

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Г. И. ПОПЛАВСКАЯ

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ УСТЬИЦ У РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 9 IV 1949)

Для познания всех условий водного режима растений, как известно, большое значение имеет выяснение распределения и числа устьиц на листьях. Такие исследования нами сделаны * при изучении экологических особенностей ряда лесных травянистых растений. Исследования производились в 1947 г. в Серебряноборском опытном лесничестве Института леса АН СССР, во влажноватом сложном сосняке с подлеском на супесчаных почвах (*Pinetum quercetosum-corylosum*) и с травяным покровом из многих типичных мезофитов (1). Число устьиц и их распространение изучалось нами параллельно у видов, растущих только в лесу, затем только на луговой поляне и, наконец, у видов, встречающихся и в лесу и на поляне. Полученные данные могут иметь значение не только для понимания водного режима, но и вообще для экологии лесных растений, а потому некоторые из этих данных ниже излагаются.

Количество устьиц и их распределение у исследованных нами 23 видов лесных травянистых растений ** приведены в табл. 1.

Таблица 1

Название растений	Среднее число устьиц на 1 мм ²			Название растений	Среднее число устьиц на 1 мм ²		
	Сторона листа		Всего		Сторона листа		Всего
	верхняя	нижняя			верхняя	нижняя	
<i>Paris quadrifolia</i> . . .	0	8	8	<i>Trifolium medium</i> . .	0	93	93
<i>Luzula pilosa</i>	0	28	28	<i>Vaccinium myrtillus</i> .	0	101	101
<i>Majanthemum bifolium</i>	0	38	38	<i>Veronica chamaedrys</i>	0	123	123
<i>Oxalis acetosella</i> . .	0	44	44	<i>Pirola secunda</i>	0	130	130
<i>Trientalis europaea</i> .	0	45	45	<i>Potentilla tormentilla</i>	0	161	161
<i>Orobanchus vernus</i> . .	0	46	46	<i>Vaccinium vitis idaea</i>	0	208	208
<i>Brunella vulgaris</i> . . .	0	53	53	<i>Carex digitata</i>	0	264	264
<i>Aegopodium podagraria</i>	0	54	54	<i>Convallaria majalis</i> .	21	30	51
<i>Galium mollugo</i>	0	56	56	<i>Pirola rotundifolia</i> .	204	145	349
<i>Fragaria vesca</i>	0	71	71	<i>Milium effusum</i>	106	36,5	142,5
<i>Rubus saxatilis</i>	0	93	93	<i>Melica nutans</i>	135	49	184
				<i>Calamagrostis silvatica</i>	155	0	155

* Некоторая часть технической работы данного исследования была выполнена А. А. Лазаревой.

** Кустарники и древесные породы нами не исследовались.

Из приведенных в табл. 1 данных мы видим, что у лесных травянистых растений устьица расположены на нижней стороне листьев, за исключением трех злаков, грушанки (*Pirola rotundifolia*) и ландыша (*Convallaria majalis*) *. У двух видов злаков: *Milium effusum* и *Melica nutans* устьица хотя и наблюдались на обеих сторонах листа, но их было на верхней стороне значительно больше, чем на нижней. У злака *Calamagrostis silvatica* устьица найдены были на верхней стороне листа (если не считать одного случая, когда в нижнем эпидермисе было найдено 2 устьица). Э. Келлер (3) также приводит ряд лесных травянистых растений, листья которых имеют устьица на нижней стороне. На объяснении этого явления автор не останавливается. Распределение и число устьиц у луговых мезофитов, растущих на открытой поляне близ исследуемого леса, приведены в табл. 2.

Таблица 2

Название растений	Среднее число устьиц на 1 мм ²		
	Сторона листа		Всего
	верхняя	нижняя	
<i>Taraxacum officinale</i>	61	124	185
<i>Trifolium medium</i>	42	162	204
<i>Brunella vulgaris</i>	11,7	96,7	108,4
<i>Veronica officinalis</i>	39	177	216
<i>Centaurea jacea</i>	90	152	242
<i>Calamagrostis epigeios</i>	183	60	244
<i>Veronica chamaedrys</i>	0	257	257
<i>Fragaria vesca</i>	0	307	307
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	67,7	87,5	155,2
<i>Galium mollugo</i>	0	312	312
<i>Chamaenerium angustifolium</i>	0	326	326
<i>Carex sp.</i>	64	264	328

Из данных табл. 2 мы видим, что у луговых мезофитов устьица находятся на обеих сторонах листа, за исключением: *Fragaria vesca*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*, *Chamaenerium angustifolium*.

