

Структура хлоренхимы и пластидного аппарата генеративных органов у хлоридоидных злаков

The structure of chlorenchyma and plastid apparatus of the generative organs at chloridoid grasses

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. Строение хлоренхимы и пространственные формы ассимиляционных клеток рассмотрены в чешуях колосков у ксерофитов *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* и галофитов *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* с C₄-фотосинтетическим метаболизмом (НАД-МЭ биохимическая группа). У *Tripogon chinensis* также изучено строение фотосинтетической ткани рахиса. Показано, что генеративные и вегетативные органы хлоридоидных злаков близки по структуре хлоренхимы, но различаются по степени её развития. В чешуях колосков она менее развита по сравнению с листьями, а в рахисе, напротив, её присутствие больше, чем в стебле. В ассимиляционной ткани генеративных органов также широко участие продольно расположенных ячеистых клеток, состоящих из мелких, часто многочисленных секций, которые по своим размерам приближаются к таковым в листьях и стеблях.

Ключевые слова. Анатомия, хлоренхима, хлоридоидные злаки, чешуи колосков, ячеистые клетки, Poaceae.

Summary. The structure of the chlorenchyma and the spatial forms of assimilative cells are considered in the glumes of spikelets at the xerophytes *Cleistogenes squarrosa* and *Tripogon chinensis* and the halophytes *Aeluropus intermedius* and *Crypsis aculeata* with C₄-photosynthetic metabolism (NAD-ME biochemical group). The structure of the photosynthetic tissue of the rachis was also studied in *Tripogon chinensis*. It is shown that the generative and vegetative organs of chloridoid grasses are similar in the structure of the chlorenchyma, but differ in the degree of its development. In the glumes of spikelets, it is less developed than in the leaves, and in the rachis, on the contrary, its presence is greater than in the stem. In the assimilatory tissue of generative organs, there is also a wide participation of longitudinally arranged cellular cells consisting of small, often numerous sections, which in their size are close to those in the leaves and stems.

Key words. Anatomy, chlorenchyma, chloridoid grasses, cellular cells, glumes of spikelets, Poaceae.

Введение. К хлоридоидным злакам относят представителей подсемейства *Eragrostoideae* (Poaceae), в листовых пластинках которых вокруг проводящих пучков выделяют 2 обкладки – склеренхимную и паренхимную из крупных крапчатых клеток, а также венцовую из примыкающих к последней радиально расположенных удлинённых клеток мезофилла (Brown, 1958; Николаевский, 1972; Carolin et al., 1973). Это растения преимущественно с аспартатным вариантом C₄-синдрома (НАД-МЭ биохимическая группа) (Hattersley, Watson, 1976; Rao, Dixon, 2016), который считается более древним (Цвелёв, 1982 и др.).

Ассимиляционная ткань присутствует во всех надземных органах хлоридоидных злаков, но более подробно она описана для листьев (Ellis, 1983; Renvoize, 1983, 2002, и др.), при рассмотрении чешуй колосков в основном обращают внимание на особенности их поверхности и строения эпидермы (Vignal, 1979; Liu et al., 2010). Ранее нами было показано, что в мезофилле листьев хлоридоидных злаков преобладают ячеистые клетки, более выражены они в венцовой обкладке (Зверева, 2020). Задачей дан-

ной работы было охарактеризовать структуру хлоренхимы и её ассимиляционного аппарата в генеративных органах хлоридоидных злаков.

Методы исследования. Исследовалась анатомическая структура чешуй колосков, расположенных в средней части соцветия на примере нижних колосковых чешуй у *Crypsis aculeata* (L.) Ait. и *Tripogon chinensis* (Franch.) и нижних цветковых чешуй – у *Aeluropus intermedius* Regel и *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng Hack, при этом у змеёвки анализировались хазмогамные колоски. У *Tripogon chinensis* также рассматривалось строение фототрофной паренхимы рахиса колоса. Образцы соцветий отбирались у генеративных побегов *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata* на юго-западе Алтайского края, *Cleistogenes squarrosa* – в среднегорье Центрального Алтая, *Tripogon chinensis* – в Забайкальском крае и фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., 1973).

