

## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ТОПОЛЕЙ КАК ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК ИХ РАЗЛИЧИЯ

К. Ф. МИРОН, Т. Ф. ДЕРЮГИНА

(Белорусский технологический институт им. С. М. Кирова)

Длина жилок тесно связана с целым комплексом признаков листа и может служить для этого комплекса хорошим показателем. Если длина жилок выражается величиной, характерной для ксерофита, то и другие ткани этого листа имеют ксероморфное строение (В. Р. Заленский, 1904). В связи с тем что изменения в строении листа возникали под влиянием водного дефицита, В. Р. Заленский назвал эти признаки ксероморфными.

Количественное определение длины жилок листа и устьиц позволяет установить морфолого-биологическое различие сопоставляемых видов растений.

Особо контрастно сопоставление длины жилок у видов одного рода при условии, если листья берутся у разных экземпляров в одной и той же части кроны растений (Н. Д. Нестерович, А. В. Пономарева, 1961).

Согласно «закону Заленского», чем засушливее условия, в которых развивается растение, тем гуще у него сеть жилок, тем больше их длина на единице поверхности листа. Соответственно изменяются величина и количество устьиц.

Жилкование листьев получило известность как косвенный показатель зимостойкости плодовых пород. С увеличением интенсивности жилкования листьев повышается их зимостойкость. Более сильное развитие сети жилок не только ускоряет поступление в растение питательных веществ, но и увеличивает транспирацию воды и понижает его температуру.

В то же время более высокое число устьиц развивается вследствие необходимости проведения больших количеств паров, образующихся в тканях листьев растений для обеспечения водообмена. Наряду с изменением длины сети жилок и количества устьиц перестраиваются и ткани листа.

Изучение подекадного прироста тополей на сортоиспытательной плантации (Негорельский уч.-оп. лесхоз) в течение вегетационных периодов 1958—1960 гг. показало, что у одних и тех же видов и форм он протекает по-разному. Это, по-видимому, происходит в силу не только эколого-биологического различия наследственных основ тополей, но и разного реагирования их на почвенную и воздушную засуху. Индивидуальный отбор наиболее ценных и перспективных форм тополей для размножения и разведения в Белоруссии не может успешно решаться без глубокого знания их эколого-биологических свойств и различий.

Наиболее типичный показатель индивидуального различия растений во взаимосвязи с условиями внешней среды — это лист растений.

Многочисленными исследованиями установлено, что лист растений — наиболее пластичный орган. Он легко изменяет свою структуру под непосредственным влиянием среды и при воздействии процессов, происходящих внутри растения и вызванных внешними условиями. Перестройка структуры листьев под влиянием изменяющихся условий существования — одно из важных проявлений приспособления растений.

Задачей наших исследований явилось изучение структуры листа, длины жилок и числа устьиц на единице площади листа как эколого-биологического признака различия испытуемых тополей.

Испытывались индивидуально первично отобранные из видового и гибридного фонда отечественной и зарубежной селекции тополя, наиболее быстрорастущие, жизнестойкие и хозяйственно ценные, хорошо приспособляющиеся к данным местным климатическим, почвенно-грунтовым и гидрологическим условиям.

Исследование проведено в 1961 г. на первой сортоиспытательной плантации тополей в Негорельском учебно-опытном лесхозе. Почва дерново-подзолистая, среднеподзоленная, развивающаяся на песке связном, мелкозернистом, подстилаемом с 40 см песком рыхлым, а с глубины около 1 м суглинком легким, песчанистым. Метеорологические данные приведены в табл. 1.

Таблица 1

Метеорологические показатели по годам

Месяцы	Температура воздуха, °С		Среднемесячная относительная влажность воздуха, %		Осадки, мм	
	1960	1961	1960	1961	1960	1961
Май	12,4	11,4	73	74	63,5	29,1
Июнь	16,6	17,1	73	74	82,5	42,1
Июль	18,2	16,9	81	74	103,5	38,4
Август	16,0	15,2	83	80	93,2	97,2
Сентябрь	10,0	11,7	83	51	67,7	27,3
Сумма . . .	73,2	72,3	сред. 78,6	70,6	415,4	234,1

Для исследования были взяты листья с одновозрастных пятилетних тополей 22 сортов разного генетического и географического происхождения по достижении ими нормальной величины в конце июля.

