

УДК 582.4/9-18

Г.К. Зверева

G.K. Zvereva

**КОНФИГУРАЦИЯ КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЕЙСТВ
POACEAE BARNHART И PINACEAE SPRENG. EX RUDOLPHI**

**CONFIGURATION OF CHLORENCHYMA CELLS IN LEAVES OF PLANTS FROM FAMILIES
POACEAE BARNHART AND PINACEAE SPRENG. EX RUDOLPHI**

Рассмотрены основные конфигурации клеток ассимиляционной ткани листьев у 60 видов семейства Poaceae и 14 видов растений семейства Pinaceae. Проведен сравнительный анализ клеток простой и сложной формы у представителей этих семейств. Показано сходство отдельных проекций и пространственных форм ячеистых и лопастных клеток у многих злаков и ряда видов хвойных растений, что может свидетельствовать об общих основах структуры их хлорофиллоносной паренхимы.

Хлорофиллоносная ткань листьев злаков представлена клетками разнообразных форм. Присутствие клеток сложных форм 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.). В листьях бамбуков широко представлены лопастные клетки, расположенные более или менее параллельными рядами относительно эпидермы. Они отличаются многочисленными узкими и длинными выростами стенок (arm cells) (Metcalf, 1960; Renvoize, 1985 и др.).

В последнее время при комплексной характеристике злаков обращают внимание на присутствие клеток сложных форм в мезофилле листьев, что свидетельствует о значительной их распространенности (Watson, Dallwitz, 2008).

Нами выявлено широкое распространение сложных клеток в листьях злаков и предложены схемы их пространственного строения (Зверева, 2007, 2009, 2011). По форме проекций с определенной долей условности клетки мезофилла листьев злаков можно разделить на простые и сложные (рис. 1).

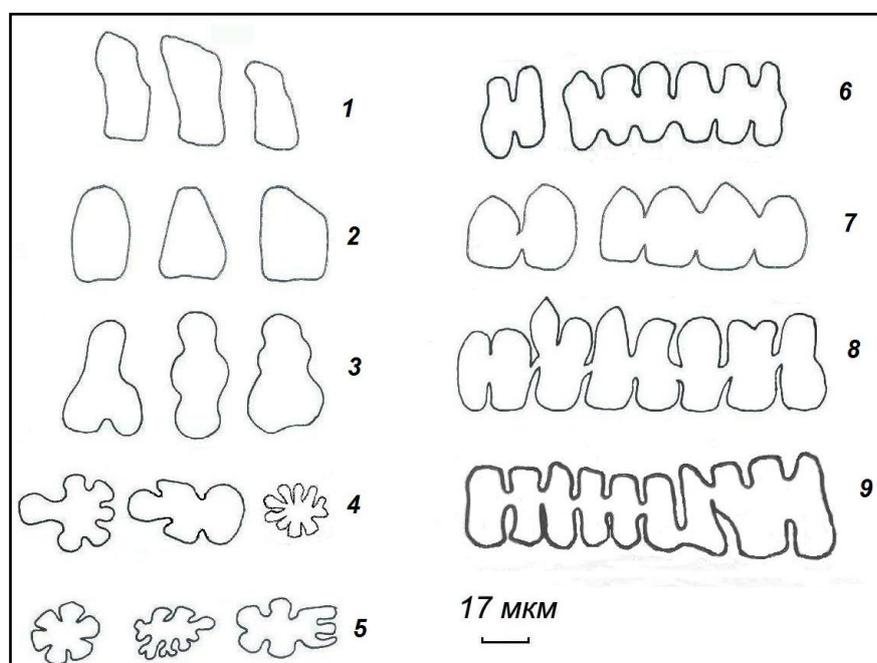


Рис. 1. Основные проекции простых и сложных клеток мезофилла листьев у злаков. Клетки простой формы: 1 – *Puccinellia Hauptiana*; 2 – *Poa angustifolia*; 3 – *Hordeum brevisubulatum*. Лопастные клетки: 4 – *Beckmannia syzigachne*; 5 – *Calamagrostis salina*. Ячеистые клетки: 6 – *Agropyron cristatum*; 7 – *Elymus sibiricus*; 8 – *Triticum aestivum*; 9 – *Pennisetum americanum*

Клетки простой формы имеют вытянутые или округлые очертания без выраженных выростов или складок. Цилиндрические клетки, обращенные длинными осями перпендикулярно поверхности эпидермы, называют палисадными. Клетки неправильной формы, со слабоволнистыми стенками или небольшой их извилистостью, часто слагающие губчатую паренхиму, можно охарактеризовать как губчатые.

Клетки сложной формы отличаются хорошо выраженными выростами и складками. Среди них можно выделить ячеистые и лопастные клетки.

