

УДК 582.4/9-18

Г.К. Зверева

G.K. Zvereva

ФОРМА КЛЕТОК И СТРУКТУРА АССИМИЛЯЦИОННОЙ ТКАНИ У ЗЛАКОВ (POACEAE)

THE CELLS FORM AND STRUCTURE OF ASSIMILATIVE TISSUE AT GRASSES (POACEAE)

Рассмотрены основные формы ассимиляционных клеток и строение хлоренхимы в листовых пластинках, листовых влагалищах, стебле, колосковых чешуях у дикорастущих и культурных злаков. Показано, что в хлорофиллоносной паренхиме злаков широко представлены сложные формы клеток, при этом от листьев к стеблям и колосковым чешуям усиливается роль ячеистых клеток, нередко имеющих лопастные выросты у отдельных секций. Общие принципы организации мезофилла в листьях сохраняются и в других зеленых органах злаков, но часто с уменьшением слойности ассимиляционной ткани в стебле и колосковых чешуях снижается участие простых срединных клеток.

Ассимиляционная ткань у злаков в той или иной степени развита во всех надземных органах: листьях, стеблях, элементах колоса или метелки. Присутствие сложных клеток в мезофилле листьев злаков было обнаружено в середине прошлого столетия, при этом более подробно они исследованы у видов рода *Triticum* L. (Tuan, 1962; Chonan, 1965; Parker, Ford, 1982; Sasahara, 1982; и др.). Нами выявлено широкое распространение клеток сложных форм в мезофилле листьев дикорастущих злаков (Зверева, 2007).

Задачей настоящей работы было сопоставление основных форм хлоренхимных клеток в надземных органах злаков и описание их взаимного расположения в пространстве ассимиляционной ткани листьев, открытых участков стеблей и колосовых чешуях.

Форма клеток и организация ассимиляционной ткани листовых пластинок изучена у 60 видов дикорастущих и культурных растений сем. Poaceae, относящихся к 40 родам из пяти подсемейств: *Pooideae*, *Arundinoideae*, *Bambusoideae*, *Eragrostoideae* и *Panicoideae*. Анатомическое строение хлоренхимы листовых влагалищ исследовано у 25 видов, стебля – у 18 видов, колосковых чешуй – у 11 видов. Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Sauer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда вегетативных и генеративных органов. При характеристике клеточной организации хлоренхимы будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы клеточных проекций и схему расположения ассимиляционных клеток в пространстве листа (Зверева, 2009, 2011).

Мезофилл листовых пластинок злаков состоит из клеток простой и сложной формы. Простые клетки имеют вытянутую или округлую форму, иногда со слабой извилистостью, сложные клетки отличаются хорошо выраженными выростами и складками. Сложные клетки подразделяются на ячеистые и лопастные. Ячеистые клетки состоят из секций или клеточных ячеек по терминологии О.В. Березиной и Ю.Ю. Корчагина (1987), напоминающих палисадные клетки, которые соединены между собой узкими цитоплазматическими мостиками. Они различаются по размерам, степени выраженности и числу эллипсоидных звеньев. Среди ячеистых клеток можно выделить ячеисто-губчатые, к которым относим формы с выраженной периодичностью ячеек, сочетающихся с элементами губчатости. Лопастные клетки имеют многочисленные выросты округлых или овальных очертаний. При этом длина выростов может быть меньше или приближаться к ширине (непосредственно лопастные клетки) или же значительно превышать ширину (дольчатые клетки). Здесь также возможны промежуточные формы, сочетающие хорошо выраженные лопастные выросты и губчатые очертания.

Ячеистые клетки расположены вдоль листа и образуют две группы, первая из которых ориентирована своей продольной осью перпендикулярно, а вторая – параллельно нижней листовой поверхности. Третью группу представляют клетки, названные нами срединными. Они расположены преимущественно в глубине мезофилла и чаще – около сосудисто-волокнистых пучков, имеют наибольшую площадь проекций и весьма разнообразные формы на поперечных срезах, а на тангентальных сечениях листа выглядят как более или менее широкие овалы. Эти три группы клеток, располагаясь своими наибольшими поверхностями во взаимно перпендикулярных направлениях, создают основу структуры ассимиляционной ткани листьев злаков.