Для определения длины жилок брали с одного среднего дерева, типичного для данного сорта тополя, 2—3 хорошо освещенных однолетних побега с южной стороны кроны, в ее средней части, на высоте 2,5—3 м от поверхности земли. Из середины срезанных побегов выбирали по 4 нормально развитых листа. С каждого листа в средней части брали по 2 образца листовой пластинки — по одному с каждой половины листа между главной жилкой и краем. Образцы листьев просветляли спиртом. Приготовленные препараты просматривали под микроскопом и зарисовывали при помощи рисовального аппарата. Окуляр-микромет-

ром находили площадь поля зрения микроскопа при определенном увеличении. Общую длину зарисованных жилок измеряли курвиметром. После этого рассчитывали длину жилок на  $1 \text{ см}^2$  листовой поверхности.

Для определения количества устьиц мы пользовались методом Е. А. Мокеевой (1948), а именно: острым лезвием бритвы, смоченным водой, осторожно соскабливали все ткани листа с верхней стороны так, чтобы не повредить нижнего эпидермиса. Дополнительно участок, осво-

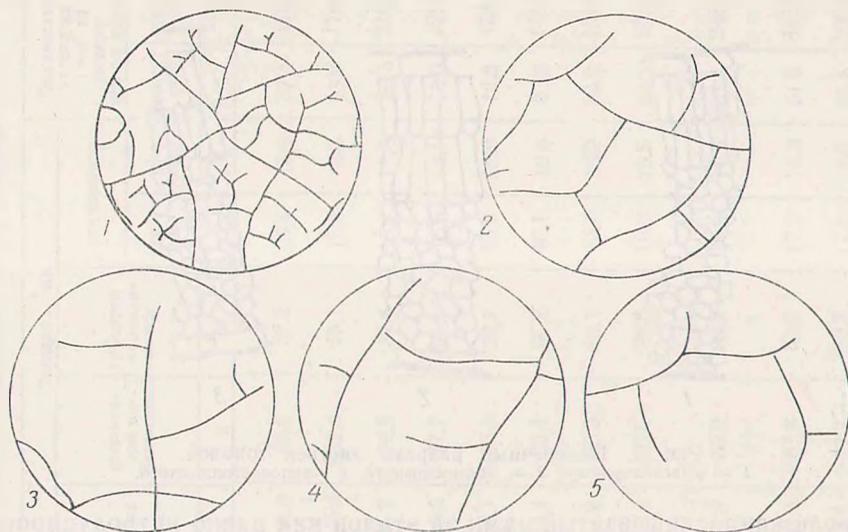


Рис. 1 Жилкование листьев тополей:

1 — канадский (549), 2 — красносервный (342), 3 — подмосковный Яблокова (158),  
4 — волосистоплодный (151), 5 — Максимовича из Подмосквья.

божденный таким образом от мезофилла, обрабатывали спиртом для окончательного удаления остатков хлорофилла, после чего исследовали под микроскопом при увеличении  $15 \times 40$ . Подсчитывали количество устьиц в поле зрения и измеряли их размеры: при помощи микрометрической линейки.

На исследуемых пробах листьев делали поперечный разрез, который просматривался под микроскопом, и производили необходимые замеры в микронах: толщины листьев, слагающейся из мякоти листа, образуемой столбчатой и губчатой паренхимой, и покровной ткани — эпидермиса верхнего и нижнего; устьичного аппарата, характеризуемого длиной устьиц и их количеством на  $1 \text{ мм}^2$  площади листа; нервации, или жилкования, листа. Поперечные разрезы и жилкование листьев некоторых видов тополей показаны на рис. 1, 2.

С названными эколого-анатомическими элементами листьев связано содержание в них свободной и связанной воды под общим названием оводненности листьев, а также содержание хлорофилла а и в и каротиноидов в паренхимных клетках, определяющее степень светлюбия тополей и интенсивность протекания фотосинтеза.