Строение хлоренхимы и формы ассимиляционных клеток исследовались в средней части чешуй колосков и рахиса на поперечных и продольных сечениях, а также с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969). При описании хлоренхимы выделяли радиально примыкающие к кранц-клеткам клетки венцовой обкладки и расположенные между коронарными структурами соседних проводящих пучков клетки межвенцовой зоны. Клеточные проекции округлых или овальных очертаний относим к простым, а с хорошо выраженными выростами и складками – к сложным (Зверева, 2009). Среди клеток сложной формы часто встречаются ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки (Березина, Корчагин, 1987). Варианты этих клеток – ячеисто-губчатые, в которых ячеистость сочетается с губчатыми очертаниями, и полуячеистые, со складками на одной стороне.

Для определения числа ассимиляционных клеток и хлоропластов в единице поверхности генеративных органов использовались подходы, предложенные рядом авторов (Березина, Корчагин, 1987; Горышина, 1989; и др.).

Результаты исследований и обсуждение. Рассматриваемые злаки различаются по соцветиям. Так, узкие колосья характерны для *Tripogon chinensis*, сжатые или немного раскидистые метёлки – для *Cleistogenes squarrosa*, у *Crypsis aculeata* и *Aeluropus intermedius* формируются колосовидные метёлки (Цвелёв, 1976). У всех видов чешуи колосков мелкие, в среднем их длина составляет 1,4–7,5 мм.

В нижних колосковых чешуях *Crypsis aculeata* и *Tripogon chinensis* по одному проводящему пучку, вокруг которого сосредоточена ассимиляционная ткань, состоящая из кранц-клеток, клеток венцовой обкладки и немногочисленных клеток межвенцовой зоны. В нижних цветковых чешуях *Cleistogenes squarrosa* 3–5 проводящих пучков, а у *Aeluropus intermedius* их от 7 до 9. Венцовые клетки хлоренхимы в этом случае расположены по обоим сторонам проводящих пучков, примыкая к кранц-обкладке, межвенцовые клетки протягиваются в основном в 1–2 ряда между коронарными структурами.

На поперечных срезах чешуй у всех рассматриваемых злаков клетки фотосинтетической ткани имеют простые, чаще чуть овальные формы, при этом своими наибольшими проекциями они раскрываются на продольных сечениях.

Венцовая обкладка состоит преимущественно из хорошо выраженных мелких ячеистых клеток, реже встречаются полуячеистые и ячеисто-губчатые формы. На поперечных сечениях проявляются отдельные секции этих клеток, они имеют палисадообразные конфигурации, и в центральной части проводящего пучка их длина превышает ширину в 1,5–2,2 раза (табл. 1).

Клетки межвенцовой зоны также в основном вытянуты вдоль чешуи, но большей частью они имеют слабо-ячеистые, ячеисто-губчатые или простые контуры. Более отдалённые ряды этих клеток часто бесцветны и выполняют водозапасающую функцию. Ячеистость межвенцовых клеток более выражена у ксерофитов *Cleistogenes squarrosa* и *Tripogon chinensis* по сравнению с галофитами *Aeluropus intermedius* и *Crypsis aculeata*.

В целом, в чешуях колосков хлоридоидных злаков сохраняется структура ассимиляционной ткани, свойственная листьям (Зверева, 2020). Вместе с тем, в пределах генеративных побегов отдельных видов толщина чешуй в области проводящих пучков в 1,3–3,0 раза меньше, чем в листовых пластинках, что приводит к сокращению слойности фототрофной паренхимы. В результате плотность хлоропластов в хлоренхиме чешуй незначительна – 1,30–3,96 млн/см², по сравнению с листовыми пластинками она сокращается в 3,7–12,8 раза, а с листовыми влагалищами – в 1,3–6,4 раза (табл. 2). Происходит это в основном за счет уменьшения насыщенности чешуй венцовыми клетками. Как и в листьях, более всего зелёных пластид сконцентрировано в венцовой зоне – 60–96 %. Лишь у *Cleistogenes squarrosa*

из-за хорошего развития межвенцовых клеток и большого расстояния между проводящими пучками только пятая часть хлоропластов сосредоточена в венцовой обкладке нижних цветковых чешуй.

