

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТРОЕНИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ У ВИДОВ РОДА *FESTUCA* L.

Г.К. ЗВЕРЕВА

COMPARATIVE ANATOMIC STUDY OF THE LEAF MESOPHYLL STRUCTURE IN *FESTUCA* L. SPECIES

G.K. ZVEREVA

Новосибирский государственный педагогический университет, 630126 Новосибирск, ул. Вилуйская, 28

Novosibirsk State Pedagogical University, 630126 Novosibirsk, Vilyuiskaya st., 28

Fax: +7 (383) 244–02–97; e-mail: labsp@ngs.ru

Исследована клеточная структура мезофилла листовых пластинок у 4 видов злаков рода *Festuca* (*F. gigantea*, *F. pratensis*, *F. pseudovina* и *F. valesiaca*), произрастающих в различных природно-климатических условиях Сибири. Выделены основные формы хлоренхимных клеток. У рассматриваемых видов выявлены и охарактеризованы общие и отличительные признаки пространственной организации ассимиляционной ткани листьев.

Ключевые слова: *Poaceae*, *Festuca*, мезофилл, пространственная организация мезофилла.

Cell structure of the leaf blade mesophyll was studied in 4 species of grasses of the genus *Festuca* (*F. gigantea*, *F. pratensis*, *F. pseudovina* and *F. valesiaca*) distributed in different natural and climatic conditions of Siberia. The main shapes of cell chlorenchyma were identified. General and distinguishing features of spatial organization of assimilatory tissue of the leaves were revealed and characterized in *Festuca* species under study.

Key words: *Poaceae*, *Festuca*, mesophyll, spatial organization of mesophyll.

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Festuca* L. широко распространены в холодных, умеренно-теплых и субтропических странах обеих полушарий, а также в горных районах тропиков (Цвелев, 1976). При этом у степных овсяниц по сравнению с лесными резко сокращается площадь листьев, уменьшается их оводненность и снижается интенсивность транспирации (Солонько, 1974). В пределах рода *Festuca* листья теневых мезофитов по сравнению с мезофитами открытых местообитаний отличаются более тонкой пластинкой, слабым утолщением стенок эпидермы, пониженной густотой устьиц и небольшим развитием механических и проводящих тканей (Николаевский, 1972). В отношении мезофилла листьев отмечалось уплотнение ассимиляционной ткани у овсяниц более засушливых и открытых местообитаний. Так, наличие палисадной паренхи-

мы из 1–2 слоев клеток наблюдали в листьях дерновинных овсяниц, а тип мезофилла *Festuca pratensis* Hudson классифицируют как переходный между дифференцированной и недифференцированной хлоренхимой (Николаевский, 1970; Венжик, Николаевская, 2001).

Нами показано, что мезофилл листьев видов рода *Festuca* состоит преимущественно из клеток простой формы, среди которых можно выделить три группы, ориентированные своими наибольшими поверхностями в трех взаимно перпендикулярных направлениях, создающих основу структуры ассимиляционной ткани (Зверева, 2007, 2009а). Задачей настоящей работы было сравнительно-анатомическое исследование пространственной организации мезофилла у видов рода *Festuca* в связи с их фитоценотической приуроченностью.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структура мезофилла и разнообразие форм клеток ассимиляционной ткани листьев изучены у *Festuca gigantea* (L.) Villar, *F. pratensis* Hudson, *F. pseudovina* Hackel ex Wiesb. и *F. valesiaca* Gaudin, произрастающих в разных природно-географических зонах Сибири (табл. 1).

Исследовалось анатомическое строение завершивших рост листьев из средней части генеративных побегов злаков, находящихся в фазе колошения-начала цветения. Растительные образцы фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Конфигурация клеток рассматривалась на мацерированных давленных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных

и продольных срезах в средней части листовых пластинок. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры. По особенностям проекций на разных срезах листа различали простые (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные (отличающиеся наличием выростов и складок) клетки мезофилла.

