

УДК 582.632.1:574.24

УВЕЛИЧЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК МЕНЬШЕЙ СТОРОНЫ ЛИСТА *SYRINGA JOSIKAEA* JACQ. КАК АДАПТИВНЫЙ МЕХАНИЗМ СНИЖЕНИЯ ЕГО АСИММЕТРИИ

© 2015 г. В. И. Полонский, И. С. Полякова

Красноярский государственный аграрный университет

Красноярск, 660049, пр. Мира, 90

E-mail: vadim.polonskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2014 г.

Окончательный вариант получен 08.02.2015 г.

С целью анализа возможного механизма формирования величины флуктуирующей асимметрии листа проведено сравнительное исследование количественной анатомии эпидермиса различающихся по ширине половин листьев *Syringa josikaea* Jacq. В течение онтогенеза листа прослежено закономерное понижение плотности основных клеток эпидермы в меньшей половине листа по сравнению с большей. Индекс устьиц имел равное значение у разновеликих половин листа. На полностью сформированных листьях найдена адаптивная реакция, направленная на снижение флуктуирующей асимметрии листовой пластинки в среднем на 23%, состоящая в компенсационном росте – дополнительном растяжении основных клеток эпидермы в меньшей половине листа. Заключается, что уровень флуктуирующей асимметрии листа сирени венгерской обусловлен главным образом меньшей скоростью деления клеток, а также большим их растяжением в меньшей половине взрослого листа по сравнению с большей половиной.

Ключевые слова: *Syringa josikaea* Jacq., лист, ширина, флуктуирующая асимметрия, эпидермис, индекс устьиц, плотность клеток эпидермы, компенсационный рост.

DOI: 10.7868/S0475145015060075

У растений билатеральная симметрия морфологических структур, например, листовых пластинок, как симметрия левого и правого существует в естественных условиях лишь в идеализированном фенотипе (Freeman et al., 1993). Это происходит потому, что в природе организм практически никогда не функционирует при оптимальном сочетании всех условий внешней среды. Стрессоры вызывают возмущения в течение развития организма, которые могут превысить способность последнего корректировать их проявление. В результате регистрируется нестабильность развития, о котором свидетельствуют отклонения в симметрии билатеральных морфологических структур, появление флуктуирующей асимметрии (ФА) (Захаров и др., 2000; Freeman et al., 2003b; Graham et al., 2010).

Согласно (Møller, Dongen, 2003; Freeman et al., 2003a), ФА есть результат нескоррелированного роста двух половин листа, сбоя в компенсационном росте листа. Э. Моллер и С. Ван Донген (Møller, Dongen, 2003) в экспериментах, выполненных на *Ulmus glabra* L., показали, что уровни ФА листьев в условиях контроля могут частично определяться компенсационным ростом, умень-

шающим асимметрию листа в его онтогенезе. На эффективность такой компенсации негативно влияло засоление. Как известно, (Медведев, 2004) вначале листовой зачаток увеличивается в размерах благодаря делению клеток, затем лист разворачивается и растет далее за счет деления и растяжения клеток. Сведения о том, какие из указанных процессов способствуют изменению ФА листа, в литературе малочисленны (Freeman et al., 2003b; Møller, Dongen, 2003; Graham et al., 2010).

Цель настоящего исследования состоит в анализе возможного механизма формирования величины ФА листа в его онтогенезе (на примере клеток эпидермиса).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе была использована сирень венгерская, *Syringa josikaea* Jacq. – широко распространенный в городских зеленых насаждениях вид растений. Растения произрастали на территории университетского комплекса КрасГАУ в микрорайоне Ветлужанка г. Красноярск. В работе выполняли промеры ширины левой и правой половин молодых (май и июнь) и полностью сформированных листьев (сентябрь). Согласно стандартной методи-

ке (Захаров и др., 2000), на листовой пластинке ровно посередине делали сгиб и в этом месте измеряли ширину каждой половины листа. Измерения выполняли линейкой с точностью 0.5 мм. На основании полученных значений ширины половин листа вычисляли реальный индекс ФА (ИФА_Р) листа по формуле (Захаров и др., 2000):

$$\text{ИФА}_R = (\text{Ш}_{БР} - \text{Ш}_{МР}) / (\text{Ш}_{БР} + \text{Ш}_{МР}), \quad (1)$$

где ИФА_Р – реальный индекс флуктуирующей асимметрии листа; Ш_{БР} и Ш_{МР} – измеренная ширина большей и меньшей половины листа соответственно, мм.

