

УДК 582.8:582.542.1

Г.К. Зверева

G.K. Zvereva

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХЛОРЕНХИМЫ СТЕБЛЯ ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ (POACEAE)

THE STRUCTURAL ORGANISATION AND ECOLOGICAL FEATURES OF THE CULM CHLORENCHYMA OF FESTUCOID GRASSES (POACEAE)

Изучены экологические особенности клеточной организации хлоренхимы стебля у 21 вида фестукоидных злаков. Выявлено, что для стеблей фестукоидных злаков характерна более упрощенная структура ассимиляционной ткани по сравнению с их листьями. Показано, что у мезофитов и, особенно, у злаков засушливых местообитаний повышается доля палисадных клеток или ячеистых клеток первой группы, последние расположены вдоль соломины и ориентированы своими секциями перпендикулярно к её поверхности.

Стебли фестукоидных злаков обычно полые, реже выполненные рыхлой паренхимной тканью, с расположенными в два круга проводящими пучками (Раздорский, 1949). Тяжи хлоренхимы усиливают фотосинтетическую мощь растений, они протягиваются под устьицами в эпидерме и значительно лучше развиваются на участках, свободных от влагалищ листьев. Считается, что у дикорастущих фестукоидных злаков хлорофиллоносная паренхима занимает незначительную часть поперечного среза стебля. Так, её содержание у представителей подсемейства *Pooideae* Северного Кавказа составило 2–9 % (Нагалецкий, 2001). В немногочисленных работах приводится описание хлоренхимных клеток в стеблях хлебных злаков (Носатовский, 1965; Березина, 1989). Наличие ассимиляционных клеток сложных форм обнаружено нами в стеблях многих дикорастущих фестукоидных злаков, при этом рассмотрены особенности их расположения (Зверева, 2012). Задачей данного исследования было выявление экологических особенностей пространственной структуры хлоренхимы стебля фестукоидных злаков.

Таблица 1

Изученные виды злаков с фестукоидным типом листа

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.
Гигромезофиты	<i>Hierochloe odorata</i> (L.) Beauv., <i>Melica nutans</i> L., <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.
Мезофиты	Дикорастущие злаки: <i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub, <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Festuca pratensis</i> Hudson, <i>Hordeum jubatum</i> L. Культурные злаки: <i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4), <i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80), <i>Secale cereale</i> L. (сорт 'Крупнозерная'), <i>Triticum aestivum</i> L. (сорт 'Новосибирская 89')
Ксеромезофиты	<i>Lolium perenne</i> L., <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten, <i>Poa angustifolia</i> L.
Ксерофиты	<i>Poa attenuata</i> Trin., <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fischer) Nevski, <i>Puccinellia tenuissima</i> Litv. ex Krecz., <i>Stipa pennata</i> L.

Структура ассимиляционной ткани изучена у 21 вида дикорастущих и культурных растений семейства Poaceae с фестукоидным типом листа, относящихся к разным экологическим группам (табл. 1). Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда участков стеблей в средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-начала цветения. Продольные срезы осуществлялись перпендикулярно радиусу соломины (тангентальный срез), а также через середину стебля по его диаметру (радиальный срез). При характеристике хлоренхимы мы опирались на предложенные нами классификацию формы ассимиляционных клеток и схему их расположения в пространстве листа злаков (Зверева, 2011).

В стеблях рассмотренных злаков увлажненных местообитаний, а также у *Dactylis glomerata* и *Avena sativa* антиклинальные стенки удлиненных эпидермальных клеток преимущественно прямые. Слабоволнистые стенки наблюдаются у большей части мезофитов и у *Lolium perenne*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia* и *Puccinellia tenuissima*. Средняя равномерная извилистость стенок характерна для *Psathyrostachys juncea* и *Triticum aestivum*, а очень сильная – для *Stipa pennata*. У большинства видов устьица крупные и расположены поверхностно, их длина на продольных срезах наименьшая у *Alopecurus aequalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Puccinellia tenuissima* и *Stipa pennata* (25–36 мкм), а наибольшая – у хлебных злаков (50–70 мкм). Эпидерма стеблей злаков отличается достаточно мощной наружной стенкой, которая на поперечных срезах составляет 29–52 % по отношению к высоте клеток, при этом максимальные значения наблюдаются у степных злаков, а более низкие чаще встречаются у гигрофитов и гигромезофитов (табл. 2).

