

УДК 582.4/9-18

Структурные адаптации ассимиляционной ткани генеративных органов фестукоидных злаков

Structural adaptation of the assimilation tissue of the generative organs of festucoid grasses

Зверева Г. К.^{1,2}

Zvereva G. K.^{1,2}

¹ ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный педагогический университет», г. Новосибирск, Россия. E-mail: labsp@ngs.ru

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, п. Краснообск, Новосибирская область, Россия

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

Реферат. Структура хлоренхимы и трёхмерные формы ассимиляционных клеток колосковых и цветковых чешуй изучены на примере 24 видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и строению мезофилла листьев. Показано, что структурные адаптации хлоренхимы чешуй фестукоидных злаков направлены на уменьшение роли палисадной ткани и возрастания доли клеток, образующих губчатую паренхиму. Более выражены черты теневой структуры ассимиляционной ткани в цветковых чешуях. При сопоставлении с листьями в колосковых и цветковых чешуях отмечается усложнение пространственных форм ассимиляционных клеток, что является структурной основой интенсивного метаболизма во время цветения и плодоношения.

Summary. The structure of chlorenchyma and three-dimensional forms of assimilative cells in glumes, lemmas and paleae were studied on the example of 24 species of festucoid grasses, differing in ecological features and the structure of leaf mesophyll. It is shown that the structural adaptations of the chlorenchyma of spikelets of festucoid grasses are directed on role reduction of palisade tissue and increases of the proportion of cells forming the spongy parenchyma. The features of the shadow structure of assimilation tissue are more expressed in the flower glumes. When compared with leaves in glumes and flower glumes are noticed the increasing complexity of spatial forms of assimilative cells, which is the structural basis of intensive metabolism during flowering and fruiting.

Введение

В колосках злаков имеется хлорофиллсодержащая паренхима, поэтому они участвуют в фотосинтетической деятельности растений. Так, считается, что колос играет важную роль в обеспечении ассимилятов для зерна пшеницы (Sanchez-Bragado et al., 2016). В частности, показана более высокая ферментативная и фотосинтетическая активность колосковых чешуй пшеницы во время созревания зерна по сравнению с флаговым листом (Singal et al., 1986; Kong et al., 2015). Вклад фотосинтезирующих элементов генеративных органов злаков в формирование урожая особенно возрастает, начиная с фазы колошения (Тарчевский и др., 1973; Akiyama, Takeda, 1975 и др.), и в период налива зерна он составляет у ячменя 21–36 %, у яровой мягкой пшеницы – 12 %, а у овса – 41 % (Нальборчик, 1983; Насыров, 1986; Корниенко, 1990). При этом в отличие от листьев и стебля фотосинтез колоса почти не подвержен полуденной депрессии (Тарчевский, 1972). На примере ячменя и твердой пшеницы показано, что интенсивность газообмена углекислого газа в колосе выше, чем во флаговом листе (Bort et al., 1996).

Известно, что вдоль колосковых и цветковых чешуй протягиваются тяжи хлоренхимы, а регуляция их водного режима во многом обусловлена наличием гидроцитной ткани (Александров, Александрова, 1940 а, б). При этом ассимиляционную ткань чешуй у хлебных злаков описывали как рыхлую губчатую (Bonnett, 1961; Сыбанбеков, 1965) или как складчатую паренхиму (Александров, Александрова, 1940 а, б).

Нами рассмотрены особенности строения фотосинтетической паренхимы колосковых и цветковых чешуй у фестукоидных злаков (Зверева, 2012; 2016; Зверева, 2017 а, б). Задачей настоящей работы было выявление отличительных особенностей и структурных адаптаций ассимиляционной ткани генеративных органов фестукоидных злаков.

Методы исследования

Структура хлоренхимы и трёхмерные формы ассимиляционных клеток колосковых и цветковых чешуй изучены у 24 видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и строению мезофилла листьев (табл). Исследовалось анатомическое строение средней части чешуй из средней части колоса или метёлки злаков, находящихся в состоянии колошения-начала цветения. У *Hordeum jubatum*, *H. sativum*, *Secale cereale* и *Stipa pennata* рассмотрено также строение хлоренхимы средних участков остей нижних цветковых чешуй.

