

И.Ю. МАЛЬЦОВ, М.М. МАРИНЮК

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА ЛИСТА ДРАЦЕН (*DRACAENA VAND. EX L.*)

Приведены результаты сравнительного анализа расположения и ориентации проводящих пучков в пластинке листа представителей рода *Dracaena*. На основании установленных анатомических особенностей листовых пластинок исследуемых видов высказано предположение о том, что для рода *Dracaena* эквивациальность листа является анцестральным признаком.

Ключевые слова: *Dracaena Vand. ex L.*, проводящая система, обратно ориентированный проводящий пучок, эквивациальность.

Высокая степень консервативности признаков проводящей системы — известный факт, она была предметом многих сравнительных исследований, внесших значительный вклад в развитие систематики и филогении высших растений [7, 8]. Проводящая система листа является одним из признаков, содержащих в достаточной степени элементы консервативности и прогресса [1]. Осевые ткани в силу своего внутреннего положения изолированы от прямых контактов с внешней средой, что является причиной их экологической стабильности, более низких темпов эволюции, как следствие, — структурной консервативности [3]. С другой стороны, изменение морфологического строения, которому лист подвержен как никакой другой орган растения, оказывает влияние на пространственное положение, а иногда и на ориентацию проводящих пучков. Кроме этого, показано, что таксоноспецифичность и консервативность признаков проводящих пучков листа не ниже, чем аналогичных признаков проводящих тканей стебля, а их анализ значительно проще [3].

Нами изучены особенности расположения проводящих пучков в пластинке листа представителей рода *Dracaena Vand. ex L.*

Характерной особенностью проводящей системы объектов исследования является наличие нетипично расположенных в пластинке и черешке коллатеральных проводящих пучков [5, 6]. Однако данные, приведенные А.П. Хохряковым (без ссылки на источник), не в полной мере согласуются с нашими результатами, в частности, исследование показало наличие обратно ориентированных проводящих пучков у видов *D. deremensis* (N. E. Br.) Engl и *D. fragrans* (L.) Ker.– Gawl.

Материалы и методы

Исследования проводили в оранжереях и лаборатории световой и электронной микроскопии отдела тропических и субтропических растений Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины на базе коллекции драцен.

Растительный материал. Для анатомических исследований отбирали нормально развитые листья срединной формации. Материал брали из центральной части листовой пластинки.

Световая микроскопия. Для изучения поперечных срезов листа с помощью светового микроскопа материал фиксировали в фиксаторе Чемберлена или в 70% этаноле. Срезы изготавливали от руки безопасной

бритвой и заключали в глицерин [2]. Для исследования подготовленного материала использовали световые микроскопы Nu и Primo Star (Carl Zeiss, Германия), оборудованные цифровым фотоаппаратом Canon Power Shot G5.

Электронная микроскопия. При исследовании поверхности листовой пластинки методом растровой электронной микроскопии материал фиксировали в 4% растворе глютарового альдегида [4], высушивали путем проведения через смеси с возрастающей концентрацией трет-бутанола, а затем замораживали и высушивали в форвакууме в модифицированном вакуумном универсальном poste ВУП-5М (АО «SELMI», Украина), снабженном замораживающим столиком. Материал напыляли углеродом, а затем золотом [4]. Для изучения подготовленного материала использовали сканирующий электронный микроскоп JSM-6700F (JEOL, Япония).

