

Структурные адаптации листьев злаков с паникоидным типом анатомии (Poaceae)

Structural adaptations of grasses leaves with panicoid type of anatomy (Poaceae)

Зверева Г. К.^{1,2}

Zvereva G. K.^{1,2}

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

¹Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

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

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

Реферат. С помощью светового микроскопа на поперечных и продольных срезах изучена организация мезофилла листьев у 8 видов паникоидных злаков с НАДФ-МЭ типом C_4 -фотосинтеза. Выделялись растения естественных сообществ (*Arundinella hirta*, *Spodiopogon sibiricus*), сорные (*Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*) и культурные злаки (*Echinochloa colonum* subsp. *edulis*, *Pennisetum americanum*, *Sorghum* × *drummondii*, *Zea mays*). Анатомические исследования проводили в средней части листовых пластинок и верхней трети листовых влагалищ, расположенных в середине генеративных побегов. Среди клеток мезофилла листьев выделяли радиально примыкающие к кранц-клеткам клетки венцовой обкладки и располагающиеся между ними клетки межвенцовой зоны. Показано, что мезофилл листьев рассматриваемых злаков состоит из клеток простой и сложной ячеистой формы. Ячеистые клетки встречаются более часто в венцовой обкладке по сравнению с межвенцовой зоной. В листовых пластинках злаков природных ценозов, особенно у *Arundinella hirta*, они наиболее многочисленны, с большим числом хорошо выраженных секций. У сорных и культурных злаков участие ячеистых клеток уменьшается, в своём большинстве они состоят из 2–4 секций и часто характеризуются как слабо ячеистые. В листовых влагалищах возрастает доля ассимиляционных клеток простой формы, более всего у сорных и культурных злаков.

Ключевые слова. Злаки, мезофилл, паникоидный тип анатомической структуры листьев, ячеистые клетки.

Summary. The organization of leaf mesophyll at 8 species of panicoid grasses with NADP-ME type C_4 photosynthesis was studied using a light microscope on transverse and longitudinal sections. Plants of natural communities (*Arundinella hirta*, *Spodiopogon sibiricus*), weeds (*Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*) and cultivated grasses (*Echinochloa colonum* subsp. *edulis*, *Pennisetum americanum*, *Sorghum* × *drummondii*, *Zea mays*) were distinguished. Anatomical studies were carried out in the middle part of the leaf blades and the upper third of the leaf sheaths located in the middle of the generative shoots. Among the mesophyll cells of the leaves, the cells of the crown sheath radially adjacent to the Kranz cells and the cells of the intercrown zone located between them were distinguished. It is shown that the mesophyll of the leaves of the considered grasses consists of cells of simple and complex cellular shapes. Cellular cells meet more often in the crown sheath compared to the intercrown zone. In leaf blades of grasses of natural cenoses, especially at *Arundinella hirta*, they are the most numerous, with a large number of well-defined sections. In weeds and cultivated grasses, the participation of cellular cells decreases; in their majority they consist of 2–4 sections and are often characterized as weakly cellular. In leaf sheaths the share of assimilative cells of simple form increases, most of all in weeds and cultivated grasses.

Key words. Cellular cells, grasses, mesophyll, panicoid type of anatomical structure of leaves.

Введение. Паникоидный тип анатомической структуры листьев характерен для злаков с C_4 -фотосинтетическим метаболизмом, при этом вокруг проводящих пучков отмечается наличие одной обкладки, состоящей из кранц-клеток, вокруг которой имеется более или менее радиальное, или венцовое расположение клеток мезофилла, внутренняя склеренхимная обкладка отсутствует или слабо развита (Brown, 1958). В дальнейшем было показано, что отсутствие механической обкладки сопряжено с проявлением НАДФ+-малатдегидрогеназного типа (НАДФ-МЭ) C_4 -фотосинтеза, который наблюдается у части видов подсем. Panicoideae (Hattersley, Watson, 1976; Soreng, Davis, 1998; Washburn et al., 2015). Для

листовых пластинок злаков с этим типом строения характерны короткие расстояния между сосудами, низкие значения средней площади мезофилла в расчете на жилку, наличие не более двух-четырех мезофилльных клеток между соседними кранц-обкладками, с которыми контактирует большинство клеток мезофилла (Carolin et al., 1973; Hattersley, Watson, 1976; Hattersley, 1984; Dengler et al., 1994 и др.). Злаки с C_4 -НАДФ-МЭ типом фотосинтеза менее устойчивы к засушливым условиям и более эффективно используют азот по сравнению с C_4 -НАД-МЭ типом (Ghannoum et al., 2002, 2005).