Вычисленные средние данные по замерам тканей листа, определению длины жилок и количеству устьиц на единицу поверхности листа приведены в табл. 2 в порядке убывающего ряда по длине сети жилок на  $1 \text{ см}^2$  площади листа от самых высоких к самым низким величинам. Данные показывают, что испытуемые тополя разного генетического и географического происхождения, выращиваемые на плантации в Не-

горельском учебно-опытном лесхозе, отличаются различными показателями как по структуре строения листьев, длине сети жилок на  $1 \text{ см}^2$  площади листа, так и по количеству устьиц на  $1 \text{ мм}^2$ .

Самые высокие показатели длины сети жилок на  $1 \text{ см}^2$  площади листа у помеси европейских и американских черных тополей секции *Aigeiros*: от 684 мм у тополя майского до 340 мм у тополя серого западного (регенерата). В этом интервале длины жилок 549 мм приходится

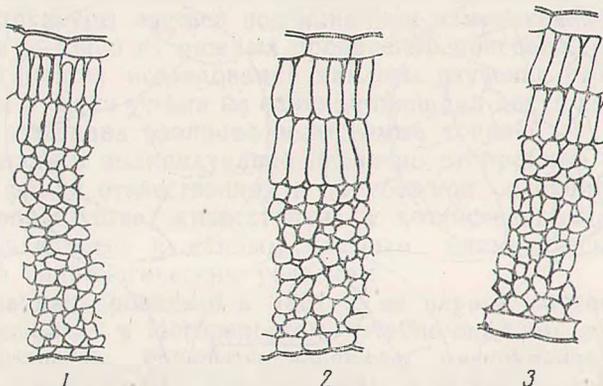


Рис. 2. Поперечные разрезы листьев тополей:  
1 — краснонервного, 2 — подмосковного, 3 — волосистоплодного.

на тополь канадский, взятый нами за эталон как давно интродуцированный, широко внедряемый в БССР.

Самые низкие показатели длины сети жилок в нашем опыте приходятся на наиболее быстрорастущие тополя секции бальзамических *Tasatanasa*, Подмосковный Яблокова (158 мм), волосистоплодный (латвийский клон, интродуцированный в БССР в 1951 г.) — 151 мм и Максимовича (128 мм), интродуцированный в Подмоскowie, у которого в пятую зиму после посадки в отличие от остальных испытываемых тополей были побиты морозом все 1- и 2-летние побеги, отходящие по всей длине кроны на высоту до 6 с лишним метров.

Промежуточное положение между крайними группами тополей по длине жилок занимают давно интродуцированные в Белоруссию, акклиматизировавшиеся здесь абсолютно зимостойкие тополя секции бальзамических: бальзамический (длина жилок 358 мм), выносящий морозы Южного Урала (Н. А. Коновалов, 1959) лавролистный (255 мм), выносящий морозы Сибири (В. Я. Поляков, 1954), а также башкирские тополя селекции А. М. Березина (252 мм), тополь Ленинградской селекции П. Л. Богданова (210 мм), дальневосточные Максимовича и душистый (252—253 мм).

Местные лесные зимостойкие породы — лещина, осина, липа мелколистная, береза бородавчатая, ольха черная — по соответствующей им длине сети жилок занимают среднее положение. Их показатели ближе к показателям черных тополей.

Опыт показывает, что устьица на листьях тополей в отличие от прочих лиственных пород имеются и на нижней (больше) и на верхней (меньше) поверхностях листа.

По наибольшему количеству устьиц, показывавшему повышенную ксероморфность и транспирацию, особо выделяется наиболее быстрорастущий гибрид 277. На нижней и верхней поверхности листа его соответ-

