

Структура мезофилла и ассимиляционного аппарата листьев хлоридоидных злаков

The structure of the mesophyll and assimilative apparatus of the chloridoid grasses leaves

Зверева Г. К.^{1,2}

Zvereva G. K.^{1,2}

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

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, г. Краснообск, Россия

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Russia

Реферат. Структура мезофилла и ассимиляционного аппарата листовых пластинок и листовых влагалищ изучена у хлоридоидных злаков *Aeluropus intermedius*, *Cleistogenes squarrosa*, *Crypsis aculeata* и *Tripogon chinensis*, произрастающих в разных местообитаниях Сибири. Для всех видов растений характерно проявление C₄-коронарного синдрома. Рассматривались пространственные формы клеток мезофилла, радиально расположенных вокруг Kranz-клеток, и клеток межпучковой зоны. Показано, что мезофилл листьев у ксерофитов *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* состоит из ячеистых клеток. У злаков засоленных местообитаний *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* наблюдается упрощение формы клеток мезофилла, в первую очередь в межвенцовой зоне, и в большей степени в листовых влагалищах. По плотности хлоропластов в мезофилле листьев хлоридоидные C₄-злаки приближаются к мезофитным и ксеромезофитным C₃-злакам.

Ключевые слова. Kranz-клетки, клетки межпучковой зоны, хлоридные C₄-злаки, *Aeluropus intermedius*, *Cleistogenes squarrosa*, *Crypsis aculeata*, *Tripogon chinensis*.

Summary. The structure of the mesophyll and assimilative apparatus of leaf blades and leaf sheaths was studied at chloridoid grasses *Aeluropus intermedius*, *Cleistogenes squarrosa*, *Crypsis aculeata* and *Tripogon chinensis*, growing in different habitats of Siberia. All plant species are characterized by the manifestation of C₄-coronary syndrome. Spatial forms of mesophyll cells radially arranged around Kranz cells and intercostal zone cells were considered. It is shown, that leaf mesophyll at xerophytes *Cleistogenes squarrosa* and *Tripogon chinensis* is composed of cellular cells. At the grasses of saline habitats *Aeluropus intermedius* and *Crypsis aculeata*, a simplification of the shape of mesophyll cells is observed, primarily in the intercostal zone and to a greater extent, in leaf sheaths. According to the density of chloroplasts in the leaf mesophyll, chloridoid C₄-grasses approach to mesophytic and xeromesophytic C₃-grasses.

Key words. *Aeluropus intermedius*, chloridoid C₄-grasses, *Cleistogenes squarrosa*, *Crypsis aculeata*, intercostal zone cells, Kranz cells, *Tripogon chinensis*.

Введение. Хлоридоидные, или эрагостоидные, злаки относятся к C₄-растениям, преимущественно к НАД-МЭ биохимической группе (аспартатному варианту C₄-синдрома) (Hattersley, Watson, 1976; Rao, Dixon, 2016). В их листьях вокруг проводящих пучков расположены внутренняя склеренхимная и наружная коронарная обкладки, а также радиально ориентированные клетки мезофилла (Brown, 1958; Carolin et al., 1973). Злаки с хлоридоидным типом листовой анатомии относятся к подсемейству Eragrostoideae, в Сибири они представлены родами *Aeluropus* Trin., *Cleistogenes* Keng, *Crypsis* Aiton, *Enneapogon* Desv. ex Beauv., *Eragrostis* Wolf, *Eriochloa* Kunth и *Tripogon* Roemer et Schultes (Цвелёв, 1982; Флора Сибири, 1990; Watson et al., 2019). Это небольшие по размерам однолетние или многолет-

ние растения, достаточно устойчивые к засухе и засолению почвы, распространены они в основном в петрофитных и песчаных степях, на щебнистых склонах, скалах и приречных песках, а также на солончаках и солончаковых лугах. Считается, что аспартатный вариант С4-фотосинтетического метаболизма у злаков более древний и проявляющий свои преимущества в аридных условиях, особенно на засоленных почвах (Цвелёв, 1982; Гамалей и др., 1992).