Для определения плотности клеток на единицу поверхности листа использовались подходы, предложенные Т.К. Горышиной (1989). Рассматриваемые виды злаков имеют фестукоидный тип структуры листа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые виды рода *Festuca* резко различаются по размерам листьев. Так, длинные листья с шириной до 13–16 мм наблюдаются у *Festuca gigantea*, у *F. valesiaca* они наиболее короткие, постоянно сложенные, их ширина находится в пределах 1.0–1.3 мм.

Схемы анатомического строения листовых пластинок овсяниц представлены на рис. 1. С уменьшением листовой пластинки сокращается её толщина, при этом снижается высота эпидермальных клеток (табл. 2). Утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы, напротив, возрастает от 13 до 46 %. У *Festuca gigantea* и *F. pratensis* клетки абаксиальной эпидермы длинные, с ровными боковыми стенками, а у засухоустойчивых видов *F. pseudovina* и *F. valesiaca* они короче, отличаются сильной извилистостью, более выраженной у второго вида по сравнению с первым (табл. 3). Устьица мелкие, преимущественно погруженные, расположены на обеих сторонах листа, но более многочисленные на адаксиальной эпидерме. Лишь у *Festuca valesiaca* ввиду интенсивного развития механической ткани они на абаксиальной эпидерме не встречаются. Верхняя поверхность листовых пластинок овсяниц ребристая, отношение толщины листа в сосудисто-волокнистых пучках к ширине в области моторных клеток составляет 1.2–2.0. Клетки паренхимной обкладки расположены вдоль проводящих пучков, при этом их длина изменяется от 38 до 92 мкм, а ширина — 12–20 мкм. Более крупные они у *Festuca gigantea*, а наиболее мелкие — у дерновинных овсяниц.

Мезофилл листьев *Festuca pratensis*, *F. pseudovina* и *F. valesiaca* состоит в подавляющем большинстве

из клеток простой формы, у *F. gigantea* отмечается присутствие сложных клеток.

При характеристике мезофилла листьев злаков большое значение имеют как размеры клеток, так и особенности их ориентации, в частности, у абаксиальной эпидермы, а также в области адаксиальной эпидермы.

На поперечных срезах листовых пластинок овсяниц мезофильные клетки первого ряда у абаксиальной эпидермы более вытянуты у проводящих пучков, в области моторных клеток они шире и часто более округлы. На парадермальных срезах их проекции, имеющие округлые или вытянутые очертания, располагаются параллельными рядами относительно проводящих пучков (рис. 1, II). Это свидетельствует о том, что ассимиляционные клетки в разных рядах ориентированы своей наибольшей поверхностью перпендикулярно (первая группа клеток) или параллельно (вторая группа клеток) относительно эпидермы. У овсяниц также можно выделить наличие хлорофиллоносных клеток, занимающих промежуточное положение, которые располагаются под некоторым углом к эпидерме, создавая на тангентальных срезах ряды проекций, черепитчато налагающихся друг на друга. Особенности расположения ассимиляционных клеток в отдельных рядах более четко можно рассмотреть на продольных боковых срезах (рис. 2).

Наиболее крупные хлоренхимные клетки отмечаются у *Festuca gigantea*, часто их наибольшие проекции, обращенные к эпидермам, имеют слабо-ячеистые, ячеисто-губчатые или губчатые формы. Достаточно плотно они расположены у абаксиальной эпидермы, значительно более рыхло — под

Таблица 1

Биоморфологическая характеристика изученных видов рода *Festuca*

Вид	Жизненная форма	Эколого-фитоценотический тип	Экологическая группа	Место сбора
<i>Festuca gigantea</i>	Длинно-корневищный	Влажнолугово-лесной	Теневой мезофит	I
<i>F. pratensis</i>	Рыхлокустовый	Луговой	Мезофит	II
<i>F. pseudovina</i>	Плотно-кустовый	Лугово-степной	Ксерофит	II
<i>F. valesiaca</i>	Плотно-кустовый	Степной	Ксерофит	III

Примечание. I — Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; II — Приобская лесостепь, Новосибирская область; III — Улут-Хемская степная котловина, Центральная Тува.