Таблица 2

Анатомическое строение листьев отобранных наиболее быстрорастущих тополей

Тополь	Откуда получен	Секции тополей	Толщина, мк					Количество устьиц на 1 мм <sup>2</sup> на поверхности листьев		Средняя длина устьиц, мк	Длина жилок мм/см
			листа	столбчатой паренхимы	губчатой паренхимы	эпидермиса	верхней	нижней	верхней		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Майский — <i>P. euroamericana</i> form. <i>marilandiana</i> Rehder.	Польша	Черные тополя	149,5	63,0	57,2	15,4	13,9	77,4	170,9	32,7	684
Бахелье — <i>P. e. f. Bachelieri</i> , Sollmacher.	»	»	159,5	62,8	68,1	15,3	13,3	83,9	170,9	30,7	667
Мощный — <i>P. e. f. robusta</i> , Scheider.	»	»	225,7	76,9	122,6	15,0	11,0	90,3	216,2	24,4	607
Канадский — <i>P. deltoides</i> , Marsch.	БССР (эталон)	»	215,5	77,7	108,1	16,6	13,1	70,9	122,2	27,4	549
Мощный — <i>P. e. f. robusta</i> , Schn.	Чехословакия	»	169,1	108,3	32,7	15,2	12,9	12,2	154,8	31,9	534
Поздний — <i>P. e. f. serotina</i> , Hartig.	Польша	»	148,4	63,4	56,8	15,1	13,0	93,5	170,9	31,4	525
Серый западный — <i>P. e. f. regenerata</i> , Henry.	»	»	147,2	55,5	62,1	15,7	13,9	93,5	154,8	32,0	511
Бальзамический — <i>P. balsamifera</i> , L.	БССР	Бальзамические тополя	209,3	80,6	98,8	16,2	13,5	84,5	222,2	24,9	358
Красноверный — <i>P. generosa</i> Henry, ( <i>P. angulata</i> X <i>P. trichocarpa</i> )	»	»	221,3	89,9	103,2	16,6	11,6	137,1	248,4	23,3	342
Гибрид 277 — <i>P. hybrida</i> , 277, ( <i>P. maximowiczii</i> X <i>P. betulinensis</i> )	Польша	»	182,3	67,8	61,0	17,2	16,3	51,6	448,4	28,2	340
Думистый № 1 — <i>P. suavo-lens</i> № 1, Bogd.	Ленинград	»	228,4	77,7	119,7	17,8	13,0	35,5	235,5	24,9	332
Канадско-лавровлистный — <i>Canadense-laurifolia</i> , Bogd.	»	»	234,3	75,7	127,9	11,5	12,9	38,7	203,3	26,5	296

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Осокорь X душистый — <i>P. nigra</i> <i>P. suaveolens</i> , Beresin.	БашЛОС	»	248,7	105,9	112,7	16,7	13,2	84,5	207,4	26,3	268
Максимовича — <i>P. Maximowiczii</i> , Henry.	Хабаровск	»	234,2	97,1	108,3	15,8	12,6	30,0	303,2	21,3	253
Бальзамический — <i>P. balsamifera</i> L.	БашЛОС	Бальзамические тополя	206,9	74,2	105,0	17,2	13,4	58,1	197,4	25,6	252
Душистый — <i>P. suaveolens</i> Fischer.	»	»	215,6	91,8	90,4	19,4	13,8	32,2	164,5	28,8	252
»	Хабаровск	»	234,6	91,6	112,5	17,7	12,6	58,4	270,9	27,3	252
Лакролистный — <i>P. laurifolia</i> , Ledeb.	БССР	»	172,1	65,3	80,8	15,6	10,9	74,2	267,7	25,9	243
Ленинградский — <i>P. leningradensis</i> ( <i>P. canadensis</i> : X <i>P. suaveolens</i> № 13/8) Bogd.	Ленинград	»	244,1	101,7	107,7	18,6	15,9	48,4	122,9	33,2	210
Подмошковый — <i>P. podmoscoviensis</i> ( <i>P. tremula</i> X <i>P. suaveolens</i> ) Jablonsov.	Ивантеевка	»	261,2	93,0	135,4	17,8	15,0	98,7	290,9	27,0	158
Волохистолиственный — (клон латвийский) — <i>P. trichocarpa</i> , Torr et Gray.	БССР	»	223,1	81,7	115,1	15,2	11,1	32,2	248,4	24,2	151
Максимовича — <i>P. Maximowiczii</i> , Henry.	Ивантеевка	»	198,4	66,7	104,5	15,1	12,2	30,0	330,6	19,6	128
Осина — <i>P. tremula</i> L.	Негорелое	Белые тополя	144,5	65,1	58,9	12,4	8,0	—	245,1	19,4	477
Береза бородавчатая — <i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	»	Местные лесные породы	206,6	51,6	111,4	24,9	18,6	—	112,2	32,3	361
Ольха черная — <i>Alnus glutinosa</i> L.	»	»	99,3	4,6	31,2	17,6	8,9	—	390,0	22,4	434
Лиственничная — <i>Tilia parvifolia</i> Mill.	»	»	140,4	53,3	59,5	15,7	11,8	—	251,6	25,2	471
Лещина — <i>Corylus avellana</i> L.	»	»	147,6	77,7	45,7	13,6	10,5	—	193,5	20,6	491

