

Структура мезофилла хвои у видов семейства Pinaceae

The structure of the needles mesophyll at species of the Pinaceae family

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. Проведено сравнительное изучение строения мезофилла хвои и разнообразия форм ассимиляционных клеток у 27 видов из 7 родов (*Abies*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Pinus*, *Cedrus*, *Larix*) семейства Pinaceae. Исследования проводились под световым микроскопом с помощью мацерированных препаратов, а также на поперечных, парадермальных и радиальных срезах средней части хвои. Среди клеток сложной формы выделяли плоские ячеистые клетки, расположенные вдоль хвои, плоские складчатые клетки, основными проекциями проявляющиеся на поперечных сечениях, и более усложнённые складчато-ячеистые, сочетающие лопастные очертания в поперечнике и ячеистые в продольном направлении. Рассматриваемые роды Pinaceae по строению ассимиляционной ткани хвои можно разделить на две группы по наличию или отсутствию клеток сложной формы, в связи с чем более детально выделены и охарактеризованы преобладающие типы мезофилла для каждого рода. Показано, что в пределах отдельных родов семейства Pinaceae наблюдаются характерные особенности в строении мезофилла хвои, что может также быть отчасти связано с наличием разных вариантов клеток сложной ячеистой и складчатой формы.

Ключевые слова. Клетки простой формы, мезофилл, складчатые клетки, хвоя, ячеистые клетки, Pinaceae.

Summary. Comparative study of the structure of the needle mesophyll and the diversity of assimilatory cell forms at 27 species from 7 genera (*Abies*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Pinus*, *Cedrus*, *Larix*) of the Pinaceae family was carried out. The researches were carried out under a light microscope using macerated preparations, as well as on transverse, paradermal and radial sections of the middle part of the needles. Among the cells of complex shape, flat cellular cells located along the needles, flat folded cells, the main projections appearing on the transverse sections, and more complicated folded-cellular, combining lobed outlines in the cross-section and cellular in the longitudinal direction, were distinguished. The genera of Pinaceae under consideration can be divided into two groups according to the structure of the assimilatory tissue of needles by the presence or absence of cells of complex shape, in connection with which the prevailing types of mesophyll for each genus are distinguished and characterized in more detail. It is shown that within the separate genera of the Pinaceae family, the characteristic features are observed in the structure of the needles mesophyll, which may also be partly due to the presence of different variants of cells of complex cellular and folded forms.

Key words. Cells of a simple shape, mesophyll, folded cells, needles, cellular cells, Pinaceae.

Введение. У представителей семейства Pinaceae листья преимущественно игловидные и одножилковые, связи с чем ассимиляционная ткань сконцентрирована вокруг проводящего пучка и распределение мезофилла относят к центрическому типу. Такое строение мезофилла, состоящее из однородных складчатых клеток, описывают у видов *Pinus* (Крашенинников, 1937; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; Chaturvedi, 1998; Еремин, Зеркаль, 2002; и др.). У многих хвойных в мезофилле выделяют палисадную и губчатую ткани, как, например, у видов *Abies* (Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; Версу et al., 2010 и др.). Нами показано наличие в хлоренхиме хвои сосновых клеток сложной ячеистой формы и рассмотрены особенности их расположения в листовом пространстве (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2015). Задачей настоящей работы было обобщение имеющихся сведений по разнообразию клеточных форм и строению мезофилла хвои у видов разных родов семейства Pinaceae.

Методы исследования. Строение мезофилла хвои изучено на примере 27 видов из 7 родов (табл. 1). У представителей родов *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Pinus* и *Cedrus* структура хлорофилло-

носной паренхимы изучалась у двухлетней хвои, у видов *Larix* анализировались листья побегов текущего года. У видов *Pinus*, *Cedrus* и *Larix* рассматривалась хвоя на укороченных побегах. Образцы хвои отбирались в июле-сентябре, в нижней трети кроны деревьев и фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., 1973). Исследования ассимиляционной ткани проводились под световым микроскопом с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах средней части хвои.