Исследование эпидермиса листа проводили модифицированным методом отпечатков по Пोलаччи (Практикум..., 1972), используя бесцветный лак для ногтей. На среднюю часть обеих половин нижней стороны каждого листа перпендикулярно центральной жилке, наносили слой лака и после его высыхания отделяли пленочные отпечатки от поверхности листа. Изготовленные реплики затем использовали для определения плотности (количества на 1 мм² поверхности) основных клеток эпидермы и устьиц на обеих половинах листа, а также для измерения длины и ширины замыкающих клеток устьиц. Для этого применяли увеличение ×640 (световой микроскоп серии XSP-104, Санкт-Петербург). Подсчет количества основных клеток эпидермы и устьиц в поле зрения микроскопа известной площади производили на репликах в 20-кратной повторности. Измерения длины и ширины замыкающих клеток устьиц в 20-кратной повторности проводили с помощью окуляр-микрометра. Всего на репликах было изучено 1600 полей зрения (по 40 на каждом из 10 листьев, взятых для измерений в мае, 10 листьев, проанализированных в июне и 20 листьев, использованных для анализа в сентябре). По результатам подсчета клеток эпидермиса определяли индекс устьиц (долю устьиц от общего числа основных клеток эпидермы плюс числа устьиц) в разных половинах листа.

В работе вычисляли потенциально возможную ширину меньшей половины полностью сформированного листа (сентябрь), которая практически могла бы иметь место в случае равенства плотности основных клеток эпидермы на обеих половинах листа. Для этого вначале рассчитывали количество эпидермальных клеток, находящихся в полосе шириной 1 мм, расположенной перпендикулярно от центральной жилки до края у меньшей половины листа, которое затем делили на величину плотности клеток, соответствующее большей половине этого листа:

$$\text{Ш}_{МП} = \text{Ш}_{МР} \times K_M / K_B, \quad (2)$$

где Ш_{МП} – потенциальная ширина меньшей половины листа, мм; Ш_{МР} – реальная (измеренная) ширина меньшей половины листа, мм; K_М –

плотность основных клеток эпидермы на меньшей половине листа, шт/мм²; K_Б – плотность основных клеток эпидермы на большей половине листа, шт/мм². На основе вычисленного значения потенциальной ширины меньшей половины листа находили потенциальную разность в ширине между половинами листа и их сумму:

$$\text{Ш}_{БР} - \text{Ш}_{МП} \text{ и } \text{Ш}_{БР} + \text{Ш}_{МП}, \quad (3)$$

(см. обозначения в формулах 1 и 2). Затем определяли потенциальный индекс флуктуирующей асимметрии листьев, который мог бы иметь место, если бы плотность клеток эпидермы в меньшей половине листа была бы равна таковой в большей половине листа, по формуле:

$$\text{ИФА}_П = (\text{Ш}_{БР} - \text{Ш}_{МП}) / (\text{Ш}_{БР} + \text{Ш}_{МП}), \quad (4)$$

где ИФА_П – потенциальный индекс флуктуирующей асимметрии листьев; Ш_{БР} – измеренная ширина большей половины листа, мм; Ш_{МП} – потенциальная ширина меньшей половины листа, мм. Далее находили количественное выражение эффективности имевшего место результата относительного снижения асимметрии полностью сформированного листа:

$$100 - (\text{ИФА}_R / \text{ИФА}_П) \times 100\% \quad (5)$$

(см. обозначения в формулах 1 и 3).

Предварительно была выполнена проверка на наличие направленной асимметрии полностью сформированных листьев. Для этого вычисляли средние арифметические величины ширины левой и правой половины листа и сопоставляли их между собой. Кроме того была исследована размер-зависимость индекса ФА листьев с помощью вычисления коэффициента корреляции между разностью в ширине половин листа и величиной их полусуммы. В дополнение проводили проверку на нормальность распределения разности в ширине между половинами листа, вычисляя значения асимметрии и эксцесса.