ственно 448 и 52 устьиц, всего 500 на 1 мм<sup>2</sup> площади листа, при этом длина жилок составляет 340 мм на 1 см<sup>2</sup>.

Прямая связь между быстротой роста и количеством устьиц на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа наблюдается только у быстрорастущего тополя-гибрида 277. У целого ряда быстрорастущих тополей количество устьиц уменьшается, а длина жилок сокращается. Например, тополь Подмосковский Яблокова имеет 390 устьиц на 1 мм<sup>2</sup> и длину жилок 158 мм, тополя Максимовича из Подмосковья — соответственно 360 и 128, водосистоплодный — 280 и 151, а тополь канадский (эталон) 193 устьица на 1 мм<sup>2</sup> и длину жилок 549 мм. Такое явление можно объяснить индивидуальными наследственными особенностями сравниваемых тополей, отсутствием закономерной связи между сопоставляемыми явлениями и, возможно, недостаточной повторностью наблюдений в эксперименте.

Данные табл. 2 показывают, что строение хлоренхимы листа у разных видов и гибридов тополей различно и зависит от их морфолого-биологических особенностей. У некоторых видов тополей лист утолщается за счет фотосинтезирующей части его. Клетки столбчатой ткани в листьях удлиняются, иногда намечается образование дополнительного слоя клеток. За счет более сильного развития столбчатой ткани толщина губчатой сильно сокращается. Клетки в ней располагаются более густо, уменьшается количество и величина межклетников.

Таким образом, большая длина сети жилок на единицу площади листа является характерным эколого-биологическим признаком для отбора более ксероморфных форм тополей для их продвижения в южные и юго-западные районы белорусского Полесья.

Проведенные исследования позволяют сделать некоторые выводы.

1. У всех исследованных тополей изменяется анатомическая структура листа в зависимости от природных условий места произрастания на их родине.

2. Длина жилок и количество устьиц на единице площади листа является эколого-биологическим признаком различия тополей, относящихся к секциям черных и бальзамических. Эти различия позволяют выявить и оценить наиболее перспективные формы тополей для вегетативного размножения.

3. Согласно «закону Заленского» и длине сети жилок на единицу площади листьев тополей к более ксерофитной группе относятся евроамериканские помеси черных тополей, которые наиболее целесообразно продвигать в южные районы Белоруссии (Полесье).

4. У листьев тополей устьица имеются на нижней (больше) и на верхней (меньше) поверхностях листьев в отличие от ольхи черной, липы мелколистной и некоторых других лиственных лесных пород с устьицами только на одной нижней поверхности листа.

#### ЛИТЕРАТУРА

Заленский В. Р. 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. ин-та, т. 4, в. 1. Коновалов Н. А. 1959. Уральские пирамидальные тополя. Свердловск. Мокеева Е. А. 1948. К методике изучения анатомии листа. Изв. АН Уз. ССР, в. 1. Несцяровіч М. Д., Панамарова А. У. 1961. Да анатамічнай характарыстыкі лісця некаторых экзотаў. Весці АН БССР, № 3, сер. біял. навук. Мирон К. Ф. 1958. Интродукция тополей и перспектива выращивания их насаждений в лесах Белорусской ССР. Сб. тр. Бел. лесотехн. ин-та, в. 11; 1962. Первые итоги сортоиспытания тополей в Белорусской ССР. В сб. Повышение продуктивности лесов западных и центральных районов СССР. Мн.; 1963. К итогам первичного отбора тополей. В сб.: Пути повышения продуктивности лесов. Мн. Поляков В. Я. 1954. Изменчивость погоды как условие существования деревьев (на примере гибели тополей в Красноярске). Красноярск.