

УДК 582.4/9-18

Распределение надземной фитомассы и структурные особенности хлоренхимы у луговых злаков

The distribution of overground phytomass and structural features of chlorenchyma of meadow grasses

Г. К. Зверева

G. K. Zvereva

Новосибирский государственный педагогический университет, e-mail: labsp@ngs.ru

Реферат. На примере 31 вида дикорастущих луговых злаков с фестукоидным типом листа, произрастающих в разных районах Сибири, проанализировано распределение надземной массы у генеративных побегов, рассмотрены особенности содержания хлорофилла в разных органах. Сопоставлены особенности конфигураций клеток и клеточной организации хлоренхимы в листовых пластинках, листовых влагалищах, стебле и чешуях цветка. Показано разнообразие структурных адаптаций ассимиляционной ткани и определены основные типы строения мезофилла листовых пластинок луговых злаков.

Summary. On an example of 31 species of wild-growing meadow grasses with festucoid type of the leaves growing in different regions of Siberia, distribution of overground phytomass of generative shoots was analyzed; the features of chlorophyll content in different organs were considered. Features of configurations of cells and cell organization of the chlorenchyma in leaf blades, leaf sheaths, stems and spikelet were compared. The variety of structural adaptations of assimilative tissue is shown and the main types of mesophyll structure of the leaf blades of meadow grasses are defined.

Луговые злаки произрастают преимущественно в лесной и лесостепной зонах, отчасти на пойменных землях, горных лугах и степных залежах, и отличаются достаточно широкими листовыми пластинками. Как растения умеренно влажных местообитаний они относятся к мезофитам и к переходным группам – гигромезофитам и ксеромезофитам.

Считается, что листья злаков-мезофитов отличаются в основном гомогенным типом мезофилла (Гамалей, 1984; Шийрэвдамба, 1990), для некоторых видов, в частности у *Festuca pratensis* Hudson, выделяют переходные черты строения между дифференцированной и недифференцированной хлоренхимой (Венжик, Николаевская, 2001). Относительно недавно в листьях культурных злаков были обнаружены крупные разветвленные клетки мезофилла (Tuan, 1962; Chonan, 1965; Tuan et al., 1965 и др.). Нами было выявлено широкое распространение клеток сложной формы в мезофилле листьев дикорастущих злаков, предложена схема их расположения в листовом пространстве, упорядочена классификация клеток хлоренхимы и выделены основные типы мезофилла (Зверева, 2009, 2011).

В данной работе проанализировано распределение надземной массы и строение ассимиляционной ткани в разных органах у генеративных побегов дикорастущих луговых злаков для выявления их адаптивных возможностей.

Структура надземной фитомассы генеративных побегов и клеточная организация мезофилла листовых пластинок рассмотрена у 31 вида дикорастущих луговых злаков с фестукоидным типом листа, представителей 18 родов, находящихся в состоянии колошения – начала цветения и произрастающих в разных районах Сибири (табл. 1). Дополнительно на примере 14 видов изучена структура ассимиляционной ткани в листовых влагалищах, стебле, колосковых и цветковых чешуях.

На примере 10–15 генеративных побегов каждого вида определяли абсолютно сухую массу отдельных надземных органов и их частей. Оводненность тканей определяли гравиметрическим методом, содержание хлорофилла – спектрофотометрическим методом (Šestak, 1971), предварительно растительный материал консервировали горячим ацетоном в присутствии $MgCO_3$ (Сапожников и др., 1978). Анатомическое строение ассимиляционной ткани надземных органов изучалось с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Sauger, 1969), а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалун-

Таблица 1

Изученные виды растений

Экологическая группа	Виды
Гигромезофиты	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth. (I)*, <i>A. stolonifera</i> L. (I), <i>Alopecurus pratensis</i> L. (II), <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin. (III), <i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn. (I), <i>Dactylis altaica</i> Besser (II), <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. (II), <i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar (III), <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv. (I), <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link (II), <i>Melica nutans</i> L. (III), <i>Poa sibirica</i> Roshev. (II), <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. (I)
Мезофиты	<i>Agrostis gigantea</i> Roth (I), <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. (II), <i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub (I), <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth (I), <i>C. pseudophagmites</i> (Hall. fil.) Koel. (IV), <i>Dactylis glomerata</i> L. (I), <i>Elymus mutabilis</i> (Drob.) Tzvel. (II), <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski (I), <i>Festuca pratensis</i> Hudson (I), <i>Helictotrichon pubescens</i> (Hudson) Pilg. (I), <i>Hordeum jubatum</i> L. (II)
Ксеромезофиты	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth (I), <i>Elymus exselsus</i> Turcz. ex Griseb. (II), <i>E. gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvel. (II), <i>E. sibiricus</i> L. (IV), <i>Lolium perenne</i> L. (V), <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten (I), <i>Poa angustifolia</i> L. (I)

Примечание: *Место сбора: I – Приобская лесостепь, Новосибирская область; II – Центральный Алтай, Республика Алтай; III – Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; IV – Загустайская низменность Гусиноозерской котловины, Западное Забайкалье, Бурятия; V – Кулундинская равнина, Алтайский край.