Среди клеток мезофилла в листьях хлоридоидных злаков выделяют клетки венцовой обкладки, при этом обращают внимание на распространение бесцветных паренхимных клеток между проводящими пучками (Watson et al., 2019). По сравнению с C_3 -злаками в листьях хлоридоидных злаков меньше соотношение площадей клеток мезофилла и Kranz-обкладки на поперечных срезах (Hattersley, 1984). Клетки венцовой обкладки, радиально примыкающие к Kranz-клеткам, описывают как удлинённые (Renvoize, 2002) или палисадные (Вознесенская, Гамалей, 1986). В то же время в листьях *Cleistogenes squarrosa* отмечается наличие ячеистых клеток (Иванова, Пьянков, 2002). Нами также показано, что мезофилл листьев *Cleistogenes squarrosa* и *Crypsis aculeata* состоит из мелких ячеистых клеток (Зверева, 2017, 2018).

Задачей настоящей работы было выявить характерные черты структуры мезофилла и пластидного аппарата в листьях хлоридоидных злаков, различающихся по экологии.

Методы исследования. Анатомическое строение мезофилла листьев из средней части генеративных побегов изучено у *Aeluropus intermedius* Regel, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Crypsis aculeata* (L.) Ait. и *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. Растительные образцы *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* отбирались на юго-западе Алтайского края, *Cleistogenes squarrosa* – в среднегорье Центрального Алтая, *Tripogon chinensis* – в Забайкальском крае. Листья фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973).

Клеточная организация мезофилла исследовалась в средней части листовых пластинок и верхней трети листовых влагалищ с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах. Продольные сечения листьев проводили параллельно их поверхности (парадермальный срез) и вдоль проводящих пучков в плоскости, перпендикулярной абаксиальной эпидерме (продольный боковой срез). При характеристике конфигураций клеток мезофилла будем опираться на предложенную нами ранее классификацию формы клеточных проекций для листьев злаков (Зверева, 2011). Клеточные проекции могут быть простыми (округлыми или вытянутыми без выраженных складок) и сложными (с хорошо выраженными выростами и складками). Среди клеток сложной формы выделяются ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки (Березина, Корчагин, 1987). Проекция с узкими складками на одном конце (полужаеистые) рассматриваем как полусложные.

Для определения плотности ассимиляционных клеток и хлоропластов в листьях использовались подходы, предложенные рядом авторов (Березина, Корчагин, 1987; Горышина, 1989 и др.).

Результаты исследований и обсуждение. Для рассматриваемых злаков свойственна стресс-толерантная жизненная стратегия. Так, степной ксерофит *Cleistogenes squarrosa* предпочитает каменистые склоны и песчаные степи (Флора Сибири, 1990). В условиях дефицита влаги и резкого перепада температур на скалах и петрофитных участках склонов произрастает *Tripogon chinensis*. *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* встречаются на солончаковых и солонцеватых лугах.

У этих злаков тонкие листовые пластинки с небольшой ребристостью, толщина которых в области боковых сосудисто-проводящих пучков составляет 115–170 мкм, а в области моторных клеток – 70–135 мкм, при этом последние занимают 37–64 % от поперечного среза. Утолщение наружных стенок абаксиальной эпидермы по отношению к её высоте колеблется от 18 до 37 %. Устьица мелкие, 20–29 мкм длиной, расположены на обеих поверхностях.

Листовые влагалища у исследуемых видов отличаются чуть меньшей толщиной в области проводящих пучков (90–130 мкм) и более толстыми наружными стенками абаксиальной эпидермы, утолщение которых составляет 38–50 %. Устьица на нижней эпидерме преимущественно погружённые или вровень с эпидермальными клетками, их длина – 20–33 мкм.