Ячеистые клетки состоят из соединенных узкими мостиками секций или клеточных ячеек, по терминологии О.В. Березиной и Ю.Ю. Корчагина (1987), напоминающих палисадные клетки. Они различаются по размерам, степени выраженности и числу эллипсоидных звеньев. Формы с выраженной периодичностью ячеек, но сочетающихся с элементами губчатости, мы относим к ячеисто-губчатым.

Лопастные клетки более разнообразны по форме, для них свойственны многочисленные округлые или овальные выросты. При этом один из вариантов таких клеток, у которых длина выростов значительно превышает ширину, мы рассматриваем как дольчатые. Здесь возможны промежуточные формы, сочетающие хорошо выраженные лопастные выросты и губчатые очертания (губчато-лопастные, слаболопастные, дольчато-лопастные и др.).

Клетки хлоренхимы листьев многих хвойных растений также отличаются своеобразием своих очертаний. Так, для представителей рода *Pinus* L. характерно наличие складчатого мезофилла, а у ряда видов в паренхиме листа выделяют палисадную и губчатую ткани (Эзау, 1980; Нестерович, Дерюгина, Лучков, 1986; Зеркаль, 2000 и др.). Основные формы клеток мезофилла хвой и особенности их расположения в пространстве листьев рассмотрены нами ранее на примере *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb. (Зверева, Урман, 2010).

Задачей данной работы является сопоставление конфигураций клеток ассимиляционной ткани у злаков и хвойных растений.

Клеточная организация хлоренхимы листьев изучена у 60 видов культурных и дикорастущих растений сем. Poaceae, относящихся к 40 родам. Анализировались листья пяти основных типов структуры (Brown, 1958): фестукоидного (48 видов), арундиноидного (2 вида), бамбузоидного (2 вида), паникоидного (7 видов) и хлоридоидного (1 вид). Изучали анатомическое строение листьев, завершивших рост, расположенных в средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения. У бамбуков исследовали листья вегетативных побегов.

Хлоренхима листьев хвойных рассмотрена на примере 14 дикорастущих и интродуцированных видов сем. Pinaceae, относящихся к 5 родам. Исследовались клетки мезофилла двухлетней хвой у представителей родов *Pinus* L. (5 видов), *Picea* A. Dietr. (4 вида), *Abies* Hill. (2 вида) и *Pseudotsuga* Carr. (1 вид). У двух видов рода *Larix* Hill. анализировались листья побегов текущего года. Хвоя отбиралась в начале августа в нижней трети кроны (рис. 2).

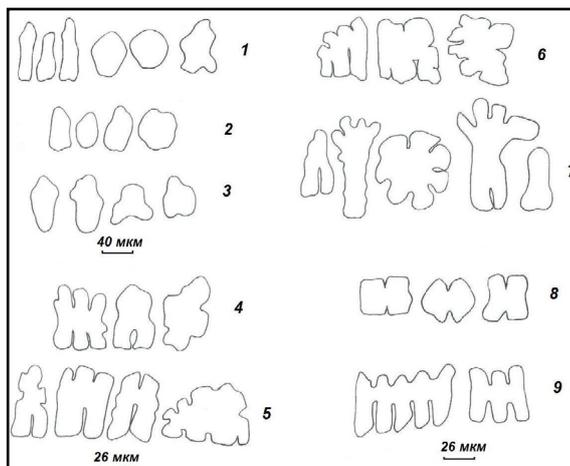


Рис. 2. Основные проекции простых и сложных клеток хлоренхимы листьев у хвойных растений. Клетки простой формы: 1 – *Abies concolor*; 2 – *Picea obovata*; 3 – *Picea schrenkiana*. Клетки складчатого мезофилла (лопастные клетки): 4 – *Pinus sibirica*; 5 – *Pinus sylvestris*; 6 – *Pinus mugo*; 7 – *Larix sibirica*. Ячеистые клетки: 8 – *Pseudotsuga menziesii*; 7 – *Larix sibirica*

Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев.

Сложные ячеистые клетки имеются в листовых пластинках у 70 % фестукоидных злаков и у всех рассмотренных видов остальных типов структуры листьев, они различаются по частоте встречаемости и степени выраженности.

Многочисленные и хорошо развитые ячеистые клетки имеются у хлебных злаков: *Avena sativa* L., *Hordeum sativum* L., *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L. Среди дикорастущих злаков – это *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Elymus sibiricus* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski, а также представители родов *Agropyron*, *Calamagrostis*, *Hordeum* и *Stipa*. Сюда входят также все рассмотренные злаки с арундиноидной (*Molinia caerulea* (L.) Moench., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel), паникоидной (*Zea mays* L., *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf., *Panicum miliaceum* subsp. *ruderales* (Kitag.) Tzvelev, *Pennisetum americanum* (L.) Schumann, *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Setaria viridis* (L.) Beauv.) и хлоридоидной (*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng) структурами листа. Немногочисленные и часто более слабо выраженные ячеистые клетки встречаются у представителей родов *Agrostis*, *Alopecurus*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Hierochloë*, *Melica* и *Trisetum*.