На примере некоторых видов злаков с паникоидной структурой показано, что мезофилл их листовых пластинок состоит из клеток простой и сложной ячеистой формы (Chonan, 1978; Ларин, 1994; Зверева, 2011). Задачей данной работы было более подробное рассмотрение пространственной организации мезофилла листовых пластинок и листовых влагалищ у злаков с НАДФ-МЭ биохимическим типом C_4 -фотосинтеза.

Методы исследования. Структура мезофилла листьев паникоидного типа рассмотрена на примере восьми видов, относящихся к трём трибам подсемейства *Panicoideae* Link семейства Poaceae Barnhart, среди них растения естественных сообществ (*Arundinella hirta* (Thunb.) Tanaka, *Spodiopogon sibiricus* Trin.), сорные (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv.) и культурные злаки (*Echinochloa colonum* subsp. *edulis* (Honda) Banfi et Galasso, *Pennisetum americanum* (L.) Schumann, *Sorghum* × *drummondii* (Nees ex Steud.) Millsp. et Chase, *Zea mays* L.) (Цвелёв, Пробатова, 2019). Для всех злаков характерен НАДФ-МЭ биохимический тип C_4 -фотосинтеза (малатный подтип) (Hattersley, Watson, 1976; Dengler, Dengler, 1990; Ueno et al., 2006; Neto, Guerra, 2019). Анализировались листья среднего яруса генеративных побегов, находящихся в состоянии колошения и начала цветения. Растительные образцы *Arundinella hirta* и *Spodiopogon sibiricus* отбирались в Забайкальском крае, остальных злаков – в Приобской лесостепи, и фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Анатомические исследования средней части листовых пластинок и верхней трети листовых влагалищ проводили под световым микроскопом на поперечных, парадермальных и продольных боковых срезах. Форму клеток мезофилла описывали по конфигурациям клеточных проекций, которые подразделялись на простые (без выраженных складок) и сложные (с выраженными выростами и складками) (Зверева, 2009, 2011). Среди клеток сложной формы выделяются ячеистые, проявляющиеся на продольных сечениях листа и состоящие из секций (клеточных ячеек, звеньев), которые имеют вытянутые палисадообразные очертания (Березина, Корчагин, 1987). При наличии двух звеньев в клетке проекции со складкой на одной стороне (полуячеистые) рассматриваем как полусложные. В анатомическом строении злаков с C_4 -фотосинтетическим метаболизмом среди клеток мезофилла выделяли радиально примыкающие к кранц-клеткам клетки венцовой обкладки и располагающиеся между ними клетки межвенцовой зоны.

Для определения плотности хлоропластов и клеток мезофилла в листьях использовали подходы, предложенные рядом авторов (Possingham, Saurer, 1969; Березина, Корчагин, 1987; Горышина, 1989; и др.). Видовые названия злаков приведены по базе «World Flora Online» (URL: <http://www.worldfloraonline.org/>). Количественные показатели обработаны статистически с использованием программы Statistica 10.

Результаты исследований. Листовые пластинки рассматриваемых злаков, за исключением *Arundinella hirta*, отличаются слабой ребристостью верхней поверхности, их толщина в области проводящих пучков в среднем колеблется от 125 до 220 мкм, а моторных клеток – от 38 до 68 мкм. Эпидермальные клетки со слабым утолщением наружной стенки, которое составило 6–28 % от их высоты. Листовые влагалища более толстые (190–690 мкм) и с более утолщёнными наружными стенками нижней эпидермы. Для листьев *Arundinella hirta* отмечается хорошо выраженная ребристость, а также наличие дополнительных отдельных кранц-клеток, не контактирующих с проводящими пучками, в зарубежной литературе их называют отличительными клетками (distinctive cells – DCs) (Dengler et al., 1996).

