

На правах рукописи



Арбичева Алиса Игоревна

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛИСТЬЕВ У
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА ARAUCARIALES

03.02.01 – «Ботаника»

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Научный руководитель: **Паутов Анатолий Александрович,**
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Новицкая Людмила Людвиговна,**
доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
главный научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

Скупченко Владимир Борисович,
доктор биологических наук, профессор Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тверской государственный университет»

Защита состоится 13 мая 2020 года в 14-00 на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, dissovet.d00221101@binran.ru.

Автореферат разослан « ___ » _____ 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Сизоненко Ольга Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Голосеменные растения, в отличие от цветковых, обладают более архаичным вариантом организации водопроводящей ткани, специализированными элементами которой являются не сосуды, а трахеиды (Thompson, 1918; Bailey, 1944, 1953). Известно, что скорость проведения воды по такой древесине в несколько раз ниже, чем у цветковых растений (Wang et al., 1992; Becker et al., 1999). Такие признаки листа, как толстая кутикула, восковой налет и устьичные пробки традиционно рассматриваются, как приспособление к снижению неконтролируемых потерь воды, возникающих в связи с недостаточно эффективной ксилемой (Bailey, 1944; Carlquist, 1975; Carlquist, 1996; Axsmith et al., 2004). Однако, для ряда представителей семейств *Araucariaceae* Henkel & W. Hochst. и *Podocarpaceae* Endl. характерны листья, морфологически сходные с листьями цветковых. Это представляет интерес в двух аспектах – как у таких видов организован лист, интегрированный с примитивной ксилемой, а также в какой степени в эволюции листа обеих групп выражено явление параллелизма (конвергенции). При решении этих вопросов удобным объектом для сопоставления являются гомоксиллярные цветковые – представители семейств *Trochodendraceae* Eichler и *Winteraceae* R. Br. ex Lindl. Сравнительный анализ структурно-функциональной организации листа бессосудистых покрытосеменных и голосеменных с типичным строением ксилемы будет способствовать выявлению общих принципов в эволюции листа обеих групп.

Характерной особенностью листьев араукариевых и подокарповых является продолжительный срок их жизни. Листья некоторых подокарпов живут более семи лет (Lusk, 2001; Lusk et al., 2003), агатисов – до 20 лет (Муравьева и др., 1980). Структурные и физиологические изменения, сопровождающие старение долгоживущих листьев, хорошо изучены у вечнозеленых цветковых (Elliott, 1937; Гамалей, Куликов, 1977; Freeman et al., 1978). Более детально этот вопрос разработан для хвойных (Seward, Ford, 1906; Elliott, 1937; Freeland, 1952; Campbell, 1972; Ewers, Schmid, 1978; Cunninghame et al., 1979; Ewers, 1982a, b; Ewers, Aloni, 1987; Sutinen, 1987; Connor, Lanner, 1991; Tomlinson, Fisher, 2005), однако ни в одной из этих работ не рассматривались листья голосеменных, морфологически сходные с листьями цветковых. Экологическое значение длительного срока жизни листьев подокарпов состоит, по мнению ряда авторов (Coomes, Bellingham, 2011), в иммобилизации биогенных элементов, что обедняет почву, тем самым благоприятствуя видам с низкими требованиями к ее плодородию, коими и являются подокарпы. Функциональное значение долгоживущих листьев подокарповых и араукариевых в системе растительного организма не изучено и рассматривается в данной работе.

Цели и задачи исследования. Цель работы – характеристика структурно-функциональной организации долгоживущих листьев голосеменных растений, дифференцированных на черешок и пластинку.

Задачи:

1. Описание роста листьев *Agathis brownii* (Lem.) L. H. Bailey и гистогенеза их эпидермы.
2. Структурная характеристика завершивших рост листьев *A. brownii*.
3. Сравнительно-гистологическое исследование разновозрастных листьев *A. brownii*, *Agathis vitiensis* Benth. & Hook. f. ex Drake.
4. Морфолого-функциональная характеристика листьев *Podocarpus nubigenus* Lindl., *Podocarpus salignus* D. Don., *Prumnopitys andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub., *Saxegothaea conspicua* Lindl., *Drimys andina* (Reiche) R. A. Rodr. & Quezada и *Drimys winteri* J. R. Forst. & G. Forst.
5. Определение основных направлений структурной адаптации листьев гомоксилярных древесных растений к условиям умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили.

Научная новизна исследования. В работе впервые используется агатис как модельный объект для изучения системной организации листа голосеменных. На его примере изучен рост листьев с применением методов регрессионного анализа, описаны фазы роста, сделана хронологическая привязка этапов заложения и стадий развития устьичных комплексов к пластохронному возрасту листа, исследованы особенности ультраструктуры материнской клетки устьиц и замыкающих клеток на этих стадиях. Описано анатомическое строение сформированного листа в связи с экологическими условиями произрастания вида, охарактеризован тип его структурной организации. Проведено сравнительное исследование строения, пигментного состава и ассимиляционного вклада разновозрастных листьев модельного объекта. Впервые описана перидерма в листьях агатисов, предложены механизмы ее формирования и функциональное значение.

Впервые исследовано на ультраструктурном уровне строение листа видов сем. Podocarpaceae южной части Центрального Чили. Обнаружена не описанная ранее водозапасающая ткань в листьях двух из них. Выявлены две стратегии водного режима листьев бессосудистых древесных растений южной части Центрального Чили.

Теоретическая и практическая значимость работы. Виды сем. Podocarpaceae умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили находятся в разной степени под угрозой исчезновения, при этом два из них являются эндемиками Чили (Oldfield et al., 1998; IUCN, 2019). Ареал исследованных в работе араукариевых также сокращается под влиянием деятельности человека и изменения климата (Rumeu et al., 2014). Широкий круг вопросов биологии и экологии этих видов требует детального рассмотрения, в особенности это касается адаптивных приспособлений, позволивших этим группам в геологическом масштабе времени сохранить популяционную численность и противостоять в эволюционной борьбе основным конкурентам в лесных сообществах Южного полушария – широколиственным покрытосеменным. Уникальные среди других хвойных листья подокарпов трактуются как ключевое приспособление, позволившее этой группе конкурировать с цветковыми растениями (Brodribb, 2011; Coomes, Bellingham, 2011). Рассматриваемая в данной

работе системная организация листа агатисов и подокарпов позволяет выявить механизмы поддержания водного баланса при наличии эволюционных ограничений на развитие определенных структурных типов водопроводящей системы листа, наблюдаемых у покрытосеменных.

Голосеменные растения в составе флоры умеренной зоны Европейской территории России характеризуются типичной игольчатой формой листьев. Это вносит вклад в формирование целостного культурно-исторического облика нашей территории, неотъемлемой частью которого являются ценные промышленные породы хвойных. В контексте этого особое значение приобретает научно-просветительская деятельность ботанических садов, благодаря которой становится возможным знакомство посетителей с элементами тропической и субтропической флоры, среди которых широколиственные голосеменные – агатисы и подокарпы. Несмотря на то, что все изученные в данной работе виды представлены в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН, большинство из них было взято и из естественных сообществ. Исследование растительного материала, собранного в природных условиях и в Ботаническом саду, подтвердило правомерность использования последнего для решения поставленных в работе задач. Это является также косвенным свидетельством хорошего состояния экземпляров чилийских и австралийских видов и позволяет делать благоприятные прогнозы как для дальнейших исследований, так и для участия ботанических садов в природоохранных программах, направленных на сохранение генетического фонда видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Результаты диссертационной работы используются при подготовке студентов СПбГУ по программам бакалавриата и магистратуры в учебных курсах «Структурная ботаника», «Экологическая анатомия растений», «Филоморфогенез», «Система и филогения высших растений. Часть II», а также в качестве иллюстративного материала в учебнике «Морфология и анатомия вегетативных органов растений» (Паутов, 2012).

Положения, выносимые на защиту.

1. У голосеменных растений с развитой листовой пластинкой сохранение в кроне долгоживущих листьев с низким ассимиляционным вкладом играет важную функциональную роль. В них аккумулируются соединения, не включенные в метаболизм растения или исключенные из него.
2. Перидерма в качестве пограничной ткани обеспечивает изоляцию этих соединений от живых тканей старовозрастных листьев.
3. Адаптивные стратегии водного режима черешчатых листьев голосеменных растений сходны с таковыми покрытосеменных с типичными листьями. Их реализация осуществляется с учетом структурных ограничений в строении водопроводящей системы листа.

Публикации результатов исследования. По теме диссертационной работы опубликовано 10 работ, из них 4 статьи (3 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 – в издании, индексируемом базой данных Web of Science).

Личный вклад автора. Автор принимал участие в планировании исследования, постановке целей и формулировании задач, выборе методов. Сбор растительного материала, проведение исследования методами световой и электронной микроскопии и гистохимического анализа, обработка данных и их обобщение проведены автором лично.