Результаты и обсуждение

Dracaena draco (L.) L. Листья срединной формации цельные, кожистые, сидячие, ремневидные, с широким листовым основанием, до 95–120 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование параллельное. Лист без выраженной центральной жилки, с пластинкой почти одинаковой толщины по всей ширине (40–60 клеточных слоев). Гиподерма отсутствует. Мезофилл не-

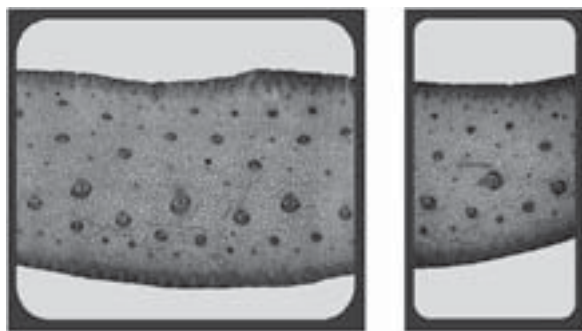


Рис. 1. Ориентация проводящих пучков листа *D. draco*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

дифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла, ближайšie к эпидерме, обычно заметно меньше. Расположение проводящих пучков по всей ширине пластинки многорядное. Крупные пучки в медианной части ориентированы флоэмой к ближайшей листовой поверхности, в латеральной — флоэмой к ближайшему краю листа. Более мелкие пучки ориентированы ксилемой к крупным пучкам. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 1).

D. deremensis. Листья срединной формации цельные, кожистые, псевдочерешчатые, узколанцетные, со слегка волнистым краем, до 55–60 см в длину; поверхность листа продольно-складчатая, голая, блестящая; жилкование дуговидное; псевдочерешок крылатый, с расщепленным открытым или немного завернутым влагалищем. Лист с выраженной центральной жилкой (до 40 клеточных слоев) и с пластинкой толщиной до 15 клеточных слоев. Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла в основном одинакового размера, ближайšie к эпидерме — обычно заметно меньше. Пучки в жилке расположены в три ряда и ориентированы ксилемой к центру листовой пластинки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд, флоэмой ориентированы к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 2).

D. fragrans. Листья срединной формации цельные, кожистые, псевдочерешчатые, узколанцетные, с волнистым краем, до 65–80 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование дуговидное;

псевдочерешок крылатый, с расщепленным открытым или немного завернутым влагалищем. Лист с выраженной центральной жилкой (до 50 клеточных слоев) и с пластинкой толщиной до 20 клеточных слоев. Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла в основном одинакового размера, ближайšie к эпидерме — обычно заметно меньше. Пучки в жилке расположены в три ряда и ориентированы ксилемой к центру листовой пластинки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд, флоэмой ориентированы к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 3).

D. hookeriana K. Koch. Листья срединной формации цельные, кожистые, сидячие, с расширенным листовым основанием, до 55–60 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование дуговидное. Лист с выраженной центральной жилкой (до 60 клеточных слоев) и с пластинкой толщиной до 15 клеточных слоев. Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла в основном одинакового размера, ближайšie к эпидерме — обычно заметно меньше. Пучки в жилке расположены в три-четыре ряда и ориентированы ксилемой к центру листовой пластинки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд, флоэмой ориентированы к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 4).

D. marginata Lam. Листья срединной формации цельные, кожистые, сидячие, с расширенным листовым основанием, до

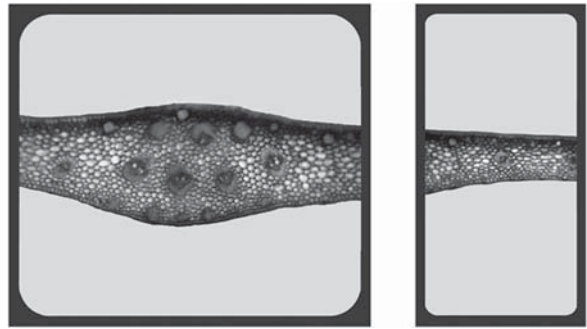


Рис. 2. Ориентация проводящих пучков листа *D. deremensis*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

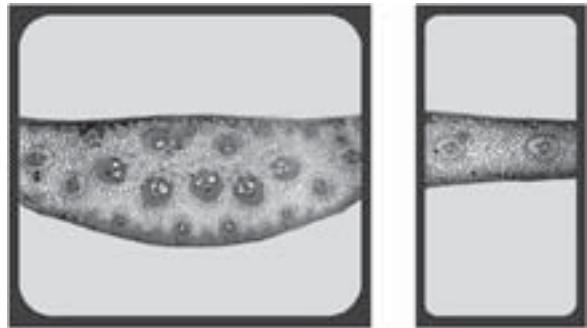


Рис. 3. Ориентация проводящих пучков листа *D. fragrans*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