Таблица 2

Размах средних значений показателей анатомической структуры стебля у отдельных видов растений в пределах экологической группы

Утолщение наружной стенки эпидермы, % к толщине эпидермы	Размеры клеток мезофилла первого ряда у эпидермы, мкм			Число хлоропластов в 1 см ² бок. поверхности, млн	Число слоев хлоренхимы
	Высота	Ширина	Длина		
Гигрофиты и гигромезофиты					
28,8–38,3	13,5–21,0	13,8–17,9	51,3–68,3	0,26–5,93	1–4
Мезофиты					
<i>Дикорастущие злаки</i>					
32,8–46,5	12,4–22,2	13,4–17,0	24,6–58,1	4,87–10,04	2–6
<i>Культурные злаки</i>					
34,6–42,8	12,7–28,6	12,4–17,4	41,4–102,7	1,93–9,88	1–7
Ксеромезофиты и ксерофиты					
32,2–52,4	10,4–18,4	12,1–15,0	23,5–65,2	2,61–18,76	2–7

Ассимиляционная ткань размещается на периферии стебля между проводящими пучками в виде более или менее развитых островков под эпидермой. Среди рассмотренных злаков небольшие тяжи хлоренхимы из 1–2 слоев отмечаются у *Alopecurus aequalis* и *Trisetum sibiricum*. В глубоко окутанных листовыми влагалищами стеблях *Stipa pennata* хлорофиллоносные клетки рассеяны также малыми группами. Хорошо развита ассимиляционная ткань в стеблях дикорастущих луговых мезофитов, она часто достигает до 4–6 рядов клеток. Многочисленные и многослойные островки хлоренхимы характерны также для *Secale cereale*, *Hordeum sativum* и особенно *Triticum aestivum*.

На поперечных срезах стебля проекции хлоренхимных клеток в своём большинстве округлые или овальные, иногда во внутренних слоях имеется небольшая волнистость стенок, а у *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum* и *Triticum aestivum* некоторые клеточные формы можно описать как губчато-лопастные. Под эпидермой у многих мезофитов (*Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*) и злаков засушливых мест (*Lolium perenne*, *Poa attenuata*, *Puccinellia tenuissima*, *Psathyrostachys juncea*) выделяются палисадные клетки.

На продольных сечениях стебля ассимиляционные клетки имеют преимущественно удлиненные проекции, расположенные рядами вдоль оси соломины и отличающиеся простыми и сложными формами. Сочетание коротких и вытянутых конфигураций наблюдается у *Hierochloe odorata*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca pratensis*, *Phleum phleoides* и *Puccinellia tenuissima*.

У части видов злаков хлоренхима стеблей состоит в основном из клеток простой формы с прямыми или чуть волнистыми стенками (*Alopecurus aequalis*, *Hierochloe odorata*, *Trisetum sibiricum*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata*, *Phleum phleoides* и *Puccinellia tenuissima*). При этом палисадные клетки хорошо выражены у ксерофитов *Puccinellia tenuissima* и *Poa attenuata*. Губчатые, ячеисто-губчатые и слабоячеистые формы клеток широко представлены в хлоренхиме *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Hordeum jubatum* и *Melica nutans*. Среди разнообразных проекций у этих видов можно выделить и немногочисленные ячеистые клетки первой и второй групп с хорошо выраженными секциями или клеточными ячей-

ками. Отметим, что ячеистые клетки первой группы ориентированы своими секциями перпендикулярно поверхности стебля и раскрываются на радиальных сечениях, по аналогии с двудольными растениями они приближаются к палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы проявляются на тангентальных срезах соломины, так как своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме, по своей роли они близки к губчатой ткани. Многочисленные и хорошо выраженные ячеистые клетки наблюдаются в хлоренхиме стеблей хлебных злаков, а также у *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Lolium perenne* и *Psathyrostachys juncea*, при этом у большинства видов преобладают ячеистые клетки первой группы. Размеры отдельных секций этих клеток, представленные в табл. 3, свидетельствуют о близких величинах высоты и ширины ячеек у растений разных экологических групп.