Апробация результатов. Основные положения диссертационной работы докладывались на: IV молодежной научной конференции «Экология – 2011» (Архангельск, 2011); XIX Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2012» (Москва, 2012); II (X) Международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2012); XIX Международном Ботаническом Конгрессе (XIX International Botanical Congress, Shenzhen, China, 2017); 3-ей Международной Конференции «Смарт-Био» (3rd International Conference „Smart Bio“, Kaunas, Lithuania, 2019); Международном симпозиуме, посвященном 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой (International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova, Moscow, 2019).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списков используемых сокращений и цитируемой литературы. Текст диссертации изложен на 187 страницах, включает 16 таблиц и 45 рисунков. Список литературы содержит 365 источников, из которых 323 – на иностранных языках.

Благодарности. Исследование выполнено на кафедре ботаники Биологического факультета Санкт-Петербургского государственного Университета, а также в лаборатории анатомии и морфологии растений и в лаборатории молекулярной и экологической физиологии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. В работе была использована приборная база ресурсных центров «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и ЦКП «Хромас» Научного парка СПбГУ и Центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (отделение трансмиссионной электронной микроскопии).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 17-04-01213А ААП), а также в рамках государственного задания БИН РАН по теме АААА-А18-118031690084-9 «Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений».

Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. А. А. Паутову, к.б.н. О. В. Яковлевой, А. Н. Ивановой, к.б.н. О. В. Войцеховской, к.б.н. Н. К. Котеевой, к.б.н. Е. В. Вознесенской, к. б. н. О. Е. Миргородской, А. В. Халлингу, к.б.н. Г. Е. Титовой, к.б.н. А. Ф. Сайфитдиновой, Dr. A. O. M. Saldaña, к. б. н. А. Е. Мишко, д.б.н. Е. М. Арнаутовой, И. А. Коршуновой и другим сотрудникам отдела Ботанический сад БИН РАН, сотрудникам кафедры ботаники Биологического факультета СПбГУ, сотрудникам лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН, сотрудникам и пользователям ЦКП «Хромас» Научного парка СПбГУ.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В первом разделе главы приведены сведения об особенностях анатомического строения вегетативных органов изучаемых и близких к ним видов. Рассмотрены ареалы таксонов, взаимоотношения видов в сообществах, характеристика условий произрастания и пути адаптации к ним. Во втором разделе дана характеристика показателей водного режима листа, их связь с другими структурными и функциональными признаками. Отмечены некоторые структурные приспособления листа голосеменных, влияющие на его водный режим и газообмен. В третьем разделе главы представлен обзор сравнительных структурно-функциональных исследований организации разновозрастных листьев у растений разного уровня филогенетической продвинутости.

Глава 2. Материалы и методы

Растительный материал видов *Agathis brownii* (Lem.) L. H. Bailey и *Agathis vitiensis* Benth. & Hook. f. ex Drake (Araucariaceae Henkel & W. Hochst.) собирали с января 2008 г по сентябрь 2018 г в Ботанических садах Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и Санкт-Петербургского государственного университета. Материал видов *Podocarpus nubigenus* Lindl., *Podocarpus salignus* D. Don., *Prumnopitys andina* (Poepp. ex Endl.) de Laub., *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Podocarpaceae Endl.), *Drimys andina* (Reiche) R. A. Rodr. & Quezada и *Drimys winteri* J. R. Forst. & G. Forst. (Winteraceae R. Br. ex Lindl.) собирали в ноябре 2015 г в национальных парках Parque Nacional Nahuelbuta и Parque Nacional Puyehue (южная часть Центрального Чили), а также с 2015 по 2018 гг в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Номенклатура дана в соответствии с базой данных The Plant List (2013) и работой М. J. M. Christenhusz с соавт. (2011).

В качестве модельного объекта для оценки возрастных изменений в строении листьев использовали *A. brownii*. Изучено строение разновозрастных растущих и завершивших рост листьев, а также 1-8-летних стеблей. Сформированные листья брали с годовых побегов возрастом от 1 года до 12 лет. Материал собирали с дерева возрастом ~20 лет высотой 1 м и ~60 лет высотой ~4 м. Для изучения формирования перидермы в листьях собирали материал *A. vitiensis* с дерева возрастом ~40 лет высотой ~3,5 м. Возраст дерева и отдельных листьев определяли по количеству годовых приростов. Для измерения количественных признаков строения сформированного листа *A. brownii* выборка составила 21 лист.

Для исследования видов южной части Центрального Чили брали листья из прироста предыдущего года в освещенном участке кроны. Для измерения количественных признаков строения листа использовали по 3 индивида каждого вида, с каждого из которых брали по 3 листа. Полученные с одного индивида значения признаков были усреднены, далее работали с полученными средними значениями. Были использованы растения, находящиеся как в виргинильном, так и в генеративном состояниях развития.

Методы исследования. Фиксация материала проведена традиционными способами. Использованы методы световой микроскопии, трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии, гистохимического анализа, экспериментального инициирования образования раневой перидермы, а также измерения некоторых физиологических параметров. Измерения структурных признаков проводили в 10-20-кратной повторности. Рассмотрено 50 признаков строения листа и 14 признаков строения древесины. Все полученные численные данные были подвергнуты статистической обработке. Взаимосвязи между признаками исследовали с помощью компонентного анализа.

Глава 3. Рост и развитие долгоживущих листьев голосеменных растений на примере рода *Agathis*

3.1. Рост листа и гистогенез его эпидермы

Динамика роста листа. Рост листьев *Agathis brownii* (рис. 1) длится более четырех месяцев при максимальной скорости 2,6 мм/сут. Кривая роста имеет несимметричный сигмоидный характер и описывается функцией Гомпертца. Максимальное ускорение роста составляет 0,11 мм/сут² и достигается на 20-й день от начала роста, при размере листового зачатка около 7% от окончательного.



Рис. 1. Побеги *Agathis brownii* в Ботаническом саду БИН РАН. Масштабная линейка: 5 см.

Развитие эпидермы. Устьица в эпидерме растущего листа закладываются в несколько этапов. В ней одновременно присутствуют интенсивно растягивающиеся вдоль продольной оси пластинки клетки и расположенные между ними активно делящиеся клетки. Плоскость деления последних проходит перпендикулярно продольной оси пластинки. Часть из них развиваются в материнские клетки замыкающих клеток устьиц (меристемоиды), что приводит к возникновению закономерно расположенных рядов устьиц, продольные оси которых также перпендикулярны длинной оси листа. Латеральные побочные клетки имеют с меристемоидом общее происхождение, а полярные возникают в результате делений соседних клеток эпидермы. Таким образом, устьичный аппарат *A. brownii* относится к мезоперигенному типу по классификации D. D. Pant (1965). После возникновения замыкающих клеток активизируется их рост, который, как и

у меристемоида, сосредоточен в базальной, обращенной к мезофиллу, части. По мере роста замыкающих клеток их треугольная на поперечном срезе форма сменяется на округлую, устьице врастает под побочные клетки, на поверхности которых в виде выпирающей складки образуются папиллы, формирующие кольцо Флорина. Результатом описанных процессов является возникновение тетрацитного устьичного аппарата.

3.2. Строение сформированного листа

Лист средних размеров (мезофилл, площадь пластинки более 3000 мм²), черешчатый, простой, цельный. Пластинка плотная, кожистая, темно-зеленая, без прилистников. Растение вечнозеленое. Лист живет более 10 лет, но развитие завершает в течение первого года.

Пластинка очень толстая, ее толщина около 400 мкм. Мезофилл многослойный (~8 слоев), дорзовентральный. Коэффициент палисадности низкий (37%). Мезофилл очень рыхлый (степень рыхлости ~45%). Стенки клеток губчатой ткани несут со стороны межклетников пектиновые бородавки. Жилкование дуговое. На одном уровне с проводящими пучками, чередуясь с ними, находятся секреторные ходы. Они заполнены эфирными маслами. Наружная стенка основных эпидермальных клеток очень толстая. В ней и в кутикуле откладываются кристаллы, представляющие собой, по-видимому, оксалат кальция. Лист гипостоматный. Устьица тетрацитного типа, располагаются прерывающимися рядами. Замыкающие клетки лежат ниже поверхности листа. Побочные клетки погружены под венечные, их наружные тангентальные стенки образуют складки, в которые заходит протопласт. Смыкаясь между собой, эти складки формируют кольцо Флорина, окаймляющее на поверхности листа полость, на дне которой находится устьичная щель. Эти полости могут быть закупорены.

3.3. Изменчивость и корреляции признаков строения сформированного листа

Общая и согласованная изменчивость признаков. Коэффициент вариации изученных признаков (cv) колеблется от 2,5 до 45,2%. Около половины из них (17 из 37) демонстрируют, согласно классификации С. А. Мамаева (1973), повышенный, высокий и очень высокий уровни изменчивости ($cv \geq 21\%$). Изученные признаки строения сформированного листа характеризуются высоким уровнем скоррелированности. Средняя величина коэффициента детерминации (r^2) для изученных признаков составила 0,155. Оценка общей (cv) и согласованной (r^2) изменчивости признаков обнаруживает относительную стабильность и автономность плотности жилкования и размещения секреторных ходов, числа устьиц на единице площади эпидермы и устьичного индекса, «перфорированности» ксилемы в черешке просветами трахеид. Наиболее же изменчивы и тесно связаны в своих изменениях с остальными признаками листа площадь его пластинки, степень развития столбчатой ткани в ее мезофилле и ксилемы в черешке.