Таблица 1

Изученные виды растений семейства Pinaceae

| Род | Вид |
|--------------------------|---|
| <i>Abies</i> Mill. | <i>A. cephalonica</i> Loudon, <i>A. concolor</i> (Gordon et Glend.) Lindl. ex Hildebr., <i>A. sibirica</i> Ledeb. |
| <i>Tsuga</i> Carr. | <i>T. canadensis</i> Carrière |
| <i>Pseudotsuga</i> Carr. | <i>P. menziesii</i> (Mirb.) Franco |
| <i>Picea</i> A. Dietr. | Секция <i>Eupicea</i> : <i>P. asperata</i> Masters, <i>P. glauca</i> (Moench) Voss, <i>P. obovata</i> Ledeb., <i>P. schrenkiana</i> Fisch. et C. A. Mey., <i>P. pungens</i> Engelm. Секция <i>Omorica</i> : <i>P. omorica</i> (Pančić) Purk. |
| <i>Pinus</i> L. | Подрод <i>Pinus</i> : <i>P. sylvestris</i> L., <i>P. banksiana</i> Lamb., <i>P. mugo</i> Turra, <i>P. nigra</i> J.F.Arnold, <i>P. nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Cembrae</i> : <i>P. sibirica</i> Du Tour, <i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc. Подрод <i>Strobus</i> , подсекция <i>Strobi</i> : <i>P. flexilis</i> E.James, <i>P. strobus</i> L., <i>P. peuce</i> Griseb. |
| <i>Cedrus</i> Trew. | Sect. <i>Mediterranei</i> : <i>C. atlantica</i> (Endl.) G. Manetti ex Carrière, <i>C. libani</i> A. Rich. Sect. <i>Himalaici</i> – <i>C. deodara</i> (Roxb. ex D. Don) G. Don. |
| <i>Larix</i> Mill. | <i>L. decidua</i> Mill., <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen., <i>L. kaempferi</i> (Lamb.) Carrière, <i>L. sibirica</i> Ledeb. |

При описании клеток мезофилла опирались на предложенную нами классификацию их формы для листьев злаков и хвойных (Зверева, 2009, 2014). Выделяли простые (округлой или вытянутой формы с прямыми или слегка волнистыми стенками) и сложные (с разветвленностью оболочек) конфигурации клеток. Клетки сложной формы подразделялись на ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки (Березина, Корчагин, 1987), и лопастные, или складчатые, имеющие округлые или овальные выросты (Иванова, Пьянков, 2002). При этом возможно сочетание сложных очертаний с элементами губчатости (губчато-ячеистые, губчато-лопастные). Складчатость клеток проявляется на поперечных сечениях, а ячеистые контуры – на продольных срезах листьев. Ячеистые клетки, ориентированные своими секциями перпендикулярно листовой поверхности, относим к первой группе, а параллельно эпидерме – ко второй группе. По аналогии с двудольными растениями клетки первой группы приближаются к палисадной паренхиме, а клетки второй группы – к губчатой ткани. Клетки могут быть плоскими, если их сложные контуры раскрываются в одной плоскости (плоские складчатые или ячеистые клетки), и более усложненными, если они обнаруживаются в двух или трёх направлениях (складчато-ячеистые).

Названия видов растений приведены согласно базы данных World Flora Online (URL: <http://www.worldfloraonline.org/>). При выделении типов анатомического строения листьев использовались подходы, предложенные для двудольных растений (Василевская, Бутник, 1981).

Результаты исследований и обсуждение. Представителей рассматриваемых родов по строению мезофилла хвои можно разделить на две группы по наличию или отсутствию клеток сложной формы, в соответствии с этим в таблице 2 они размещены по степени усложнения формы ассимиляционных клеток. Так, у видов *Abies* и *Tsuga* клетки сложной формы не обнаружены, лишь отдельные клет-

ки отличаются слабой волнистостью стенок, ассимиляционная ткань хвои дифференцирована на палисадную и губчатую паренхиму, о чем свидетельствуют также исследования многих авторов (Gambles, Dengler, 1974; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; Bercu et al., 2010; Ghimire et al., 2015; и др.).

У рассматриваемых видов *Abies* хвоя имеет более ксероморфное строение, так как наблюдается развитие столбчатой ткани с обеих сторон листа, у *Tsuga canadensis* мезофилл очень рыхлый, под верхней эпидермой выделяется один, изредка 2 слоя палисады, клетки губчатой ткани уплощены и наибольшими проекциями обращены к нижней эпидерме. Высота палисадных клеток первого ряда у *Abies concolor*, *A. sibirica* и *Tsuga canadensis* превышает ширину и толщину в 1,9–2,5 раза, а у *A. cephalonica* – 3,1–3,3 раза.

