

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ХЛОРЕНХИМЫ ХВОИ У *PSEUDOTSUGA MENZIESII* И ВИДОВ РОДА *ABIES* (*PINACEAE*)

Г.К. Зверева

ФГБОУ ВПО «Новосибирский государственный педагогический университет»,
630126, Новосибирск, ул. Вилуйская, 28, e-mail: labsp@ngs.ru

Проведено сравнительное исследование клеточной организации мезофилла хвои у *Pseudotsuga menziesii* и двух видов рода *Abies*. Выделены основные пространственные формы ассимиляционных клеток. Описана система расположения клеток хлоренхимы в пространстве листа. Выявлены отличительные черты в строении мезофилла хвои у *Pseudotsuga menziesii* и видов рода *Abies*. Показано, что у *Abies concolor* и *A. sibirica* хлоренхима хвои состоит из крупных клеток простой формы, в мезофилле листьев *Pseudotsuga menziesii* достаточно часто встречаются клетки сложной ячейистой и ячейисто-губчатой формы, состоящие преимущественно из двух, значительно реже из трех-четырёх секций.

Ключевые слова: *Pinaceae*, *Pseudotsuga*, *Abies*, хвоя, мезофилл, ячейистые клетки, структурная организация мезофилла.

DISTINCTIVE FEATURES OF CHLORENCHYMA STRUCTURE IN THE NEEDLES OF *PSEUDOTSUGA MENZIESII* AND *ABIES* SPECIES (*PINACEAE*)

G.K. Zvereva

Novosibirsk State Pedagogical University,
630126, Novosibirsk, Vilyujsky str., 28, e-mail: labsp@ngs.ru

Comparative research of the cell organization of mesophyll in the needles of *Pseudotsuga menziesii* and 2 *Abies* species was carried out. Basic spatial shapes of assimilatory cells are distinguished. The system of the mesophyll cell arrangement within leaf space is described. Characteristic features in the structure of needle mesophyll in *Pseudotsuga menziesii* and 2 *Abies* species are revealed. It is shown, that at *Abies concolor* and *A. sibirica* needles chlorenchyma consists of large cells of the simple form, in mesophyll of leaves *Pseudotsuga menziesii* often enough there are the cells of complex cellular and cellular-spongy form consisting mainly from two, is much rarer – from 3–4 sections.

Key words: *Pinaceae*, *Pseudotsuga*, *Abies*, needles, mesophyll, cellular cells, structural organization of mesophyll.

ВВЕДЕНИЕ

Роды *Pseudotsuga* Carr. и *Abies* Mill. семейства *Pinaceae* объединены в одну трибу *Abietae* – Пихтовые (Жизнь растений, 1978). Так, у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и видов рода *Abies* сравнительно мягкая и плоская хвоя с одним проводящим пучком, окаймленным отчетливо выраженной эндодермой, и двумя смоляными ходами. В поперечном сечении она имеет вогнуто-выпуклую форму. Считается, что мезофилл хвои у представителей этих родов дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму (Esau, 1965; Owens, 1968; Нестерович и др., 1986; Pădure et al., 2008; Vergu et al., 2010; и др.). При этом форма ассимиляционных клеток у разных видов пихты описывалась как правильная овальная (Загирова, 2004), вытянутая – для палисадных клеток и крупная эллипсоидно-округлая – для клеток губчатой ткани (Хуранова, 2012). Наряду со столбчатым и губча-

тым мезофиллом у *Pseudotsuga taxifolia* Lindl. отдельно выделяли клетки средней части, которые хорошо видны на поперечных сечениях по обе стороны от эндодермы по направлению к углам хвоинки (Зеркаль и др., 2009). Они отличаются очень рыхлым сложением, незначительным содержанием хлоропластов и большим накоплением слизи.

При более детальном исследовании фотосинтетической паренхимы хвои у некоторых видов хвойных нами обнаружены сложные объемные конфигурации ассимиляционных клеток и показано их расположение в листовом пространстве (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2014).