Корреляции признаков. Сопоставление листьев из кроны *A. brownii* показывает, что для наиболее крупных из них характерен больший объем ксилемы в черешке, увеличение числа входящих в ее состав трахеид и просветов их полостей, пониженное отношение площади листовой пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка, т.е. сокращение транспирационной поверхности относительно водопроводящей.

3.4. Возрастные изменения листьев

Строение разновозрастных листьев. В пластинке листа *Agathis brownii* с возрастом увеличивается число и размер пектиновых бородавок на стенках клеток губчатой ткани, растет число клеток, вакуоли которых заполнены танинами. В тканях черешка и пластинки листьев возрастом старше двух лет происходит накопление кристаллов, предположительно, оксалата кальция.

Проводящие пучки черешка не обладают активным вторичным ростом. По мере старения листьев агатиса объем функционирующей флоэмы постепенно сокращается. Уменьшение происходит в результате деформации и последующего смятия наиболее старых клеток, расположенных во внешних частях пучков. Со временем смятые ситовидные клетки полностью утрачивают свои полости.

Для листьев *A. brownii* и *A. vitiensis* характерно образование перидермы. Процесс начинается в первый-третий год жизни листьев. Данная ткань появляется обычно в верхней части черешка возле пластинки; реже – в ее основании, или в виде нерегулярных полос или пятен в центральной части пластинки (рис. 2).

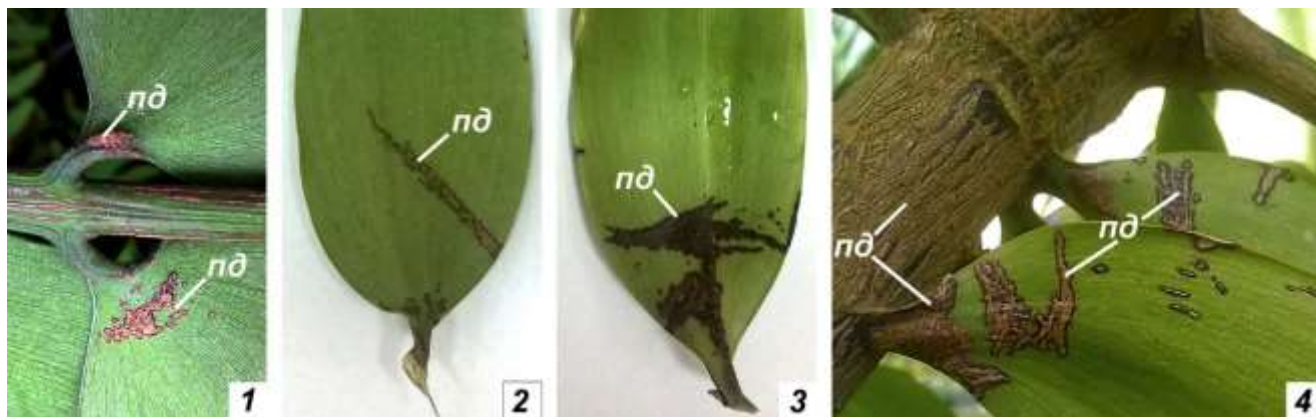


Рис. 2. Перидерма на листьях *Agathis brownii* и *A. vitiensis*. 1 – двухлетние листья *A. brownii*, 2, 3 – четырехлетние листья *A. vitiensis*, 4 – участок ствола и листья *A. vitiensis* возрастом более 25 лет; *pd* – перидерма.

Расположение перидермы в листьях изученных видов многообразно. Она может возникать из эпидермальных клеток и покрывать локальные участки листа, или располагаться дугообразно, отсекая участки эпидермы и подстилающих ее клеток мезофилла или основной ткани черешка. Изолируемые группы клеток отличаются активным накоплением танинов (рис. 3, 6, 7). При дугообразном заложении феллогена делениям могут подвергаться клетки паренхимы проводящих пучков. Обнаружены случаи кольцеобразного заложения феллогена. В зоне перехода черешка в пластинку наиболее старых отмирающих листьев *A. brownii*

отмечены случаи многократного поперечного заложения перидермы. В результате лист рассекается на фрагменты, некоторые из которых подвергаются некрозу.

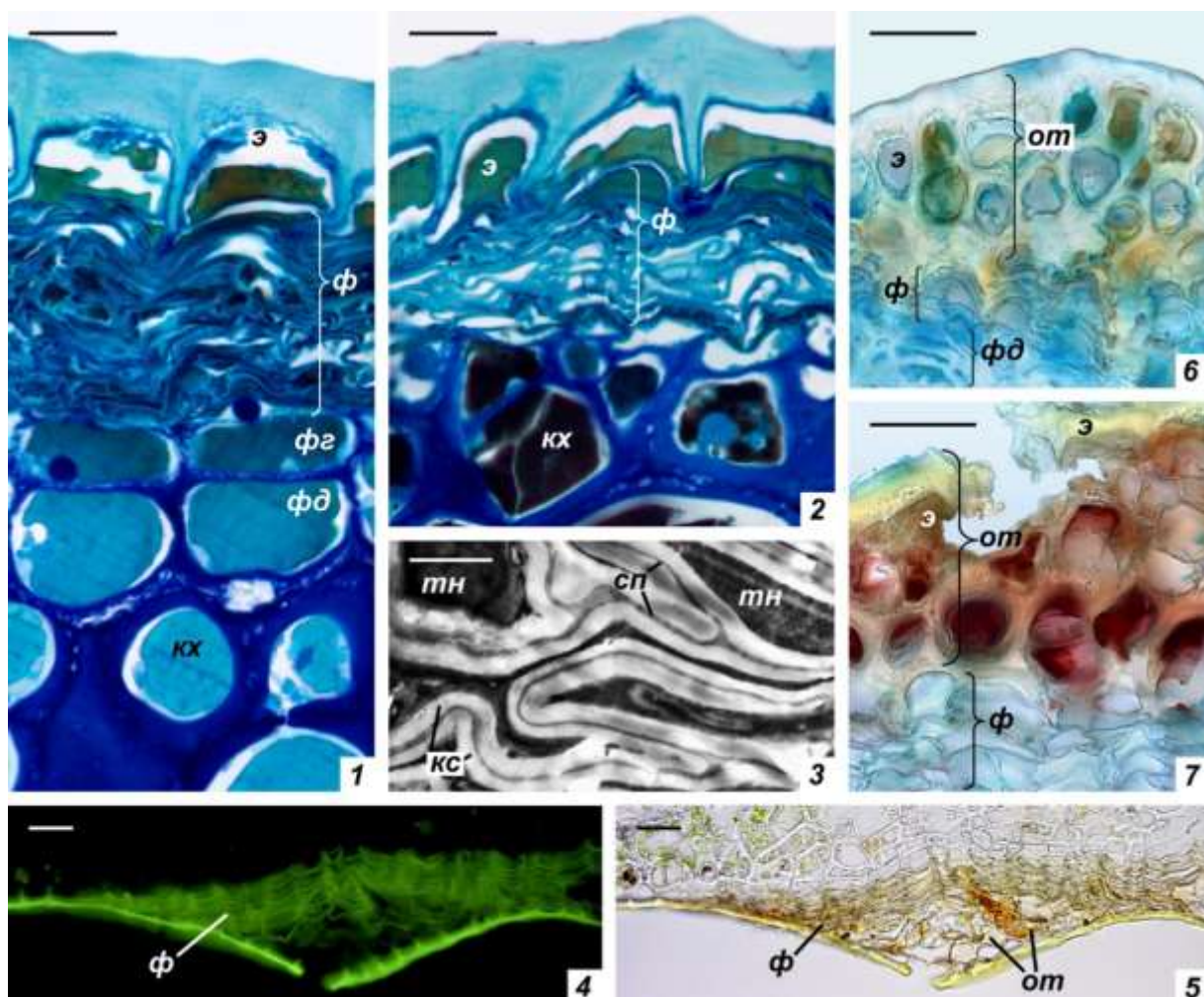


Рис. 3. Перидерма в листьях *Agathis brownii*. 1 – перидерма типичного строения в черешке листа возрастом более 10 лет, 2 – перидерма после отмирания феллогена, 3 – деформированные клетки феллемы в черешке листа возрастом 11 лет, 4-7 – гистохимическое окрашивание живых тканей: 4, 5 – визуализация суберина в феллеме пятилетнего листа с помощью флуоресцентного красителя Fluorol yellow и та же область в светлом поле, 6-7 – визуализация танинов в отмерших тканях колленхимы и эпидермы черешка четырехлетнего листа. Срез 6 был окрашен только алциановым синим, срез 7 – алциановым синим с последующей обработкой смесью ванилина и соляной кислоты (конденсированные танины окрашены красно-коричневым); э – эпидерма, сп – срединная пластинка, ф – феллема, фг – феллоген, фд – феллодерма, кх – колленхима, кс – клеточная стенка, тн – содержимое клеток, окрашенное танинами, от – отмершая ткань. Масштабная линейка: 1, 2 – 20 мкм, 3 – 3 мкм, 4-7 – 50 мкм.

Выявлено два варианта организации перидермы. Она может иметь типичное для этой ткани строение. В этом случае перидерма состоит из феллогена, клетки которого содержат крупные ядра, многослойной феллемы и феллодермы (рис. 3, 1, 3). Возможен и иной вариант, когда все производные клеточных делений

суберинизируются (рис. 3, 2). Присутствие суберина выявлено с помощью флуоресцентного окрашивания (рис. 3, 4, 5).