Ассимиляционная ткань листьев C_4 -злаков включает кранц-обкладку, а также венцовые и межвенцовые клетки мезофилла. Среднее расстояние между центрами соседних проводящих пучков (у *Arundinella hirta* – между кранц-комплексами) в листовых пластинках исследованных злаков составляет 65–182 мкм, при этом между венцовыми клетками отсутствует или располагаются одна, редко 2 (*Echinochloa colonum* subsp. *edulis*, *Sorghum* × *drummondii*) клетки межвенцовой зоны. В листовых влагалищах это расстояние больше – 87–434 мкм, а число межвенцовых клеток более непостоянно и изменяется от 0 до 1 у *Arundinella hirta*, от 0 до 3 – у *Echinochloa colonum* subsp. *edulis* и *Setaria viridis*, от 0 до 4 – у

Sorghum × drummondii, от 1 до 4 – у *Echinochloa crus-galli* и *Spodiopogon sibiricus*, от 2 до 4 – у *Pennisetum americanum* и от 2 до 5 – у *Zea mays*.

Клетки венцовой обкладки на поперечных срезах имеют в основном простые, немного вытянутые проекции, иногда с небольшой волнистостью стенок, у *Pennisetum americanum* изредка проявляются лопастные очертания. Так, в центральной части проводящих пучков их средняя длина в листовых пластинках составляет 19–38 мкм, а во влагалищной части – 22–33 мкм, что превышает ширину соответственно в 1,2–2,2 и 1,1–1,5 раза.

Из сопоставления поперечных и продольных сечений листьев видно, что у большинства злаков часть клеток венца имеет простую палисадообразную форму, а часть – сложную ячеистую (рис. 1).