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов у видов рода *Festuca*

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	листа в области проводящих пучков
	адаксиальной	абаксиальной		
<i>Festuca gigantea</i>	32.7±1.95	31.4±1.24	4.3±0.27	279.4±11.6
<i>F. pratensis</i>	21.5±0.77	25.2±0.58	5.7±0.35	218.1±5.36
<i>F. pseudovina</i>	11.9±0.38	17.9±0.42	7.2±0.22	148.7±3.60
<i>F. valesiaca</i>	10.8±0.25	18.2±0.49	8.4±0.41	125.1±4.11

Таблица 3

Размеры удлиненных эпидермальных клеток на продольном срезе у видов рода *Festuca*

Вид	Размеры клеток эпидермы, мкм			
	адаксиальной		абаксиальной	
	длина	ширина	длина	ширина
<i>Festuca gigantea</i>	111.8–182.0	31.2–36.4	247.6–884.3	31.4–39.3
<i>F. pratensis</i>	83.5–62.0	16.9–21.7	108.6–472.6	13.4–22.9
<i>F. pseudovina</i>	70.2–247.0	16.9–25.8	93.6–312.0	15.6–27.3
<i>F. valesiaca</i>	Нет данных	Нет данных	72.8–156.0	18.2–28.6

Таблица 4

Размеры клеток мезофилла у эпидермы в листовых пластинках видов рода *Festuca*

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
Первый ряд у адаксиальной эпидермы в области проводящих пучков			
<i>Festuca gigantea</i>	21.9±1.34	31.7±1.64	52.1±4.08
<i>F. pratensis</i>	25.6±1.25	23.0±1.36	18.0±1.46
<i>F. pseudovina</i>	19.4±1.13	18.4±0.77	18.7±1.51
<i>F. valesiaca</i>	17.0±0.65	16.2±0.57	15.3±0.37
Первый ряд у абаксиальной эпидермы			
<i>Festuca gigantea</i>	28.9±1.52	28.9±1.15	40.9±2.00
<i>F. pratensis</i>	26.9±0.89	22.0±0.94	21.7±1.50
<i>F. pseudovina</i>	25.3±1.24	18.6±0.67	29.6±2.25
<i>F. valesiaca</i>	23.5±0.87	15.9±0.77	18.5±1.18

Примечание. Высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина — на тангентальном срезе.

адаксиальной эпидермой. С усилением аридности местообитаний в листовых пластинках овсяниц наблюдается уменьшение размеров ассимиляционных клеток (табл. 4), но особенности взаимного расположения их около эпидерм сохраняются. У типчаков, также как и у мезофитных видов овсяниц,

многие ряды клеток мезофилла своей наибольшей поверхностью обращены к внешней стороне листа. Наличие разных по размерам проекций также подтверждается высокими значениями коэффициентов вариации толщины клеток ($CV = 30–35\%$).