Хлорофиллоносная паренхима включает толстостенную крапц-обкладку проводящих пучков и клетки мезофилла, среди которых можно выделить клетки венцовой обкладки и клетки межвенцовой зоны. Венцовые клетки располагаются радиально в один слой вокруг паренхимной обкладки. Между коронарными структурами соседних проводящих пучков размещаются хлорофиллоносные и бесцветные клетки межвенцовой зоны.

В листовых пластинках венцовая обкладка хорошо выражена и изредка прерывается склеренхимой около покровных тканей. Клетки межвенцовой зоны в основном с хлоропластами и расположены в 2–4 слоя. В листовых влагалищах венцовые клетки сосредоточены ближе к абаксиальной эпидерме. Межвенцовые хлорофиллоносные клетки протягиваются в 1–3 слоя у нижней стороны, средняя и верхняя части влагалища заполнены бесцветными паренхимными клетками.

На поперечных сечениях листьев венцовые клетки имеют вытянутую палисадообразную форму. В листовых пластинках *Tripogon chinensis* наряду с простыми клеточными проекциями нередко встречаются полусложные и сложные – с одной или двумя складками на противоположных коротких концах.

У всех изученных злаков венцовые клетки имеют сложную ячеистую форму, проявляющуюся на продольных сечениях листьев. Эти клетки своей основной осью ориентированы вдоль проводящих пучков и состоят из мелких палочкообразных секций, число которых может достигать до 10 и быть больше (табл. 1). Нередко ячейки более многочисленны в клетках, расположенных около эпидермы по сравнению со средней частью проводящих пучков. В большинстве случаев ячеистые клетки размещаются в одной плоскости, но встречаются клетки с расположением секций в разных направлениях, например, это наблюдается в листовых пластинках *Aeluropus intermedius*. В листьях *Crypsis aculeata* наряду с хорошо выраженными ячеистыми клетками достаточно часты более короткие клетки полусложной формы с одной-двумя складками с одной стороны. Дважды сложные ячеисто-лопастные клетки, сочетающие складчатые формы в поперечнике с ячеистыми в продольном направлении, изредка встречаются у *Tripogon chinensis*.

Таблица 1

Размеры ячеистых клеток центральной части венцовой обкладки листьев у хлоридоидных злаков, мкм

Вид	Размеры клеток			Число ячеек в клетке	Толщина ячейки на продольном срезе
	Высота	Ширина	Толщина		
Листовая пластинка					
<i>Aeluropus intermedius</i>	19,0 ± 0,98	9,4 ± 0,60	20,9 ± 1,07	2–4	6,3 ± 0,45
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	21,4 ± 1,17	9,3 ± 0,48	22,7 ± 1,88	2–4	8,1 ± 0,43
<i>Crypsis aculeata</i>	20,2 ± 1,25	9,7 ± 0,36	21,7 ± 1,22	2–3	7,3 ± 0,40
<i>Tripogon chinensis</i>	19,4 ± 0,65	9,3 ± 0,27	29,9 ± 4,04	2–7	8,2 ± 0,25
Листовое влагалище					
<i>Aeluropus intermedius</i>	17,5 ± 0,93	8,2 ± 0,50	28,4 ± 1,67	2–3	11,2 ± 0,86
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	21,0 ± 1,09	13,2 ± 0,89	32,0 ± 2,84	2–9	8,4 ± 0,45
<i>Crypsis aculeata</i>	32,1 ± 1,85	13,7 ± 0,48	28,1 ± 1,41	2–3	12,2 ± 1,03
<i>Tripogon chinensis</i>	20,8 ± 0,50	11,3 ± 0,36	42,4 ± 3,89	3–10	9,2 ± 0,26

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

В венцовой обкладке листовых влагалищ *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* сохраняются четко выраженные ячеистые клетки, у галофитных злаков *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* отмечается увеличение доли слабо ячеистых клеток и небольшое участие клеток простой формы.

