

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ (PINACEAE)

Изучена клеточная структура мезофилла хвои у *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*, предложены схемы расположения мезофильных клеток в пространстве их листьев. Показано, что структурную основу мезофилла *Larix sibirica* образуют три группы ассимиляционных клеток сложной формы, которые своими наибольшими поверхностями располагаются во взаимно перпендикулярных направлениях. Первые две группы представлены ячеистыми клетками, их секции расположены вдоль листа, но перпендикулярно друг другу. Третья группа клеток, названная нами срединными, наибольшими очертаниями выделяется на поперечных срезах. Мезофилл хвои *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* представлен только срединными клетками, сложной формы со складками и выступами у первого вида и простыми – у второго вида. Выделены две структурные группы мезофилла у изученных видов хвойных: срединная и смешанная. Обращено внимание на сопряженность эколого-физиологических показателей и структурных особенностей мезофилла хвои.

Ключевые слова: Pinaceae; складчатый мезофилл; ячеистые клетки; лопастные клетки; дольчатые клетки; структурная организация мезофилла.

Клеточная организация мезофилла листьев во многом определяет функциональные особенности растений. Считается, что листья хвойных более однообразны по структуре по сравнению с покрытосеменными, при этом у ряда родов в паренхиме различают палисадную и губчатую ткани, а для представителей рода *Pinus* L. характерно наличие складчатого мезофилла [1–4]. В последнее время при изучении мезоструктуры листьев хвойных обращают внимание на видовое разнообразие форм ассимиляционных клеток [5, 6]. Вместе с тем практически неизвестно, каковы особенности их расположения в пространстве листа, т.к. наши представления о структуре мезофилла хвои опираются преимущественно на поперечные срезы.

Задачей данной работы было дать сравнительно-анатомическую характеристику пространственной организации мезофилла хвои у *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*, отличающихся своеобразием клеточных форм.

Объекты и методы исследования

Структура мезофилла листьев хвойных изучалась на примере двухлетней хвои *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L., у *Larix sibirica* Ledeb. анализировались листья побегов текущего года. Хвоя отбиралась в начале августа, в нижней трети кроны у пяти деревьев каждого вида на посадках растений в возрасте 35–37 лет в дендропарке п. Краснообск Новосибирской области.

Анатомическое строение мезофилла исследовалось в средней части хвои на поперечных, продольных и радиальных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда листьев. Конфигурация клеток рассматривалась также на мацерированных давленных препаратах [7]. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм).

Среди клеток мезофилла по форме проекций выделялись простые (клетки вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные клетки (отличающиеся разветвленностью оболочек), последние, в свою очередь, подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки и соединенные между собой узкими мостиками) и лопастные (имеющие многочисленные выросты округлых или овальных очертаний) [8–10]. Длина

выростов лопастных клеток может быть меньше, или приближаться к ширине (непосредственно лопастные клетки), или же значительно превышать ширину (дольчатые клетки). При этом возможны промежуточные формы сложных клеток.

Результаты и их обсуждение

У изученных видов хвойных листья игловидные и одножилковые, в связи с чем расположение клеток мезофилла во многом ориентировано по радиусам от эндодермы к эпидерме.

Мезофилл листьев *Picea obovata* сложен из крупных простых клеток, при этом на поперечных срезах у эпидермы они имеют удлиненные или изодиаметрические формы, в основном с прямыми стенками, а в глубине листа можно наблюдать у них слабоизвилистые губчатые очертания (см. рис. 1). Единично у эпидермы встречаются слабоячеистые клетки. На радиальных срезах все клетки мезофилла выглядят как система соприкасающихся цилиндров, расположенных от эндодермы к эпидерме, при этом их ширина в основном немного уменьшается.