Таблица

Изученные виды фестукоидных злаков

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. (нкч), <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steudel) Fern. (нкч)
Гигромезофиты	<i>Melica nutans</i> L. (нцч), <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv. (нкч), <i>Poa sibirica</i> Roshev. (вцч)
Мезофиты	<i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub (вкч), <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv. (нкч), <i>Dactylis glomerata</i> L. (нцч), <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski (нкч), <i>Festuca pratensis</i> Hudson (вкч), <i>Hordeum jubatum</i> L. (вцч, онцч), <i>Milium effusum</i> L. (нкч), <i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4, нкч), <i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80, нкч, онцч), <i>Secale cereale</i> L. (сорт Крупнозерная, нкч, онцч), <i>Triticum aestivum</i> L. (сорт Новосибирская 89, нкч)
Ксеромезофиты	<i>Lolium perenne</i> L. (нкч), <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten (нкч), <i>Poa angustifolia</i> L. (вцч)
Ксерофиты	<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski (нцч), <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (вкч), <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fischer) Nevski (нкч), <i>Puccinellia tenuissima</i> Litv. ex Krecz. (вцч), <i>Stipa pennata</i> L. (нкч, онцч)

Примеч.: чешуя: нкч – нижняя колосковая; вкч – верхняя колосковая; нцч – нижняя цветковая; вцч – верхняя цветковая. онцч – ость нижней цветковой чешуи.

Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах чешуй, фиксированных в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). При характеристике ассимиляционной ткани будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы клеток мезофилла и схему их расположения в листовом пространстве злаков (Зверева, 2009). Выделяли простые (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок) проекции ассимиляционных клеток. Сложные формы подразделялись на ячеистые (состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (с многочисленными округлыми или овальными выростами). Лопастные проекции проявляются на поперечных сечениях, ячеистые клетки размещены вдоль органа и образуют две группы, из которых клетки первой группы ориентированы секциями перпендикулярно поверхности органа и приближаются к палисадной паренхиме, а ячеистые клетки второй группы, расположенные своими эллипсоидными звеньями параллельно эпидерме, близки к губчатой ткани. Клетки сложных форм могут быть плоскими, если сложные контуры имеются только в одном направлении, и пространственно сложными, если они обнаруживаются в двух или даже трех направлениях, среди них наиболее часто встречаются дважды сложные ячеисто-лопастные.

Результаты исследований и обсуждение

Для колосковых и цветковых чешуй рассматриваемых видов злаков характерно достаточно мощное развитие наружной эпидермы, у которой толщина наружных стенок по отношению к высоте эпидермальных клеток на поперечных срезах составляет 23–56 %.

У большинства видов под наружной эпидермой в 1–2 слоя прерывистой полосой или в виде островков протягивается гидроцитная ткань, состоящая из склерофицированных клеток, которая, как считается, принимает участие в регуляции водного баланса чешуй (Александров, Александрова, 1940 б). При этом она практически отсутствует в колосковых чешуях *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne* и *Phleum phleoides* и особенно сильно, до 3–4 слоёв, развита у ксерофитов *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea*. В цветковых чешуях эта ткань более мощная у *Melica nutans*, *Achnatherum splendens* и *Puccinellia tenuissima*.

Внутреннюю часть колосковых и цветковых чешуй занимает ассимиляционная паренхима. Она менее многослойна по сравнению с листовыми пластинками и в основном составляет 2–4 слоя в области проводящих пучков, а в краевых частях часто протягивается в 1–2 слоя. В колосковых чешуях *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne* и *Phleum phleoides* мощность хлоренхимы может достигать до 5–7 рядов клеток.

Клетки фотосинтетической паренхимы располагаются рядами вдоль чешуи и в подавляющем большинстве имеют вытянутые формы, раскрывающиеся на продольных сечениях. Так, на парадермальных срезах колосковых чешуй *Alopecurus aequalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Hierochloa odorata*, *Milium effusum*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata* наблюдается сильная дифференциация проекций по размерам и конфигурации, при которой ряды удлинённых или более коротких клеток с прямыми или чуть волнистыми стенками чередуются с рядами слабо или хорошо выраженных ячеистых клеток второй группы. Немногочисленные ячеистые клетки первой группы выделяются у *Phleum phleoides*.