Ячеистые клетки первой и второй групп выделяются наибольшими проекциями на продольных срезах, а срединные клетки – на поперечных сечениях листа. В то же время в листьях *Phragmites australis*

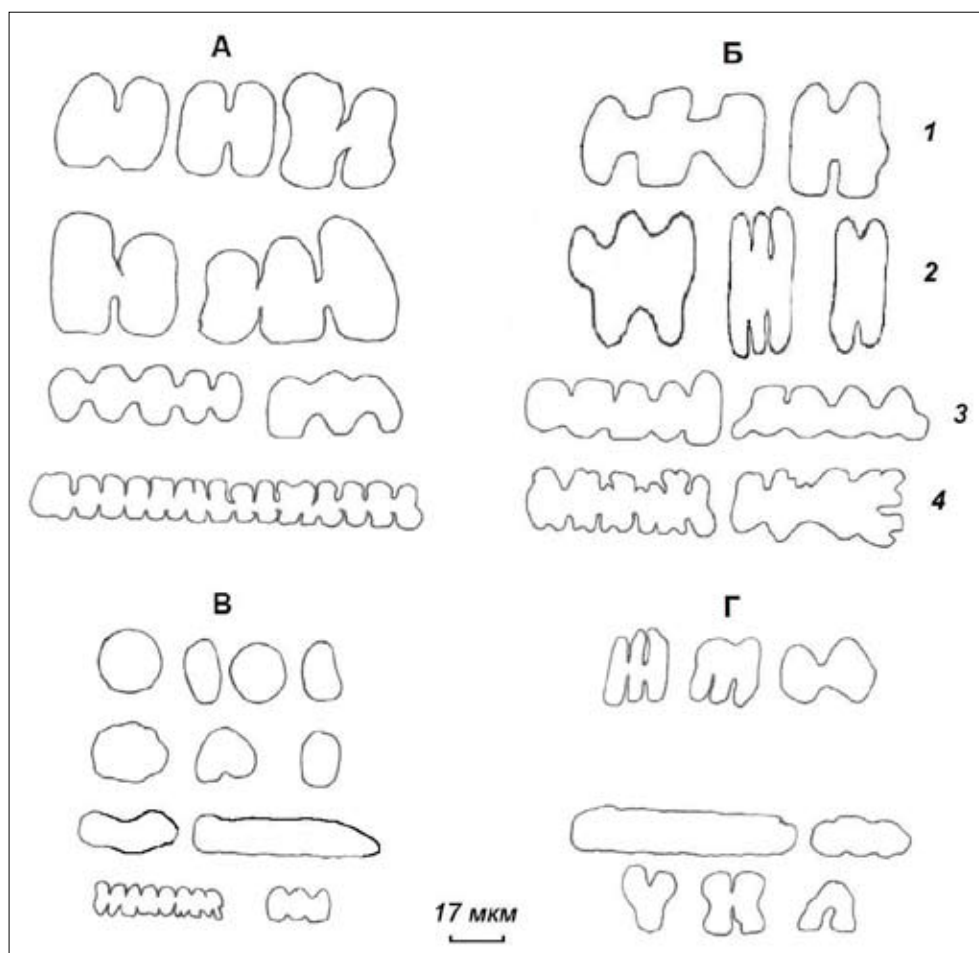


Рис. Основные проекции клеток в ассимиляционной ткани злаков, где: А – *Psathyrostachys juncea*; Б – *Bromopsis inermis*; В – *Puccinellia tenuissima*; Г – *Sorghum sudanense*. 1 – листовая пластинка; 2 – листовое влагалище; 3 – стебель; 4 – нижняя колосковая чешуя. У *Sorghum sudanense* в листьях и колосковых чешуях показаны формы клеток венцовой обкладки.

lis (Cav.) Trin. ex Steudel и отдельных представителей фестукоидных злаков (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Triticum aestivum* L., *Calamagrostis salina* Tzvelev и др.) отмечены клетки, имеющие сложные проекции в двух направлениях, то есть совмещающие дольчато-лопастные формы в поперечнике и ячеистые конфигурации на тангентальных срезах. В мезофилле листьев бамбуков широко представлены клетки с разветвленными проекциями в двух и даже трех направлениях, также сочетающие сложные лопастные контуры и ячеистые формы. Подобные клетки можно рассматривать как утолщенные срединные или как ячеистые со звеньями, имеющими сложные проекции.

Во влагалищной части листьев злаков сохраняются общие принципы строения ассимиляционной ткани, характерные для листовых пластинок при некотором усилении черт мезоморфности. У видов с листовыми пластинками, состоящими преимущественно из простых клеток, в листовом влагалище также представлены в основном клетки округлой или вытянутой формы, но часто со слабым присутствием ячеистых клеток второй группы. При наличии ячеистых клеток в листовых пластинках подобные клетки наблюдаются и в мезофилле листовых влагалищ. У одних и тех же видов широкое присутствие срединных клеток лопастных форм отмечается как в листовых пластинках, так и во влагалищах.

