

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ЗЛАКОВ УВЛАЖНЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

Зверева Г.К.

Новосибирский гос. педагогический университет, г. Новосибирск

Анализ клеточного строения мезофилла листьев влаголюбивых злаков способствует более глубокому пониманию процессов их адаптации к условиям среды. Известно, что у теневыносливых злаков листовые пластинки отличаются рыхлым строением мезофилла (Николаевский, 1972 а). В последнее время у многих видов увлажненных лесов, сырых лугов и болот отмечено присутствие в мезофилле клеток сложной ячеистой формы (Зверева, 2007).

Задача данной работы – сравнительно-анатомическое изучение пространственной организации мезофилла листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний. Структура мезофилла листовых пластинок исследована у 11 видов растений сем. *Poaceae*, произрастающих в Западной Сибири и относящихся к двум экологическим группам – гигрофитам и гигромезофитам (табл. 1). Изучение анатомического строения проведено на поперечных и продольных срезах листовых пластинок, отобранных из средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения, и фиксированных в смеси Гаммалунда. Рассматривалась средняя часть листовой пластинки. У изученных видов злаков «фестукоидный» тип структуры листа (Николаевский, 1972 б).

Таблица 1

Изученные виды злаков (*Poaceae*) увлажненных местообитаний

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. (I)*, <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steudel) Fern. (I)
Гигромезофиты	<i>Alopecurus pratensis</i> L. (II), <i>Agrostis tenuis</i> Sibth. (I), <i>A. stolonifera</i> L. (I), <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin. (III), <i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar (III), <i>Hierochloe odorata</i> (L.) Beauv. (I), <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link (II), <i>Melica nutans</i> L. (III), <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. (I)

*Место сбора: I – Приобская лесостепь, Новосибирская область; II – Центральный Алтай, Республика Алтай; III – Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай.

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов злаков увлажненных местообитаний

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков
	адакси-альной	абакс-альной		
Гигрофиты				
<i>Alopecurus aequalis</i>	23,7±0,87	20,9±1,93	2,8±0,12	191,8±4,05
<i>Beckmannia syzigachne</i>	20,5±0,54	18,9±0,70	3,9±0,23	222,2±10,67
Гигромезофиты				
<i>Alopecurus pratensis</i>	31,6±1,04	28,9±0,87	4,5±0,23	293,8±7,11
<i>Agrostis tenuis</i>	19,2±0,47	18,1±0,42	2,3±0,18	143,9±4,61
<i>A. stolonifera</i>	20,9±0,92	20,0±0,78	2,2±0,61	142,8±3,02
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	21,2±1,12	22,0±1,05	3,4±0,32	224,3±9,58
<i>Festuca gigantea</i>	32,7±1,95	31,4±1,24	4,3±0,27	279,4±11,6
<i>Hierochloe odorata</i>	19,7±0,68	18,2±0,57	3,2±0,11	175,2±2,52
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	21,3±0,52	20,2±0,32	3,8±0,13	170,1±3,72
<i>Melica nutans</i>	16,7±0,43	15,7±1,50	4,4±0,22	78,9±2,29
<i>Trisetum sibiricum</i>	28,1±0,99	27,7±0,77	4,0±0,27	195,6±9,31

Среди рассмотренных видов имеются как светолюбивые, произрастающие на сырых лугах, по берегам рек и зарастающих озерах (*Alopecurus pratensis*, *Hordeum brevisubulatum*), так и теневыносливые растения, предпочитающие увлажненные леса (*Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Festuca gigantea*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*).

У изученных видов злаков достаточно широкие листовые пластинки со слабо развитой склеренхимой, толщина листа в области сосудисто-волокнистых пучков составляет 80–280 мкм (табл. 2). Ребристость верхней поверхности выражена в разной степени, отношение толщины листа в проводящих пучках к ширине в области моторных клеток составляет 1,1–3,0. На поперечных срезах в области моторных клеток мезофилл располагается в 2–4 слоя, при этом у *Alopecurus aequalis*, *Agrostis stolonifera* и *Melica nutans* их насчитывалось только 2–3, а у *Alopecurus pratensis*, *Hordeum brevisubulatum* и *Calamagrostis langsdorfii* иногда наблюдалось до 5 рядов.

Практически у всех видов злаков клетки эпидермы имеют ровные антиклинальные стенки. Моторные, или пузырьвидные клетки довольно крупные, их высота изменяется от 30 до 70 мкм. Устьица расположены преимущественно на обеих сторонах листа, при этом они часто мелкие и погруженные. Отметим, что на абаксиальной эпидерме у *Melica nutans* устьиц нет, а у *Calamagrostis langsdorfii* их очень мало, у остальных видов их число на 1 мм² поверхности колебалось от 28 до 103. Утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы невелико и у большинства видов находится в пределах от 11 до 19%.