Статистическую обработку полученных данных проводили методами дисперсионного и корреляционного анализов (Лакин, 1990) с помощью стандартных компьютерных программ Microsoft Excel. Достоверность результатов оценивали, используя *t*-критерий Стьюдента при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во-первых, проведенные вычисления показали отсутствие существенного отличия средней ширины левой половины листа от правой (соответственно их размеры составили 29.8 ± 1.5 и 29.9 ± 1.8 мм), что свидетельствует об отрицании направленной асимметрии изучаемых листьев. Во-вторых, достоверной связи между разностью в ширине половин листа и величиной их полусуммы зарегистрировано не было ($r = 0.112$), что позволяет говорить об отсутствии влияния размера

Таблица 1. Количественная анатомия эпидермиса различающихся по ширине половин листьев разного возраста сирени венгерской

Сроки наблюдения	Половина листа	Средняя ширина половины листа, мм	Индекс устьиц, %	Количество на 1 мм ² поверхности листа		Размеры замыкающих клеток устьиц, мкм	
				устьиц	основных клеток эпидермы	длина	ширина
Май	Меньшая	13.0	4.0	126.7 ± 4.4 а	3067 ± 47 а	48.3 ± 1.8 а	32.6 ± 0.3 а
	Большая	15.2	4.0	128.9 ± 3.3 г	3078 ± 50 г	47.9 ± 1.9 а	32.3 ± 0.3 а
Июнь	Меньшая	13.6	7.8	151.1 ± 2.0 б	1774 ± 16 б	51.9 ± 1.2 а	33.9 ± 0.8 а
	Большая	15.1	7.9	153.3 ± 3.2 д	1793 ± 15 д	52.8 ± 0.5 б	34.3 ± 0.7 б
Сентябрь	Меньшая	27.9	9.4	112.2 ± 1.4 в	1078 ± 6 в*	57.3 ± 0.6 б	39.2 ± 0.3 б
	Большая	31.7	9.2	114.4 ± 1.6 е	1128 ± 5 е*	57.8 ± 0.8 в	39.9 ± 0.4 в

Значения в строках со знаком (*) различаются между большей и меньшей половинами листа в пределах одного его возраста существенно при $p \leq 0.05$; значения в строках с разными буквами различаются между меньшими половинами листьев разного возраста существенно при $p \leq 0.05$; значения в строках с разными буквами различаются между большими половинами листьев разного возраста существенно при $p \leq 0.05$.

измеряемого признака на ФА листьев. В третьих, проверка на нормальность распределения разницы в ширине половин листа показала незначительную отрицательную асимметрию ($A_s = -0.22$) и небольшой отрицательный эксцесс ($E_x = -0.7$), что свидетельствует о практическом отсутствии антисимметрии изучаемых листьев.

Усредненные данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о том, что с возрастом листа плотность эпидермальных клеток и устьиц (кроме июня) падала, при этом размеры устьиц закономерно увеличивались. Величина индекса устьиц с возрастом листа монотонно возрастала. У молодых листьев (май, июнь) между меньшей и большей половинами листа не было отмечено достоверных различий в плотности основных клеток эпидермы, а у взрослых листьев (сентябрь) менее широкой половине листа соответствовала меньшая плотность основных клеток эпидермы (различия существенны при $p \leq 0.05$). Плотность устьиц, линейные размеры замыкающих клеток устьиц и величины индекса устьиц на обеих половинах листа были практически равными независимо от его возраста. Следовательно, в меньшей по ширине половине листа не была снижена доля основных клеток эпидермы, перешедших к третьей фазе роста – дифференцировке, оцениваемой, как известно (Мирославов, 1974; Тутаяк, 1980), по образованию устьиц.

В табл. 2 приведены результаты исследования влияния разности в ширине между двумя половинами полностью сформированного листа на плотность основных клеток эпидермы. Значения полуширины выбранных для этого листьев колебались в пределах 22–32 мм. Можно констатировать, что четкого изменения разности в плотности эпидермальных клеток между разновеликими половинами листовой пластинки при повышении

различий в их ширине найдено не было: значение коэффициента корреляции составило несущественную величину -0.177 . Для всех вариантов у менее развитой половины листа наблюдалась меньшая величина плотности основных клеток эпидермы, указанные различия были статистически доказаны почти для всех вариантов.