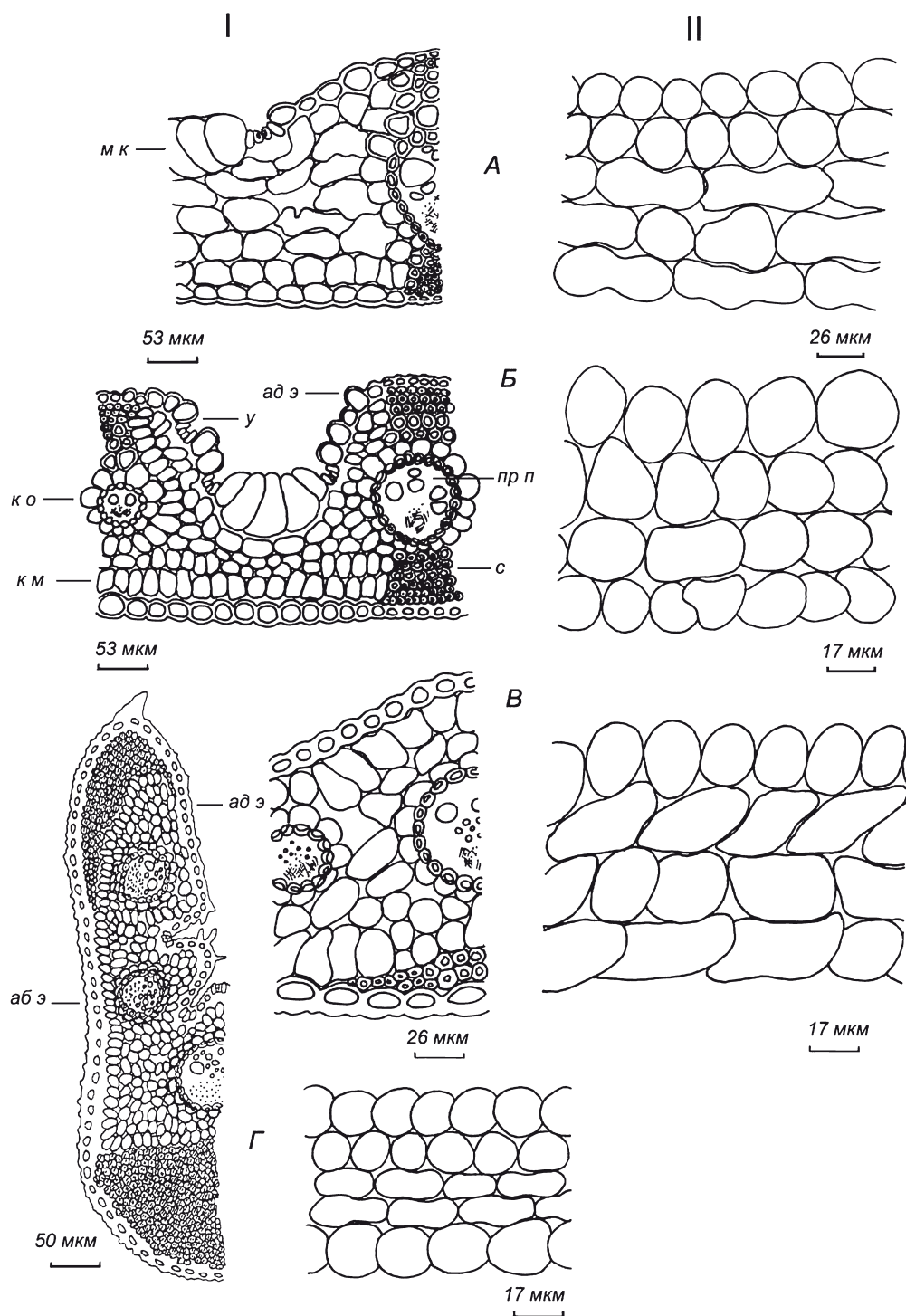


Рис. 1. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок у видов рода *Festuca*.

А – *Festuca gigantea*; Б – *F. pratensis*; В – *F. pseudovina*; Г – *F. valesiaca*. Срез: I – поперечный; II – парадермальный у абаксиальной эпидермы.

ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; км – клетки мезофилла; пр п – проводящий пучок; с – склеренхима; МК – моторные клетки, ко – клетки паренхимной обкладки, у – устьице