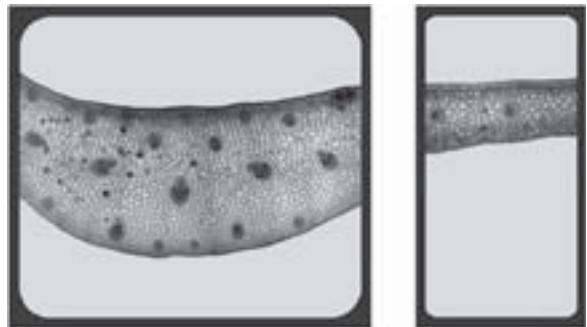


Рис. 4. Ориентация проводящих пучков листа *D. hookeriana*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

40–45 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование параллельное. Лист с выраженной центральной жилкой (до 40 клеточных слоев) и с пластинкой толщиной до 15 клеточных слоев.

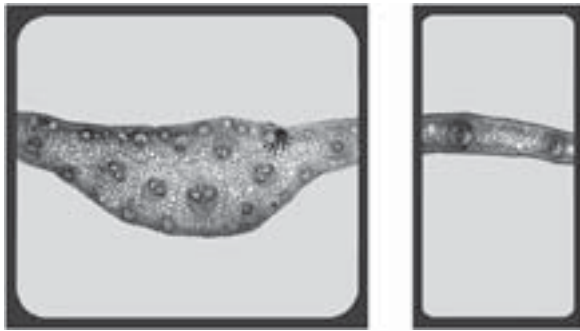


Рис. 5. Ориентация проводящих пучков листа *D. marginata*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

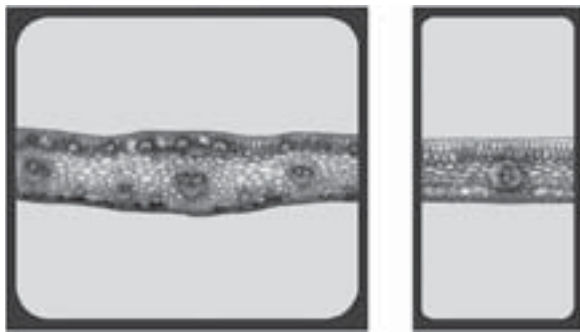


Рис. 6. Ориентация проводящих пучков листа *D. reflexa*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла в основном одинакового размера, ближайšie к эпидерме — обычно заметно меньше. Пучки в жилке расположены в три ряда и ориентированы ксилемой к центру листовой пластинки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд, флоэмной ориентированы к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 5).

D. reflexa Lam. Листья срединной формации цельные, кожистые, сидячие, с широким листовым основанием, узколанцет-

ные, со слегка волнистым краем, до 17–19 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование дуговидное. Лист со слабо выраженной центральной жилкой и пластинкой одинаковой толщины по всей ширине (до 15–20 клеточных слоев). Гиподерма отсутствует. Мезофилл слабо дифференцирован, представлен плохо выраженной однослойной палисадной паренхимой, состоящей из эллипсоидных клеток с адаксиальной стороны листовой пластинки, и более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Пучки в жилке расположены в два ряда и ориентированы ксилемой внутрь листовой пластинки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд и ориентированы флоэмной к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 6).