В табл. 3 приведены результаты расчетов потенциально возможных величин ширины меньшей половины полностью сформированного листа и потенциального индекса ФА листа. Видно, что для большинства исследованных индивидуальных листьев реальная (измеренная) величина ширины меньшей половины листа была выше, чем потенциальная (расчетная). Указанный результат обуславливал понижение разности в значении рассматриваемого признака между половинами листа, что сопровождалось уменьшением реального индекса ФА листа по сравнению с потенциально возможным. Эффективность имевшей место адаптивной реакции, рассчитанная по уравнению (5), составила 23%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отклонение в стабильности развития органа, регистрируемое на макроуровне по образованию разновеликих половин листовой пластинки принципиально возможно по следующим сценариям: имеет место либо угнетение ростовых процессов в одной половине листа, либо их стимуляция в другой его половине. Вследствие того, что многими исследователями показано существенное влияние неблагоприятных экологических факторов (которое по определению не может стимулировать рост листа) на повышение асимметрии листа (Kozlov, 1996; Mal et al., 2002; Ерофеева, 2012; Полонский, Полякова, 2014), второй путь в

Таблица 2. Количественная анатомия эпидермиса различающихся по ширине половин полностью сформированных листьев сирени венгерской

Количество повторений	Разность ширины половин листа, мм/ИФА _p *	Средняя ширина половин листа, мм	Плотность основных клеток эпидермы, шт./мм ² **	Разность между половинами листа в плотности основных клеток эпидермы, шт./мм ²
n = 80	2/0.040	24.5	1041 ± 10 а	70
		26.5	1111 ± 10 б	
n = 40	3/0.055	26.0	1045 ± 15 а	19
		29.0	1064 ± 14 а	
n = 80	4/0.085	21.5	1031 ± 11 а	58
		25.5	1099 ± 11 б	
n = 40	5/0.084	27.5	1191 ± 10 а	32
		32.5	1223 ± 12 б	
n = 40	6/0.120	22.0	1079 ± 23 а	52
		28.0	1131 ± 12 б	

* ИФА_p – реальный индекс флуктуирующей асимметрии листа;

** Значения в строках с разными буквами различаются между большей и меньшей половинами листа (для каждой величины ИФА_p) существенно при $p \leq 0.05$.

обычных условиях и при действии стрессоров маловероятен. В данной работе мы не рассматриваем влияние факторов, ускоряющих рост растений (например, обогащение почвы азотом, повышенный уровень углекислого газа, снятие апикального доминирования и др.), на индекс ФА листа (Martel et al., 1999; Lappalainen et al., 2000), когда, по нашему мнению, второй путь вполне возможен. Итак, если объективно регистрируется результат угнетения роста одной из половин листа, логично предположить, что механизм данного явления состоит или в замедлении скорости (снижении продолжительности) процессов деления клеток в этой стороне листа и/или уменьшении степени растяжения клеток.

Можно утверждать, что менее развитая (по ширине, площади) половина листа должна иметь либо меньшее абсолютное количество клеток, либо меньший их размер. В первом случае причиной образования асимметрии является угнетение процессов клеточного деления, во втором – уменьшение степени растяжения клеток. Если события развиваются по первому варианту, то на меньшей половине листа по сравнению с большей половиной плотность эпидермальных клеток должна быть равной или меньшей. Если реализуется второй вариант, то на 1 мм² поверхности меньшей половины листа количество клеток должно быть более высоким по сравнению с большей половиной.

Согласно полученным результатам, плотность основных клеток эпидермы, измеренная в меньшей половине листа, по сравнению с большей половиной практически всегда была ниже, при этом различия у молодых (май, июнь) листьев были несущественными, а у полностью развитых (сентябрь)

статистически доказанными. Значит, линейные размеры этих клеток у менее развитой половины листа по сравнению с большей половиной не могут быть меньше. Следовательно, причиной появления асимметричных половин листа в любом его возрасте не является угнетение фазы растяжения клеток в меньшей половине листовых пластинок. В качестве таковой причины, скорее всего, выступает процесс неодинакового клеточного деления в обеих половинах листа.

В рассматриваемом аспекте процесс деления клеток может различаться между разновеликими половинами листа либо по скорости, либо по продолжительности в онтогенезе листа. Найденная в работе (табл. 1) практически равная величина плотности эпидермальных клеток в разновеликих половинах молодых (май) листьев может косвенно свидетельствовать в пользу первого механизма. Зарегистрированный факт более низкого среднего значения индекса ФА у полностью сформированных (сентябрь) листьев (0.064) по сравнению с молодыми (май) листьями (0.078) делает маловероятным менее продолжительный в онтогенезе листа процесс деления клеток в меньшей половине листа. Эту мысль подтверждают результаты экспериментов, выполненных на растениях *Prunus padus* L. (Черных и др., 2014). Они свидетельствуют о том, что лист в молодом возрасте (июнь) по сравнению с полностью сформированным (август) имел существенно более высокое значение индекса ФА, измеренное, в том числе по ширине половин листа. Поэтому маловероятно полагать, что меньшая ширина половины листа черемухи обыкновенной образовалась в результате укороченности

