НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ТОМСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Проблемы изучения растительного покрова Сибири

Труды VII Международной научной конференции,
посвященной 135-летию Гербария им. П.Н. Крылова
Томского государственного университета
и 170-летию со дня рождения П.Н. Крылова

(Томск, 28–30 сентября 2020 г.)

Томск
Издательство ТГУ
2020

Структура мезофилла хвои у видов семейства Pinaceae с плоскими листьями

Г.К. Зверева^{1,2}

¹ Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия; labsp@ngs.ru

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, Краснообск, Россия

Аннотация. Рассмотрена пространственная организация мезофилла и трёхмерные формы ассимиляционных клеток на примере 7 видов семейства Pinaceae с плоскими листьями: *Abies cephalonica*, *A. concolor*, *A. sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea omorica*, *Pseudotsuga menziesii* и *Tsuga canadensis*. Показано, что в уплощённой хвое выделяются три вида клеток мезофилла: палисадные, губчатые и срединные. Срединные клетки заметны как при хорошо выраженной, так и слабой дифференциации ассимиляционной ткани, они могут иметь простые или сложные ячеистые формы.

Ключевые слова: Pinaceae, хвоя, складчатый мезофилл, ассимиляционные клетки простой формы, ячеистые клетки.

The structure of the needles mesophyll in species of the Pinaceae family with flat leaves

G.K. Zvereva^{1,2}

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia; labsp@ngs.ru

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

Abstract. The spatial organization of mesophyll and three-dimensional forms of assimilative cells are considered on the example of 7 species of the Pinaceae family with flattened leaves: *Abies cephalonica*, *A. concolor*, *A. sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea omorica*, *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga canadensis*. It was shown that three types of mesophyll cells are distinguished in the flattened needles: palisade, spongy and median. Median cells are appreciable both with well-defined and weak differentiation of assimilative tissue; they can have simple and complex cellular forms.

Key words: Pinaceae, needles, folded mesophyll, assimilative cells of a simple form, cellular cells.

В игловидных листьях растений сем. Pinaceae Lindl. клетки мезофилла заполняют полость между эпидермой и эндодермой. На поперечных сечениях трёх- и четырёхгранной хвои хлоренхима располагается слоями вокруг эндодермы, в углах хвоинок она может быть более многослойной. Подобный мезофилл описывают в основном как недифференцированный и состоящий из однотипных клеток, он характерен для большинства видов *Picea* A. Dietr., *Pinus* L. и *Cedrus* Trew. (Marco, 1939; Тонкоштан, 1963; Нестерович и др., 1986 и др.). В плоских и плосковатых листьях хвойных отмечают развитие палисадной и губчатой тканей (Иванов, 1931; Owens, 1968; Нестерович и др., 1986; Еремин, Зеркаль, 2002, Pădure et al., 2008 и др.). При этом между столбчатой и губчатой паренхимами у видов *Abies* Mill., *Keteleeria* Carr., *Larix* Mill., *Pseudotsuga* Carr., *Pseudolarix* Cord. и *Tsuga* Carr. часто выделяют промежуточный слой мезофилла, отличающийся наличием крупных клеток, вытянутых к углу хвоинки по обе стороны от проводящей системы (Зеркаль, 2000; Еремин, Зеркаль, 2002; Зеркаль и др., 2009; Еремин, Чавчавадзе, 2015).

Нами показано, что хлоренхима хвои у видов рода *Abies* состоит из клеток простой формы, а у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и *Larix sibirica* Ledeb. в мезофилле достаточно часто встречаются сложные ячеистые клетки (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2015). Задачей данной работы было обобщение сведений о пространственной организации ассимиляционной ткани хвои у видов семейства Pinaceae с плоскими листьями.

Структура мезофилла и трёхмерные формы ассимиляционных клеток изучались на примере 7 видов хвойных с уплощёнными листьями, относящихся к разным родам: *Abies cephalonica* Loud., *A. concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr., *A. sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea omorica* (Pancic) Purkyne, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и *Tsuga canadensis* Carr.