На поперечных срезах хвои *Pinus sylvestris* наблюдается широкое развитие так называемых складчатых клеток мезофилла с оболочками, образующими складки и выступы, направленные в полость клетки. По нашему мнению, это сложные клетки преимущественно дольчатых и дольчато-лопастных форм (см. рис. 2). При этом у клеток, расположенных под эпидермой, имеется особенно выраженная рассеченность, так что на парадермальных срезах их проекции представлены достаточно близкими по размерам овалами и окружностями. Своей наибольшей поверхностью сложные формы клеток раскрыты на поперечных срезах, на радиальных, как и у *Picea obovata*, они имеют форму прямоугольников, но более узких, которые, соединяясь друг с другом, протягиваются от эндодермы до эпидермы.

В хвое *Larix sibirica* клетки мезофилла представлены преимущественно сложными формами (см. рис. 3). На поперечных срезах около эндодермы в 1–3 слоя расположены крупные клетки весьма разнообразных очертаний от губчатых до дольчато-лопастных и дольчатых. При этом они более длинные в области большей оси листа. На радиальных и тангентальных срезах эти клетки имеют вытянутую палочкообразную форму.

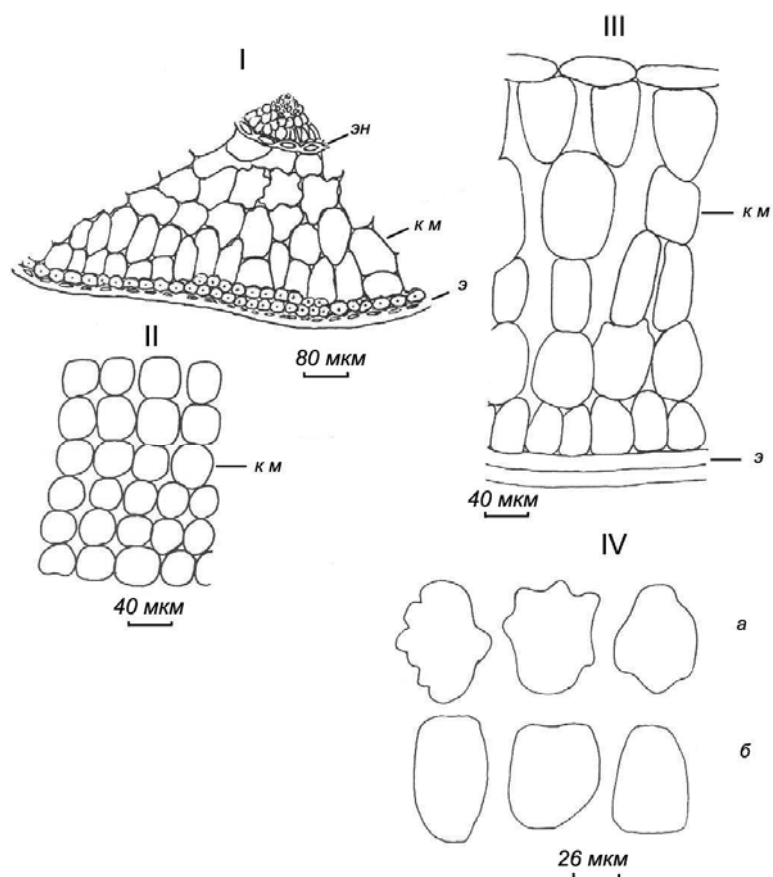


Рис. 1. Строение мезофилла хвой *Picea obovata*. Срез: I – поперечный; II – парадермальный; III – радиальный. IV – проекции срединных клеток на поперечном (а) и радиальном (б) срезах. КМ – клетки мезофилла; э – эпидерма; эн – эндодерма