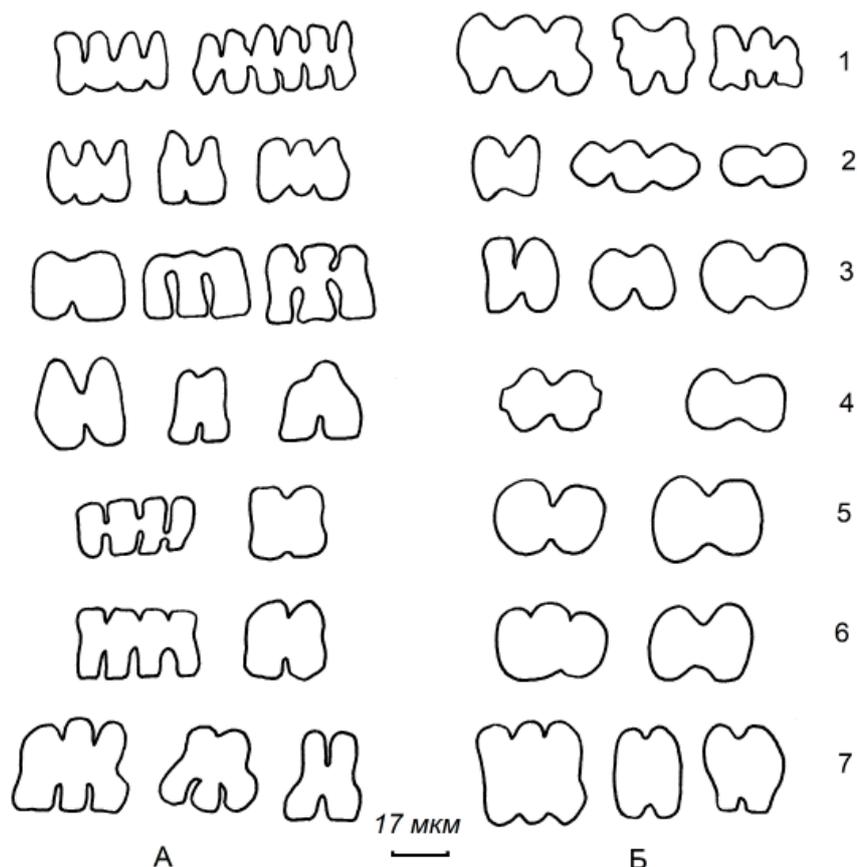


Рис. 1. Основные формы ячеистых клеток венцовой обкладки (А) и межвенцовой зоны (Б) в листовых пластинках паникоидных злаков в центральной части проводящего пучка. Вид: 1 – *Arundinella hirta*, 2 – *Spodiopogon sibiricus*, 3 – *Echinochloa crus-galli*, 4 – *Setaria viridis*, 5 – *Pennisetum americanum*, 6 – *Sorghum × drummondii*, 7 – *Zea mays*.

Практическое отсутствие клеток простых конфигураций наблюдается у *Arundinella hirta*, а ячеистые клетки хорошо выражены, с многочисленными секциями, до 17 в листовых пластинках и до 8 – во влагалищной части листьев и может быть больше. Венцовые клетки *Spodiopogon sibiricus* также очень редко имеют простые очертания, в основном это ячеистые клетки с 2–8 секциями.

У сорных видов пашенных сообществ (*Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*) венцовых клеток ячеистой формы значительно меньше и часто их можно описать как полуячеистые или слабо ячеистые, в основном они имеют 2–3, изредка 4 секции.

В листовых пластинках культурных злаков среди клеток венца более многочисленны ячеистые с числом звеньев до 4–6 у *Sorghum × drummondii* и *Zea mays* и до 5–9 – у *Pennisetum americanum*. Они хорошо выражены у *Sorghum × drummondii*, а у *Zea mays* и *Pennisetum americanum* – более часты слабо ячеистые или губчато-ячеистые формы. У *Echinochloa colonum* subsp. *edulis*, напротив, венец состоит преимущественно из удлиненных клеток простой формы с небольшим участием слабо ячеистых с двумя-тремя секциями. Во влагалищной части листьев культурных видов возрастает доля клеток простой формы, особенно у *Zea mays*.

Ассимиляционные клетки межвенцовой зоны большей частью размещаются у эпидермы, но встречаются и в центре листа, они также имеют как простые, так и ячеистые формы, среди последних из-за отсутствия радиальной ориентации выделяются клетки первой и второй групп с расположением секций соответственно перпендикулярно и параллельно листовой поверхности, что сближает строение мезофилла в этой части листа с фестоидными злаками (Зверева, 2011).

Межвенцовая зона листовых пластинок *Arundinella hirta* практически полностью состоит из разных вариантов ячеистых клеток, главным образом, первой группы, особенно у эпидермы, с числом звеньев до 4–7. В листовых влагалищах ячеистые клетки более короткие, при этом появляются крупные, вытянутые вдоль листа, клетки простой формы. Многочисленные ячеистые клетки с числом секций до 7–9 сохраняются также в этой зоне в листьях *Spodiopogon sibiricus*, но участие клеток простой формы возрастает, особенно во влагалищной части.

У сорных и культурных злаков межвенцовая зона состоит преимущественно из клеток простой формы, округлой или вытянутой, как поперёк, так и вдоль листа, особенно в влагалищной части. Так, в листовых влагалищах *Echinochloa crus-galli*, *E. colonum* subsp. *edulis*, *Pennisetum americanum* и *Zea mays* ячеистые клетки практически не обнаружены. Клетки ячеистой формы состоят преимущественно из 2–3 секций, лишь в листовых пластинках *Sorghum × drummondii* и *Pennisetum americanum* отмечены их более разнообразные варианты с числом звеньев до 4–5.

Средняя плотность хлоропластов в мезофилле листовых пластинок рассматриваемых злаков колеблется от 8,4 до 21,7 млн/см², что соответствует значениям для растений умеренно увлажнённых местообитаний (Горышина, 1989 и др.) (табл. 1). В листовых влагалищах густота зелёных пластид в 1,7–8,0 раза меньше. Основные запасы хлоропластов мезофилла сосредоточены в венцовой обкладке: 85–97 % в пластинках листа и 68–90 % – в верхней части влагалищ. При этом в листовых пластинках дикорастущих злаков их чуть меньше (87,2–89,7 %), а наибольшая концентрация наблюдается у сорных видов (94,5–96,7 %).