Таблица 3. Величины реальной ширины половины листа, потенциальной ширины меньшей половины листа, значения реального (ИФ_{А_Р}) и потенциального (ИФ_{А_П}) индекса флуктуирующей асимметрии листа сирени венгерской. Данные для 20 шт. полностью сформированных листьев ($n = 400$)

Образец, (номер листа)	Реальная ширина половины листа, мм		Количество основных клеток эпидермы, в по- ловины листа, шт/мм ²		Потенциаль- ная ширина меньшей по- ловины ли- ста, мм	Индекс ФА листьев		Отношение ИФ _{А_Р} /ИФ _{А_П}
	меньшей	большей	меньшей	большей		ИФ _{А_Р}	ИФ _{А_П}	
1	21	27	1071	1131	19.9	0.125	0.151	83
2	25	30	1189	1193	24.9	0.091	0.093	98
3	21	25	1096	1191	19.3	0.087	0.129	67
4	28	30	1107	1109	27.9	0.034	0.036	94
5	30	35	1193	1253	28.6	0.077	0.101	76
6	40	45	1029	1173	35.1	0.059	0.124	48
7	38	42	1202	1218	37.5	0.050	0.057	88
8	35	39	1204	1226	34.4	0.054	0.063	86
9	42	45	1162	1209	40.4	0.034	0.054	63
10	41	45	1209	1200	41.3	0.046	0.043	107
11	27	30	1100	1120	26.5	0.053	0.062	85
12	23	29	1087	1131	22.1	0.115	0.135	85
13	22	26	1028	1058	21.4	0.083	0.097	86
14	24	26	1022	1156	21.2	0.042	0.102	41
15	20	24	980	1076	18.2	0.091	0.137	66
16	22	24	1002	1053	20.9	0.043	0.069	62
17	27	31	1042	1004	26.1	0.069	0.088	78
18	24	26	1031	1064	23.2	0.040	0.057	70
19	23	27	1020	1073	21.9	0.080	0.104	77
20	25	28	991	1009	24.6	0.057	0.065	88
Среднее	—	—	—	—	—	—	—	77

чения продолжительности ростовых процессов. В другой работе, выполненной на растениях *Ulmus glabra* L., также показана отрицательная динамика величины индекса ФА листа в его онтогенезе в условиях контроля (Møller, Dongen, 2003).

Итак, причина регистрации ФА листа сирени венгерской, по всей вероятности, заключается в неодинаковой скорости деления клеток, принадлежащих разным половинам листа независимо от его возраста. Каков возможный механизм инициации, запуска процесса торможения деления клеток в одной половине листа? Как известно, осью будущего листа является листовая примордий, и собственно листовая пластинка образуется по бокам этой оси за счет так называемого краевого (маргинального) роста. На двух сторонах примордия начинает функционировать краевая меристема, дающая начало всем клеткам листовой пластинки (Медведев, 2004). По-видимому, процесс неодинакового клеточного деления в разных половинах асимметричного листа, о чем говорилось выше, является следствием того, что на различных сторонах примордия одна краевая меристема

более активна, чем другая. Под влиянием неблагоприятных экологических факторов деление клеток в меристемах, принадлежащих двум половинам листовой пластинки, вероятно рассинхронизируется.

Предполагается, что природа этого явления является гормональной. Так, по словам Ф.Б. Солсбери и С.У. Росса (цит по: Freeman et al., 2003b), “Билатеральная симметрия листьев должна зависеть от сходства двух половин листа в количестве и ориентации клеточных делений и растяжений. Клеточные деления, растяжение и их ориентации находятся под гормональным контролем”. Как известно, при действии неблагоприятных факторов среды происходит запуск синтеза АБК, которая передвигается в листья и способствует уменьшению устьичной апертуры и снижению ростовых процессов в тканях. Возможно, отношение концентраций гормонов стимуляторов к АБК в одной из половин листа при этом падает в большей степени. Кроме того в качестве реакции на стресс увеличивается продукция супероксидов,

что может сопровождаться повышением ФА листа (Freeman et al., 2003b).