Таблица 2

Основные формы ассимиляционных клеток и строение мезофилла хвои у представителей родов Pinaceae

| Род | Мезофилл хвои | | |
|--------------------------------------|---|---|--|
| | Основные формы клеток | | Преобладающее строение |
| | Простые | Сложные | |
| <i>Abies</i> | Палисадные, губчатые | Нет | Изолатерально-палисадное |
| <i>Tsuga</i> | Палисадные, губчатые | Нет | Дорсивентральное |
| <i>Pseudotsuga</i> | Палисадные, губчатые | Плоские слабоскладчатые, плоские ячеистые и ячеисто-губчатые | Сочетание ячеисто-дорсивентрального и ячеисто-изолатерально-палисадного |
| <i>Picea</i> | Однородные с ровными или слегка волнистыми стенками | Редко слабо складчатые | Гомогенное, из плоских клеток простой, губчатой и изредка слабо складчатой формы |
| <i>Pinus</i> / Подрод <i>Pinus</i> | Нет | Плоские складчатые | Гомогенное, складчатое |
| <i>Pinus</i> / Подрод <i>Strobus</i> | Нет | Плоские складчатые, складчато-ячеистые | Гомогенное, сочетание складчатого и складчато-ячеистого |
| <i>Cedrus</i> | Редко палисадные | Плоские складчатые, складчато-полуячеистые | Гомогенное, сочетание складчатого и складчато-полуячеистого |
| <i>Larix</i> | Нет | Плоские складчатые и слабоскладчатые, плоские ячеистые и ячеисто-губчатые, складчато-ячеистые | Сочетание ячеисто-дорсивентрального и складчато-ячеистого |

Примеч.: Нет – отсутствие клеток такой формы.

Для мезофилла хвои *Pseudotsuga menziesii* характерно дифференцированное строение при большом разнообразии клеточных форм. Наряду с палисадными и губчатыми клетками достаточно часто встречаются плоские ячеистые и ячеисто-губчатые первой и второй групп, которые своими основными проекциями расположены вдоль хвоинки и состоят в основном из двух, значительно реже – из 3–4 х секций. Длина секций ячеистых клеток первой группы и простых палисадных клеток в 1,6–2,3 раза превышает ширину. На поперечных срезах хвои изредка встречаются губчато-лопастные, или слабо складчатые, формы.

Мезофилл хвои *Picea*, *Pinus* и *Cedrus* характеризуют как недифференцированный, состоящий из однотипных клеток, основные конфигурации которых проявляются на поперечных срезах, в продольном направлении они расположены слоями (Marco, 1939; Тонкоштан, 1963; Эзау, 1980; Нестерович и др., 1986; и др.). При этом ассимиляционные клетки хвои *Picea* отличаются простой формой или небольшой волнистостью стенок, в некоторых случаях их описывают как слабоскладчатые.

Хорошо выраженная складчатость мезофилла наблюдается у видов *Pinus*, особенно в подроде *Pinus*, и у видов *Cedrus* (Джапаридзе, 1937; Еремин, Зеркаль, 2002). Более детальное исследование хлоренхимы хвои подродов *Pinus* и *Strobilus* показало, что они различаются по строению мезофилла и форме клеток (Зверева, 2014). В подроде *Strobilus* наряду с плоскими складчатыми ассимиляционными клетками широко присутствует более усложнённых, складчато-ячеистых с двумя секциями, которые до некоторой степени нарушают послойное их распределение в продольном направлении. В мезофилле хвои *Cedrus* наряду с плоскими складчатыми клетками в небольшом количестве присутствуют складчато-выемчатые и складчато-полуячеистые, а также клетки простой формы, при этом часть клеток, особенно опирающихся на эпидерму, выделяется мелкобугорчатыми внешними краями. У видов *Pinus* и *Cedrus* наблюдаются элементы проявления дифференцированности мезофилла, когда клетки субгиподермального слоя отличаются палисадообразными выступами, ориентированными перпендикулярно листовой поверхности. Отношение высоты таких выступов к их ширине составляет у представителей подрода *Strobilus* 1,1–1,4, а у видов подрода *Pinus* и рода *Cedrus* – 1,2–2,6.

Для мезофилла рода *Larix* характерно сочетание преимущественно плоских ячеистых клеток первой и второй групп у эпидермы, за счет которых осуществляется слабая дифференциация на палисадную и губчатую ткани, с широким присутствием разных вариантов плоских складчатых и складчато-ячеистых клеток в более глубоких слоях хлоренхимы. В плоских ячеистых клетках число секций в среднем изменяется от 2 до 7, у *L. sibirica* достигает до 10–15 и может быть больше, при этом высота клеточной секции превышает ширину в 1,5–2,5 раза. В усложнённых складчато-ячеистых клетках число звеньев в основном меньше – от 2 до 4, но иногда, например, у *L. sibirica* их насчитывается до 8.

Известно, что в листьях двудольных растений высота палисадных клеток превышает ширину у мезофитов и ксерофитов в 2,3–6,5 (Брант, Тагеева, 1967; Горшкова, Зверева, 1988; и др.). Соотношение между этими показателями для столбчатых клеток хвои лишь у некоторых видов приближается к значениям для двудольных растений, степень вытянутости палисадообразных клеток и секций ячеистых клеток в основном у сосновых ниже.