Клетки паренхимной обкладки располагаются вдоль проводящих пучков, при этом их длина более изменчива (28–150 мкм) по сравнению с шириной (10–37 мкм).

Мезофилл сосредоточен между сосудисто-волокнистыми пучками, и у всех рассматриваемых видов наряду с простыми формами в той или иной степени в нем имеются сложные и достаточно разнообразные по форме ячеистые клетки (рис. 1).

Более многочисленные, хорошо развитые ячеистые клетки с 2–8 секциями отмечаются у *Calamagrostis langsdorfii* и *Hordeum brevisubulatum*. В мезофилле *Festuca gigantea* наряду с ячеистыми широко представлены ячеисто-губчатые и губчатые формы клеток. В листовых пластинках *Beckmannia syzigachne*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*, *Hierochloe odorata* и представителей родов *Agrostis* и *Alopecurus* ячеистые клетки в основном слабо выражены, число клеточных ячеек в них чаще всего от 2 до 4.

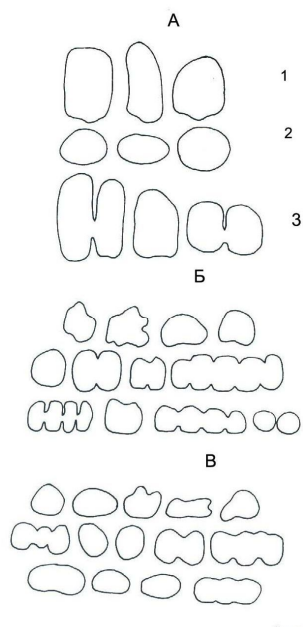


Рис. 1. Проекция ассимиляционных клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний. Виды: А – *Alopecurus pratensis*, Б – *Calamagrostis langsdorfii*, В – *Melica nutans*. Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; 3 – продольный боковой. Масштабная линейка – 17 мкм.

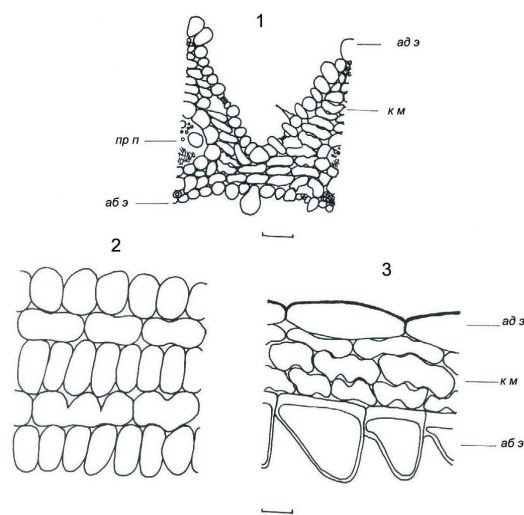


Рис. 2. Анатомическое строение листовых пластинок *Alopecurus aequalis*. Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы; 3 – продольный боковой. пр п – проводящий пучок, к м – клетки мезофилла, ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма. Масштабная линейка, мкм – 1 – 40; 2,3 – 17

Расположение ассимиляционных клеток в листовых пластинках злаков достаточно хорошо отражают условия их существования. У теневыносливых гигрофитов и гигромезофитов клетки мезофилла преимущественно вытянуты вдоль листа, на поперечных срезах они более плоские, их ширина превосходит высоту или приближается к ней (табл. 3, 4).

Таблица 3
Размеры клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках злаков увлажненных местообитаний

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Длина
Гигрофиты			
<i>Alopecurus aequalis</i>	15,2±0,47	24,0±1,34	20,1±0,65
<i>Beckmannia syzigachne</i>	18,7±1,27	16,5±1,05	32,1±1,45
Гигромезофиты			
<i>Alopecurus pratensis</i>	40,4±1,20	25,4±0,75	20,0±0,68
<i>Agrostis tenuis</i>	16,7±0,68	16,2±0,68	28,2±2,27
<i>A. stolonifera</i>	18,5±0,72	18,0±0,73	32,1±1,22
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	19,9±0,60	17,2±0,50	20,2±2,22
<i>Festuca gigantea</i>	28,9±1,52	28,9±1,15	40,9±2,00
<i>Hierochloe odorata</i>	22,4±1,20	24,4±1,12	37,1±1,44
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	29,4±1,00	23,2±0,72	18,2±0,62
<i>Melica nutans</i>	15,2±1,11	18,2±1,07	22,9±3,81
<i>Trisetum sibiricum</i>	29,9±1,49	24,2±0,63	37,1±2,40

Примечания. Высота и ширина определены на поперечном срезе, длина – на парадермальном срезе.