Межвенцовые ассимиляционные клетки располагаются между соседними коронарными структурами и на поперечных срезах листьев имеют простые, чаще округлые или овальные проекции. Своими основными формами они также протягиваются вдоль листа.

В листовых пластинках *Cleistogenes squarrosa* межпучковая зона заполнена мелкими, плотно упакованными ячеистыми клетками, преимущественно второй группы. Межвенцовое пространство листовых влагалищ также состоит из ячеистых клеток, но сильно различающихся по размерам, часто их

можно описать как слабо ячеистые. Сложные ячеистые конфигурации сохраняются и в бесцветных паренхимных клетках глубоких слоёв.

В листьях *Tripogon chinensis* среди межвенцовых клеток более всего слабо ячеистых и ячеисто-губчатых. В листовых пластинках этого злака под моторными клетками нередко располагаются крупные бесцветные клетки, которые вероятно являются водозапасающими. Особенно многочисленны подобные клетки в межпучковой зоне листовых влагалищ.

В листовых пластинках *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* хлорофиллоносные клетки межвенцового пространства крупные, шарообразные или вытянутые вдоль листа. При этом у *Crypsis aculeata* они отличаются простыми очертаниями с прямыми или чуть волнистыми стенками, а у *Aeluropus intermedius* более развитые слабо ячеистые клетки. В листовых влагалищах этих злаков наблюдается дальнейшее упрощение формы межвенцовых клеток до простой, слегка удлинённой или шаровидной.

В условиях высокой освещённости в клетках мезофилла листьев C_4 -растений обычно содержится меньше хлоропластов по сравнению с близкородственными C_3 -видами (Stata et al., 2014). Считается, что это может снижать затенение хлоропластов кранц-обкладки. В секциях ячеистых клеток листьев хлоридоидных злаков в среднем содержится 3–8 зелёных пластид, при этом межвенцовые клетки менее заполнены хлоропластами вследствие усиления водозапасающей функции (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели структуры ассимиляционного аппарата листьев хлоридоидных злаков

Вид	Число клеток (ячеек) в 1 см ² органа, млн			Число хлоропластов		
	венцовой обкладки	межвенцо- вой зоны	кранцоб- кладки	в клетке (ячейке)		в 1 см ² хлоренхимы, млн
				венцовой обкладки	межвенцо- вой зоны	
Листовая пластинка						
<i>Aeluropus intermedius</i>	4,650	0,440	0,535	5,9 ± 0,31	5,4 ± 0,49	29,80
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	2,948	0,643	0,271	4,6 ± 0,24	4,8 ± 0,28	16,67
<i>Crypsis aculeata</i>	2,362	0,057	0,317	7,2 ± 0,27	5,6 ± 0,38	17,33
<i>Tripogon chinensis</i>	2,250	0,413	0,208	6,8 ± 0,21	3,5 ± 0,32	16,74
Листовое влагалище						
<i>Aeluropus intermedius</i>	1,263	0,071	0,234	5,7 ± 0,28	4,2 ± 0,19	7,48
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	0,659	0,472	0,057	5,4 ± 0,29	4,6 ± 0,31	5,73
<i>Crypsis aculeata</i>	0,665	0,024	0,125	7,3 ± 0,33	5,7 ± 0,81	4,99
<i>Tripogon chinensis</i>	0,948	0,550	0,076	6,6 ± 0,26	3,8 ± 0,20	8,35

У галофитных злаков *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* по сравнению со степными ксерофитами *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* более низкое соотношение между концентрацией венцовых и кранц-клеток и более высокое превышение плотности венцовых клеток над клетками межвенцовой зоны, особенно это проявляется во влагалищных частях листьев. По насыщенности зелёными пластидами мезофилла листовых пластинок хлоридоидные злаки приближаются к мезофитным и ксеромезофитным C_3 -злакам (Зверева, 2011), при этом основная часть пластид – 81–98% сконцентрирована в венцовой обкладке. В листовых влагалищах густота хлоропластов в 2–4 раза меньше, заполнение венцовой зоны пластидами у *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* составило 62–75%, а у *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* – 96–98 %.