Листья агатиса также способны к образованию полноценной раневой перидермы, что было показано экспериментально.

Физиологические характеристики разновозрастных листьев. Старые листья в кроне *A. brownii* находятся в условиях худшей освещенности по сравнению с листьями последнего года прироста. Для них характерно уменьшение оводненности, снижение соотношения хлорофиллов *a* и *b*, падение интенсивности фотосинтеза (рис. 4, 1), а также повышенное содержание фотосинтетических пигментов. В экспериментах с мечением жилок разновозрастных листьев агатиса ^{12}C -сахарозой и ^{14}C -сахарозой метка интенсивно проявлялась в жилках листьев первого года, в то время как жилки листьев семилетнего возраста оставались практически немечеными (рис. 4, 2). Это свидетельствует о том, что интенсивность процессов загрузки сахарозы в жилки у старых листьев крайне низка.

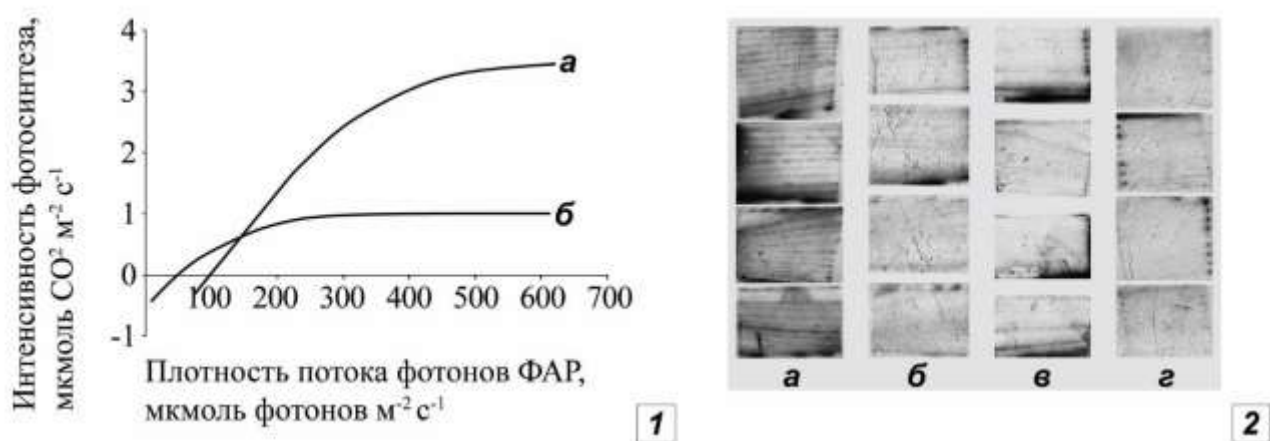


Рис. 4. Физиологические характеристики листа *Agathis brownii*. 1 – интенсивность фотосинтеза листьев возрастом 1 год (*a*) и 7 лет (*б*). 2 – загрузка ^{14}C -сахарозы во флоэму разновозрастных листьев. *a* – листья возрастом 1 год, ^{14}C -сахароза, *б* – листья возрастом 1 год, ^{14}C - и ^{12}C сахароза (контроль), *в* – листья возрастом 7 лет, ^{14}C -сахароза, *г* – листья возрастом 7 лет, ^{14}C - и ^{12}C сахароза (контроль).

3.5. Возрастные изменения древесины

Раздел содержит сопровождаемые таблицей микрофотографий описания вторичной ксилемы однолетнего побега, многолетней ветки и ствола *Agathis brownii*. Сопоставление разновозрастных образцов показывает, что на рассматриваемом отрезке онтогенеза происходит увеличение площади поперечного сечения древесины, занятой трахеидами, их длины, толщины стенок и диаметра наружных отверстий пор, а утолщенность трахеид снижается. Одновременно растет степень паренхиматизации древесины за счет увеличения числа лучей, их слойности, величины клеток.

Глава 4. Сравнительный анализ структурно-функциональной организации листьев гомоксилярных древесных видов растений умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили

4.1. Строение листа

Листья гомоксилярных древесных видов чилийского дождевого леса простые, цельные, без прилистников (рис. 5). Все растения вечнозеленые.

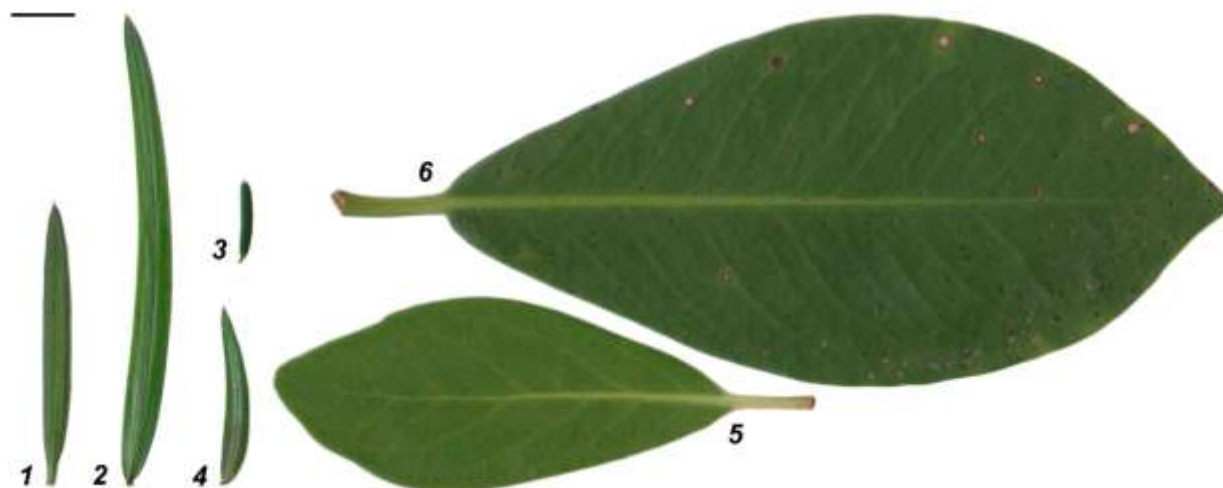


Рис. 5. Листья изученных видов гомоксилярных древесных видов растений умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили. 1 – *Podocarpus nubigenus*, 2 – *P. salignus*, 3 – *Prumnopitys andina*, 4 – *Saxegothaea conspicua*, 5 – *Drimys andina*, 6 – *D. winteri*. Масштабная линейка: 1 см.

***Podocarpus nubigenus*.** Лист очень мелкий (нанофилл, площадь пластинки $\sim 100 \text{ мм}^2$), простой, цельный (рис. 5, 1). Лист живет в среднем 6,5-7,3 года (Lusk, 2001; Lusk et al., 2003). Пластинка листа очень толстая, ее толщина более 380 мкм (рис. 6, 5). Мезофилл многослойный (около 8 слоев), дорзовентральный. Коэффициент палисадности низкий ($\sim 35\%$). Мезофилл очень рыхлый (степень рыхлости $\sim 41\%$). Значительную часть от объема мезофилла составляет водозапасающая ткань (рис. 6, 5). Ее клетки сходны по форме с клетками губчатого мезофилла и имеют с ними многочисленные плазмодесменные контакты (рис. 6, 9), но отличаются слабой степенью развития тилакоидной системы и меньшим объемом крахмальных зерен (рис. 6, 6-8). Проводящая система листа представлена центральной жилкой, по краям от которой располагается скудная трансфузионная ткань (рис. 6, 1, 2). Замыкающие пленки пор трансфузионных трахеид неоднородные, имеются участки плотной и рыхлой структуры (рис. 6, 3, 4).

