

УДК 582.4/9-18

Г.К. Зверева

G.K. Zvereva

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ ХВОИ У ВИДОВ
РОДОВ *PICEA* A. DIETR. И *PINUS* L. (PINACEAE)STRUCTURAL ORGANIZATION OF CHLORENCHYMA IN THE NEEDLES OF
GENERA *PICEA* A. DIETR. AND *PINUS* L. (PINACEAE) SPECIES

Изучена клеточная организация мезофилла у 5 видов рода *Picea* и 9 видов рода *Pinus*. Выделены основные пространственные формы ассимиляционных клеток. Предложена система расположения клеток хлоренхимы в пространстве листа. Выявлены отличительные черты в строении клеточных форм и мезофилла хвои в родах *Picea* и *Pinus*, а также в подродах *Pinus* и *Strobis*.

Роды *Picea* A. Dietr. и *Pinus* L. в семействе *Pinaceae* достаточно обособлены, по разным классификациям они относятся к разным трибам или подсемействам (Козубов, Муратова, 1986; Farjon, 1990). Вместе с тем, они отличаются игловидными и одножилковыми листьями. Считается, что у хвои сосен и большинства видов елей в паренхиме не выделяется палисадная и губчатая ткани (Sutherland, 1934; Крашенинников, 1937; Marco, 1939; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; Зеркаль, 2000 и др.). Характерной особенностью хвои сосен является наличие складчатого мезофилла, состоящего из клеток, оболочки которых образуют складки и выступы. Клетки хлоренхимы на поперечных срезах хвои елей однородные, иногда с волнистыми стенками. Нами показано наличие клеток сложных объёмных форм и их расположение в листовом пространстве у некоторых видов хвойных (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2014).

Задачей данного исследования было сравнительно-анатомическое описание клеточных форм и пространственной организации мезофилла хвои у видов родов *Picea* и *Pinus*.

Строение хлоренхимы листьев изучалось на примере двухлетней хвои у 5 видов рода *Picea* и 9 видов рода *Pinus* (табл. 1). Исследования мезофилла проводилось в средней части хвои с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных, тангентальных и радиальных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев (Гродзинский, Гродзинский, 1973). При описании клеточных проекций опирались на предложенную нами ранее для листьев злаков классификацию формы клеток мезофилла (Зверева, 2009, 2011), в которой выделялись простые (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные конфигурации (отличающиеся разветвленностью оболочек). Клетки простой формы имеют прямые или слегка волнистые стенки, для них характерны изодиаметрические, округлые или овальные проекции. Клетки сложной формы в свою очередь, подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (имеющие многочисленные выросты округлых или овальных очертаний).

У рассматриваемых видов *Picea* из секции *Eupicea* хвоя имеет четырехгранную форму, в поперечном разрезе она образует неправильный ромб с закруглёнными углами, устьица расположены на всех четырёх

Таблица 1

Изученные виды родов *Picea* и *Pinus*

Род	Вид
<i>Picea</i>	Секция <i>Eupicea</i> : <i>P. asperata</i> Mast. (I)*, <i>P. glauca</i> (Moench) Voss (II), <i>P. obovata</i> Ledeb. (III), <i>P. schrenkiana</i> Fisch. et Mey. (IV) Секция <i>Omorica</i> : <i>P. omorica</i> (Pancic) Purkyne (II)
<i>Pinus</i>	Подрод <i>Pinus</i> : <i>P. sylvestris</i> L. (V), <i>P. banksiana</i> Lamb. (II), <i>P. mugo</i> Turra (II), <i>P. nigra</i> Arnold. (I) Подрод <i>Strobis</i> , подсекция <i>Cembrae</i> : <i>P. sibirica</i> Du Tour (III), <i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc. (II) Подрод <i>Strobis</i> , подсекция <i>Strobi</i> : <i>P. flexilis</i> James (I), <i>P. strobus</i> L. (I), <i>P. peuce</i> Griseb. (I)

*Место сбора: I – Ботанический сад Самарского государственного университета, г. Самара; II – Ботанический сад Поволжского государственного технологического университета, г. Йошкар-Ола; III – Семинский перевал, Центральный Алтай; IV – Алма-Атинский заповедник, Казахстан; V – дендропарк, пос. Краснообск Новосибирской обл.