да листьев. При выделении типов мезофилла листьев злаков использовались методические подходы, предложенные для характеристики анатомического строения листьев двудольных растений (Василевская, Бутник, 1981 и др.).

Сухая надземная масса генеративного побега у луговых злаков изменяется в широких пределах – от 142 до 3620 мг. При значительной вариабельности показателя более крупные побеги отмечаются у мезофитов и ксеромезофитов, а чуть более мелкие побеги характерны для гигромезофитов (табл. 2). Вместе с тем, они оказались достаточно близки по относительному распределению фитомассы по отдельным органам. Так, средняя доля листьев составила 27–29 %, стебля – 44–50 %, генеративных органов – 16–20 %, 3–8 % приходилось на сухие части побега. Масса листовых влагалищ превышала массу листовых пластинок в 1,5–1,8 раза.

В фазах колошения и начала цветения в стеблях часто содержится больше воды по сравнению с листьями, при этом оводненность листовых пластинок в основном выше, чем листовых влагалищ.

Листовые пластинки луговых злаков более богаты зелёными пигментами, в листовых влагалищах их в 1,6–2,1 раза меньше, а наиболее низкий уровень хлорофилла наблюдается в стеблях. Листовые пластинки также более густо заполнены хлоропластами, их содержание колеблется достаточно широко – от 6,7 до 33,5 млн/см², что обусловлено в основном различиями в слоистости и плотности упаковки хлоренхимы, при этом средняя концентрация пластид несколько возрастает с усилением ксероморфных черт в организации листьев. Менее плотно хлоропласты расположены в колосковых и цветковых чешуях и особенно в стебле.

Мезофилл листовых пластинок у 19 % рассмотренных видов луговых злаков состоит преимущественно из клеток простой формы (вытянутой или округлой, иногда со слабой волнистостью стенок), клетки сложной формы (с хорошо выраженными выростами и складками) единичны (табл. 3). У остальных видов растений в мезофилле имеются сложные ячеистые клетки (удлиненные и состоящие из соединенных узкими мостиками секций или клеточных ячеек), они различаются по частоте встречаемости и степени выраженности.

Лопастные клетки (имеющие многочисленные округлые или овальные выросты на поперечных срезах) встречаются в листьях *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Dactylis glomerata* L., многообразные дольчато-лопастные и губчато-лопастные клеточные проекции отмечаются у *Lolium perenne* L., *Elymus sibiricus* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill. и *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.

По аналогии с листьями двудольных растений у злаков проявление палисадности можно рассматривать как расположение клеток простой или ячеистой формы (ячеистые клетки первой группы) перпендикулярно поверхности листа, а губчатости – как обращение клетками к эпидерме своей наибольшей поверхностью (клетки простой формы и ячеистые клетки второй группы). Предложенная нами классификация типов

Таблица 2

Структурные показатели генеративных побегов дикорастущих луговых злаков

Экологическая группа	Органы и части побега				
	листья		стебель	генеративные органы	сухие части
	листовые пластинки	листовые влагалища			
Абсолютно сухая масса отдельных органов побега, мг					
Гигромезофиты	125,6 ± 41,44	140,0 ± 29,69	485,8 ± 153,9	125,0 ± 26,80	49,7 ± 17,73
Мезофиты	148,1 ± 42,28	212,4 ± 56,75	606,6 ± 170,1	216,8 ± 53,00	93,0 ± 32,90
Ксеромезофиты	197,3 ± 94,77	313,0 ± 155,8	652,0 ± 175,3	272,8 ± 81,45	41,0 ± 8,88
Масса отдельных органов побега, % к абс. сух. массе					
Гигромезофиты	11,4 ± 1,96	17,0 ± 1,82	49,7 ± 3,45	16,3 ± 2,71	5,6 ± 1,26
Мезофиты	11,2 ± 1,25	16,7 ± 1,50	44,6 ± 3,34	19,5 ± 2,30	8,0 ± 2,14
Ксеромезофиты	10,5 ± 1,72	18,6 ± 2,38	47,8 ± 2,68	19,7 ± 1,08	3,4 ± 0,46
Содержание воды, % к сыр. массе					
Гигромезофиты	75,5 ± 1,18	67,2 ± 3,00	72,2 ± 2,08	64,4 ± 1,66	–
Мезофиты	69,9 ± 1,52	64,6 ± 1,71	71,9 ± 3,20	62,1 ± 2,41	–
Ксеромезофиты	65,3 ± 3,62	58,7 ± 5,15	70,9 ± 0,45	70,1 ± 4,18	–
Содержание хлорофилла, мг/г сыр. массы					
Гигромезофиты	2,27 ± 0,10	1,37 ± 0,08	0,42 ± 0,08	0,69 ± 0,04	–
Мезофиты	2,13 ± 0,15	1,31 ± 0,16	0,30 ± 0,07	0,58 ± 0,04	–
Ксеромезофиты	2,48 ± 0,06	1,17 ± 0,26	0,21 ± 0,07	0,65 ± 0,03	–
Число хлоропластов в 1 см ² , млн					
Гигромезофиты	6,75–24,86	3,01–6,98	0,26–5,93	4,99–9,75	–
Мезофиты	12,47–25,76	5,26–11,26	4,87–10,05	3,89–13,75	–
Ксеромезофиты	19,72–33,51	7,28–25,27	2,70–18,76	2,92–17,56	–