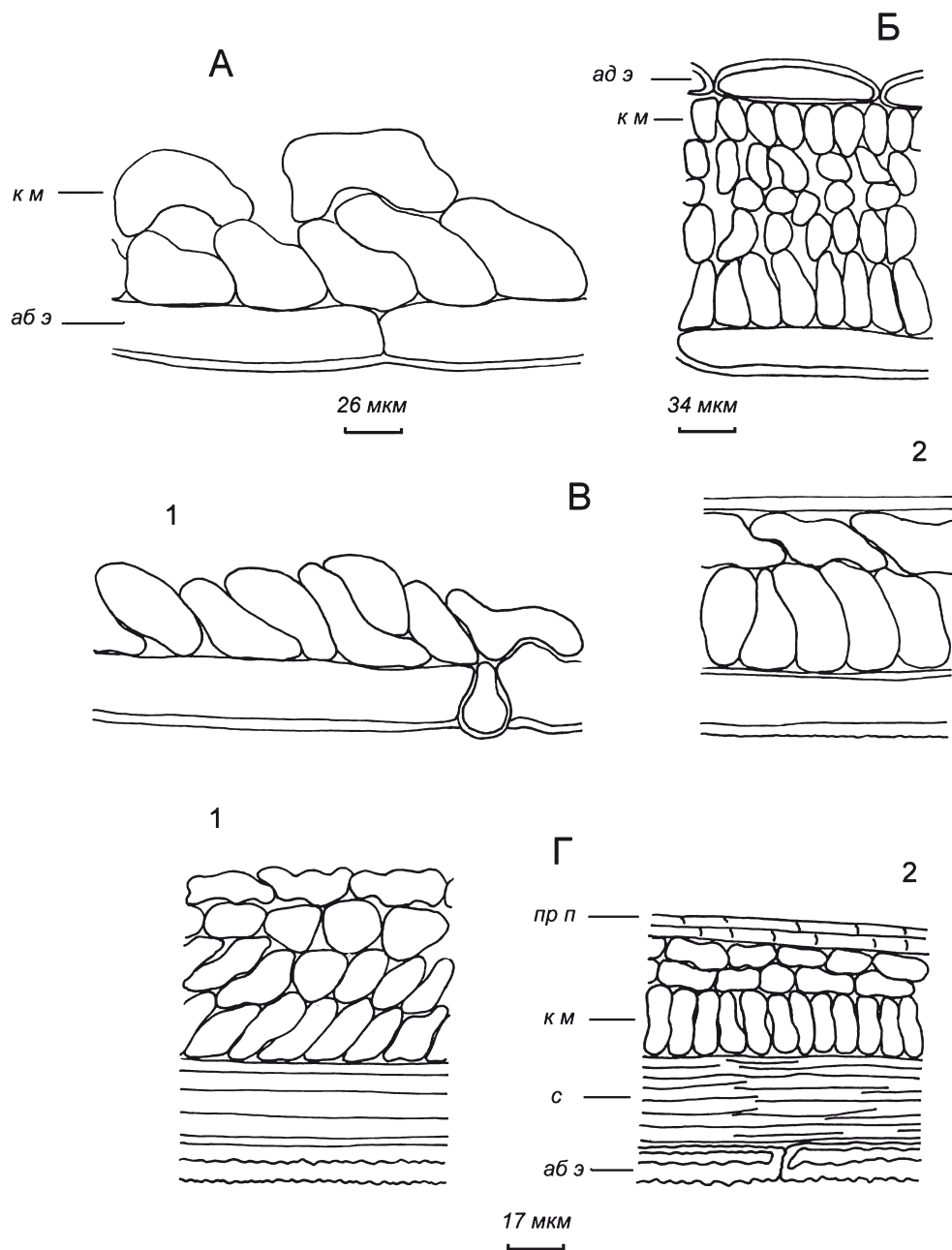


Рис. 2. Расположение клеток мезофилла на продольных боковых срезах листовых пластинок у видов рода *Festuca*. А – *Festuca gigantea* (клетки мезофилла у абаксиальной эпидермы); Б – *F. pratensis* (срез примерно в середине между моторными клетками и проводящим пучком); В – *F. pseudovina*; Г – *F. valesiaca*. Расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на срезах: 1 – между проводящими пучками в области моторных клеток, 2 – через проводящий пучок

Размеры срединных клеток мезофилла
в листовых пластинках видов рода *Festuca*

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Длина	Ширина	Толщина
<i>Festuca gigantea</i>	55.3±2.69	41.8±2.65	27.0±1.27
<i>F. pratensis</i>	40.7±3.21	22.7±2.05	18.5±2.40
<i>F. pseudovina</i>	31.1±1.03	24.9±0.89	26.7±1.42
<i>F. valesiaca</i>	28.3±1.14	22.1±0.76	25.0±1.33

Примечание. Длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина — на тангентальном срезе.