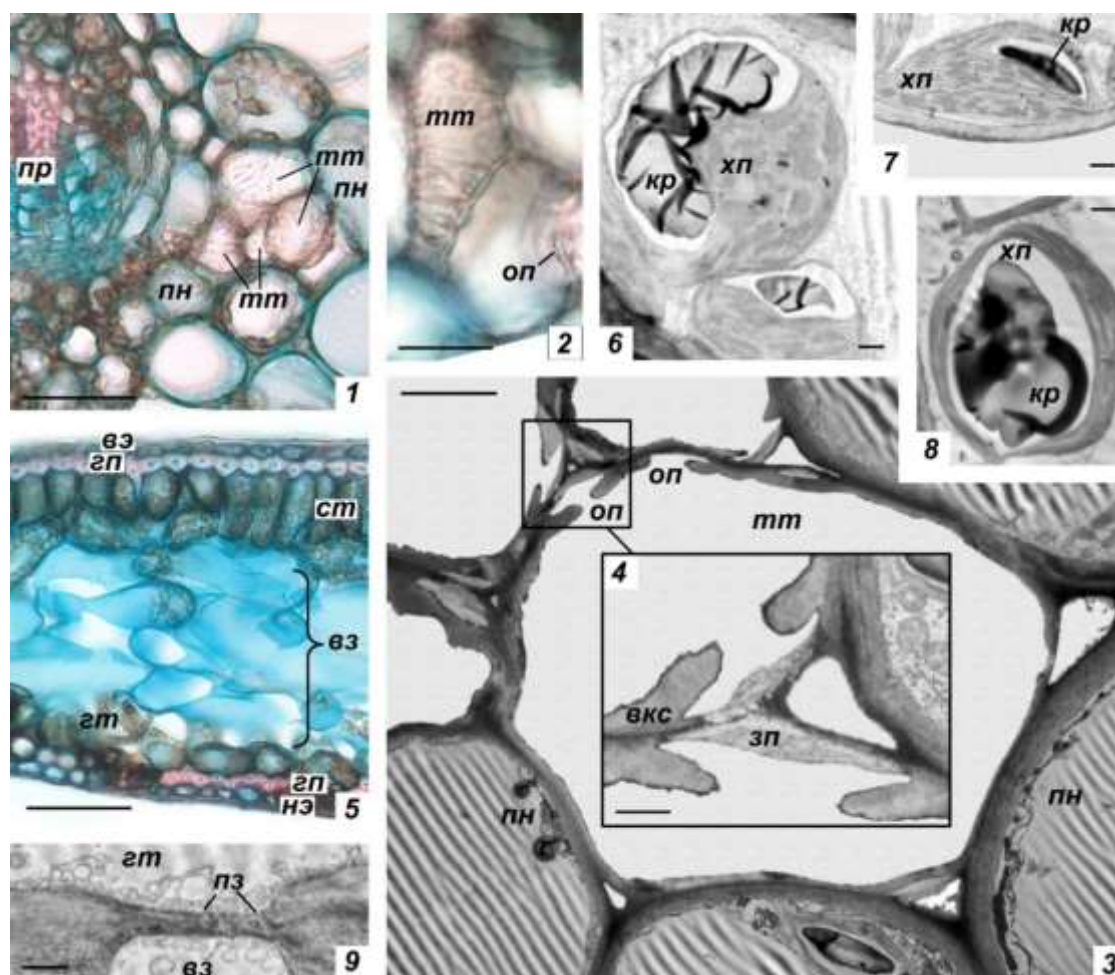


Рис. 6. Строение пластинки листа *Podocarpus nubigenus*. 1, 2, 3 – трансфузионная ткань, 4 – окаймленная пора, 5 – поперечный срез пластинки, хлоропласты губчатой (6), палисадной (7) и водозапасающей (8) тканей, 9 – плазмодесмы между клетками губчатой и водозапасающей тканей. *оп* – окаймленная пора, *тт* – трансфузионная трахеида, *зп* – замыкающая пленка поры, *вкс* – вторичная клеточная стенка, *пн* – клетка паренхимы, верхняя (*вэ*) и нижняя (*нэ*) эпидерма, столбчатая (*ст*) и губчатая (*гт*) ткани мезофилла, *пр* – проводящий пучок, *вз* – водозапасающая ткань, *гп* – гиподерма, *кр* – крахмал, *хп* – хлоропласт, *пз* – плазмодесмы. Масштабная линейка: 1 – 50 мкм, 2 – 20 мкм, 3 – 5 мкм, 4, 6-9 – 1 мкм, 5 – 100 мкм.

***Podocarpus salignus*.** Лист мелкий (микрофилл, площадь пластинки более 300 мм²), простой, цельный (рис. 5, 2). Лист живет в среднем 2-3,2 года (Lusk, 2001; Lusk et al., 2003). Пластинка листа очень толстая, ее толщина более 480 мкм (рис. 7, 1). Мезофилл многослойный (более 7 слоев), дорзовентральный. Коэффициент палисадности высокий (более 58%). Мезофилл рыхлый (степень рыхлости ~28%). Проводящая система листа представлена центральной жилкой, выраженными трансфузионной и добавочной трансфузионной тканями (рис. 7, 1). Ввиду наличия лестничных утолщений или округлых окаймленных пор трахеиды трансфузионной ткани *P. salignus* можно охарактеризовать, как специализированные (рис. 7, 2, 3). Замыкающие пленки их пор рыхлые (рис. 7, 4). Добавочная трансфузионная ткань сложена трахеидами, вытянутыми перпендикулярно жилке листа и доходящими почти до края пластинки. Они обладают выраженными полостями и щелевидными

окаймленными порами (рис. 7, 5-7). На поверхности клеток и в первичных клеточных стенках располагаются многочисленные кристаллы (рис. 7, 8, 9).

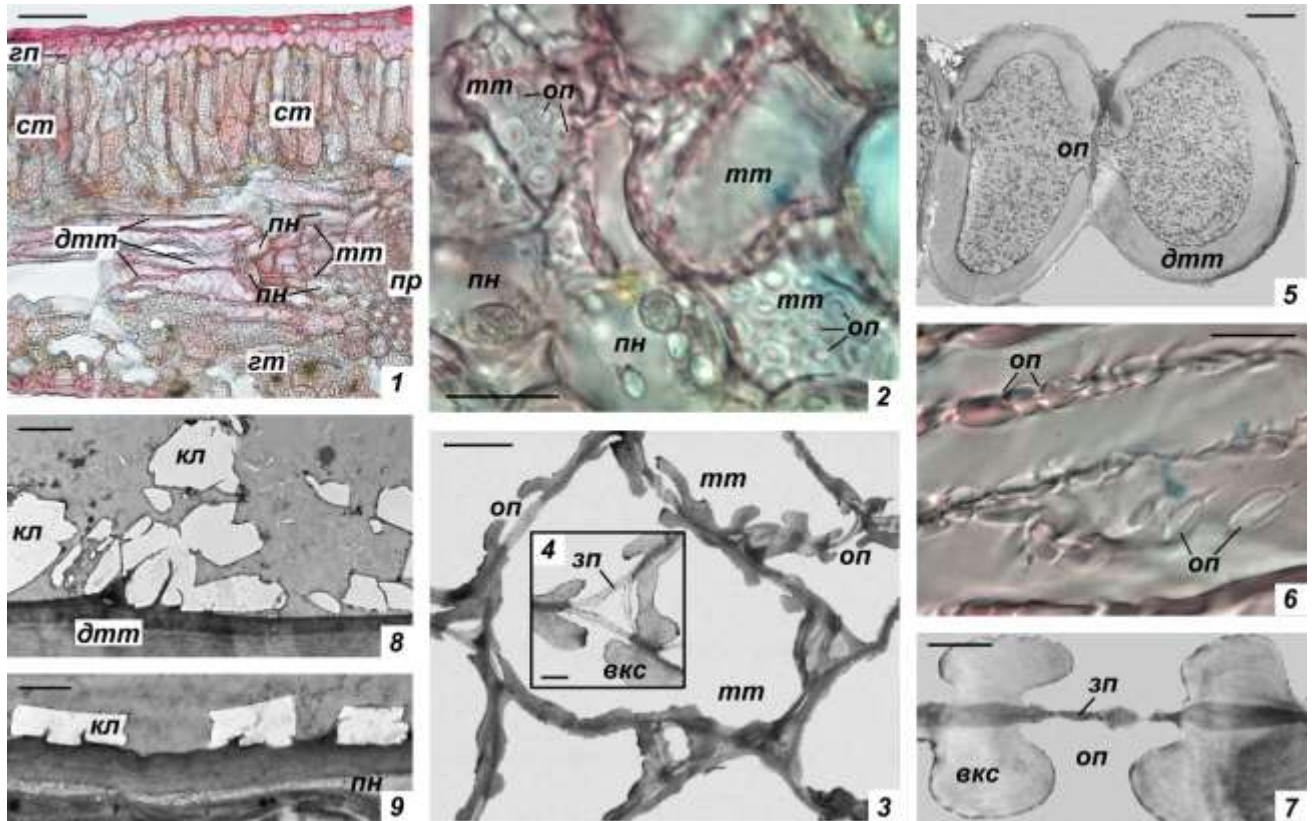


Рис. 7. Строение пластинки листа *Podocarpus salignus*. 1 – поперечный срез пластинки, 2, 3 – трансфузионная ткань, 4 – окаймленная пора, поперечный (5) и продольный (6, 7) срезы трахеид добавочной трансфузионной ткани, 8 – кристаллы на клеточной стенке трахеиды добавочной трансфузионной ткани со стороны межклетника, 9 – кристаллы на стенке клетки обкладки добавочной трансфузионной ткани. *оп* – окаймленная пора, *тт* – трансфузионная трахеида, *зп* – замыкающая пленка поры, *вкс* – вторичная клеточная стенка, *дтт* – трахеида добавочной трансфузионной ткани, *кл* – кристалл, *пн* – клетка паренхимы, *гп* – гиподерма, столбчатая (*ст*) и губчатая (*гт*) ткани мезофилла, *пр* – проводящий пучок. Масштабная линейка: 1 – 100 мкм, 2, 6 – 20 мкм, 3, 5 – 5 мкм, 4, 9 – 1 мкм, 7, 8 – 2 мкм.