В ассимиляционной ткани стеблей и колосковых чешуй так же, как и в листьях, можно выделить простые и сложные формы клеток.

Хлоренхима открытых участков стебля злаков представляет совокупность удлиненных клеток, имеющих как преимущественно простые формы (*Alopecurus aequalis* Sobol., *Poa attenuata* Trin., *P. angustifolia* L., *Phleum phleoides* (L.) Karsten, *Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz., *Trisetum sibiricum* Rupr.), так и ячеистые или слабоячеистые очертания (*Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Hordeum sativum* L., *H. jubatum* L., *Festuca pratensis* Hudson, *Melica nutans* L., *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski, *Triticum aestivum*). У фестукоидно вида *Calamagrostis salina* и арундиноидного злака *Phragmites australis* хлорофиллоносная

паренхима протягивается редкими небольшими тяжами из вытянутых клеток, иногда со слабой волнистостью стенок. Ассимиляционная ткань стебля паникоидных злаков *Pennisetum americanum* (L.) Schumann и *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf. состоит в подавляющем большинстве из простых удлинённых клеток, иногда с небольшой извилистостью оболочек. С возрастанием слоистости хлоренхимы у некоторых видов наряду с клетками первой и второй групп выделяется и группа срединных клеток (*Hordeum sativum*, *Festuca pratensis* Hudson).

В колосковых чешуях участки хлоренхимы сосредоточены в основном в области проводящих пучков, а также в виде тяжей протягиваются под наружной эпидермой. У всех исследованных видов в хлорофиллоносной паренхиме имеются более или менее выраженные мелкие ячеистые клетки, преимущественно второй группы (рис.). У *Poa sibirica* Roshev., *Phleum phleoides*, *Puccinellia tenuissima*, *Alopecurus aequalis* основная часть клеток представлена ячеисто-губчатыми, слабоячеистыми и губчатыми формами. Огромное разнообразие ячеистых клеток с плотно сомкнутыми, часто неравными секциями числом до 10–20 и более отмечалось в колосковых чешуях *Elytrigia repens*, *Psathyrostachys juncea*, *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* и *Bromopsis inermis*. При этом здесь нередки формы со сложными проекциями в двух плоскостях, сочетающие лопастные очертания в поперечнике и ячеистые формы на парадермальных сечениях. Так, у *Bromopsis inermis* на поверхности секций наблюдаются многочисленные выросты в разных направлениях, что увеличивает поверхность клетки и создает очень сложные формы. Срединные клетки в колосковых чешуях выделяются редко, в основном у проводящих пучков, где ассимиляционная ткань более многослойна. В хлоренхиме колосковых чешуй паникоидного злака *Sorghum sudanense* не наблюдалось усложнения конфигураций ассимиляционных клеток по сравнению с листьями.

Таким образом, общие принципы строения мезофилла в листьях сохраняются и в других зеленых органах злаков, но часто с уменьшением слоистости ассимиляционной ткани в стебле и колосковых чешуях снижается участие простых срединных клеток. В хлоренхиме злаков широко представлены сложные формы клеток, при этом от листьев к стеблям и колосковым чешуям усиливается роль ячеистых клеток, нередко имеющих лопастные выросты у отдельных секций.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина О.В., Корчагин Ю.Ю.** К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн., 1987. – Т. 72, № 4. – С. 535–541.
- Зверева Г.К.** Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 7. – С. 997–1011.
- 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-во НГПУ, 2011. – 201 с.
- Chonan N.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res., 1965. – Vol. 16, № 1. – P. 1–12.
- Parker M.L., Ford M.A.** The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // Ann. Bot., 1982. – Vol. 49, № 2. – P. 165–176.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
- Sasahara T.** Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* // Ann. Bot., 1982. – Vol. 50, № 4. – P. 491–497.
- Tuan H.C.** Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin., 1962. – Vol. 10, № 4. – P. 291–297.

SUMMARY

The basic forms assimilatory cells and a chlorenchyma structure in leaf blades and sheaths, stems and glumes at wild-growing and cultural grasses is considered. It is shown, that in chlorenchyma grasses complex forms of cells are widely presented, thus from leaves to stems and glumes the role of the complex cellulate cells amplifies, quite often they have lobed protuberances at separate sections. The general principles of the mesophyll organization in leaves remain and in other green parts of grasses, but is frequent with reduction layers number of assimilative tissue in stems and glumes participation of simple median cells decreases.