Таблица 4
Размеры клеток мезофилла первого ряда у адаксиальной эпидермы на поперечных срезах листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний, мкм

Вид	Клетки мезофилла			
	в области проводящих пучков		в области моторных клеток	
	Высота	Ширина	Высота	Ширина
Гигрофиты				
<i>Alopecurus aequalis</i>	18,4±1,74	17,7±1,18	12,9±0,72	21,7±1,62
<i>Beckmannia syzigachne</i>	33,2±2,34	26,1±1,68	22,7±1,98	34,6±2,44
Гигромезофиты				
<i>Alopecurus pratensis</i>	41,7±2,09	27,4±2,37	44,8±5,51	27,6±2,79
<i>Agrostis tenuis</i>	16,5±1,68	16,5±1,34	13,7±1,29	17,2±0,92
<i>A. stolonifera</i>	16,9±0,85	17,0±0,92	14,5±1,34	19,0±0,95
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	20,7±1,45	17,4±1,18	18,8±0,88	31,1±2,69
<i>Festuca gigantea</i>	20,4±1,27	27,1±2,87	21,9±1,34	31,7±1,64
<i>Hierochloe odorata</i>	18,9±1,28	25,1±2,24	19,7±0,82	31,9±1,47
<i>Hordeumbrevisubulatum</i>	24,9±1,29	21,9±1,40	29,1±1,09	29,2±1,65
<i>Melica nutans</i>	15,6±0,73	15,4±0,60	12,4±0,72	21,4±0,97
<i>Trisetum sibiricum</i>	22,6±1,15	25,2±1,64	24,8±1,54	28,0±2,04

Таким образом, в этом случае практически все слои ячеистых клеток хлоренхимы своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме, что дает основание охарактеризовать тип мезофилла *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Beckmannia syzigachne*, *Festuca gigantea*, *Hierochloe odorata* и *Melica nutans* как ячеисто-изолатерально-губчатый. В их листьях сильно развиты межклетники, на продольных срезах у многих видов можно наблюдать образование ветвистых сетей из хлоренхимных клеток, расположенных от абаксиальной эпидермы к адаксиальной.

У световых влаголюбивых злаков наблюдается сочетание рыхлого ячеисто-изолатерально-палисадного и ячеисто-вентродорсального типов мезофилла в разных частях листа, при котором ячеистые и простые клетки первого ряда у абаксиальной эпидермы и в области проводящих пучков у адаксиальной эпидермы располагаются перпендикулярно к ним, а в глубине листа развернуты секциями параллельно нижней поверхности. Под моторными клетками хлоренхима расположена параллельно относительно нижней поверхности листа. Особенно ярко это строение проявляется у *Alopecurus pratensis*, менее выражено оно у *Hordeum brevisubulatum*.

У *Calamagrostis langsdorfii*, *Alopecurus aequalis* и отчасти у *Trisetum sibiricum* наблюдалось сочетание рядов ячеистых клеток у абаксиальной эпидермы, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно листовой поверхности. Это проявляется, в частности, на парадермальных срезах, когда отдельные ряды проекций достаточно резко дифференцированы из-за чередования округлых, овальных, вытянутых и ячеистых форм (рис. 2). В целом, тип мезофилла этих видов можно охарактеризовать как близкий к умеренно-рыхлому ячеисто-изолатерально-губчатому, но с элементами палисадности у нижней эпидермы.

Таким образом, мезофилл листовых пластинок рассматриваемых видов злаков увлажненных местообитаний состоит из клеток простых и сложных форм, которые своей наибольшей поверхностью ориентированы преимущественно к эпидермам, что во многом определяет экологические возможности их произрастания. В листьях более светолюбивых растений наблюдается в той или иной степени развитие клеток, расположенных перпендикулярно к эпидерме.

ЛИТЕРАТУРА

Зверева Г.К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Ботан. журн. 2007. Т.92. №7. С. 997–1011.

Николаевский В.Г. Особенности анатомической структуры листьев злаков-сциофитов // НДВШ Биол. науки. 1972 а. №2. С. 51-61.

Николаевский В.Г. О типах структуры листа у злаков // Ботан. журн. 1972 б. Т. 57. №3. С. 313–321.