

УДК 582.47:581.823(571.1)

## Структурные адаптации хлорофиллоносной паренхимы хвои *Pinus sylvestris* L. на юге Западной Сибири

### Structural adaptation of chlorophyll parenchyma of *Pinus sylvestris* L. needles in the south of Western Siberia

Зверева Г. К.

Zvereva G. K.

ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный педагогический университет», Вилюйская, 28, Новосибирск, 630126, Россия  
E-mail: labsp@ngs.ru

*Novosibirsk State Pedagogical University, 28 Viluiskaya St., Novosibirsk, 630126, Russia*

**Реферат.** Рассмотрены основные формы ассимиляционных клеток и пространственная организация мезофилла хвои *Pinus sylvestris* L., произрастающей в неблагоприятных условиях юго-западной части ленточных боров в Алтайском крае. Показано, что клетки складчатого мезофилла в хвое сосны из Кулундинской степи часто имеют более сложные объёмные формы, сочетающие складчатость в поперечном направлении и наличие выемок или узкой складки на радиальных сечениях, что приводит к увеличению их поверхности.

**Summary.** The main forms of assimilatory cells and spatial organization of the needles mesophyll of *Pinus sylvestris* L., growing under unfavorable conditions in the south-western part of the tape pine forests in the Altai Krai are considered. It is shown that the folded mesophyll cells in pine needles from Kulunda Steppe often have more complex three-dimensional forms that combine in the cross direction folding and presence of narrow recesses or folds on the radial sections, which increase their surface.

#### Введение

Сосна отличается широкой экологической амплитудой почвенно-климатических условий произрастания. В Западной Сибири ареал сосны в виде ленточных боров протягивается далеко на юг, вдаваясь в степную зону. По географической приуроченности сосну, произрастающую в этом районе, рассматривали как подвид сосны обыкновенной кулундинской, или южной (*P. sylvestris* L. ssp. *kulundensis* Suk.) (Сукачев, 1934; Правдин, 1964). Считается, что в зоне распространения ленточных боров в Алтайском крае проходит граница между подвидами сосны – сибирским (*P. sylvestris* L. ssp. *sibirica* Ledebour) и кулундинским (*P. sylvestris* ssp. *kulundensis* Sukaczew) (Правдин, 1964; Милютин и др., 2013). В последнее время в пределах границ распространения этих подвидов выделяются 2 лесосеменных района (Зацепина и др., 2016). В юго-западной части ленточных боров хвоя степного экотипа сосны обыкновенной отличается толстостенными клетками эпидермы, увеличенным числом смоляных канальцев и большей продолжительностью жизни (Стрелковский, 2005).

Для почв Кулундинской степи характерно ярко выраженное соленакопление (Герасимов, Иванова, 1934; Базилевич, 1959; Селяков, 1972 и др.), при этом наименьшая концентрация солей наблюдается в песчаных и супесчаных почвах из-за их хороших фильтрационных свойств (Каблова и др., 2003). Сосна кулундинская отличается исключительной устойчивостью к неблагоприятным условиям и, произрастая по песчаным берегам солёных озёр, может переносить небольшое засоление почвы. Известно, что сосна избегает засоленных почв, в то же время описываются её солеустойчивые экотипы, например, солончаковая сосна, растущая на засоленных почвах островных боров Казахского мелкосопочника (Шиманюк, 1974).

Характерной особенностью анатомического строения хвои сосен является наличие складчатого мезофилла, состоящего из клеток, оболочки которых формируют складки и выступы (Sutherland, 1934; Крашенинников, 1937; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986 и др.). Нами рассмотрено строение мезофилла хвои у видов рода *Pinus* L. и выделены основные пространственные формы ассимиляционных

клеток (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2014).

Задачей настоящей работы было исследование структурных адаптаций хлоренхимы хвои сосны обыкновенной в условиях произрастания на южной границе ареала.

### Район и методы исследования

Структура мезофилла изучалась у двухлетней хвои на укороченных побегах *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Приобской лесостепи в дендропарке п. Краснообска Новосибирской области и в Кулундинской степи на юго-западе Алтайского края, в южной части Михайловского района, по которой проходит ленточный бор. Хвоя отбиралась в августе, в нижней трети кроны у пяти деревьев. На территории Михайловского района расположено множество горько-соленых, щелочных и пресных озер, самое крупное из которых Малиновое озеро. Отборы проб осуществлялись с сосен, растущих вблизи соленых озёр, чуть южнее Малинового озера. Почвы в районе в основном каштановые, с многочисленными солонцами, в бору песчаные.