Таблица 2

Размеры клеток хлоренхимы хвои у видов родов *Picea* и *Pinus*

Вид	Размеры клеток хлоренхимы первого ряда у эпидермы, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
Род <i>Picea</i> Секция <i>Eurpicea</i>			
<i>Picea asperata</i>	64,4±2,19	32,6±1,87	29,0±0,65
<i>P. glauca</i>	48,2±1,47	31,2±0,90	28,8±0,69
<i>P. obovata</i>	49,9±1,92	29,4±1,15	24,0±1,00
<i>P. schrenkiana</i>	48,8±1,39	31,4±1,49	27,9±0,82
Секция <i>Omorica</i>			
<i>P. omorica</i> , адакс. эпидерма	63,0±1,77	39,2±1,60	33,0±1,04
Род <i>Pinus</i> Подрод <i>Pinus</i>			
<i>Pinus banksiana</i>	60,6±2,52	40,7±3,09	20,3±1,10
<i>P. mugo</i>	73,1±2,32	41,9±2,76	30,4±1,05
<i>P. nigra</i>	66,3±3,22	42,0±1,55	21,8±0,57
<i>P. silvestris</i>	61,0±2,84	33,1±1,80	17,9±0,68
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Cembrae</i>			
<i>P. koraensis</i>	53,9±4,31	43,2±2,86	33,4±1,70
<i>P. sibirica</i>	53,1±1,04	33,9±3,61	35,6±4,69
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Strobi</i>			
<i>P. flexilis</i>	54,4±2,65	39,9±2,25	27,7±1,05
<i>P. peuce</i>	49,8±2,25	36,4±1,72	26,0±0,93
<i>P. strobus</i>	54,9±1,44	49,1±2,20	31,2±1,69

Примечание: Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

Таблица 3

Размеры складок в клетках мезофилла первого ряда у эпидермы в хвое у видов рода *Pinus*, мкм

Вид	Поперечный срез		Радиальный срез	
	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы
Подрод <i>Pinus</i>				
<i>Pinus banksiana</i>	18,9±1,10	15,9±0,50	Нет	Нет
<i>P. mugo</i>	26,4±1,03	19,2±0,60	Нет	Нет
<i>P. nigra</i>	22,7±1,12	17,4±0,73	Нет	Нет
<i>P. silvestris</i>	22,5±1,08	15,3±0,57	Нет	Нет
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Cembrae</i>				
<i>P. koraensis</i>	15,4±0,47	13,5±0,70	13,2±0,97	15,4±0,43
<i>P. sibirica</i>	13,2±0,60	13,9±0,70	14,7±1,12	15,9±0,53
Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Strobi</i>				
<i>P. flexilis</i>	18,9±0,85	13,6±0,72	12,9±0,63	12,5±0,40
<i>P. peuce</i>	16,2±0,52	13,9±0,50	16,7±1,18	13,5±0,43
<i>P. strobus</i>	19,2±0,58	14,5±0,37	17,7±0,65	13,0±0,40

Примечание: Нет – отсутствие рассечения в этой части клеток.

рех гранях. У *P. omorica* из секции *Omorica* уплощенная хвоя, в которой различают адаксиальную эпидерму на морфологически нижней стороне и абаксиальную эпидерму на морфологически верхней листовой поверхности из-за поворота черешка. Устьица сильно погруженные и расположены только на верхней стороне хвои. Под эпидермой расположен один слой сплошной гиподермы, лишь изредка встречаются отдельные группы из нескольких клеток во втором ряду. Эндодерма отчетливо выражена и состоит из вытянутых вдоль хвои почти прямоугольных клеток, имеющих овальную форму в поперечном сечении. Между гиподермой и эндодермой расположена хлорофиллоносная паренхима, состоящая из 4–6 рядов в области граней и из 7–9

слоев – в области углов хвои. У *P. omorica* мезофилл располагается в 2–3 ряда от эндодермы до верхней поверхности листа и в 3–4 ряда до нижней стороны, а до угла хвоинки число слоёв достигает 11–14.