Для видов *Pinaceae* из разных родов с уплощённой хвоей отдельно можно выделить вытянутые крупные ассимиляционные клетки, расположенные в центре листа и протягивающиеся в несколько слоёв по обе стороны от проводящего пучка до краёв хвоинки по её большому радиусу. По мере удаления от проводящего пучка они сокращаются в размерах. Их описывают как клетки средней части хвоинки и выделяют в отдельный тип мезофилла наряду с палисадным и губчатым (Еремин, Зеркаль, 2002; Зеркаль и др., 2009; Еремин, Чавчавадзе, 2015). Нами показано, что эти клетки близки к срединным, описанным ранее для злаков (Зверева, 2009), в листьях сосновых они проявляются как при дифференцированном мезофилле, так и состоящим из однородных клеток. В зависимости от типа мезофилла они могут иметь простые, складчатые или сложные ячеистые формы.

Таким образом, в пределах отдельных родов семейства *Pinaceae* просматриваются характерные особенности в строении мезофилла хвои, что во многом обусловлено наличием клеток сложной формы, их ориентацией и взаимным расположением в листовом пространстве.

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.
- Брант А. Б., Тагеева С. В.** Оптические параметры растительных организмов. – М.: Наука, 1967. – 301 с.
- Василевская В. К., Бутник А. А.** Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн., 1981. – Т. 66, № 7. – С. 992–1001.
- Горшкова А. А., Зверева Г. К.** Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука, 1988. – 116 с.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Джапаридзе Л. И.** Об анатомической связи хвои со смолоносной системой древесины *Pinus* sp. // Доклады АН СССР, 1937. – Т. 15, № 2. – С. 101–104.
- Еремин В. М., Зеркаль С. В.** Сравнительная анатомия листа сосновых. – Брест: Изд-во БрГУ, 2002. – 182 с.
- Еремин В. М., Чавчавадзе Е. С.** Анатомия вегетативных органов сосновых (*Pinaceae* Lindl.). – Брест: Полиграфика, 2015. – 691 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.** Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (Pinaceae) // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 10. – С. 1101–1109.
- Зверева Г. К.** Отличительные особенности структуры хлоренхимы хвои у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и видов рода *Abies* Mill. (Pinaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2015. – № 3(19). – С. 16–21.
- Зверева Г. К., Урман С. А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (Pinaceae) // Вестник Томского гос. ун-та, 2010. – № 333. – С. 164–168.
- Зеркаль С. В., Волосюк С. Н., Колбас А. П.** Сравнительный анализ анатомического строения листа тисса ягодного (*Taxus baccata* Lindl.) и псевдотсуги тиссолистной (*Pseudotsuga taxifolia* Lindl.) при различной степени освещенности // Вучонья запискі Брэсцкага дзяржаўнага ун-та, 2009. – Вып. 5, Ч. 2. – С. 57–69.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиол. раст., 2002. – Т. 49, № 3. – С. 467–480.
- Крашенинников Ф. Н.** Лекции по анатомии растений. – М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. литературы, 1937. – 446 с.
- Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И.** Структурные особенности листьев хвойных. – Минск: Наука и техника, 1986. – 143 с.
- Тонкоштан Л. А.** Анатомическое строение хвои основных древесных пород Красноярского края // Труды Института леса и древесины АН СССР, 1963. – Т. 65. – С. 118–127.
- Эзю К.** Анатомия семенных растений. Кн. 2. – М.: Мир, 1980. – 558 с.
- Bercu R., Broasca L., Popoviciu R.** Comparative anatomical study of some gymnospermae species leaves // Botanica Serbica, 2010. – Vol. 34, No 1. – P. 21–28.
- Chatuvedi S.** Leaf morpho-anatomy of six species of *Pinus* L. (Arietaceae) // Philippine Journal of Science, 1998. – Vol. 127, No 1. – P. 49–64.
- Gambles R. L., Dengler N. G.** The leaf anatomy of hemlock, *Tsuga Canadensis* // Canadian Journal of Botany, 1974. – Vol. 52, No 5. – P. 1049–1056. DOI: 10.1139/b74-134
- Ghimire B., Lee C., Yang J., Heo K.** Comparative leaf anatomy of some species of *Abies* and *Picea* (Pinaceae) // Acta Botanica Brasilica, 2015. – Vol. 29, No 3. – P. 346–353. DOI: 10.1590/0102-33062014abb0009
- Marco H. F.** The anatomy of spruce needles // Journal of Agricultural Research, 1939. – Vol. 58, No 5. – P. 357–368.
- Possingham J. V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, No 2. – P. 186–194.
- World Flora Online.* URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 28 March 2023).