Практически нет сложных клеток или же они единичны у *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Helictotrichon pubescens* (Hudson) Pilg., *Festuca pratensis* Hudson, *F. pseudosulcata* Drobov, *F. pseudovina* Hackel ex Wiesb., *F. valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) Karsten, *Poa angustifolia* L., *P. attenuata* Trin., *P. sibirica* Roshev., *Puccinellia hauptiana* V. Krecz., *P. macranthera* Krecz., *P. tenuissima* Litv. ex Krecz.

В мезофилле хвои лиственниц (*Larix sibirica* и *L. leptolepis* (Yord) Sieb. et Zucc.) также можно обнаружить хорошо выраженные ячеистые клетки, расположенные вдоль хвоинки и ориентированные своими ячейками как перпендикулярно, так и параллельно эпидерме. У *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco подобные клетки нечасты и состоят в основном из 2–3 ячеек.

Сложные лопастные и дольчатые проекции ассимиляционных клеток встречаются на поперечных срезах у многих видов злаков, особенно разнообразны они по форме у растений, сочетающих черты гигро-, ксеро- и галоморфизма. Так, широкое присутствие их в мезофилле листьев наблюдается у *Agropyron cristatum*, *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern., *Calamagrostis salina* Tzvelev. Выраженные лопастные клетки имеются в листьях типичных хлебов, а также у *Bromopsis inermis* и *Dactylis glomerata*, многообразные дольчато-лопастные и губчато-лопастные проекции клеток на поперечных срезах отмечаются у *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phragmites australis*, *Elymus sibiricus*, *Festuca gigantea* (L.) Villar, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea*.

На поперечных срезах хвои сосен наблюдаются так называемые складчатые клетки мезофилла с развитыми складками и выступами, обращенными в их полость, во многом напоминающие разные варианты дольчатых и лопастных клеток. Крупные клетки весьма разнообразных очертаний – от губчатых до дольчато-лопастных и дольчатых широко представлены и на поперечных сечениях хвои лиственниц.

Клетки сложной формы практически не встречаются в хлоренхиме хвои елей, у видов рода *Abies* имеются признаки дифференциации ассимиляционной ткани на палисадную и губчатую.

Наряду с клетками, имеющими сложные проекции в одном направлении, в хлоренхиме ряда видов и родов злаков встречаются и более сложные формы. Так, клетки мезофилла бамбуков отличаются сложными лопастными контурами в поперечнике и ячеистыми формами на парадермальных срезах. Менее разветвленные, но подобные клетки имеют место и в листовых пластинках других злаков, например у *Phragmites australis*, *Calamagrostis salina* и *Elytrigia repens*.

Отдельные ассимиляционные клетки у лиственниц и некоторых видов сосен (*Pinus sibirica* Du Tour и *P. koraiensis* Siebold et Zucc.) имеют также более сложные пространственные формы. Своими основными проекциями с разнообразными и многочисленными выростами и складками они проявляются на поперечных срезах, но одновременно для них характерно наличие ячеистых проекций на тангентальных сечениях.

Таким образом, конфигурации ассимиляционных клеток и их пространственные формы в листьях растений из семейств Poaceae и Pinaceae во многом похожи, что может свидетельствовать об общих основах структуры их хлорофиллоносной паренхимы.

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.
- Зверева Г.К., Урман С.А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (Pinaceae) // Вестник Томского гос. ун-та, 2010 (апрель). – № 333. – С. 164–168.
- Зеркаль С.В.** Сравнительная анатомия листа сосновых (Pinaceae Lindl.): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Минск, 2000. – 22 с.
- Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И.** Структурные особенности листьев хвойных. – Минск, 1986. – 143 с.
- Эзю К.** Анатомия семенных растений. Кн. 2. – М.: Мир, 1980. – 558 с.
- Brown W.V.** Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz., 1958. – Vol. 119, N. 3. – P. 170–178.
- 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, N. 1. – P. 1–12.
- Metcalfe C.R.** Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. – Oxford, 1960. – 731 p.
- Parker M.L., Ford M.A.** The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // Ann. Bot., 1982. – Vol. 49, N. 2. – P. 165–176.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, N. 2. – P. 186–194.
- Renvoize S.A.** A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboos allies // Kew Bull., 1985. – Vol. 40, N. 3. – P. 509–535.
- Sasahara T.** Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* // Ann. Bot., 1982. – Vol. 50, N. 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, N. 4. – P. 291–297.
- Watson L., Dallwitz M.J.** The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. – 1992 onwards. – Version: 25th November 2008. – <http://delta-intkey.com/>.

SUMMARY

The basic configurations of leaves cells assimilative tissue at 60 species of family Poaceae and 14 plant species of family Pinaceae are considered. The comparative analysis of cells of the simple and complex forms of these families' representatives is carried out. Similarity of separate projections and spatial forms cellular and lobate cells at many grasses and of some coniferous plants that can testify to the general bases of their chlorenchyma structure is shown.