У изученных видов сосен из подрода *Pinus* в пучке размещается по две хвоинки. Хвоя плосковыпуклая, с двумя проводящими пучками, с утолщенной эпидермой и сильно погруженными устьицами. Под эпидермой располагается один слой сплошной гиподермы, у *P. banksiana* и *P. nigra* к гиподерме примыкают соответственно по 1–2 и 1–3 слоя прерывистой инфрадермальной склеренхимы. Число слоев мезофилла от гиподермы до эндодермы изменяется от 2–4 до 5–6. В подрode *Strobus* в пучке собрано по 5 хвоинок. Хвоя трехгранная, с одним проводящим пучком. Толщина эпидермальных клеток на поперечном сечении, как правило, меньше, устьица также крупные и погруженные. Гиподерма однорядная, лишь у *P. flexilis* и *P. peuce* отмечается еще один внутренний прерывистый слой. Хлоренхима заключена между гиподермой и эндодермой и состоит из 2–3 рядов клеток в области ребра и из 4–5, реже 6–7 слоев – в области угла хвоинки.

На поперечных срезах хвои елей мезофилл состоит из толстостенных и довольно плотно сомкнутых клеток. Клетки первого ряда под эпидермой в основном напоминают палисадные, по форме они чаще прямоугольные или конусовидные, значительно различаются по размерам, их высота в среднем в 1,5–2,0 раза превышает ширину (табл. 2). Боковые стенки этих клеток преимущественно ровные, у *Picea obovata* и *P. schrenkiana* они чаще чуть волнистые. Вытянутые конфигурации изредка чередуются с изодиаметрическими или широкими и невысокими формами. В последующих рядах хлоренхимы у *P. asperata* преобладают конфигурации, близкие к палисадным, у остальных видов в глубине листа наблюдается сочетание вытяну-