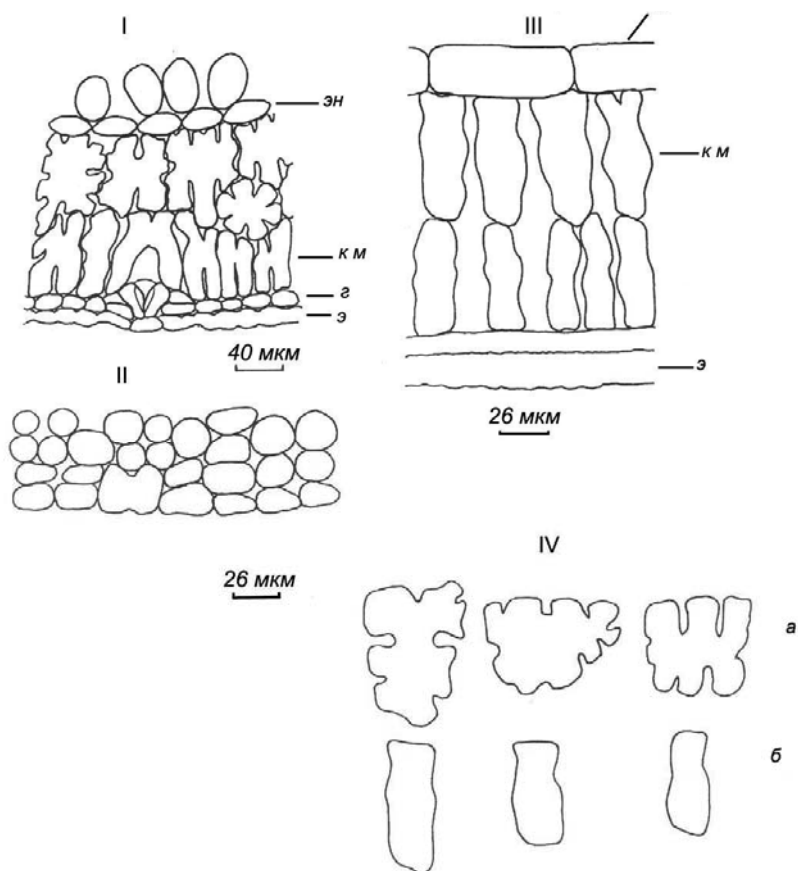


Рис. 2. Анатомическое строение хлоренхимы хвой *Pinus sylvestris*: г – гиподерма (остальные обозначения см. на рис. 1)