Таким образом, в мезофилле листьев хлоридоидных злаков преобладают ячеистые клетки разной степени сложности. С развитием шарнирной ткани у галофитных злаков наблюдается упрощение формы клеток в межвенцовой зоне до слабо ячеистой и простой, в большей степени это проявляется в листовых влагалищах по сравнению с листовыми пластинками. У злаков-ксерофитов сложные ячеистые формы клеток мезофилла сохраняются, как в венцовой обкладке, так и межвенцовой зоне. В мезофилле листьев этих злаков отмечается невысокая густота хлоропластов, основная их часть сосредоточена в венцовых обкладках, что более заметно проявляется у галофитов.

Благодарности. Автор благодарна Е. А. Бондаревичу (Читинская государственная медицинская академия) за отбор и фиксацию растительных образцов *Tripogon chinensis*.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина О. В., Корчагин Ю. Ю.** К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн., 1987. – Т. 72, № 4. – С. 535–541.
- Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В.** Ультаструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией // Бот. журн., 1986. – Т. 71, №10. – С. 1291–1307.
- Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В.** Экология и эволюция типов C_4 -синдрома в связи с филогенией семейств Chenopodiaceae и Poaceae // Бот. журн., 1992. – Т. 77, № 2. – С. 1–11.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Горышина Т. К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
- Зверева Г. К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.
- Зверева Г. К.** Строение ассимиляционной паренхимы генеративного побега *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng (Poaceae) // Ботан. исслед. в Сибири. – Красноярск: Поликом, 2017. – Вып. 25. – С. 34–44.
- Зверева Г. К.** Сравнительно-анатомическое изучение ассимиляционной ткани у *Crypsis aculeata* (L.) Aiton и *Juncellus rannonicus* (Jacq.) Clarke с C_4 -фото-синтетическим метаболизмом // Ученые записки ЗабГУ, 2018. – Т. 13, № 1. – С. 6–15.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиол. раст., 2002. – Т. 49, вып. 3. – С. 467–480.
- Флора Сибири.* Т. 2. Poaceae, Gramineae. – Новосибирск: Наука, 1990. – 361 с.
- Цвелёв Н. Н.** Порядок злаки (Poales) // Жизнь растений. Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 341–378.
- Brown W. V.** Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz., 1958. – Vol. 119, N. 3. – Pp. 170–178.
- Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M.** The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae // Bot. J. Linn. Soc., 1973. – Vol. 66, Iss. 4. – Pp. 259–275.
- Hattersley P. W.** Characterization of C_4 type leaf anatomy in grasses (Poaceae). Mesophyll: bundle sheath area ratios // Ann. Bot., 1984. – Vol. 53, № 2. – P. 163–179.
- Hattersley P. W., Watson L.** C_4 grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species // Aust. J. Bot., 1976. – Vol. 24. – P. 297–308.
- Possingham J. V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
- Rao X., Dixon R. A.** The differences between NAD-ME and NADP-ME subtypes of C_4 photosynthesis: more than decarboxylating enzymes // Frontiers in plant science, 2016. – Vol. 7. – Article 1525.
- Renvoize S.** Grass anatomy // Flora of Australia, 2002. – Vol. 43 (Poaceae 1, Introduction and Atlas). – Pp. 71–132.
- Stata M., Sage T. L., Rennie T. D., Khoshravesh R., Sultmanis S., Khaikin Y., Ludwig M., Sage R. F.** Mesophyll cells of C_4 plants have fewer chloroplasts than those of closely related C_3 plants // Plant, cell and environment, 2014. – Vol. 37, № 11. – Pp. 2587–2600.
- Watson L., Macfarlane T. D., Dallwitz M. J.** 1992 onwards. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. URL: <http://delta-intkey.com> (data access 15.11.2019).