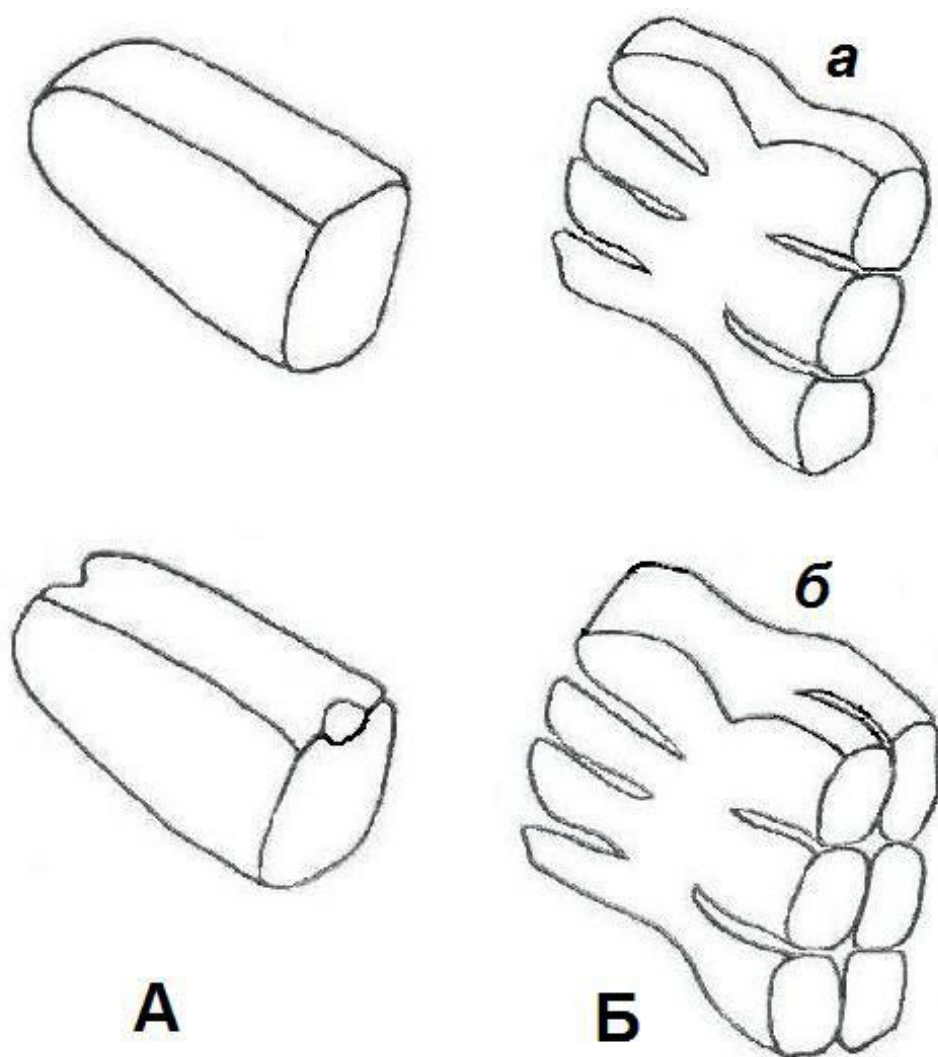


Рис. Схемы строения клеток хлоренхимы хвои у видов родов *Picea* (А) и *Pinus* (Б), расположенных у эпидермы. Складчатые клетки: а – плоские; б – складчато-полудвурядные.

тых и округлых форм. Среди клеток мезофилла достаточно часто встречаются проекции с небольшой извилистостью стенок, при этом мелковолнистые стенки отмечаются у *P. schrenkiana*, у остальных видов извилистость стенок более широкая.

На поперечных сечениях хвои сосен проявляется складчатый мезофилл, при этом клетки, расположенные у эпидермы и в более глубоких слоях, несколько различаются по особенностям и интенсивности рассеченности клеточной оболочки. Так, в периферической части клеток, обращенных к эпидерме, имеются плотно сомкнутые складки, образующие палисадообразные выступы. У представителей подрода *Pinus* в основном 2–3, редко 4 таких выступа, у пятихвойных сосен подсеctions *Strobi* более часты клетки с 4–5 выступами. У *P. nigra* и *P. strobus* нередко наблюдается сочетание глубоких и небольших складок, обращенных к гиподерме. Глубина рассеченности этих клеток составляет 24–37 % по отношению к их высоте (табл. 3). Длина палисадообразных выступов в среднем превышает ширину у представителей подрода *Pinus* и подсеctions *Strobi* в 1,2–1,5 раза. У кедровых сосен это соотношение более низкое – 0,9–1,1. Складчатая структура верхней части этих клеток сильнее выражена у двуххвойных сосен. Клетки фотосинтетической паренхимы последующих слоев преимущественно крупнее и отличаются менее глубокими, но более широкими и равномерными выступами, часто их проекции можно описать как лопастные.

На радиальных сечениях хвои елей клетки хлоренхимы имеют однообразные вытянутые проекции с ровными боковыми стенками, которые, соединяясь друг с другом, протягиваются от эпидермы до эндодермы. На этих срезах выявляется толщина клеток, и она немного меньше их ширины. Более узкие и плотно упакованные проекции у эпидермы, в последующих слоях они утолщаются, и отмечается сильное развитие межклетников. При этом у *Picea asperata* и *P. glauca* нередко в клетках первого ряда наблюдается небольшая волнистость стенок, обращенных к эпидерме, а у *P. schrenkiana* встречаются овально-вытянутые проекции с выемками на одной и реже – на обеих узких сторонах. Так, у *P. schrenkiana* длина выемки в клетках, расположенных под эпидермой, составляет 7–17 % от их высоты, что свидетельствует о чуть более усложненных клеточных объёмных конфигурациях у этого вида (рис.).