У многих видов растений наблюдается чередование рядов ячеистых клеток первой и второй групп, по разному ориентированных своими секциями к эпидерме. У *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* особенно широко представлены проявляющиеся на продольных боковых срезах и выполняющие функцию палисадной ткани ячеистые клетки первой группы с многочисленными секциями (до 10–20). Ряды ячеистых клеток второй группы, среди которых также велика доля многосекционных, более редки у *Agropyron cristatum* и *Lolium perenne* по сравнению с *Psathyrostachys juncea* и *Elytrigia repens*. Дважды сложные ячеисто-лопастные формы, в которых сочетаются лопастные или губчато-лопастные проекции в поперечнике со сложными ячеистыми конфигурациями в продольном направлении, более часто проявляются у хлебных злаков, а также *Bromopsis inermis* и *Lolium perenne*.

Под наружной эпидермой цветковых чешуй ассимиляционные клетки своими основными вытянутыми формами раскрываются на парадермальных сечениях, что свидетельствует о сильном развитии губчатой ткани и выраженных теневых чертах в организации хлоренхимы. Так, ассимиляционные клетки *Achnatherum splendens* имеют в основном ровные или чуть волнистые стенки до образования слабо ячеистых форм, у *Dactylis glomerata*, *Melica nutans* и видов рода *Poa* их проекции более разнообразны: от простых вытянутых очертаний до сложных ячеистых форм второй группы. В хлоренхиме *Dactylis glomerata* и *Poa angustifolia* также присутствуют отдельные ряды из слабо ячеистых и ячеисто-губчатых конфигураций первой группы, выполняющих роль палисадной паренхимы. В хлоренхиме верхних цветковых чешуй *Hordeum jubatum* и *Puccinellia tenuissima* более всего мелких ячеистых клеток второй группы.

У одних и тех же видов злаков проекции ассимиляционных клеток на поперечных срезах чешуй в основном более мелкие по сравнению с листовыми пластинками, преимущественно за счет сокращения высоты в 1,2–3,1 раза. При этом в колосковых чешуях большинства видов злаков возрастает доля клеток, обращенных своими наибольшими сторонами к поверхности чешуй и выполняющих функцию губчатой ткани. Особенно заметное уменьшение роли столбчатой паренхимы отмечалось в чешуях *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca pratensis*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata*. Для цветковых чешуй фестукоидных злаков характерна теневая организация хлоренхимы. Например, в мезофилле листовых пластинок *Achnatherum splendens*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica* и *Puccinellia tenuissima* преобладают палисадообразные формы с обеих сторон листа. В цветковых чешуях этих злаков клетки своими наибольшими проекциями обращены к эпидерме и тем самым образуют губчатую ткань.

Уменьшение слойности хлорофиллоносной паренхимы и усиление теневых черт в её организации в колосковых и, особенно, цветковых чешуях сопровождается усложнением пространственных

форм ассимиляционных клеток по сравнению с листьями. У злаков, мезофилл листьев которых состоит преимущественно из клеток простых контуров, в элементах генеративных органов резко увеличивается участие разных вариантов ячеистых форм. Это прослеживается на примере *Alopecurus aequalis*, *Achnatherum splendens*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloe odorata*, *Festuca pratensis*, *Melica nutans*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica*, *Puccinellia tenuissima*. У злаков с многочисленными и хорошо выраженными ячеистыми клетками в мезофилле листьев наблюдается в основном дальнейшее усложнение их пространственных форм в чешуях до образования многосекционных и дважды ячеисто-лопастных клеток, имеющих лопастные очертания в поперечнике и ячеистые конфигурации вдоль чешуи. Подобное можно отметить в колосковых чешуях *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Psathyrostachys juncea*, *Avena sativa*, *Hordeum sativum*, *Secale cereale* и *Triticum aestivum*.

Исследование строения хлоренхимы в осях нижних цветковых чешуй *Hordeum jubatum*, *H. sativum*, *Secale cereale* и *Stipa pennata* выявило как упрощение, так и сохранение и даже некоторое усложнение структуры хлоренхимы по сравнению с их листьями.