Результаты показали (табл. 1), что величины индекса устьиц на разновеликих половинах листа были практически равными независимо от его возраста. Следовательно, можно утверждать, что механизм появления асимметрии листа не связан ни с фазой растяжения клеток, ни с фазой их дифференциации.

В работе был найден эффект ослабления неустойчивости развития листа, зарегистрированный по снижению разности в ширине половин полностью развитого листа, за счет увеличения размера меньшей его половины. По всей вероятности, эта адаптивная реакция представляла собой компенсационный рост и протекала вследствие дополнительного растяжения основных клеток эпидермы меньшей половины листа. В результате реальный индекс ФА листьев составил лишь 77% от потенциально возможной величины. У молодых листьев сирени (июнь) такая адаптивная реакция, судя по значениям плотности основных клеток эпидермы в разновеликих половинах листа, просматривается лишь как тенденция, статистически не доказанная. В литературе также описан эффект компенсационного роста листьев *Ulmus glabra* L. в ширину и снижения индекса ФА в условиях контроля при отсутствии указанной компенсации в условиях действия засоления (Møller, Dongen, 2003). Интерпретация полученных авторами результатов говорит о том, что система регуляции развития, включая обратную связь между половинами листа, запускает компенсационный рост, который сглаживает имевшийся первоначально высокий уровень асимметрии. На вопрос, каков возможный механизм коммуникации двух половин листа в реализации компенсационного роста и уменьшении асимметрии листьев в онтогенезе указанные авторы ответа не дали. По их словам, экспериментальное подтверждение эффекта не известно, но его опытная проверка была бы целесообразна.

Такая проверка была выполнена на растениях тыквы *Cucurbita pepo* L. (Freeman et al., 2003a), когда при помощи краткосрочного покрытия фольгой половины листа изменяли его рост и уровень асимметрии. По мнению авторов, за ростом на одной половине, по-видимому, следует компенсационный рост на другой, неустойчивость развития возникает не как результат накопления ошибок, а скорее обусловлена нарушением процесса обратной связи через систему флözема-плазмодесмы, контролирующей компенсационный рост.

Основываясь на известной зависимости процесса растяжения клеток от поступления в них воды и величины тургора, можно привести иной сценарий компенсационного роста клеток. Предположительный механизм найденной нами адаптивной реакции — увеличения размеров основных клеток эпидермы меньшей половины полно-

стью сформированного листа, по-видимому, может состоять в следующем. При условно одинаковых сечениях сосудов ксилемы осуществляющих транспорт в правую и левую половины листа, в меньшую его половину (в расчете на одну клетку) априори воды способно поступить относительно большее количество. Последнее будет приводить к более активному растяжению клеток меньшей половины листа по сравнению с большей и понижению уровня ФА в течение онтогенеза листа. В подтверждение данной гипотезы можно привести экспериментальные результаты, свидетельствующие о снижении индекса ФА листьев *Betula pendula* Roth. (рассчитанного по ширине половин листа), находящихся в верхней части кроны, где создаются условия дефицита влаги, по сравнению с нижней (Зорина, Коросов, 2009), а также уменьшении индекса ФА листьев *Quercus undulata* L. в условиях слабой засухи (Fair, Brehersa, 2005).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании полученных экспериментальных данных можно констатировать, что плотность основных клеток эпидермы, измеренная в меньшей половине листа сирени венгерской по сравнению с большей половиной, у молодых листьев была практически равной, но имела существенно низкую величину у полностью развитых листьев. Это предполагает, что причиной возникновения асимметричных половин листа является процесс неодинакового клеточного деления в обеих половинах листа, а не угнетение фазы растяжения клеток в меньшей половине листовой пластинки. В результате исследования был найден эффект ослабления неустойчивости развития листа, зафиксированный по снижению разности в ширине половин полностью развитого листа за счет увеличения размера меньшей его половины. По всей вероятности, эта адаптивная реакция представляла собой компенсационный рост и протекала вследствие дополнительного растяжения основных клеток эпидермы меньшей половины листа в течение его онтогенеза. В результате реальный индекс ФА взрослых листьев составил лишь 77% от потенциально возможной величины. Предположительный механизм указанной адаптивной реакции — увеличения размеров основных клеток эпидермы меньшей половины листа — может состоять в относительно большем количестве (в расчете на клетку) поступающей в нее воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ерофеева Е.А. Стабильность развития листа *Pisum sativum* L. при действии формальдегида в широком диапазоне доз // Онтогенез. 2012. Т. 43. № 5. С. 320–326.

- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников. М.: Центр экологической политики России, 2000. 66 с.
- Зорина А.А., Коросов А.В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* Roth. (Betulaceae) // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1172–1192.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 293 с.
- Медведев С.С. Физиология растений. СПб.: Санкт-Петербургский ун-т, 2004. 336 с.
- Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений Л.: Наука, 1974. 184 с.
- Полонский В.И., Полякова И.С. Сирень венгерская – перспективный биоиндикатор для сравнительной оценки степени загрязнения городской среды // Вестник КрасГАУ. 2014. Вып. 2. С. 89–92.
- Практикум по физиологии растений // Под ред. И.И. Гунара. М.: Колос, 1972. 168 с.
- Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений. М.: Высшая школа, 1980. 317 с.
- Черных Е.П., Первышина Г.Г., Гоголева О.В. Оценка экологического благополучия территории г. Красноярска с использованием черемухи обыкновенной в качестве биоиндикатора // Вестник КрасГАУ. 2014. № 1. С. 96–100.
- Fair J.M., Breshears D.D. Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress? // Journal of Arid Environments. 2005. V. 62. № 2. P. 235–249.
- Freeman D.C., Graham J.H., Emlen J.M. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesis // Genetica. 1993. V. 89. № 1. P. 97–119.
- Freeman D.C., Brown M.L., Dobson M. et al. Developmental instability: measures of resistance and resilience using pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) // Biological Journal of the Linnean Society. 2003a. V. 78. № 1. P. 27–41.
- Freeman D.C., Graham J.H., Emlen J.M. et al. Plant Developmental instability: New Measures, Applications, and Regulation. In: Developmental instability. Causes and Consequences // Ed. By Polak M. Oxford University Press, 2003b. P. 367–386.
- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H. et al. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications // Symmetry. 2010. V. 2. № 3. P. 466–540.
- Kozlov M.V., Wilsey B.J., Koricheva J. et al. Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // Journal of Applied Ecology. 1996. V. 33. № 6. P. 1489–1495.
- Lappalainen J.H., Martel J., Lempa K. et al. Effects of Resource Availability on Carbon Allocation and Developmental Instability in Cloned Birch Seedlings // International Journal of Plant Sciences. 2000. V. 161. № 1. P. 119–125.
- Mal T.K., Uveges J.L., Turk K.W. Fluctuating asymmetry as an ecological indicator of heavy metal stress in *Lythrum salicaria* // Ecological Indicators. 2002. V. 1. № 3. P. 189–195.
- Martel J., Lempa K., Haukioja E. Effects of stress and rapid growth on fluctuating asymmetry and insect damage in birch leaves // Oikos. 1999. V. 8. № 2. P. 208–216.
- Møller A.P., Dongen S.V. Ontogeny of asymmetry and compensational growth in elm *Ulmus glabra* leaves under different environmental conditions // International Journal of Plant Sciences. 2003. V. 164. № 4. P. 519–526.

Increased Size of Epidermal Cells in *Syringa josikaea* Jacq. Smaller Leaf Side as an Adaptive Mechanism for Reducing Its Asymmetry

V. I. Polonskii and I. S. Polyakova

Krasnoyarsk State Agrarian University, pr. Mira, 90, Krasnoyarsk, 660049 Russia

e-mail: vadim.polonskiy@mail.ru

Received November 30, 2014; in final form, February 8, 2015

Comparative study of quantitative anatomy of the epidermis in *Syringa josikaea* Jacq. leaf halves of different width was conducted in order to analyze the possible mechanism of formation of the value of fluctuating leaf asymmetry. A regular decrease in the density of main epidermal cells in the smaller leaf half compared with the bigger one was traced during leaf ontogeny. Stomatal index was equal in different-sized leaf halves. Adaptive response was found in fully formed leaves; it was aimed at reducing leaf blade fluctuating asymmetry by 23% on average and consisted of compensatory growth—further elongation of main epidermal cells in the smaller half of the leaf. It was concluded that the level of fluctuating leaf asymmetry in Hungary lilac is mainly due to a lower rate of cell division, as well as due to their greater elongation in the smaller half of adult leaf compared with the bigger half.

Keywords: *Syringa josikaea* Jacq., leaf, width, fluctuating asymmetry, epidermis, stomatal index, epidermal cell density, compensatory growth