Prumnopitys andina. Лист очень мелкий (нанофилл, площадь пластинки ~45 мм²), простой, цельный (рис. 5, 3). Лист живет в среднем 2,8 года (Lusk et al., 2003). Пластинка листа очень толстая, ее толщина более 450 мкм. Мезофилл многослойный (более 9 слоев), дифференцированный, изолатеральный (рис. 8, б). Коэффициент палисадности высокий (57%). Мезофилл рыхлый (степень рыхлости ~30%). Проводящая система листа представлена центральной жилкой, по краям от которой располагается развитая трансфузионная ткань (рис. 8, 1-3). Замыкающие пленки пор трансфузионных трахеид рыхлые (рис. 8, 4). В клетках обкладки трансфузионной ткани в области срединной пластинки нередко находятся крупные призматические кристаллы (рис. 8, 5). Иногда они отмечаются на стенках, обращенных к межклетникам.

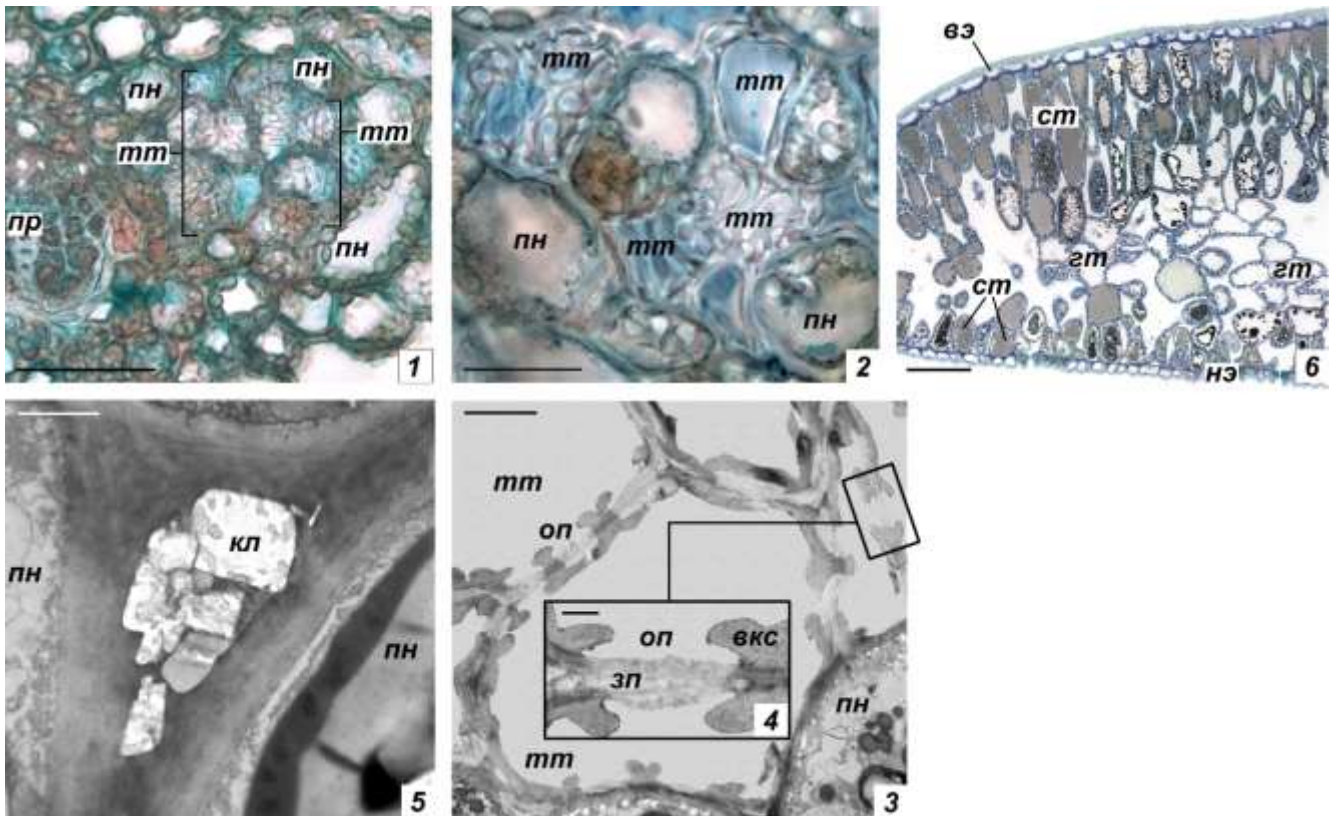


Рис. 8. Строение пластинки листа *Prumnopitys andina*. 1, 2, 3 – трансфузионная ткань, 4 – окаймленная пора, 5 – кристаллы в области срединной пластинки между клетками обкладки трансфузионной ткани, 6 – поперечный срез пластинки. *оп* – окаймленная пора, *тт* – трансфузионная трахеида, *зп* – замыкающая пленка поры, *вкс* – вторичная клеточная стенка, *кл* – кристалл, *пн* – клетка паренхимы, столбчатая (*ст*) и губчатая (*гт*) ткани мезофилла, *пр* – проводящий пучок. Масштабная линейка: 1 – 50 мкм, 2 – 20 мкм, 3 – 5 мкм, 4, 5 – 1 мкм, 6 – 100 мкм.

Saxegothaea conspicua. Лист очень мелкий (нанофилл, площадь пластинки около 80 мм²), простой, цельный (рис. 5, 4). Лист живет в среднем 3-4,2 года (Lusk, 2001; Lusk et al., 2003). Пластинка листа чрезвычайно толстая, ее толщина более 600 мкм. Мезофилл очень многослойный (более 10 слоев), дорзовентральный (рис. 9, 3). Коэффициент палисадности очень низкий (22%). Мезофилл очень плотный (степень рыхлости ~9%). Значительную часть от объема мезофилла составляет водозапасающая ткань. Ее клетки крупные. Пластиды в них немногочисленные, мелкие, слабо развитые, содержат крайне малое количество крахмала. Их тилакоидная система редуцирована (рис. 9, 4). Проводящая система листа представлена центральной жилкой, по краям от которой располагается очень скудная трансфузионная ткань (рис. 9, 1). Окаймление пор трансфузионных трахеид выражено слабо (рис. 9, 2). Замыкающие пленки пор неоднородные по плотности.

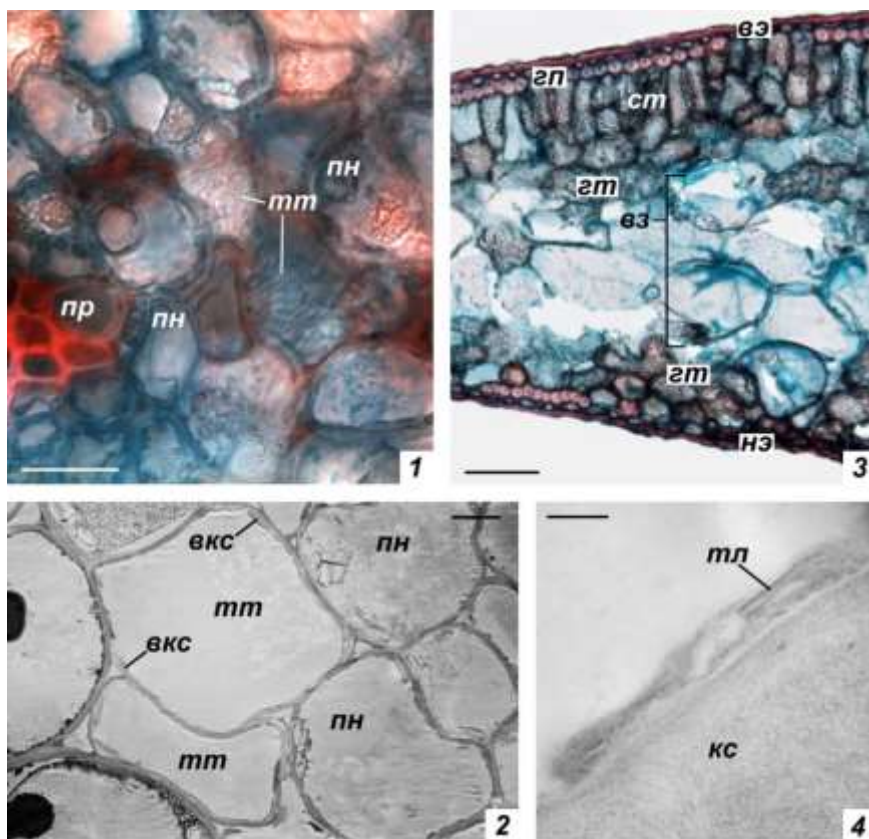


Рис. 9. Строение пластинки листа *Saxegothea conspicua*. 1, 2 – трансфузионная ткань, 3 – поперечный срез пластинки, 4 – пластида в клетке водозапасающей ткани. Верхняя (вэ) и нижняя (нэ) эпидерма, гп – гиподерма, столбчатая (ст) и губчатая (вт) ткани мезофилла, вт – водозапасающая ткань, тт – трансфузионная трахеида, вкс – вторичная клеточная стенка, пн – клетка паренхимы, пр – проводящий пучок, тл – тилакоид, кс – клеточная стенка. Масштабная линейка: 1 – 20 мкм, 2 – 5 мкм, 3 – 100 мкм, 4 – 100 нм.

Drimys andina. Лист мелкий (микрофилл, площадь пластинки более 1800 мм²), простой, цельный (рис. 5, 5). Пластинка листа очень толстая, ее толщина около 380 мкм. Мезофилл многослойный (более 10 слоев), дорзовентральный. Коэффициент палисадности высокий (более 53%). Мезофилл рыхлый (степень рыхлости более 25%). Жилкование листа сетчатого типа, перистопетлевидное (брохидодромное).