Таким образом, структурные адаптации хлоренхимы колосковых и цветковых чешуй фестокоидных злаков направлены на уменьшение роли палисадной ткани и возрастания доли клеток, образующих губчатую паренхиму, что, вероятно, частично обусловлено развитием склерофицированной наружной эпидермы и гидроцитной ткани. Более выражены черты теневой структуры хлоренхимы в цветковых чешуях, поэтому в организации ассимиляционной ткани здесь не выявляются экологические различия между злаками разных экологических групп по сравнению с их листовыми пластинками. При сопоставлении с листьями в колосковых и цветковых чешуях отмечается усложнение трёхмерных форм ассимиляционных клеток, что является структурной основой интенсивного метаболизма во время цветения и плодоношения. В целом, пространственная организация хлоренхимы генеративных органов фестокоидных злаков соответствует повышенной их жизнедеятельности.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Александрова О. Г.** О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы // Докл. АН СССР, 1940а. – Т. 27, № 5. – С. 493–496.
- Александров В. Г., Александрова О. Г.** Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // Докл. АН СССР, 1940б. – Т. 27, № 5. – С. 497–500.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Зверева Г. К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
- Зверева Г. К.** Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков // Вестник Алтайск. гос. аграрного ун-та, 2012. – № 10 (96). – С. 65–69.
- Зверева Г. К.** Структурная организация хлоренхимы остей колоса у фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Уч. зап. ЗабГУ, 2016. – № 1 (66). – С. 80–86.
- Зверева Г. К.** Строение хлоренхимы колосковых чешуй у дикорастущих фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Раст. мир Азиатской России, 2017а. – № 2 (26). – С. 10–18.
- Зверева Г. К.** Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестокоидных злаков (*Poaceae*) // Уч. зап. ЗабГУ, 2017б. – Т. 12. № 1. – С. 72–79.
- Корниенко А. В.** Фотосинтетическая деятельность и урожайность ячменя при разном уровне плодородия почвы: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. – М., 1990. – 24 с.
- Нальборчик Э.** Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая зерна злаков // Вопросы селекции и генетики зерновых культур. – М., 1983. – С. 224–230.
- Насыров Ю. С.** Генетическая модификация углеродного обмена: Перспективы повышения продуктивности растений // Журн. всесоюз. химическ. общ-ва им. Д. И. Менделеева, 1986. – Т. 31, № 6. – С. 583–588.
- Сыбанбеков К. Ж.** К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 12. – С. 1673–1685.
- Тарчевский И. А.** Фотосинтез различных органов пшеницы и отток из них ассимилятов // Тез. докл. Всесоюз. семинара «Физиол.-биохим. процессы, определяющие величину и качество урожая у пшеницы и др. колосовых злаков». – Казань, 1972. – С. 5–7.

Тарчевский И. А., Иванова А. П., Биктемиров У. А. К вопросу о передвижении ассимилятов у пшеницы и влиянии минерального питания на этот процесс // Тр. Биол.-почв. ин-та, 1973. – Т. 29 (123). – С. 174–175.

Akiyama T., Takeda T. Studies on dry matter production in corn plant: Relation between the rate of leaf photosynthesis and dry matter production // Proc. Crop. Sci. Jap., 1975. – Vol. 44, N. 3. – P. 269–274.

Bonnett O. T. The oat plant: its histology and development // Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin, 1961. – Vol. 672. – P. 1 – 112.

Bort J., Brown R. H., Araus J. L. Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals // Journal of Experimental Botany, 1996. – Vol. 47, N. 303. – P. 1567–1575.

Kong L., Sun M., Xie Y., Wang F., Zhao Z. Photochemical and antioxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat // Front. Plant Sci., 2015. – Vol. 6. – Article 358.

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.

Sanchez-Bragado R., Molero G., Reynolds M. P., Araus J. L. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation // Exp. Bot., 2016. – Vol. 67, N.9. –P. 2787–2798.

Singal H. B., Sheoran I. S., Singh R. In vitro enzyme activities and products of ¹⁴CO₂ assimilation in flag leaf and ear parts of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Photosynth. Res., 1986. –Vol. 8, N. 2. – P. 113–122.