Таблица 1

Размеры клеток хлоренхимы генеративных органов у хлоридоидных злаков, мкм

Вид	Размеры клеток			Число ячеек в клетке	Толщина ячейки на продольном срезе
	Длина	Ширина	Толщина		
Чешуи колосков					
Клетки центральной части венцовой обкладки					
<i>Aeluropus intermedius</i>	16,8 ± 0,93	11,4 ± 0,73	22,9 ± 2,32	2–3	6,8 ± 0,43
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	12,4 ± 0,85	7,7 ± 0,40	22,5 ± 1,07	2–4	7,2 ± 0,30
<i>Crypsis aculeata</i>	21,1 ± 1,39	9,8 ± 0,32	31,2 ± 4,10	2–6	8,1 ± 0,41
<i>Tripogon chinensis</i>	18,3 ± 0,79	11,5 ± 0,57	34,9 ± 3,86	2–7	8,4 ± 0,33
Клетки межвенцовой зоны					
<i>Aeluropus intermedius</i>	15,6 ± 0,64	9,2 ± 0,61	23,4 ± 2,18	2–3	9,7 ± 0,93
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	13,5 ± 0,37	11,0 ± 0,35	32,9 ± 2,40	2–6	11,0 ± 0,83
<i>Crypsis aculeata</i>	20,5 ± 1,75	13,9 ± 0,98	20,0 ± 1,07	2–3	11,7 ± 0,78
<i>Tripogon chinensis</i>	16,7 ± 0,73	9,5 ± 0,38	27,7 ± 1,95	2–3	9,7 ± 0,60
Рахис					
Клетки венцовой обкладки					
<i>Tripogon chinensis</i>	18,9 ± 0,58	9,8 ± 0,31	40,7 ± 5,64	2–8	8,4 ± 0,32
Клетки межвенцовой зоны					
<i>Tripogon chinensis</i>	15,2 ± 0,56	10,7 ± 0,38	44,2 ± 3,84	2–4	10,9 ± 0,37

Примечание: Длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Таблица 2

Количественные показатели структуры пластидного аппарата генеративных органов у хлоридоидных злаков

Вид	Число клеток (ячеек) в 1 см ² , млн			Число хлоропластов		
	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	кранц-обкладки	в клетке (ячейке)		в 1 см ² хлоренхимы, млн
				венцовой обкладки	межвенцовой зоны	
Чешуи колосков						
<i>Aeluropus intermedius</i>	0,406	0,412	0,197	6,4 ± 0,52	3,3 ± 0,20	3,96
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	0,194	0,777	0,113	4,6 ± 0,20	4,7 ± 0,42	4,54
<i>Crypsis aculeata</i>	0,252	0,019	0,029	6,8 ± 0,61	4,0 ± 0,58	1,80
<i>Tripogon chinensis</i>	0,141	0,136	0,018	5,5 ± 0,26	3,8 ± 0,24	1,30
Рахис						
<i>Tripogon chinensis</i>	0,855	0,377	0,133	4,9 ± 0,26	3,9 ± 0,22	5,66

На фоне сокращения мощности фотосинтетической ткани от листовых пластинок к чешуям колосков у хлоридоидных злаков не наблюдается структурных изменений в хлоренхиме генеративных органов, направленных на компенсацию убыли содержания хлоропластов. Так, по сравнению с листовыми пластинками в чешуях колосков можно лишь выделить слабые тенденции к уменьшению размеров ячеек и увеличению толщины венцовых клеток.