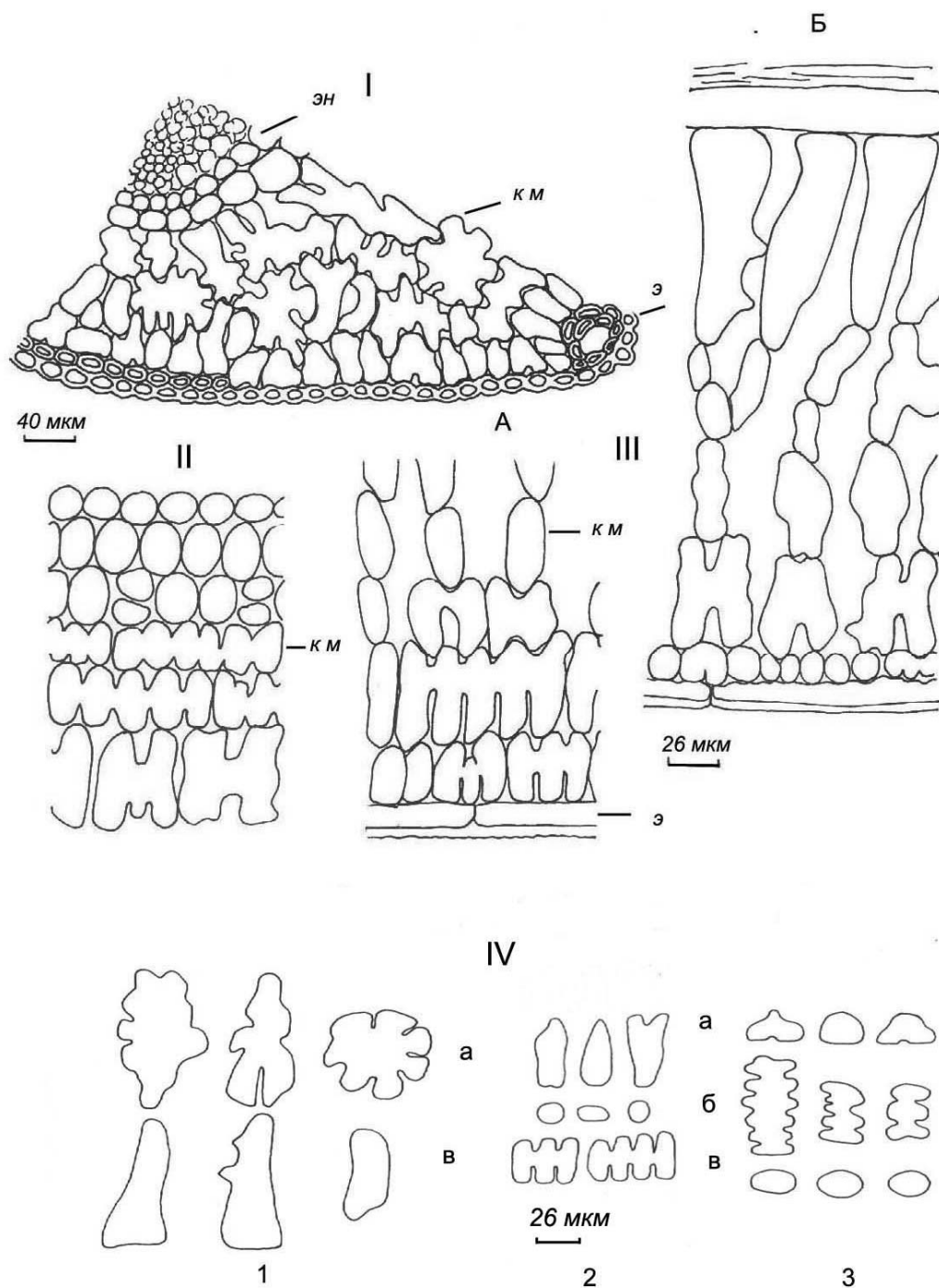


Рис. 3. Строение ассимиляционной ткани хвой *Larix sibirica*. Расположение ячеистых клеток у эпидермы: I, II А – первой группы; III Б – второй группы. IV – проекции ассимиляционных клеток на поперечном (а), парадермальном (б) и радиальном (в) срезах. Клетки: 1 – срединные; 2 – ячеистые первой группы; 3 – ячеистые второй группы (остальные обозначения см. на рис. 1)

Ассимиляционные клетки, находящиеся у эпидермы, можно разделить на две группы. Первая группа представлена ячеистыми клетками, расположенными вдоль листа и ориентированными перпендикулярно к эпидерме. Вторая группа клеток – это те же ячеистые клетки, своими секциями они также протягиваются вдоль хвои, но ориентированы параллельно эпидерме и перпендикулярно к первой группе клеток.

Клетки обеих групп располагаются в 1–2, иногда 3 ряда и имеют многочисленные ячейки, число которых изменяется от 2 до 15 и может быть больше. В

этом случае ассимиляционные клетки, примыкающие к эпидерме, характеризуются хорошо выраженными секциями с достаточно узкими мостиками, а клетки внутренних слоев отличаются более разнообразными ячеисто-губчатыми и губчатыми очертаниями. Клетки первой группы чаще встречаются в области длинной оси поперечного сечения листа, а клетки второй группы более многочисленны в области короткого радиуса, хотя возможно и чередование их рядов у эпидермы.

Таким образом, мезофилл хвой *Larix sibirica* имеет более сложное строение по сравнению с предыдущими

видами, его основу составляют три группы клеток сложной формы, расположенные своими наибольшими поверхностями в трех взаимно перпендикулярных направлениях (рис. 4). Две группы представлены ячеистыми клетками, они располагаются вдоль хвои, но перпендикулярно друг другу, третья группа клеток своими наибольшими проекциями раскрывается на поперечных срезах, что во многом напоминает пространственную организацию мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков [11]. В связи с этим тре-

тью группу клеток, так же как и у злаков, можно называть срединными клетками.

Согласно предложенной терминологии можно сказать, что мезофилл хвои *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* состоит практически только из одного типа клеток – срединных, протягивающихся от эндодермы к эпидерме, сложной формы у первого вида и в подавляющем большинстве простой у второго. Сопоставление их размеров показало, что они более тонкие и вытянутые у сосны по сравнению с елью (табл. 1).