Задача настоящей работы – дать сравнительно-анатомическую характеристику пространственной организации мезофилла хвои у видов из родов *Pseudotsuga* и *Abies*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структура хлорофиллоносной паренхимы и разнообразие форм ассимиляционных клеток изучались у двухлетней хвои *Pseudotsuga menziesii*, а также у *Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr. и *A. sibirica* Ledeb.

У *Abies sibirica* изучалась хвоя с деревьев, произрастающих в районе оз. Телецкое на северо-востоке Горного Алтая, хвоя *Abies concolor* и *Pseudotsuga menziesii* была отобрана (в июле–августе, в нижней трети кроны деревьев) в Ботаническом саду Поволжского государственного технологического университета.

Исследование мезофилла проводилось в средней части хвои с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных, тангентальных и радиальных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973). Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывали в микрометры (мкм).

При описании клеточных проекций использовали классификацию формы клеток мезофилла,

предложенную нами ранее для листьев злаков (Зверева, 2009, 2011), в которой по особенностям клеточных конфигураций выделялись клетки простой (вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок) и сложной (отличающиеся разветвленностью оболочек) формы. Клетки простой формы имеют прямые или слегка волнистые стенки, для них характерны изодиаметрические, округлые или овальные проекции. Клетки сложной формы подразделялись на ячеистые (состоящие из секций, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (имеющие многочисленные выросты округлых или овальных очертаний). Ячеистые клетки, ориентированные своими секциями перпендикулярно листовой поверхности, отнесены к первой группе. Они раскрываются на радиальных сечениях и по аналогии с двудольными растениями приближаются к палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме, они проявляются на тангентальных срезах и по своей роли приближаются к губчатой ткани.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Pseudotsuga menziesii и *Abies concolor* в естественных условиях произрастают на западе Северной Америки, где поднимаются в горы до 3000 м, *Abies sibirica* занимает обширные пространства в Сибири и на северо-востоке европейской части России (Жизнь растений, 1978).

У рассматриваемых видов хвоя покрыта толстостенной эпидермой, при этом наибольшая толщина эпидермальных клеток наблюдается у *Abies concolor* (табл. 1). У видов пихты дифференциация по высоте между абаксиальной и адаксиальной эпидермами незначительна, более заметные различия отмечаются у *Pseudotsuga menziesii*. Устьица погруженные, у *Pseudotsuga menziesii* и *Abies sibirica* они расположены только на нижней стороне хвои, а у *Abies concolor* – на обеих листовых поверхностях. Гиподермальная склеренхима развита слабо, она представлена в основном одним прерывистым слоем механических клеток у *Pseudotsuga menziesii* и отдельными группами клеток в один слой под

адаксиальной эпидермой у *Abies concolor*. У *Abies sibirica* гиподермы практически нет, лишь иногда встречаются островки из нескольких клеток механической ткани. Эндодерма у всех видов хорошо выражена и состоит из клеток, вытянутых вдоль хвои в виде узких прямоугольников и отличающихся продолговато-округлыми формами в поперечном сечении. Между эпидермой и эндодермой размещена хлорофиллоносная паренхима.

Под адаксиальной эпидермой хвои *Pseudotsuga menziesii* расположена палисадная ткань, состоящая из трех-четырех рядов клеток, вытянутых в направлении, перпендикулярном ее поверхности (рис. 1, табл. 2). На поперечных срезах клетки с ровными стенками плотно сомкнуты и часто достаточно сильно различаются по размерам. В ряду наблюдается чередование длинных проекций с более короткими. На парадермальных сечениях их проекции имеют преимущественно округлую или овальную формы.