В средней части рахиса *Tripogon chinensis* хлоренхима протягивается почти сплошной полосой под наружной эпидермой, прерываясь у тяжелой склеренхимы отдельных проводящих пучков. На поперечном сечении фототрофная ткань располагается в 2, редко 3 ряда, между хорошо выпаженной

кранц-обкладкой и эпидермой и состоит из палисадообразных клеток, часто с чуть волнистыми боковыми стенками, при этом венцовые клетки трудно отличимые от клеток межвенцовой зоны. На продольных срезах ассимиляционные клетки проявляются как ячеистые с многочисленными звеньями, особенно это характерно для венцовых клеток. По плотности и распределению хлоропластов в венцовой и межвенцовой зонах рахис приближается к листовым влагалищам (Зверева, 2020), а по размерам клеточных ячеек – к чешуям колосков *Tripogon chinensis*.

В стебле *Tripogon chinensis* хлоренхима менее развита и присутствует в виде небольших островков из коронарных структур, что приводит к снижению числа зелёных пластид в 1 см² его боковой поверхности в 3,1 раза по сравнению с осью колоса. Можно также выделить, что в рахисе по сравнению со стеблем отмечаются более короткие кранц-клетки и более длинные секции ячеистых клеток венца.

Таким образом, генеративные и вегетативные органы хлоридоидных злаков близки по структуре хлоренхимы, но различаются по степени её развития. В чешуях колосков она менее развита по сравнению с листьями, а в рахисе, напротив, более, чем в стебле. Предполагается, что наличие ассимиляционных клеток с лопастями в поперечном направлении может ограничивать возможности C₄-фотосинтеза (Sage T. L., Sage R. F., 2009; Smillie et al., 2012). В надземных органах генеративных побегов хлоридоидных злаков сохраняется высокое присутствие продольно расположенных ячеистых клеток с мелкими и часто многочисленными секциями, близкими по размерам, что возможно до некоторой степени связано с адаптациями растений к неблагоприятным условиям.

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.
- Горышина Т. К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
- 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 фестукоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Бот. журн., 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
- Зверева Г. К.** Структура мезофилла и ассимиляционного аппарата листьев хлоридоидных злаков // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. – Т. 19, № 2. – С. 202–206. DOI: 10.14258/pbssm.2021103
- Николаевский В. Г.** О типах структуры листа у злаков // Бот. журн., 1972. – Т. 57, № 3. – С. 313–321.
- Цвелёв Н. Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 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, № 3. – P. 170–178.
- Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesik 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. – P. 259–275.
- Ellis R. P.** Leaf anatomy and taxonomy of *Lintonia nutans* (Chloridoideae: Poaceae) // South African Journal of Botany, 1983. – Vol. 2. – P. 162–167.
- Hattersley P. W., Watson L.** C₄ 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.
- Liu Q., Zhang D. X., Peterson P. M.** Lemma micromorphological characters in the *Chloridoideae* (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny // South African Journal of Botany, 2010. – Vol. 76. – P. 196–209.
- Rao X., Dixon R. A.** The differences between NAD-ME and NADP-ME subtypes of C₄ photosynthesis: more than decarboxylating enzymes // Frontiers in plant science, 2016. – Vol. 7. – Article 1525.
- Renvoize S. A.** A survey of leaf-blade anatomy in grasses. IV. *Eragrostideae* // Kew Bulletin, 1983. – Vol. 38, № 3. – P. 469–478.
- Renvoize S.** Grass anatomy // Flora of Australia, 2002. – Vol. 43 (Poaceae 1, Introduction and Atlas). – P. 71–132.
- Possingham J. V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
- Sage T. L., Sage R. F.** The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice // Plant and Cell Physiology, 2009. – Vol. 50, № 4. – P. 756–772.
- Smillie I. R. A., Pyke K. A., Murchie E. H.** Variation in vein density and mesophyll cell architecture in a rice deletion mutant population // Journal of Experimental Botany, 2012. – Vol. 63, № 12. – P. 4563–4570.
- Vignal C.** Etude histologique des Chloridées. I: *Chloris* Sw. // Adansonia, 1979. – Vol. 19, Iss. 1. – P. 39–70.