Как известно, обычно принимается, что устьица на листьях вообще распределяются по преимуществу на нижней их стороне. Бургерштейн (4), исследовав 3340 видов растений **, пишет: «нет основания изменять старое правило, что устьица на листьях находятся главным образом на нижней стороне». Это «правило», как известно, вошло во многие учебники по анатомии и физиологии растений (5-7). Но на вопросе о том, почему устьица находятся главным образом на нижней стороне листьев, авторы обычно не останавливаются, а лишь отмечают, что устьица являются теми образованиями в эпидермисе, посредством которых происходит газо- и парообмен растения со средой. К. А. Тимирязев (8) писал, однако: «у растений с горизонтальной пластиной устьица почти исключительно расположены на нижней поверхности. Значение этого широко распространенного факта, очевидно, следующее. Воздух освещенной солнцем рыхлой ткани листа, нагреваясь и насыщаясь парами воды, становится по этим двум причинам легче, вследствие чего, если бы устьица находились на верхней поверхности листа, установился бы восходящий ток нагретого и влажного воздуха и вхо-

* Интересно отметить, что в монографической обработке *Convallaria majalis* (2) отмечается для Западной Европы отсутствие устьиц на верхней стороне листа этого растения.

** К сожалению, Бургерштейн не указывает, какие виды были исследованы.

дящий ток воздуха более холодного и сухого, а это значительно ускорило бы испарение. Наоборот, при устьицах, обращенных вниз, испарение будет зависеть только от разности в степени влажности внутреннего и наружного воздуха, да еще от расширения внутреннего воздуха вследствие нагревания». Л. А. Иванов (7), указывая, что устьица у большинства наших растений располагаются на нижней поверхности листьев, пишет, что такое распределение «ослабляет транспирацию, так как пары воды легче воздуха и скопляются под листом, повышая здесь влажность. Нагревание листа усиливает эту разницу между влажностью под листом и над ним». Что действительно лесные мезофиты, имеющие устьица на нижней стороне листа, транспирируют меньше по сравнению с растениями нагреваемых и освещенных мест, прекрасно доказано трудами Н. А. Максимова (9, 10), Б. А. Келлера (11) и их учеников (12). Ксерофиты, а также большинство растений с открытых освещенных и более сухих лугов имеют листья с устьицами на обеих сторонах, что обычно связывается с потребностью этих растений транспирировать много в целях снижения температуры листа и для защиты их от перегрева.

Что касается листьев злаков, то у этих растений дело обстоит несколько иначе. Многие ксерофильные злаки (*Stipa*, *Festuca*, *Koeleria*), а также многие луговые и лесные злаки (*Calamagrostis silvatica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Melica pratensis*, *Milium effusum* и др.) имеют листья с устьицами либо исключительно, либо в преобладающем числе на верхней стороне. Наличие устьиц у злаков на верхней стороне листьев сопровождается образованием большого количества склеренхимы, т. е. механической ткани на нижней стороне листьев (2, 13). Но так как наличие устьиц на верхней стороне листа должно увеличивать транспирацию, то в связи с этим у злаков выработалась способность сворачивать свои листья верхней стороной внутрь. Такое сворачивание листьев у ксерофильных злаков, обычно наблюдаемое в периоды недостаточного водоснабжения, понижает их транспирацию. Способность сворачивать листья верхней стороной внутрь и наличие устьиц по преимуществу на верхней стороне листьев у лесных злаков стоит в известном противоречии с условиями существования в лесу. Эти особенности анатомии лесных злаков, видимо, остались у них от тех ксерофильных условий, в которых жили предки наших лесных злаков и где выработывались их экологические черты.

В лесу дефицит влажности воздуха, как известно, значительно меньше, чем на поляне. Кроме того, на поляне дефицит влажности днем значительно увеличивается, а в лесу этого не наблюдается.