D. surculosa Lindl. Листья срединной формации цельные, кожистые, черешчатые, широколанцетные, до 14–15 см в длину; поверхность листа гладкая, голая, блестящая; жилкование дуговидное; черешок желобчатый, маленький (0,4–0,6 мм). Лист без центральной жилки, с пластинкой толщиной до 10 клеточных слоев. Гиподерма отсутствует. Мезофилл слабо дифференцирован, представлен слабо выраженной однослойной палисадной паренхимой, состоящей из эллипсоидных клеток с адаксиальной стороны листовой пластинки, и более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Расположение пучков по всей ширине пластинки однорядное, центральный пучок нормально ориентирован, латеральные пучки флоэмной ориентированы к краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 7).

D. thalioides (Hort.) Makoy ex E. Morr. Листья срединной формации цельные, кожис-

тые, псевдочерешчатые, узкояйцевидные, со слегка волнистым краем, до 55–60 см в длину; поверхность листа продольно-складчатая, голая, блестящая; жилкование дуговидное; псевдочерешок желобчатый, с расщепленным открытым или немного завернутым влагалищем. Лист без центральной жилки, с пластинкой толщиной до 10–15 клеточных слоев. Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла в основном одинакового размера, но ближайšie к эпидерме — обычно заметно меньше. Расположение пучков по всей ширине пластинки однорядное, центральный пучок нормально ориентирован, латеральные пучки флоэмой ориентированы к краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 8).

D. umbracullifera (Jacq.). Листья срединной формации цельные, кожистые, сидячие, линейно-ланцетные, с широким листовым основанием, со слегка волнистым краем, до 165–170 см в длину; поверхность листа продольно-складчатая, голая, блестящая; жилкование параллельное. Лист с массивной центральной жилкой (до 110 клеточных слоев), с относительно толстой пластинкой (до 40 клеточных слоев). Гиподерма отсутствует. Мезофилл недифференцированный, представлен более или менее гомогенной губчатой паренхимой, которая состоит преимущественно из округлых клеток. Клетки мезофилла одинакового размера, но ближайšie к эпидерме обычно заметно меньше. Пучки в жилке образуют радиально-симметричную группу (до семи рядов) и ориентированы ксилемой к центру жилки. В латеральной части пластинки пучки расположены в один ряд и ориентированы флоэмой к ближайшему краю листа. Проводящие пучки имеют отчетливые колпачки из склеренхимы, особенно на полюсе флоэмы. Хорошо развиты склеренхимные субэпидермальные тяжи (рис. 9)

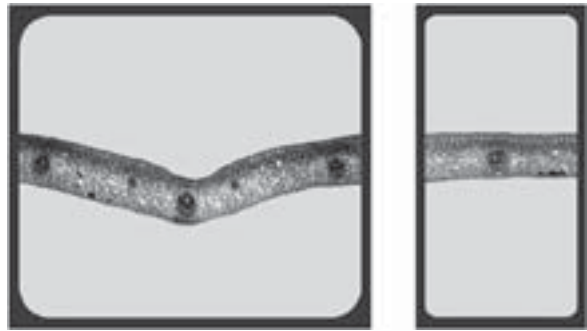


Рис. 7. Ориентация проводящих пучков листа *D. surculosa*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

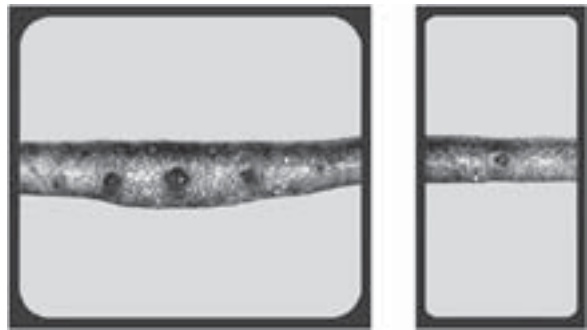


Рис. 8. Ориентация проводящих пучков листа *D. thalioides*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