Таблица 1

Количественные показатели структуры пластидного аппарата мезофилла листьев паникоидных злаков

Вид	Число клеток (ячеек) в 1 см ² , млн			Число хлоропластов		
				в клетке (ячейке)		в 1 см ² мезофилла листа, млн
	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	кранц-обкладки	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	
<i>Листовая пластинка</i> Дикорастущие злаки						
<i>Arundinella hirta</i>	1,818	0,289	0,217	8,1 ± 0,30	7,5 ± 0,49	16,90
<i>Spodiopogon sibiricus</i>	2,497	0,366	0,249	7,8 ± 0,25	6,1 ± 0,24	21,71
Сорные злаки						
<i>Echinochloa crusgalli</i>	1,082	0,036	0,256	9,7 ± 0,49	9,6 ± 0,45	10,85
<i>Setaria viridis</i>	0,839	0,068	0,235	9,5 ± 0,47	6,7 ± 0,59	8,43
Культурные злаки						
<i>Echinochloa colonum</i> subsp. <i>edulis</i>	1,070	0,200	0,191	8,4 ± 0,40	7,9 ± 0,26	10,57
<i>Pennisetum americanum</i>	2,042	0,129	0,228	8,6 ± 0,58	9,2 ± 0,37	18,75
<i>Sorghum × drummondii</i>	1,485	0,136	0,267	9,2 ± 0,39	6,5 ± 0,42	14,54
<i>Zea mays</i>	1,069	0,183	0,135	10,1 ± 0,43	10,6 ± 0,77	12,74

Продолжение табл. 1

Вид	Число клеток (ячеек) в 1 см ² , млн			Число хлоропластов		
				в клетке (ячейке)		в 1 см ² мезо-филла листа, млн
	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	кранц-обкладки	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	
<i>Листовое влагалище</i> Дикорастущие злаки						
<i>Arundinella hirta</i>	0,974	0,147	0,101	9,0 ± 0,21	7,2 ± 0,32	9,83
<i>Spodiopogon sibiricus</i>	0,329	0,117	0,085	10,8 ± 0,38	8,4 ± 0,51	4,53
Сорные злаки						
<i>Echinochloa crusgalli</i>	0,236	0,103	0,150	9,3 ± 0,32	7,8 ± 0,39	3,00
<i>Setaria viridis</i>	0,391	0,042	0,078	9,9 ± 0,38	9,7 ± 0,64	4,28
Культурные злаки						
<i>Echinochloa colonum</i> subsp. <i>edulis</i>	0,152	0,074	0,085	11,1 ± 0,50	10,7 ± 0,44	2,48
<i>Pennisetum americanum</i>	0,368	0,074	0,076	10,8 ± 0,48	10,7 ± 0,59	4,77
<i>Sorghum × drummondii</i>	0,594	0,093	0,109	9,0 ± 0,30	10,2 ± 0,29	6,30
<i>Zea mays</i>	0,107	0,053	0,088	10,9 ± 0,70	8,1 ± 0,64	1,60

Примеч.: в межвенцовой зоне подсчитывалось число ассимиляционных клеток.

Заключение. Мезофилл листьев паникоидных злаков с НАДФ-МЭ типом С₄-фотосинтеза представлен как клетками простой, так и сложной ячеистой формы. Ячеистые клетки более часты в венцовой обкладке по сравнению с межвенцовой зоной, в которой пространственное расположение ассимиляционных клеток близко к таковому для фестукоидных злаков.