Анатомическое строение хлоренхимы 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 А. М., Гродзинский Д. М., 1973). При описании клеточных проекций опирались на предложенную нами ранее классификацию формы ассимиляционных клеток для листьев злаков (Зверева, 2009, 2011). Выделяли простые (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные формы проекций (отличающиеся разветвленностью оболочек). Клетки сложной формы, в свою очередь, подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (имеющие многочисленные выросты округлых или овальных очертаний). Длина выростов лопастных клеток может быть меньше или приближаться к ширине (непосредственно лопастные клетки) или же значительно превышать ширину (дольчатые клетки).

Полученные количественные данные обработаны статистически общепринятыми методами (Шмидт, 1984). Приведённые различия достоверны.

### Результаты исследований и обсуждение

Поперечное сечение хвои *Pinus sylvestris* имеет полукруглую форму, с плоской верхней стороной и двумя проводящими пучками в центре. Эндодерма отчетливо выражена. Защитный покров представлен толстостенной эпидермой и гиподермой. Устьица крупные и сильно погруженные.

У сосны из ленточного бора хвоя более толстая, она превосходит таковую из Новосибирской области на 10–12 % как в длину, так и в ширину. На поперечных срезах эпидермальные клетки крупнее, в основном это происходит за счет сильного утолщения наружной стенки (табл. 1). Под эпидермой расположена более крупная гиподерма, состоящая из одного, реже – двух слоёв склерофицированных клеток. Длина устьиц на парадермальных срезах у сосны кулундинской больше. Различий по размерам клеток эндодермы не наблюдалось.

Таблица 1

Размеры клеток эпидермы и эндодермы в хвое *Pinus sylvestris* в Приобской лесостепи (I) и Кулундинской степи (II), мкм

Местообитание	Длина устьиц на парадермальных срезах	Толщина на поперечном срезе		Размеры клеток эндодермы		
		эпидермы	наружной стенки эпидермы	Длина	Ширина	Толщина
I	59,0 ± 1,38	18,9 ± 2,04	6,9 ± 1,95	103,3 ± 8,40	41,2 ± 2,40	24,7 ± 0,81
II	64,8 ± 0,97	22,7 ± 0,52	11,9 ± 0,38	99,5 ± 9,79	41,4 ± 0,92	28,1 ± 1,54

Примеч.: длина измерялась на тангентальных срезах, ширина и толщина – на поперечных срезах.

Между гиподермой и эндодермой по малому радиусу поперечного сечения хвои располагается 2–3, изредка 4 слоя хлоренхимы. У сосны из Кулундинской степи чаще встречается 3 слоя ассимиляционных клеток. Мезофилл хвои сосны обыкновенной складчатый и на поперечных сечениях состо-

ит из клеток, образующих складки и выступы. По своим очертаниям это сложные формы, преимущественно дольчатые и дольчато-лопастные. При этом у клеток, расположенных под эпидермой, выделяются плотно сомкнутые палисадообразные выступы в периферической части. У сосны из Приобской лесостепи их обычно 2–3, изредка 4. У кулундинского подвида сосны обыкновенной более часто встречаются клетки с тремя выступами, обращёнными к эпидерме. Глубина их рассечённости больше, и выше отношение длины выступов к ширине, что свидетельствует о более выраженных чертах палисадности (табл. 2).

Таблица 2

Размеры складок в клетках мезофилла на поперечном срезе хвои у *Pinus silvestris* в Приобской лесостепи (I) и Кулундинской степи (II), мкм

Местообитание	Клетки у эпидермы (первый ряд)		Клетки у эндодермы (первый ряд)	
	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы	Глубина рассечения со стороны эндодермы	Ширина выступов у эндодермы
I	22,5 ± 1,08	15,3 ± 0,57	13,5 ± 0,91	16,8 ± 1,13
II	28,4 ± 1,37	16,4 ± 0,65	21,2 ± 0,83	20,2 ± 0,97

Клетки последующих слоёв имеют в основном лопастные очертания с менее глубокими, но более широкими и равномерными выступами. Ассимиляционные клетки, опирающиеся на эндодерму, также весьма разнообразны по форме, отличаются крупными складками, их рассечённость больше у сосны кулундинской.