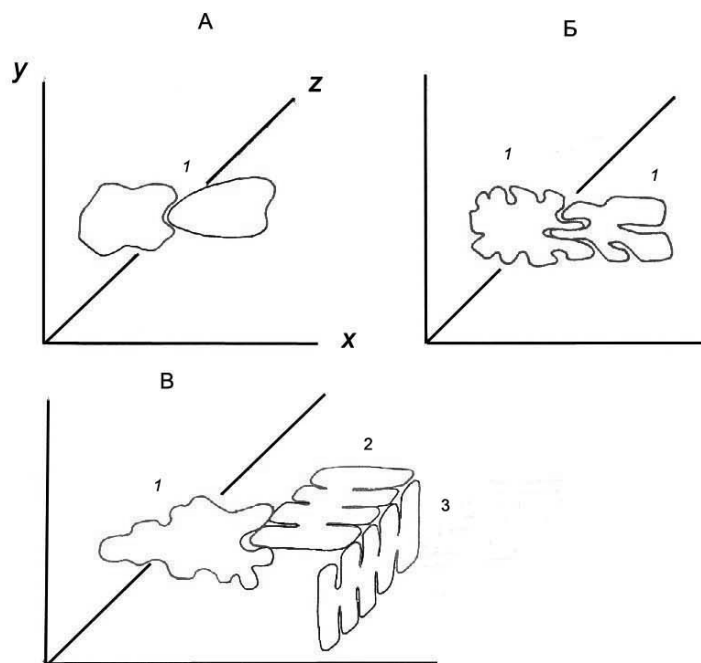


Рис. 4. Схема расположения сложных клеток в листьях хвойных растений: А – *Picea obovata*; Б – *Pinus sylvestris*; В – *Larix sibirica*. 1 – срединные клетки; ячеистые клетки: 2 – первой группы; 3 – второй группы. Оси: ОХ – ширина листа; ОУ – толщина листа; ОZ – длина листа

Размеры срединных клеток мезофилла листьев хвойных растений, мкм

Таблица 1

Показатель	<i>Picea obovata</i>	<i>Pinus sylvestris</i>		<i>Larix sibirica</i>	
		по длинному радиусу	по короткому радиусу	по длинному радиусу	по короткому радиусу
Первый ряд у эндодермы					
Высота	69,1±5,29	68,1±5,66	78,7±3,21	103,8±4,79	67,0±4,06
Ширина	62,0±3,24	50,9±4,01	43,6±1,85	40,0±2,42	25,2±1,05
Толщина	46,3±3,29	40,9±5,92	33,1±1,80	29,9±1,40	25,9±1,70
Первый ряд у эпидермы					
Высота	46,4±1,80	46,3±2,84	61,0±2,84	—	—
Ширина	35,4±1,22	40,9±5,62	33,1±1,80	—	—
Толщина	34,0±1,65	18,2±0,85	17,9±0,68	—	—

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

Ассимиляционные клетки, опирающиеся на эпидерму, у *Picea obovata* отличаются крупными изодиаметрическими или округлыми проекциями, что в целом обуславливает черты мезоморфности и теневыносливости её хвои. У *Pinus sylvestris* они часто имеют ячеистые формы с небольшими округлыми или овальными проекциями на парадермальных срезах, что во многом сближает их отдельные выступы с палисадными клетками. Подобная организация мезофилла свидетельствует о выраженной гелио- и ксероморфности её хвоинок.

Мезофилл хвои *Larix sibirica* характеризуется более сложной структурой, состоящей из трех групп сложных клеток, своими наибольшими поверхностями ориентированными в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Срединные клетки сосредоточены преимущественно у эндодермы, среди изученных видов хвойных они наиболее тонкие и вытянутые. У эпидермы, чередуясь рядами, расположены две группы ячеистых клеток. Секции клеток отдельных рядов сильно различаются по размерам, но в среднем они крупнее у первой группы (табл. 2). Подобное расположение клеток мезофилла

является структурной основой для теневыносливости и сочетания гигро- и мезоморфных свойств. Выделим, что клеточная структура ассимиляционной ткани хвой *Larix sibirica* более близка к таковой для фестукоидных злаков увлажненных местообитаний. В то же время наличие

под эпидермой прерывистой гиподермы, которая, по мнению В.К. Василевской [12], может служить экраном для ассимилирующей ткани, вероятно, до некоторой степени защищает ячеистые клетки второй группы от избыточного солнечного освещения.