Наиболее многочисленные ячеистые клетки с большим числом хорошо выраженных секций наблюдаются в листовых пластинках дикорастущих злаков, особенно у *Arundinella hirta*, у которой при широком расстоянии между проводящими пучками наличие дополнительных отдельных тяжей из кранц-клеток способствует сближению структурных показателей мезофилла с *Spodiopogon sibiricus*. В листовых пластинках сорных и культурных злаков участие ячеистых клеток уменьшается, в своём большинстве они состоят из 2–4 звеньев и часто характеризуются как слабо ячеистые. Обращает внимание особенно малое содержание клеток межвенцовой зоны у сорных видов, у культурных и дикорастущих злаков их плотность выше соответственно в 2,7–3,6 и в 5,4–8,0 раза. В листовых влагалищах возрастает доля ассимиляционных клеток простой формы, при этом менее всего их отмечалось у *Arundinella hirta* и *Spodiopogon sibiricus*.

В целом, в мезофилле листьев паникоидных злаков природных ценозов ассимиляционные клетки сложной ячеистой формы более выражены и многочисленны по сравнению с сорными и культурными видами.

Благодарности. Автор благодарна канд. биол. наук Е. А. Бондаревичу (Читинская государственная медицинская академия) за отбор и фиксацию образцов *Arundinella hirta* и *Spodiopogon sibiricus*.

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. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.

Ларин И. Г. Показатели фотосинтетической активности гетерозисных форм сорго и их родительских линий в связи с продуктивностью: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1994. – 24 с.

Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Злаки России. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. – 646 с.

Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette, 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 // Journal of the Linnean Society, Botany, 1973. – Vol. 66, № 4. – P. 259–275.

Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops // Japan Agricultural Research Quarterly, 1978. – Vol. 12, № 3. – P. 128–131.

Dengler N. G., Dengler R. E., Donnelly P. M., Hattersley P. W. Quantitative leaf anatomy of C_3 and C_4 grasses (Poaceae): bundle sheath and mesophyll surface area relationships // Annals of Botany, 1994. – Vol. 73, № 3. – P. 241–255. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1029>

Dengler N. G., Donnelly P. M., Dengler R. E. Differentiation of bundle sheath, mesophyll, and distinctive cells in the C_4 grass *Arundinella hirta* (Poaceae) // American Journal of Botany, 1996. – Vol. 83, № 11. – Pp. 1391–1405. DOI:10.1002/J.1537-2197.1996.TB13933.X

Dengler R. E., Dengler N. G. Leaf vascular architecture in the atypical C_4 NADP Malic enzyme grass *Arundinella hirta* // Canadian Journal of Botany, 1990. – Vol. 68, № 6. – P. 1208–1221. <https://doi.org/10.1139/b90-153>

Ghannoum O., von Caemmerer S., Conroy J. P. The effect of drought on plant water use efficiency of nine NAD-ME and nine NADP-ME Australian C_4 grasses // Functional Plant Biology, 2002. – Vol. 29, № 11. – P. 1337–1348. <https://doi.org/10.1071/FP02056>

Ghannoum O., Evans J. R., Chow W. S., Andrews T. J., Conroy J. P., von Caemmerer S. Faster rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-Malic enzyme relative to NAD-Malic enzyme C_4 grasses // Plant Physiology, 2005. – Vol. 137, № 2. – P. 638–650. <https://doi.org/10.1104/pp.104.054759>

Hattersley P. W. Characterization of C_4 type leaf anatomy in grasses (Poaceae). Mesophyll: bundle sheath area ratios // Annals of Botany, 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 // Australian Journal of Botany, 1976. – Vol. 24. – P. 297–308.

Neto M. A. M., Guerra M. P. A new method for determination of the photosynthetic pathway in grasses // Photosynthesis Research, 2019. – Vol. 142. – P. 51–56. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00646-5>

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, № 2. – P.186–194.

Soreng R. J., Davis J. I. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets // The Botanical Review, 1998. – Vol. 64, № 1. – P. 1–84.

Washburn J. D., Schnable J. C., Davidse G., Pires J. C. Phylogeny and photosynthesis of the grass tribe Paniceae // American Journal of Botany, 2015. – Vol. 102, № 9. – P. 1493–1505. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500222>

Ueno O., Kawano Y., Wakayama M., Takeda T. Leaf vascular systems in C_3 and C_4 grasses: a two-dimensional analysis // Annals of botany, 2006. – Vol. 97, № 4. – P. 611–621. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl010>

World Flora Online // URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 4 March 2025).