На радиальных срезах хвои двуххвойных сосен, как и у елей, наблюдаются преимущественно простые овально-прямоугольными проекции, которые, соприкасаясь друг с другом, протягиваются от эпидермы к эндодерме. Лишь незначительная часть клеток имеет выемки или продольную складку. Для пятихвойных сосен характерны более разнообразные проекции. Так, под гиподермой чаще всего отмечаются ровные ряды полуячеистых клеток с одной узкой складкой, глубина которой составляет 23–36 % от их высоты, при этом у веймутовых сосен нередко среди таких конфигураций встречались формы с тремя выступами, обращенными к эпидерме. Иногда здесь можно выделить ячеистые формы разной степени выраженности, состоящие из двух звеньев. Последующие слои клеток представляют сочетание ячеистых, слабоячеистых, выемчатых и простых форм, которые, соприкасаясь друг с другом, создают своеобразный ажурный рисунок ассимиляционной ткани на радиальном сечении хвои.

В целом, хлоренхима хвои у видов родов *Picea* и *Pinus* состоит из одного типа клеток, которые протягиваются от эпидермы к эндодерме и во многом напоминают срединные клетки, описанные нами ранее для мезофилла листьев злаков (Зверева, 2009, 2011). Они отличаются тем, что своими основными проекциями открываются на поперечных сечениях, а на тангентальных срезах имеют вытянутые прямоугольно-овальные контуры.

Мезофилл хвои елей состоит из однотипных крупных клеток простой формы, у всех изученных видов его можно рассматривать как изолатерально-палисадный. В более плоской хвое *P. omorica* наблюдаются элементы дифференциации мезофилла со стороны адаксиальной и абаксиальной эпидермы.

У видов подрода *Pinus* мезофилл хвои представлен в подавляющем большинстве плоскими складчатыми клетками, поэтому его можно охарактеризовать как складчатый. В подрode *Strobus* клетки хлоренхимы часто отличаются более сложными пространственными формами, в которых сочетается складчатость и разная степень выраженности ячеистости. Складчатые формы проявляются на поперечных срезах, а ячеистые, полуячеистые и выемчатые проекции, состоящие из двух более или менее выраженных секций, наблюдаются на радиальных сечениях хвои. Подобное строение мезофилла можно описать как складчато-двурядное.

Поверхность клеток хлоренхимы елей немного увеличивается за счет волнистости стенок в поперечном направлении и небольшой извилистости или даже наличия выемок на радиальных срезах. Увеличение поверхности ассимиляционных клеток хвои сосен происходит за счет частичного или полного расположения выступов и складок в два ряда.

ЛИТЕРАТУРА

- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 201 с.
- Зверева Г.К.** Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 10. – С. 1101–1109.
- Зверева Г.К., Урман С.А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестник Томского гос. ун-та., 2010. – № 333. – С. 164–168.
- Зеркаль С.В.** Сравнительная анатомия листа сосновых (*Pinaceae* Lindl.): Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Минск, 2000. – 22 с.
- Козубов Г.М., Муратова Е.Н.** Современные голосеменные (морфолого-анатомический обзор и кариология). – Л.: Наука, 1986. – 192 с.
- Крашенинников Ф.Н.** Лекции по анатомии растений. – М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. литературы, 1937. – 446 с.
- Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И.** Структурные особенности листьев хвойных. – Минск: Наука и техника, 1986. – 143 с.
- Эзю К.** Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Кн. 2. – 558 с.
- Farjon A.** *Pinaceae*: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. – Konigstein: Koeltz Scientific Books, 1990. – 198 p.
- Marco H.F.** The anatomy of spruce needles // Journal of Agricultural Research, 1939. – Vol. 58, No. 5. – P. 357–368.
- Sutherland M.** A microscopical study of the structure of the leaves of the genus *Pinus* // Transact. and Proc. of the Royal Society of New Zealand, 1934. – Vol. 63. – P. 517–568.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86. – No. 2. – P. 186–194.

SUMMARY

Cell organization of mesophyll in the needles of 5 *Picea* and 9 *Pinus* species was studied. The basic spatial forms assimilatory cells have been allocated. The system of the mesophyll cell arrangement within leaf space has been proposed. Characteristic features in the cell forms and structure of needle mesophyll have been revealed in the genera *Picea* and *Pinus* and also in the subgenera *Pinus* and *Strobis*.