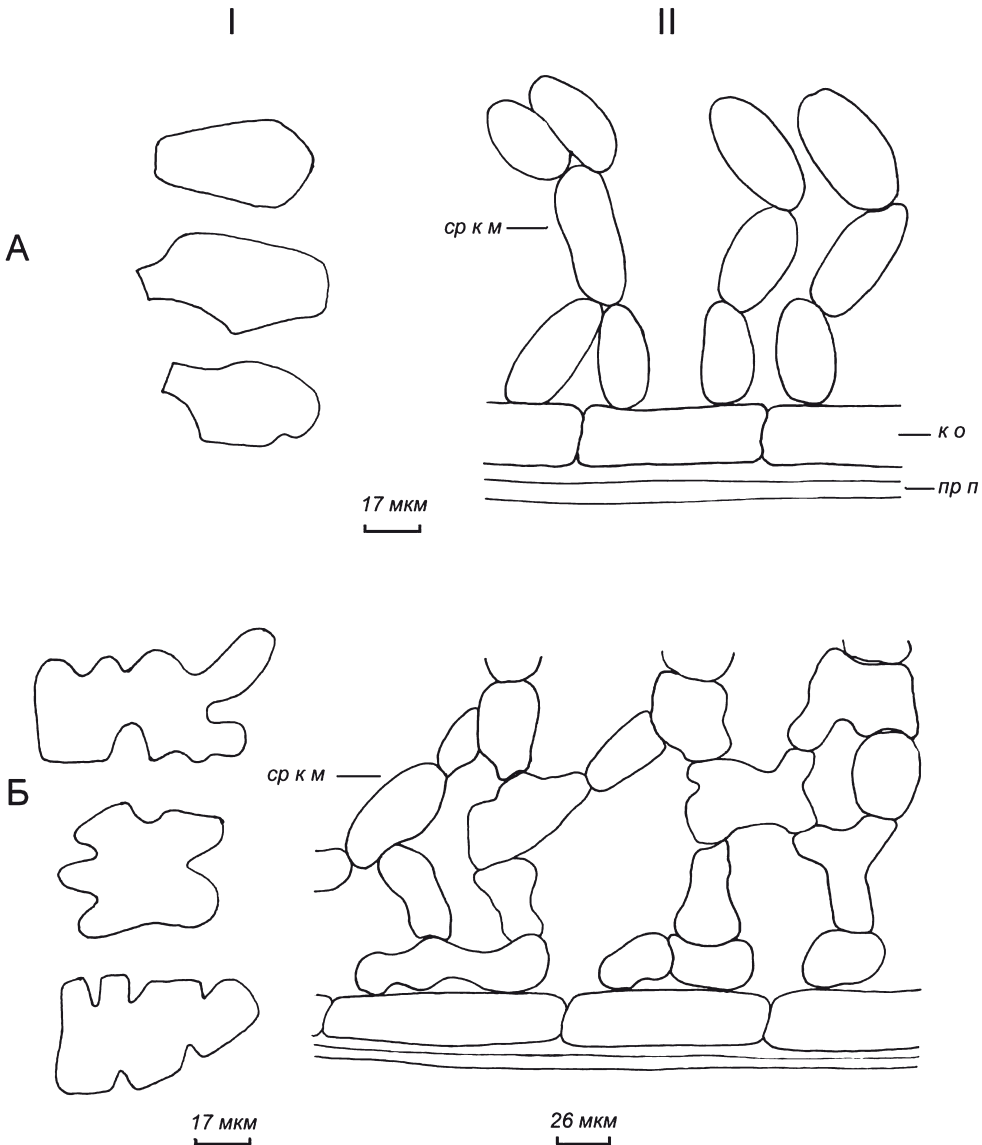


Рис. 3. Форма проекций срединных клеток на поперечных (I) и тангентальных (II) срезах листовых пластинок *Festuca pratensis* (А) и *F. gigantea* (Б).