Отбор хвои *Abies sibirica* и *Larix sibirica* проведён в Горном Алтае, *Abies concolor*, *Picea omorica* и *Pseudotsuga menziesii* – в Ботаническом саду Поволжского государственного технологического университета (г. Йошкар-Ола), *Abies cephalonica* – в Крыму на территории Никитского ботанического сада, *Tsuga canadensis* – в Парке Дендрарий (г. Сочи). Хвоя отбиралась в июле-августе в нижней части кроны у средневозрастных генеративных деревьев и фиксировалась в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Анатомические исследования проводилось в средней части хвои на поперечных, тангентальных и радиальных сечениях, также форма клеток мезофилла рассматривалась с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969).

При описании клеточных проекций использовали классификацию формы клеток мезофилла, предложенную нами для листьев злаков и хвойных (Зверева, 2009, 2020), в которой выделялись простые (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложные (отличающиеся разветвленностью оболочек) конфигурации. Клетки простой формы имеют прямые или слегка волнистые стенки, клетки сложной формы подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки) и лопастные, или складчатые (имеющие многочисленные и разнообразные выросты). Ячеистые клетки первой группы выявляются на радиальных срезах хвои и аналогичны палисадным клеткам. Ячеистые клетки второй группы раскрываются на парадермальных сечениях хвои и выполняют роль губчатой ткани. Лопастные клетки своими наибольшими проекциями обнаруживаются на поперечных срезах.

Хвоя *Abies cephalonica*, *A. concolor*, *A. sibirica* и *Tsuga canadensis* плоская, у *Pseudotsuga menziesii* она плосковатая, а у *Picea omorica* – уплощённая (Деревья и кустарники..., 1949; Нестерович и др., 1986). Хвоя *Larix sibirica* узколинейная, на поперечных срезах отличается овальной формой.

У *Picea omorica*, *Tsuga canadensis* и видов *Abies* мезофилл хвои состоит из клеток простой формы, в ассимиляционной ткани *Pseudotsuga menziesii* достаточно часто встречаются ячеистые клетки, а хлоренхима *Larix sibirica* практически полностью состоит из клеток, имеющих сложные конфигурации в разных направлениях. У хвойных с простой формой клеток мезофилла под верхней эпидермой в 1–3 ряда расположена палисадная ткань, состоящая из вытянутых и часто конусообразных клеток с округлыми или овальными основаниями, их высота в первом ряду превышает ширину в 1,6–2,7 раза. У *Pseudotsuga menziesii* и особенно у *Larix sibirica* столбчатые клетки представлены ячеистыми первой группы, при этом отношение высоты клеточной секции к её ширине составляет 1,7–2,3.

Под нижней листовой поверхностью у *Picea omorica* и видов *Abies* также имеются палисадные клетки и мезофилл хвои этих видов можно описать как изолатерально-палисадный. Клетки губчатой паренхимы встречаются в более глубоких слоях хлоренхимы, на поперечных сечениях нередко они имеют слегка волнистые стенки. Дорсивентральное строение мезофилла отмечено у *Tsuga canadensis* с крупными губчатыми клетками, расположенными преимущественно в один ряд у абаксиальной эпидермы по обе стороны от смоляного канала.

Губчатая ткань в хвое *Larix sibirica* и *Pseudotsuga menziesii* представлена в основном ячеистыми клетками второй группы и строение мезофилла характеризуется как ячеисто-дорсивентральное, но с элементами ячеисто-изолатерально-палисадного.

Наиболее крупные ассимиляционные клетки у всех рассматриваемых видов растений расположены в центре хвоинки, они протягиваются в 3–5 рядов по обе стороны от эндодермы к её углам и по мере удаления от проводящего пучка становятся более короткими. Эти клетки у хвойных описывают как «клетки средней части хвоинки» и рассматривают в составе губчатой ткани или выделяют в отдельный тип мезофилла наряду с палисадным и губчатым (Зеркаль, 2000; Еремин, Зеркаль, 2002 и др.). Отмечается, что они имеют прямоугольную, овальную или мешковидную форму на поперечных сечениях и отличаются рыхлым сложением и незначительным содержанием хлорофилла.

В нашем случае клетки у эндодермы на поперечных сечениях хвои у видов *Picea omorica*, *Pseudotsuga menziesii* и *Tsuga canadensis*, а также у видов *Abies* имеют вытянутые контуры с прямыми или чуть волнистыми стенками, у *Larix sibirica* они отличаются разной степенью складчатости. Рассмотрение пространственных конфигураций этих клеток позволило выявить, что у *Picea omorica*, *Tsuga canadensis* и видов *Abies* их форма приближается к цилиндрической, о чем свидетельствуют близкие размеры ширины и толщины, а также округлые или овальные клеточные проекции на тангентальных срезах (таблица).