Т а б л и ц а 2

Размеры секций ячеистых клеток мезофилла хвой *Larix sibirica*, мкм

Ячеистые клетки у эпидермы	Размеры секций		
	Высота	Ширина	Толщина
Первая группа клеток	44,4±1,63	19,5±0,97	25,5±1,55
	20,0–70,1	15,0–28,4	19,0–35,1
Вторая группа клеток	28,6±3,42	15,3±1,07	19,3±1,35
	16,7–50,1	8,3–20,0	11,7–26,7

Примечание. Для первой группы клеток высота и ширина ячеек измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах. Для второй группы клеток высота и ширина измерялись на парадермальных срезах, толщина – на поперечных срезах.

Считается, что среди изученных видов растений наибольшим светолубием отличается *Larix sibirica*, наиболее теневынослива *Picea obovata*, а *Pinus sylvestris* занимает промежуточное положение [13]. Вместе с тем известно, что в молодом возрасте лиственница в отличие от сосны может выносить значительное затенение [14]. Многообразие форм и особенности расположения клеток хлоренхимы в хвое *Larix sibirica*, вероятно, также являются структурной основой её повышенной оводненности и более интенсивного расхода воды на транспирацию по сравнению с *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* [15]. Отметим, что лимитирование фотосинтеза у *Larix sibirica* связано в первую очередь с дефицитом влажности воздуха, а у *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* – с запасом влаги в почве, причем в условиях почвенной засухи у сосны наблюдается наименьшее снижение фотосинтетической продуктивности [16–17].

Таким образом, изучение пространственной организации мезофилла у *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* свидетельствует об упорядоченности расположения ассимиляционных клеток в их листьях. При этом для хвой *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* характерно более однообразное строение мезофилла, структур-

ная основа которого представлена только одной группой клеток – срединными, сложной формы со складками и выступами у первого вида и преимущественно простой – у второго. У *Larix sibirica* основу структуры мезофилла хвой образуют три группы сложных клеток (срединные и две группы ячеистых), ориентированные своими наибольшими поверхностями в пространстве листа во взаимно перпендикулярных направлениях. Поэтому у изученных видов хвойных можно выделить две структурные группы мезофилла: срединную и смешанную. К первой относится строение мезофилла хвой *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*, ко второй – *Larix sibirica*. Отметим, что при описании структуры хлоренхимы хвойных растений возможно использование классификации типов клеток мезофилла для фестукоидных злаков.

Эколого-физиологические особенности хвойных во многом зависят от разнообразия форм и групп клеток мезофилла и их расположения в пространстве листа, в том числе и относительно эпидермы. При характеристике ассимиляционного аппарата хвой необходимо учитывать наличие разных групп клеток, создающих основу мезофилла.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жуковский П. М. Ботаника. М.: Высшая школа, 1964. 668 с.
2. Александров В. Г. Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
3. Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 143 с.
4. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 2. 558 с.
5. Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
6. Загирова С. В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 11. С. 1795–1804.
7. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, № 2. P. 186–194.
8. Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Ботанический журнал. 1987. Т. 72, № 4. С. 535–541.
9. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 3. С. 467–480.
10. Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 7. С. 997–1011.
11. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
12. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.
13. Мелехов И. С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
14. Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
15. Копытова Л. Д., Осолков В. А., Янькова Л. С., Суворова Г. Г. Некоторые особенности водного режима древесных и травянистых видов в Прибайкалье // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 6. С. 884–893.
16. Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 9. С. 99–109.
17. Цельникер Ю. Л., Корзунин М. Д., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. и др. Модельный анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Предбайкалья // VI съезд физиологов России: Материалы докл. Сыктывкар, 2007. Ч. 3. С. 117–119.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 12 февраля 2010 г.