Drimys winteri. Лист средних размеров (мезофилл, площадь пластинки ~7300 мм²), простой, цельный (рис. 5, 6). Пластинка листа очень толстая, ее толщина около 500 мкм. Мезофилл очень многослойный (более 11 слоев), дорзовентральный. Коэффициент палисадности высокий (~60%). Мезофилл очень рыхлый (степень рыхлости более 33%). Жилкование листа сетчатого типа, перистопетлевидное (брохидодромное).

4.2. Физиологические характеристики

Значения функциональных параметров листьев гомоксилярных древесных видов растений умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили представлены в таблице 1.

Таблица 1. Физиологические характеристики листьев изученных гомоксилярных древесных видов южной части Центрального Чили.

	Интенсивность фотосинтеза ¹ , мкмоль CO ² /(м ² с)	Устьичная проводимость для водяного пара ¹ , ммоль H ₂ O/(м ² с)	Интенсивность транспирации ¹ , ммоль H ₂ O/(м ² с)
<i>Drimys winteri</i>	12,25±1,25	198,00±19,00	1,15±0,05
<i>D. andina</i>	9,95±0,25	151,00±1,00	1,00±0,10
<i>Prumnopitys andina</i>	9,85±1,13	86,50±17,29	0,72±0,101
<i>Podocarpus salignus</i>	7,07±1,01	86,86±9,09	0,72±0,03
<i>P. nubigenus</i>	3,01±1,21	62,74±28,19	0,48±0,18
<i>Saxegothaea conspicua</i>	3,24±1,43	45,63±29,06	0,30±0,15

¹ – указаны при плотности потока фотонов ФАР 800 мкмоль фотонов/(м²с).
Виды расположены в порядке убывания значений показателей.

4.3. Сопоставление строения листа изученных видов

Листья гомоксилярных древесных видов умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили отличаются по комплексу признаков, характеризующему размер листа, степень развития водопроводящей ткани и соотношение структурных элементов, обеспечивающих газообмен листа.

Для крупных листьев характерны большой объем проводящих тканей в черешке, более широкопросветные трахеиды в его ксилеме. Мезофилл в таких листьях многослойный с выраженной палисадной тканью. Устьица в нижней эпидерме расположены относительно часто. Отмеченное сочетание признаков в наибольшей степени выражено у *D. winteri*. В свою очередь, у листьев с небольшой пластинкой снижен объем ксилемы и флоэмы в черешке, а трахеиды имеют узкие просветы. Число слоев мезофилла небольшое, палисадная ткань развита слабо. Плотность устьиц также невелика. Перечисленные черты строения свойственны, прежде всего, для *P. nubigenus* и *S. conspicua*, видов, часть мезофилла которых преобразована в водозапасающую ткань. *D. andina*, *P. andina* и *P. salignus* занимают по обсуждаемым признакам промежуточное положение.

В число признаков, характеризующих структурные элементы, обеспечивающие газообмен листа, входят количество устьиц, удельный вес палисадной ткани в мезофилле и биомасса фотосинтетических органов. По рассматриваемому комплексу выделяется *S. conspicua*, в пластинке листа которой крайне слабо выражена палисадная ткань, мезофилл очень плотный, а количество устьиц на единицу сухого веса максимально среди исследованных видов. Для *P.*

andina и *P. salignus*, напротив, характерны малое число устьиц на единицу сухого веса пластинки, малый устьичный индекс, редко расположенные устьица и хорошо развитая палисадная ткань.

Глава 5. Обсуждение полученных результатов

5.1. Морфолого-функциональная характеристика разновозрастных листьев видов рода *Agathis*

Листьям *Agathis brownii* свойствен продолжительный медленный рост. Переход в фазу его максимальной скорости происходит по достижении всего 7% от окончательного размера, что характерно для растений тропического биома. Сформированные листья *A. brownii* совмещают в себе мезо- и ксероморфные черты строения.

С увеличением возраста древесины *A. brownii* в ней возрастает объем полостей трахеальных элементов, по которым транспортируется водный раствор, а также растет число паренхимных клеток, которые участвуют, потребляя воду, в работе верхнего концевого двигателя (Паутов, Арбичева, 2010). При этом листья, закладывающиеся позднее в онтогенезе растения, структурно не отличаются от закладывающихся ранее. Это компенсируется возрастными изменениями древесины, которая становится все более специализированной на выполнении водопроводящей функции.

По мере старения листья агатисов подвергаются ряду структурных и функциональных изменений. С возрастом в черешке листа часть клеток флоэмы переходят в деформированное состояние. Интенсивность процессов загрузки сахарозы в жилки у старых листьев крайне низка. Отчасти это может быть связано с нарушениями в работе сахарозного переносчика в мелких жилках. Эти факторы, взаимно влияющие друг на друга, опосредуют ослабление с возрастом роли листьев *A. brownii* в транспорте продуктов ассимиляции (Арбичева и др., 2012). Одновременно в таких листьях увеличивается содержание танинов в вакуолях клеток мезофилла. В клетках черешка и пластинки листа накапливаются кристаллы. Заложение перидермы в глубоких слоях мезофилла приводит к изоляции групп клеток или отсечению от листа его фрагментов. Клетки таких фрагментов также содержат танины. Мы полагаем, что в отсекаемых перидермой фрагментах аккумулируются рекреты и экскреты, которые изолируются от функционирующих тканей листьев. Количество отмерших тканей растет с возрастом, что, в конечном итоге, ведет к сокращению жизненных функций листа и его опадению. Этот процесс в листьях агатиса занимает более продолжительное время по сравнению с листопадными видами. Сохранение старых листьев имеет важное значение для растения из-за их способности накапливать вещества, не включенные в метаболизм или исключенные из него. Перидерма дает возможность не допустить контакта этих веществ с функционирующими тканями, что важно для вечнозеленых растений с долгоживущими листьями.

5.2. Основные направления структурной адаптации листьев гомоксиларных древесных растений к условиям умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили

Сопоставление изученных видов семейств Podocarpaceae и Winteraceae позволяет выделить две стратегии водного режима листа (рис. 10). Первая из них направлена на использование воды, поступающей с транспирационным током. Она характерна для видов рода *Drimys* J. R. Forst. & G. Forst. и реализуется благодаря сетчатому жилкованию, большой площади поперечного сечения ксилемы в черешке и широкопросветным трахеидам. В рамках этой же стратегии функционируют листья *Podocarpus salignus*, развивающие специализированную трансфузионную ткань и систему добавочных трансфузионных трахеид, а также листья *Prumnopitys andina*, развитая палисадная ткань мезофилла которых обеспечивает возможность для транспорта воды по апопласту. Замыкающие пленки пор трансфузионных трахеид этих видов рыхлые, что способствует водопроведению. Кристаллы в листьях *P. andina* и *P. salignus*, по-видимому, представляют собой оксалат кальция, и являются следствием повышенной интенсивности транспорта воды через пластинку. Виды, листья которых специализированы на водопроведении, характеризуются максимальными значениями интенсивности ассимиляции, транспирации и устьичной проводимости (табл. 1).