Размеры ассимиляционных клеток, расположенных у эндодермы и направленных в сторону угла хвоинки, у видов семейства Pinaceae с уплощёнными листьями

Вид	Размеры, мкм			
	Длина	Ширина	Толщина клеток	
			простой формы	сложной формы
<i>Abies cephalonica</i>	105,1±3,44	47,1±5,03	42,7±1,32	Нет
<i>Abies concolor</i>	107,4±4,14	45,4±3,34	46,1±1,49	Нет
<i>Abies sibirica</i>	71,0±1,87	39,7±1,50	39,4±0,82	Нет
<i>Larix sibirica</i>	101,4±2,27	37,5±2,30	30,6±2,24	55,1±3,49
<i>Picea omorica</i>	84,1±5,49	47,8±2,66	47,5±4,31	Нет
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	82,2±2,57	46,6±1,20	44,8±1,97	61,8±5,82
<i>Tsuga canadensis</i>	110,1±3,14	41,1±1,28	47,6±1,29	Нет

Примечания. Длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на парадермальных срезах. Нет – отсутствие клеток сложной формы.

В хвое *Pseudotsuga menziesii* наряду с клетками цилиндрической формы достаточно часто встречаются сложные ячеистые и полуячеистые конфигурации этих клеток, проявляющиеся на радиальных сечениях. Наиболее сложные формы клеток у эндодермы наблюдаются в хвое *Larix sibirica*, их можно охарактеризовать как складчато-ячеистые, сочетающие лопастные контуры в поперечнике и ячеистые в продольном направлении.

По трехмерным очертаниям клетки средней части хвои близки к срединным клеткам, описанным нами для листьев злаков (Зверева, 2009). Подобные клетки хорошо развиты не только в плоских одножилковых, но и многожилковых листьях у представителей класса Хвойные (Pinopsida), что показано нами на примере *Nageia nagi* (Thunb.) Kuntze (Podocarpaceae Endl.) (Зверева, 2019).

Таким образом, в уплощённых листьях растений сем. Pinaceae выделяются три вида клеток мезофилла: палисадные, губчатые и срединные. Срединные клетки заметны как при хорошо выраженной, так и слабой дифференциации ассимиляционной ткани, они могут иметь простые или сложные ячеистые формы.

ЛИТЕРАТУРА

- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев : Наукова думка, 1973. 591 с.
- Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. I. Голосеменные / З.Г. Белосельская, Я.Я. Васильев, С.И. Ванин и др. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. 463 с.
- 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 фестокоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К. Структурная организация мезофилла листьев у *Nageia nagi* (Podocarpaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2019. № 2 (34). С. 21–25.
- Зверева Г.К. Клетки хлоренхимы сложной формы у растений из семейств Poaceae и Pinaceae // Растительный мир Азиатской России. 2020. № 1(37). С. 11–17.
- 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 государственного университета. 2010. № 333. С. 164–168.
- Зеркаль С.В. Сравнительная анатомия листа сосновых (Pinaceae Lindl.) : автореф. дисс... канд. биол. наук. Минск, 2000. 22 с.
- Зеркаль С.В., Волосяк С.Н., Колбас А.П. Сравнительный анализ анатомического строения листа тиса ягодного (*Taxus baccata* Lindl.) и псевдотсуги тиссолистной (*Pseudotsuga taxifolia* Lindl.) при различной степени освещенности // Вучоныя запіскі Брэсцкага дзяржаўнага ун-та. 2009. Вып. 5, ч. 2. С. 57–69.
- Иванов Л.А. Анатомия растений. М. ; Л. : Гос. с.-х. изд-во, 1931. 137 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.
- Marco H.F. The anatomy of spruce needles // Journal of Agricultural Research. 1939. Vol. 58, No 5. P. 357–368.
- Owens J.N. Initiation and development of leaves in Douglas-fir // Canadian Journal of Botany. 1968. Vol. 46. P. 271–278.
- Pădure I. M., Bădulescu L., Dediu T., Burzo I. Morpho-anatomical and phytochemical researches regarding *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco (Pinaceae) // Scientific Annals of Alexandru Ioan Cuza University of Iasi. New Series, Section 2. Vegetal Biology. 2008. Vol. 54, No 1. P. 33–39.
- 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.