В целом, по своим размерам клетки мезофилла хвои у сосны кулундинской достоверно более широкие и толстые (табл. 3). Их толщина измерялась на радиальных сечениях, на которых у сосны обыкновенной клетки складчатого мезофилла в подавляющем большинстве имеют вытянутые овально-прямоугольные проекции. Соприкасаясь друг с другом, они протягиваются от эпидермы к эндодерме.

Таблица 3

Размеры клеток хлоренхимы хвои у *Pinus silvestris* в разных местообитаниях

Местообитание	Размеры клеток хлоренхимы, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
Первый ряд у эпидермы			
Приобская лесостепь	61,0 ± 2,84	33,1 ± 1,80	17,9 ± 0,68
Кулундинская степь	65,0 ± 2,45	42,4 ± 3,56	22,3 ± 0,98
Первый ряд у эндодермы			
Приобская лесостепь	78,7 ± 3,21	43,6 ± 1,85	25,6 ± 0,68
Кулундинская степь	69,1 ± 4,54	56,3 ± 2,32	29,3 ± 0,97

Примеч.: высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

В хвое сосны кулундинской радиальные контуры ассимиляционных клеток шире. Это обусловлено тем, что наряду с простыми вытянутыми конфигурациями достаточно часто встречаются более широкие полусложные формы с одной или двумя выемками на противоположных коротких сторонах (выемчатые) или с узкой складкой на одном конце (полуячеистые). Глубина рассечения полуячеистых клеток по отношению к их высоте составила 30–34 %, что чуть меньше их рассечённости в поперечном направлении (38–44 %) (табл. 4). От эпидермы к эндодерме радиальные сечения клеток удлиняются и становятся более широкими.

Ранее нами было показано, что мезофилл хвои у двуххвойных сосен в подавляющем большинстве состоит из плоских складчатых клеток, у пятихвойных сосен форма клеток хлоренхимы часто более сложная, в ней сочетается складчатость в поперечном направлении и разная степень выраженности ячеистости – в радиальном (Зверева, 2014). У кулундинского подвида сосны обыкновенной наряду с широким присутствием плоских складчатых клеток достаточно велико участие и более сложных

Таблица 4

Размеры ассимиляционных клеток и их складок на радиальных срезах хвои у *Pinus silvestris* в Кулундинской степи, мкм

Форма проекций	Размеры клеток		Размеры складок	
	Длина	Ширина	Глубина рассечения со стороны эпидермы	Ширина выступов у эпидермы
Первый ряд у эпидермы				
Простая	56,3 ± 2,77	18,9 ± 0,57	Нет	Нет
Выямчатая	53,4 ± 6,95	26,7 ± 0,95	7,2 ± 0,55	9,8 ± 0,85
Полуячеистая	58,5 ± 2,87	27,9 ± 1,47	19,7 ± 1,45	12,5 ± 0,84
Ячеистая	58,1 ± 2,55	27,8 ± 1,02	4,3 ± 0,20	13,4 ± 0,63
Первый ряд у эндодермы				
Простая	61,1 ± 3,12	25,9 ± 0,53	Нет	Нет
Выямчатая	60,8 ± 4,14	32,9 ± 2,54	6,3 ± 0,51	13,9 ± 0,38
Полуячеистая	55,1 ± 1,19	30,1 ± 1,18	16,9 ± 1,62	13,0 ± 0,80
Ячеистая	55,9 ± 2,50	33,4 ± 2,64	6,7 ± 0,54	15,9 ± 0,57

Примеч.: нет – отсутствие рассечения в этой части клеток.