Таблица 3

Размеры секций ячеистых клеток хлоренхимы в средней части стебля у генеративных побегов фестукоидных злаков

Вид	Размеры секций в ячеистых клетках первой группы, радиальный срез, мкм		Размеры секций в ячеистых клетках второй группы, тангентальный срез, мкм	
	Высота Ширина	Число ячеек в клетке	Высота Ширина	Число ячеек в клетке
Гигрофиты и гигромезофиты				
<i>Melica nutans</i>	23.2 ± 2.35 $13,5 \pm 1,52$	2 – 6	18.4 ± 0.88 $12,2 \pm 0,63$	2 – 3
Мезофиты				
<i>Bromopsis inermis</i>	15.9 ± 1.19 $12,4 \pm 0,85$	2 – 7	20.5 ± 0.80 $14,2 \pm 0,48$	2 – 3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	14.5 ± 0.30 $8,1 \pm 0,23$	2 – 4	13.9 ± 0.27 $11,5 \pm 0,67$	2 – 3
<i>Elytrigia repens</i>	22.9 ± 0.30 $13,5 \pm 0,57$	2 – 9	19.2 ± 0.40 $13,5 \pm 0,35$	2 – 7
<i>Hordeum jubatum</i>	15.0 ± 1.31 $11,7 \pm 1,04$	2 – 4	17.0 ± 0.80 $11,5 \pm 0,43$	2 – 5
<i>Avena sativa</i>	25.9 ± 0.79 $17,5 \pm 0,62$	2 – 4	21.2 ± 0.53 $16,9 \pm 0,37$	3 – 8
<i>Hordeum sativum</i>	18.4 ± 0.97 $16,4 \pm 0,55$	2 – 4	17.9 ± 0.72 $12,9 \pm 0,62$	2 – 6
<i>Secale cereale</i>	25.1 ± 1.45 $14,0 \pm 0,72$	2 – 10	22.4 ± 0.77 $15,2 \pm 0,65$	2 – 11
<i>Triticum aestivum</i>	19.4 ± 0.87 $11,0 \pm 0,48$	2 – 14	21.2 ± 1.54 $13,9 \pm 1,12$	2 – 9
Ксеромезофиты и ксерофиты				
<i>Lolium perenne</i>	20.5 ± 0.73 $11,7 \pm 0,50$	2 – 6	15.5 ± 0.42 $11,7 \pm 0,68$	2 – 3
<i>Psathyrostachys juncea</i>	19.0 ± 0.57 $12,5 \pm 0,42$	2 – 6	22.7 ± 1.54 $12,4 \pm 1,02$	2 – 4

С возрастанием мощности хлорофиллоносной паренхимы в более глубоких слоях у *Melica nutans*, *Festuca pratensis* и *Hordeum sativum* можно дифференцировать срединные клетки, наподобие тех, которые описаны нами в листьях злаков (Зверева, 2009). На тангентальных сечениях они имеют овальную форму и расположены перпендикулярно к рядам удлиненных клеток. У хлебных злаков, а также у *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Lolium perenne* и *Psathyrostachys juncea* возможны и более сложные клеточные формы, в которых сочетаются ячеисто-лопастные конфигурации на поперечных срезах и хорошо выраженные ячеистые формы вдоль соломины.

В целом, для стеблей фестукоидных злаков характерна более упрощенная структура хлоренхимы по

сравнению с их листьями, и уменьшение её слойности при увеличении затенения со стороны листовых влагалищ способствует углублению этого процесса. Усиление ксероморфных черт в организации ассимиляционной ткани проявляется в уплотнении и повышении доли палисадных клеток или же ячеистых клеток первой группы, что приводит в основном к возрастанию концентрации хлоропластов в их соломинах.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина О.В.* Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1989. – 26 с.
- Зверева Г.К.* Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных 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.* Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск: Поликом, 2012. – Вып. 20. – С. 57–64.
- Нагалецкий В.Я.* Галофиты Северного Кавказа. – Краснодар: Кубанск. гос. ун-т, 2001. – 246 с.
- Носатовский А.И.* Пшеница. Биология. – М.: Колос, 1965. – 568 с.
- Раздорский В.Ф.* Анатомия растений. – М.: Советская наука, 1949. – 524 с.
- Possingham J.V.* Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969.– Vol. 86, № 2.– P. 186–194.

SUMMARY

Ecological features of the culm chlorenchyma cell organization have been studied in 21 species of festucoid grasses. It is revealed, that for culms of festucoid grasses more simplified structure of assimilative tissue in comparison with their leaves is typical. It is shown, that at mesophytes and, especially, at grasses of droughty habitats the share of palisade cells or cellular cells of the first groups is raised, the last are located along a culm and are orientated by their sections perpendicularly to its surface.