Foeniculum vulgare* Mill. // Збірник наукових праць Луганського НАУ. – Луганськ: «Елтон-2», 2008. – № 83. – С. 73-80.
- Наумов С.Ю., Соколов І.Д. Досвід використання цифрових пристроїв у біології // Науковий вісник Волинського державного університету ім. Л. Українки. – Луцьк: РВВ «Вежа», 2004. – № 4. – С. 76-79.
- Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. – Л.: Наука, 1984. – 223 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Гос. изд-во «Сов. наука», 1952. – 391 с.
- Соколов І.Д., Наумов С.Ю., Миняева І.В., Шелихов П.В. Формообразование листьев в онтогенезе аниса (*Anisum vulgare* Gaertn.) // Вісник Донецького університету. Серія А. Природничі науки, 2001. – № 2. – С. 294-297.
- Тен А.Г. Рост листа бобовых растений в онтогенезе // Вопросы морфологии, роста и развития растений: Труды Целиноградского СХИ, 1973. – Т. 9, вып. 3. – С. 25-49.
- Тихомиров В.Н. Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Автореф. дис. докт. биол. наук / МГУ им. М. Ломоносова. – М., 1977. – 39 с.
- Тихомиров В.Н., Яницкая Т.О., Пронькина Г.А. Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным признакам. – М.: Аргус, 1996. – 88 с.
- Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 302 с.
- Флора СССР / Ред. Б.К. Шишкин. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. XVI. – 648 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. – М.: «Мир», 1980. – Кн.1, 2. – 558 с.
- Bharathan G.; Goliber T.E.; More C.; Kessler Sh.; Pham T.; Sinha N.R. Homologies in leaf form inferred from KNOX1 gene expression during development // Science, 2002. – Vol. 296, N 5574. – P. 1858-1860.
- Champagne C.; Sinha N. Compound leaves: equal to the sum of their parts? // Development, 2004. – Vol.131. – P. 4401-4412.
- Cronk Q. The Molecular Organography of Plants. – Oxford: University Press, 2009. – 259 p.
- De Candolle Aug.P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. – Paris, 1830. – V. 4. – 683 p.
- Eberwein R.K. Bau und ontogenese unkonventioneller Blätter des typs 'unifaziale Phyllome' und deren beitrag zur theorie des spermatophytenblattes: Dis. Doktors der Natur. / Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen. – Österreich, 1995. – 77 p.
- Eckardt N.A. Evolution of compound leaf development in Legumes: Evidence for overlapping roles of KNOX1 and FLO/LFY genes // Plant cell., 2007. – Vol. 19. – P. 3315-3316.
- Gerrath J.M., Lacroix C.R. Heteroblastic sequence and leaf development in *Leea guineensis* // Int. J. Plant Sci., 1997. – Vol. 158 (6). – P. 747-756.
- Guedes M. Leaf morphology in the Umbelliferae: Rachis, unifaciality, stipels and pinna insertion // Phytion., 1984. – Vol. 24. – P. 257-272.
- Lillie R.D. Histopatologic technic and practical histochemistry. – New York, 1965. 645 p.
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev., 1973. – Vol. 39, № 3. – P. 205-260.
- Takhtajan A.L. Diversity and Classification of Flowering Plants. – New York: Columbia University Press, 1997. – 643 p.