Как видим, растения, произрастающие в условиях неблагоприятствующих большому нагреву и большой транспирации, имеют листья с устьицами на нижней поверхности, а в условиях, требующих большой транспирации, листья с устьицами или на верхней стороне или на обеих сторонах. Арктические растения, произрастающие в условиях слабой транспирации, в силу большой влажности воздуха в тундре имеют листья с устьицами почти только на нижней стороне. Напротив, в альпийской области, в условиях меньшей влажности воздуха и большего освещения у растений выработывались листья с устьицами и на верхней и на нижней сторонах листа (14-18). Что распределение устьиц на листьях тесно связано с условиями внешней среды, хорошо видно, если сравнить экземпляры одного и того же вида, взятые из различных областей. Такие данные можно привести для черники (табл. 3).

Относительно числа устьиц на 1 мм² листовой поверхности у лесных травянистых растений (табл. 1) наши исследования показали, что в лесу преобладают растения, листья которых вообще имеют очень мало устьиц, а именно от 10 до 150 устьиц. Большее число устьиц имели лишь *Vaccinium vitis idaea*, в среднем 208, *Carex* 264 и *Pirola rotundifolia*

Таблица 3

Местообитание	Число устьиц на 1 мм ² листовой поверхности	
	верхняя сторона	нижняя сторона
Сосновый лес в окрестности Москвы . . .	0	101
Низинная тундра в Хибинах	0	120
Высокогорная тундра в Хибинах	0	162
Березовое криволесье в Хибинах	0	150
Альпийский луг на г. Ачишхо (Кавказ)	16	215
Заросль альпийских кустарников на г. Ачишхо (Кавказ)	11	166

349 устьиц на 1 мм². Большое число устьиц у этих трех лесных растений, может быть, является отголоском их происхождения в иной среде. Современная же внешняя среда лесных фитоценозов не способствует развитию листьев с большим количеством устьиц. Это особенно хорошо выявляется, если сравнить число устьиц на листьях у экземпляров одного и того же вида, выросших в лесу и на поляне (табл. 1 и 2).

Связь количества устьиц с влажностью воздуха хорошо показана также И. Г. Серебряковым (19), который выяснил, что в сухой год на одной и той же ветви сосны устьиц на хвое было больше, чем во влажный год.

Итак, не только количество, как ранее было известно, но и распределение устьиц находится в связи с влажностью воздуха. Большая влажность и меньшее освещение не только уменьшают число устьиц, но и определяют их развитие по преимуществу на нижней стороне, а меньшая влажность и большее освещение, напротив, содействуя увеличению числа устьиц, переводят их на верхнюю сторону. Это относится не только к особо сухим местообитаниям, но также и к более мезофитным типам растительности, как луга. Поэтому нельзя считать правилом, что устьица у растений приурочены вообще к нижней стороне листьев.

Институт леса
Академии наук СССР

Поступило
10 III 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. И. Поплавская, ДАН, 53, № 8 (1946). ² O. Kirchner u. E. Löw, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Liliaceae. Gramineae. Bd. 1—4, 1923—25. ³ Э. Ф. Келлер, Растение и среда, изд. АН СССР, 1940. ⁴ A. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, 1920. ⁵ И. П. Бородин, Курс анатомии растений, 1910. ⁶ Л. А. Иванов, Анатомия растений, 1935. ⁷ Л. А. Иванов, Физиология растений, 1936. ⁸ К. А. Тимирязев, Борьба растения с засухой, 3, 1937. ⁹ Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений 1941. ¹⁰ Н. А. Максимов, Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926. ¹¹ Б. А. Келлер, Тр. Опытн. бот. ст. им. проф. Б. А. Келлера, 1929. ¹² П. А. Генкель, Тр. Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева АН СССР, 5, в. 1 (1946). ¹³ K. Linsbauer, Handb. der Pflanzenanatomie, Die Epidermis, 1930. ¹⁴ П. А. Баранов, Булл. Средн.-аз. гос. ун-та, в. 8 (1925). ¹⁵ G. Bonnier, Ann. des Scien. Nat., 20 (1895). ¹⁶ P. L. Lohr, Rec. des trav. bot. Néerland., 16, 1 (1919). ¹⁷ A. Wagner, Sitzungsb. Akad. d. Wissensch., Wien, Abt. I (1892). ¹⁸ Г. И. Поплавская, Тр. Лен. об-ва ест., 68, в. 3 (1940). ¹⁹ И. Г. Серебряков, Уч. зап. МГУ, Тр. Бот. сада, в. 6 (1948).