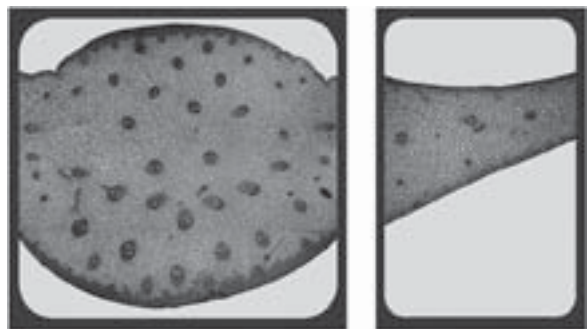


Рис. 9. Ориентация проводящих пучков листа *D. umbracullifera*: медианная (слева) и латеральная (справа) части листовой пластинки

Таким образом, у исследуемых объектов нами выделено три основных типа ориентации проводящих пучков (рис. 10):

1. Нормально ориентированные проводящие пучки — на поперечном срезе ориентированы флоэмой к адаксиальной стороне.



Рис. 10. Типы проводящих пучков листьев видов рода *Dracaena* (на примере *D. fragrans*)

2. Обрато ориентированные проводящие пучки — на поперечном срезе ориентированы флоэмой к абаксиальной стороне.

3. Проводящие пучки, «лежащие на боку», — на поперечном срезе ориентированы флоэмой к краю листа.

По расположению и ориентации проводящих пучков в пластинке нами выделено пять типов листа:

1. Лист без выраженной центральной жилки, с пластинкой почти одинаковой толщины по всей ширине (до 60 клеточных слоев). Расположение пучков по всей ширине пластинки многорядное, крупных — ксилемой, ориентированной внутрь листовой пластинки (верхние ряды ориентированы флоэмой к адаксиальной стороне, нижние — к абаксиальной стороне), более мелких — ксилемой, ориентированной к крупным пучкам (*D. draco*).

2. Лист с массивной центральной жилкой (до 110 клеточных слоев), с относительно толстой пластинкой (до 30 клеточных слоев). Пучки в жилке образуют радиально-симметричную группу (до семи рядов), в латеральной части пластинки расположены в один ряд и ориентированы флоэмой к краю листа (*D. umbracullifera*).

3. Лист с выраженной центральной жилкой (до 50 клеточных слоев), с пластинкой толщиной до 30 клеточных слоев. Пучки в жилке расположены в три ряда и ориентированы ксилемой к центру листовой пластинки (верхний ряд ориентирован флоэмой к адаксиальной стороне, нижние ряды — к абаксиальной стороне), в латеральной части пластинки — однорядны, флоэмой ориентированы к краю листа (*D. reflexa*).

4. Лист со слабо выраженной центральной жилкой и с пластинкой одинаковой толщины по всей ширине (до 15–20 клеточных слоев). Пучки в жилке расположены в два ряда и ориентированы ксилемой внутрь листовой пластинки (верхний ряд ориентирован флоэмой к адаксиальной стороне, нижний — к абаксиальной стороне), в латеральной части пластинки — однорядны, флоэмой ориентированы к краю листа (*D. surculosa*).

Были также изучены особенности строения адаксиальной и абаксиальной поверхности листовых пластинок представителей рода *Dracaena*. Устьичный аппарат аперигенный (классификация по [9]). Устьица расположены как на абаксиальной, так и на адаксиальной стороне. Замыкающие клетки на обеих сторонах одинакового размера. Лишь у одного вида (*D. reflexa*) на адаксиальной стороне расположены единичные недоразвитые устьица.

Выводы

1. Листья всех изученных видов эквивалентные, то есть устьица расположены на обеих сторонах листа.

2. Если расположение пучков многорядное, то флоэма ориентирована в сторону ближайшей поверхности устьиц, если однорядное, то пучки «лежат боком», то есть флоэма всегда расположена на равном расстоянии от устьичных поверхностей.

3. Крупные проводящие пучки ориентированы ксилемой к центральному проводящему пучку, мелкие (если они есть) — к крупным проводящим пучкам.

Таким образом, ориентация проводящих пучков обусловлена, с одной стороны, близостью расположения к эпидерме, а с другой, — наличием более крупных проводящих пучков («более низкого порядка»).