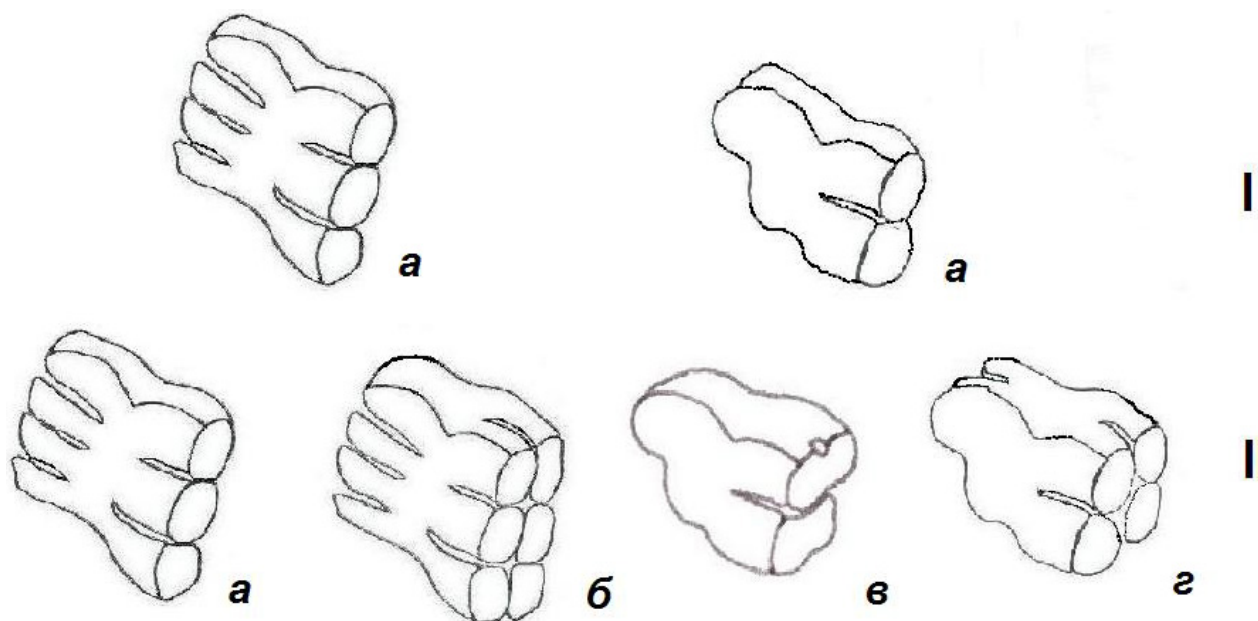


Рис. Основные формы ассимиляционных клеток у эпидермы хвои *Pinus silvestris* из разных местообитаний: I – Приобская лесостепь; II – Кулундинская степь. Клетки: а – плоские складчатые; б – складчато-полуячеистые; в – складчато-выямчатые; з – складчато-ячеистые.

пространственных форм, в первую очередь, складчато-выямчатых и складчато-полуячеистых (рис.). Доля складчато-ячеистых клеток незначительна.

Таким образом, у сосны, произрастающей в неблагоприятных условиях Кулундинской степи, хвоя утолщенная, с более толстой эпидермой и гиподермой и более выраженными чертами палисадности ассимиляционных клеток, опирающихся на гиподерму. В мезофилле значительно участие клеток более сложных пространственных форм, что приводит к увеличению их поверхности и способствует усилению метаболизма.

#### ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И. Почвы Алтайского края. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 382 с.

Герасимов И. П., Иванова Е. Н. Процесс континентального соленакопления в почвах, породах, подземных водах и озерах Кулундинской степи (Западная Сибирь) // Труды Почвенного института им. В. В. Докучаева. – 1934. – Т. 9. – С. 101–136.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.

Шиманюк А. П. Дендрология. Изд. 2-е, доп. – М.: Лесная промышленность, 1974. – 264 с.

Зацепина К. Г., Тараканов В. В., Кальченко Л. И., Экарт А. К., Ларионова А. Я. Дифференциация популяций сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края, выявленная с применением маркеров различной природы // Сиб. лесной журн., 2016. – № 5. – С. 21–32.

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. 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.

Каблова Н. Ю., Татаринцев Л. М., Татаринцев В. Л. Особенности соленакопления в почвах Кулундинской степи // Вестник Алтайск. аграрного гос. ун-та, 2003. – № 4. – С. 60–62.

Крашенинников Ф. Н. Лекции по анатомии растений. – М. – Л.: Гос. изд-во биол. и медицинск. лит-ры, 1937. – 446 с.

Милютин Л. И., Новикова Т. Н., Тараканов В. В., Тихонова И. В. Сосна степных и лесостепных боров Сибири. – Новосибирск: Гео, 2013. – 127 с.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. – Минск: Наука и техника, 1986. – 143 с.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). – М.: Наука, 1964. – 189 с.

Селяков С. Н. Засолённость почв Кулунды // Кулундинская степь и вопросы её мелиорации. – Новосибирск: Наука, 1972. – С. 110–134.

Стрелковский А. Н. Экологические и морфологические особенности сосны обыкновенной на юге Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2005. – 18 с.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. – Л.: Гослесбумиздат, 1934. – 614 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2. – М.: Мир, 1980. – 558 с.

Sutherland M. A microscopical study of the structure of the leaves of the genus *Pinus* // Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand, 1934. – Vol. 63. – P. 517–568.