ср к м – срединные клетки мезофилла. Остальные обозначения см. рис. 1

Плотность расположения клеток и хлоропластов и типы мезофилла в листьях видов рода *Festuca*

Вид	Тип строения мезофилла	Число в 1 см ² листа	
		клеток, $n \cdot 10^5$	хлоропластов, млн
<i>Festuca gigantea</i>	Рыхлый ячеисто-изолатерально-губчатый с элементами венродорсального строения	3.04	6.75
<i>F. pratensis</i>	Сочетание рыхлого изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и венродорсального (в области моторных клеток) с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы)	11.28	21.77
<i>F. pseudovina</i>	Сочетание венродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы)	12.66	29.71
<i>F. valesiaca</i>	Сочетание венродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы)	15.07	30.15

пучка к другому, срединные клетки у *Festuca pratensis* и, особенно у *F. gigantea*, образуют сети, которые можно наблюдать на тангентальных срезах листьев. Плотность клеток мезофилла и хлоропластов наименьшая в листовых пластинках *Festuca gigantea*, более высокая она в листьях *F. pseudovina* и *F. valesiaca*, для которых характерны менее развитые межклетники (табл. 6). Но в целом, листья крупнодерновинных степных злаков значительно гуще упакованы мезофилльными клетками и зелеными пластидами по сравнению с типчаками (Зверева, 2000).

На основе расположения клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы, а также в области собственно адаксиальной эпидермы и моторных клеток нами предложена классификации типов строения мезофилла листьев фестукоидных злаков (Зверева, 2009б). Ввиду сложности распределения ассимиляционных клеток у поверхности листа у всех рассматриваемых видов овсяниц характеристика типов мезофилла, представленная в таблице 6, получается достаточно пространной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В листьях видов рода *Festuca* среди клеток мезофилла можно выделить 3 группы, первая из которых представлена преимущественно клетками вытянутой формы, расположенными перпендикулярно к обеим его эпидермам. Клетки второй группы более разнообразны, они включают овальные, слабоячеистые и губчатые формы, которые своей основной осью ориентированы параллельно нижней стороне листа. Так, у *F. pratensis*, *F. pseudovina* и *F. valesiaca* эти клетки имеют вытянутые очертания с достаточно ровными стенками, у *Festuca gigantea* они крупнее и часто приобретают ячеистую форму с волнистыми краями. Третью группу составляют срединные клетки, расположенные большей частью у проводящих пучков. У *F. pratensis*, *F. pseudovina* и *F. valesiaca* они представлены, главным образом, простыми клетками, более многообразные формы, включая лопастные и губчатые, наблюдались у *F. gigantea*.

Резкое уменьшение листьев *F. pseudovina* и *F. valesiaca* по сравнению с *F. gigantea* и *F. pratensis* сопровождается сокращением размеров и возрастаянием плотности клеток мезофилла. Вместе с тем, для листовых пластинок мезофитных и ксерофитных овсяниц характерны общие черты пространственной организации ассимиляционной ткани, при которой значительная часть клеток своей наибольшей поверхностью обращена к внешней стороне листа. Ксероморфизм *F. pseudovina* и *F. valesiaca* определяется, прежде всего, очень узкими и небольшими листьями и развитием под абаксиальной эпидермой механической ткани, которая наряду с усилением прочности листа также до некоторой степени снижает воздействие избыточного освещения на хлорофиты. Структура мезофилла листьев типчаков в целом имеет мезофилльный облик и, вероятно, в результате своей слабой конкурентной способности они приобрели черты «вынужденных» ксерофитов в ходе эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Венжик Ю.В., Николаевская Т.С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (Poaceae) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 52–55.
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1973. 591 с.
- Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.
- Зверева Г.К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 29–39.
- Зверева Г.К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 997–1011.
- Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Бот. журн. 2009а. Т. 94. № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К. Основные типы мезофилла листьев фестукоидных злаков // Тр. VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М., 2009б. Т. 1. С. 189–193.
- Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1442–1449.
- Николаевский В.Г. Особенности анатомической структуры листьев злаков-сциофитов // Научные докл. Высшей школы. Биол. науки. 1972. № 2. С. 51–61.
- Солонько Г.Н. О некоторых закономерностях ксерофилизации растений // Научные докл. Высшей школы. Биол. науки. 1974. № 1. С. 53–58.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. № 2. P. 186–194.