Анализ взаиморасположения проводящих пучков и устьичной поверхности у видов рода *Dracaena*, свидетельствует о том, что такая закономерность пространственной ориентации проводящих пучков является анцестральным признаком для рода *Dracaena*. Наиболее четко и физиологически целесообразно она выражена у суккулентных цилиндрических листьев с концентрическим расположением проводящих пучков. Такую пространственную структуру проводящей системы, вероятно, можно считать первичной для рода *Dracaena*.

Наличие достаточно полного ряда переходных типов строения проводящих пучков у разных видов драцен (от нормально развитых закрытых коллатеральных пучков со склеренхимной обкладкой до тяжелой склеренхимы) позволяет трактовать тяжи склеренхимы как рудиментарные проводящие пучки. Наличие таких тяжей у листьев с тонкой листовой пластинкой является подтверждением вторичности таких листьев.

Таким образом, полученные данные позволяют считать, что эволюция листа в пределах рода *Dracaena* шла путем редукции суккулентных признаков и количества рядов пучков и утончения листовой пластинки. Первичными для рода являются листья с многорядным строением проводящей системы листа. У видов с однорядным расположением проводящих пучков обратно ориентированные проводящие пучки являются рудиментарным признаком.

1. *Анели Н.А.* Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. — М.: Высш. шк., 1962. — 418 с.

2. *Барыкина Р.П. и др.* Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. — М.: Изд-во МГУ, 2004. — 312 с.

3. *Гамалей Ю.В.* Типы осевых и периферических тканей листа: их экологические и эволюцион-

ные ряды. — Режим доступа <http://herba.msu.ru/russian/symposium/2001/morpho/gamalei.rtf>.

4. *Карпун В.Я.* Электронная микроскопия. — К.: Вища школа, 1984. — 208 с.

5. *Хохряков А.П.* Происхождение однодольных по данным строения проводящей системы листа // Тр. МОИП. Отд. биол. — 1965. — Т.13. — С. 190–200.

6. *Хохряков А.П.* Соматическая эволюция однодольных. — М.: Наука, 1975. — 194 с.

7. *Esau K.* The phloem // Encyclopedia of plant anatomy. — Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1969. — 478 p.

8. *Metcalfe C.R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. — Oxford, 1983. — 297 p.

9. *Paliwal G.S.* Stomatal ontogeny and phylogeny. I. Monocotyledons // Acta Bot. Neerl. — 1969. — **18** (5). — P. 654–668.

Рекомендовала к печати А.Ф. Ильинская

І.Ю. Мальцов, М.М. Маринюк

Національний ботанічний сад
ім. М.М. Гришка НАН України,
Україна, м. Київ

ПРОВІДНА СИСТЕМА ЛИСТКА ДРАЦЕН (*DRACAENA VAND. EX L.*)

Наведено результати порівняльного аналізу розташування та орієнтації провідних пучків у пластинці листка представників роду *Dracaena Vand. ex L.* На основі встановлених анатомічних особливостей листкових пластинок рослин дослідних видів висловлено припущення, що для роду *Dracaena* еквіфаціальність листка є анцестральною ознакою.

Ключові слова: *Dracaena Vand. ex L.*, провідна система, зворотно орієнтовані провідні пучки, еквіфаціальність.

I.Yu. Maltsov, M.M. Mariniuk

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

LEAF CONDUCTIVE SYSTEM OF REPRESENTATIVES OF *DRACAENA VAND. EX L.*

The results of comparative analysis of localization and orientation of conductive bundles in the leaf blade of representatives of *Dracaena Vand. ex L.* genus are reported. On the bases of investigated anatomical peculiarities of leaf blade of species studied was suggested that equifaciality of the leaf is ancestral feature of *Dracaena* genus.

Key words: *Dracaena Vand. ex L.*, conductive system, back oriented conductive bundle, equifaciality.