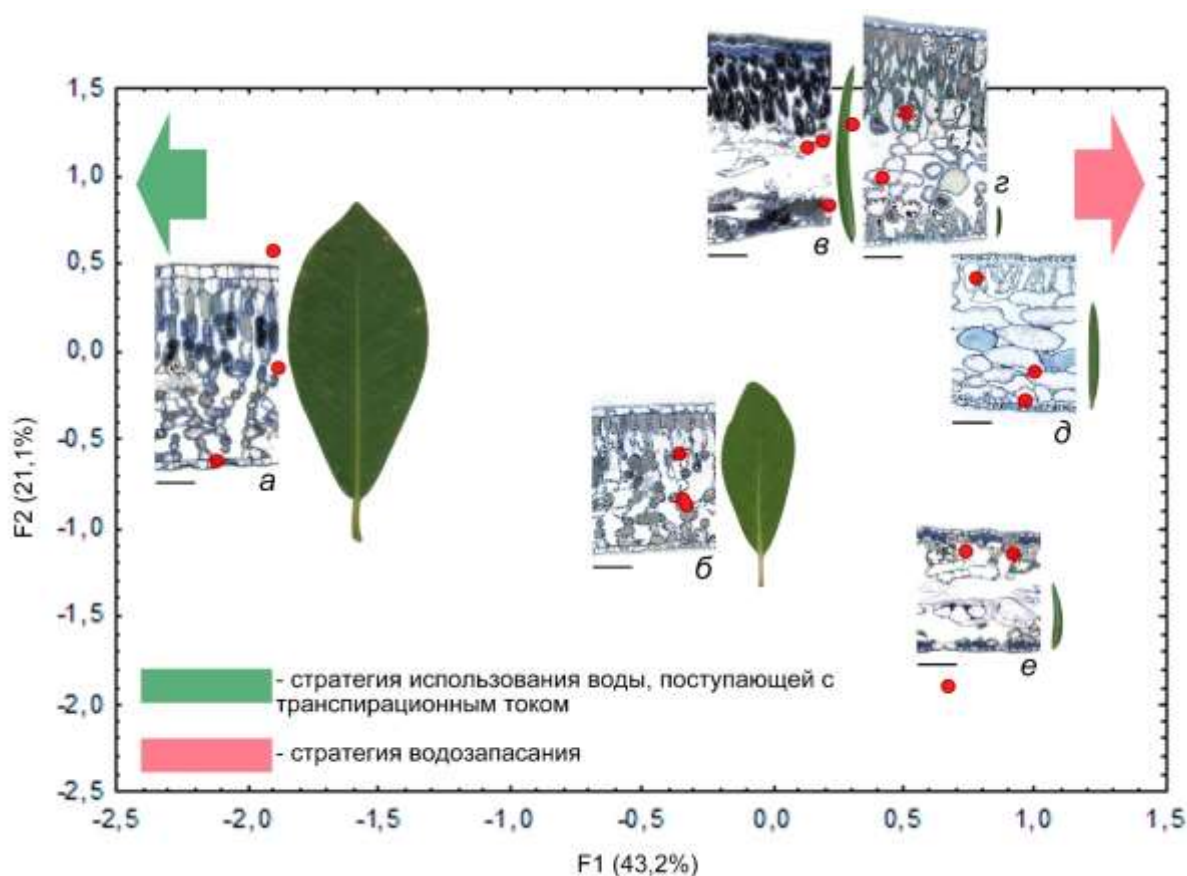


Рис. 10. Распределение индивидов в пространстве факторов F1 и F2. а – *Drimys winteri*, б – *D. andina*, в – *Podocarpus salignus*, г – *Prumnopitys andina*, д – *Podocarpus nubigenus*, е – *Saxegothaea conspicua*. Красными точками отмечены индивиды.

Другая стратегия, присущая *Saxegothaea conspicua* и *Podocarpus nubigenus*, – накопление, сохранение и экономное расходование воды. Она реализуется благодаря водозапасающей ткани (гидренхиме), развитой у обоих видов. При этом они демонстрируют наиболее низкую из всей выборки интенсивность транспирации и фотосинтеза (табл. 1).

Заключение

Широкие листья подокарпов рассматриваются как основное приспособление, позволившее данной группе успешно конкурировать в умеренных и тропических областях с покрытосеменными растениями. Возникновение развитой пластинки должно сопровождаться развитием водно-транспортной системы листа. У цветковых растений она состоит из развитой системы связанных между собой жилок. Однако, среди хвойных нет представителей с листьями, имеющими сетчатое жилкование. У подокарпов умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили реализуются иные пути структурной организации этой системы. Один из них – наличие дополнительной трансфузионной ткани в листе. Он может рассматриваться как наиболее специализированный вариант, позволяющий пластинке достигать максимального из всех изученных видов размера. Часть видов имеет водозапасающую ткань. Ее присутствие в листьях можно характеризовать как пример конвергенции с цветковыми в рамках стратегии сохранения и рационального использования воды. Таким образом, адаптация изученных голосеменных видов к условиям среды осуществляется сходным с цветковыми образом, но реализуется на базе других структурных составляющих. Морфофункциональная организация листа агатиса демонстрирует связи, показанные для листьев цветковых (Васильев, 1988; Паутов, 2002). Однако, их продолжительность жизни значительно больше, что ставит вопрос о функциональной роли долгоживущих листьев. С возрастом в таких листьях снижается объем функционирующей флоэмы, падает интенсивность загрузки жилок продуктами фотосинтеза, уменьшается интенсивность ассимиляции. С другой стороны, в старых листьях агатиса увеличивается содержание танинов и кристаллов, а перидерма закладывается таким образом, чтобы изолировать продукты конечного обмена в отмирающих тканях. Это говорит о том, что в долгоживущих листьях происходит постепенная смена функции – переход от ассимиляции и транспорта продуктов фотосинтеза к накоплению и изоляции соединений, не включенных в метаболизм растения или исключенных из него.

Выводы

1. Листьям *Agathis brownii* свойствен продолжительный (более 4 месяцев) медленный (максимальная скорость 2,6 мм/сут) рост, описываемый функцией Гомпертца. С возрастом в листьях агатисов увеличивается число клеток, в которых накапливаются танины; интенсифицируется отложение кристаллов в клеточных оболочках. По мере старения листьев их вклад в обеспечение растения ассимилятами ослабевает. При этом снижается уровень фотосинтеза, падает

интенсивность загрузки жилок его продуктами, сокращается число активно функционирующих ситовидных клеток во флоэме черешка.

2. Для листьев агатисов характерно образование перидермы. Группы клеток, отсекаемые в ходе заложения данной ткани, могут служить местом хранения для соединений, не включенных в метаболизм растения или исключенных из него. Перидерма изолирует в долгоживущих листьях вечнозеленых растений клетки, аккумулирующие такие соединения, от ассимиляционной и проводящей тканей пластинки.

3. Листья подокарповых умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили мелкие (микрофиллы и нанофиллы), толстые, с многослойным мезофиллом дифференцированного типа, преимущественно гипостоматные, с устьицами, как правило, тетрацитного типа. Различия листьев разных видов основываются на тканевом составе мезофилла, соотносительном развитии его структурных элементов, строении проводящей системы.

4. Выделено два типа структурной организации листьев подокарповых умеренного дождевого леса южной части Центрального Чили. Первый из них специализирован на интенсификации проведения воды через лист, что достигается с помощью специализированных трахеид трансфузионной ткани и добавочной трансфузионной ткани (*Podocarpus salignus*) или значительного развития палисадной ткани, способствующего транспорту воды по апопласту (*Prumnopitys andina*). Данный тип структурной специализации сочетается с интенсивной транспирацией, высокой устьичной проводимостью, интенсивным фотосинтезом. Второй тип структурной организации листьев подокарповых характеризуется наличием в них гидренхимы, обеспечивающей водозапасаение. Обладающим этой тканью видам (*Podocarpus nubigenus*, *Saxegothaea conspicua*) свойственны пониженные интенсивность транспирации, устьичная проводимость и интенсивность ассимиляции.

5. В строении листьев подокарповых умеренного дождевого леса южной части центрального Чили выражены черты конвергентного сходства с листьями покрытосеменных растений. Они проявляются не только в общем плане их строения, но и в наличии у части подокарповых гидренхимы, а также аналогичной латеральным жилкам листьев цветковых растений добавочной трансфузионной ткани.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Паутов, А. А., Арбичева, А. И., Яковлева, О. В. Корреляции признаков строения листа *Agathis brownii* Lem. // Вестн. С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. – 2010. № 3. – С. 21-28.
2. Паутов, А. А., Арбичева, А. И. Возрастные изменения древесины *Agathis brownii* Lem. (Araucariaceae) // Вестн. С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. – 2010. № 4. – С. 71-77.

3. **Арбичева, А. И.**, Паутов, А. А., Войцеховская, О. В. Возрастные изменения интенсивности фотосинтеза и экспорта ассимилятов у многолетних листьев *Agathis brownii* Lem. (Araucariaceae) // Вестн. С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. – **2012**. № 4. – С. 20-26.

Публикации в изданиях, индексируемых Web of Science

4. **Arbicheva, A. I.**, Pautov, A. A. Leaf periderm supports longevity and functionality of crown leaves in *Agathis* species (Araucariaceae) // Brazilian Journal of Botany. – **2018**. – V. 41, N 1. – P. 155-165.

Прочие публикации

5. **Арбичева, А. И.** Структурные особенности вегетативных органов голосеменных растений – эмергентов тропического дождевого леса (на примере *Agathis brownii* Lem. (Araucariaceae)) // Экология - 2011: Материалы докл. IV молодежной научной конф. (06 – 11 июня 2011 года). – Архангельск, **2011**. – С. 135-136.
6. **Арбичева, А. И.** Корреляции признаков строения листа *Agathis brownii* Lem. // Ломоносов-2012: XIX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология»; 9-13 апреля **2012** г., Москва, МГУ имени М. В. Ломоносова, биологический факультет: Тезисы докладов / под ред. Е. Н. Темеровой – Москва: МАКС Пресс, 2012. – С. 59.
7. **Арбичева, А. И.**, Войцеховская, О. В. Возрастные изменения флоэмы многолетних листьев *Agathis brownii* (Araucariaceae) // Тезисы докладов II (X) Международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 11-16 ноября **2012** года. – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. – С. 45.
8. **Arbicheva, A. I.**, Pautov, A. A. The periderm structure in the leaves of *Agathis* species (Araucariaceae) // IBC2017 Abstract Book II. – Shenzhen, China, **2017**. – P. 341-342.
9. **Arbicheva, A.**, Pautov, A., Saldaña, A. Leaf Structural-Functional Organization Of Vesselless Plants In The Temperate Rainforest Of South-Central Chile // 3rd International Conference „Smart Bio“. – Kaunas, Lithuania: UAB "Reklamos forma", **2019**. – P. 157.
10. **Arbicheva, A. I.**, Pautov, A. A., Saldaña, A. Transfusion tissue and water relations in the leaves of Podocarpaceae species of the temperate rainforest of south-central Chile // Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the international symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova / eds. A. C. Timonin, D. D. Sokoloff – September 16–22, Moscow: MAKS Press, **2019**. – P. 17-20.