Таблица 3

Основные типы строения мезофилла листьев луговых злаков

Мезофилл с клетками простой формы	Мезофилл с клетками сложной ячеистой формы
Изолатерально-палисадный (рыхлый – <i>Helictotrichon pubescens</i> , <i>Poa sibirica</i>)	Ячеисто-изолатерально-палисадный <i>Lolium perenne</i>
Сочетание изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и вентродорсального (в области моторных клеток) (<i>Phleum phleoides</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Festuca pratensis</i>)	Сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и ячеисто-вентродорсального (в области моторных клеток) (<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Dactylis altaica</i> , <i>D. glomerata</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Hordeum brevisubulatum</i> , <i>H. jubatum</i>)
Вентродорсальный	Ячеисто-вентродорсальный (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Agrostis gigantea</i>)
Сочетание вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы)	Сочетание ячеисто-вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы) (<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Calamagrostis langsдорфii</i> , <i>Elymus sibiricus</i>)
Изолатерально-губчатый	Ячеисто-изолатерально-губчатый (<i>Agrostis tenuis</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>Hierochloe odorata</i> , <i>Festuca gigantea</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Trisetum sibiricum</i>)

мезофилла базируется на основе расположения клеток у абаксиальной эпидермы, а также в области собственно адаксиальной эпидермы и моторных или двигательных клеток.

У луговых злаков чаще всего наблюдается чередование в разных частях листа элементов изолатерально-палисадного и вентродорсального типов строения. У растений более увлажненных и затененных

местообитаний усиливаются черты губчатости мезофилла, преимущественно за счет возрастающей роли ячеистых клеток второй группы, располагающихся своими секциями параллельно абаксальной эпидерме.

У злаков, листовые пластинки которых сложены из клеток простой формы, в листовых влагалищах и стебле также в основном превалируют клетки простых очертаний. В хлоренхиме генеративных органов прослеживается тенденция к усложнению клеточных проекций, вплоть до преобладания у некоторых видов ячеистых и ячеисто-губчатых форм.

У растений с организацией мезофилла листовых пластинок из клеток сложных очертаний уменьшение концентрации хлоропластов в стебле и чешуях цветка часто сочетается с более усложненными формами ассимиляционных клеток, что способствует увеличению их поверхности и может являться структурной основой усиленного метаболизма.

Таким образом, луговые злаки, отличаясь достаточно крупными размерами и близким относительным распределением фитомассы отдельных органов, отличаются по строению ассимиляционной ткани, как листовых пластинок, так и других фотосинтезирующих органов, что в целом свидетельствует о разных путях их адаптации к условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В. К., Бутник А. А.* Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн., 1981. – Т. 66, №7. – С. 992–1001.
- Венжик Ю. В., Николаевская Т. С.* Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, №10. – С. 52–55.
- Гамалей Ю. В.* Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Бот. журн., 1984. – Т. 69, № 5. – С. 569–584.
- 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.
- Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф.* и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн., 1978. – Т. 63, № 11. – С. 1586–1592.
- Шийрэвдамба Ц.* Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1990. – 19 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, No. 1. – P. 1–12.
- 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.
- Šestak Z.* Determination of chlorophylls a and b // Plant photosynthetic production. – The Hague, 1971. – P. 672–701.
- Tuan H. C.* Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin., 1962. – Vol. 10, No. 4. – P. 291–297.
- Tuan H. C., Hsu L. C., Hung W. L., Tso P. Y.* Studies on the leaf cells of wheat: cell types and their organelles // Acta Bot. Sin., 1965. – Vol. 13. – P. 101–113.