Таблица 1

Размеры клеток эпидермы и эндодермы в хвое *Pseudotsuga menziesii* и видов рода *Abies*

Вид	Толщина эпидермы на поперечном срезе, мкм		Размеры клеток эндодермы, мкм		
	адаксиальной	абаксиальной	Длина	Ширина	Толщина
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	21.5 ± 1.34	17.9 ± 1.02	94.2 ± 6.08	33.7 ± 1.03	24.0 ± 0.83
<i>Abies concolor</i>	27.0 ± 0.62	26.0 ± 0.87	94.2 ± 7.80	52.1 ± 3.14	45.4 ± 3.34
<i>Abies sibirica</i>	22.7 ± 0.53	21.0 ± 0.40	80.4 ± 4.85	47.6 ± 2.25	30.6 ± 1.92

Примечание. Длина измерялась на тангентальных срезах, ширина и толщина – на поперечных.

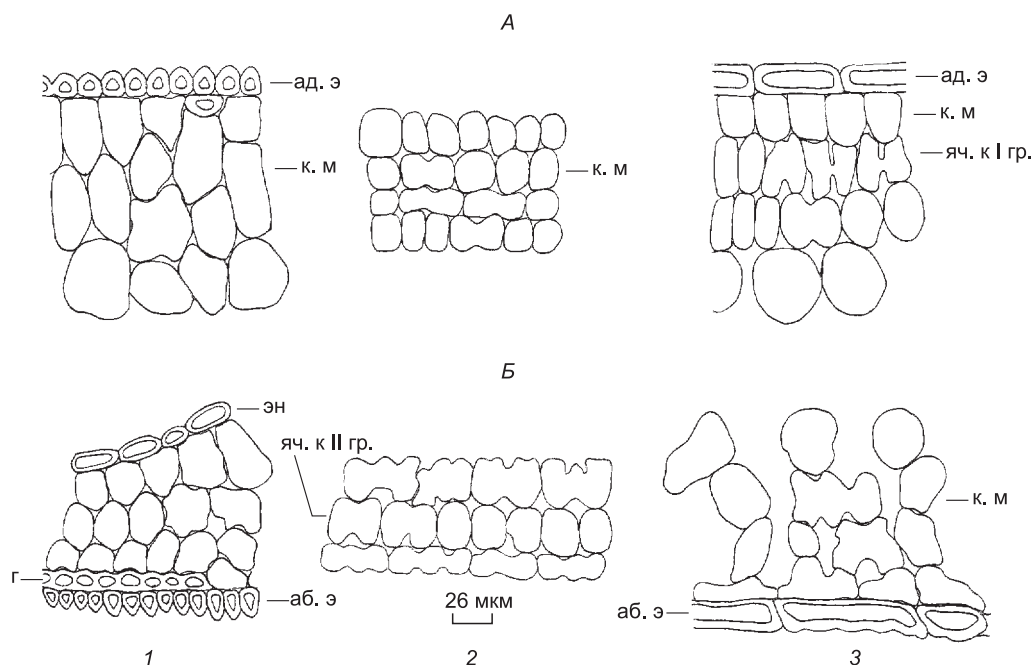


Рис. 1. Расположение клеток мезофилла в хвое *Pseudotsuga menziesii* у адаксиальной (А) и абаксиальной (Б) эпидермы.

Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный, 3 – радиальный.

ад. э – адаксиальная эпидерма; аб. э – абаксиальная эпидерма; г – гиподерма; эн – эндодерма; к. м – клетки мезофилла; яч. к I гр. – ячеистые клетки первой группы; яч. к II гр. – ячеистые клетки второй группы.

На радиальных срезах основная масса клеток в виде широких соприкасающихся цилиндров протягивается полосами от эпидермы до эндодермы, при этом более крупные проекции наблюдаются преимущественно у эндодермы. У эпидермы клетки плотно сомкнуты, в последующих слоях хорошо развиты межклетники. Наряду с простыми вытянутыми конфигурациями встречаются и более широкие проекции, с одной или двумя небольшими выемками на противоположных коротких сторонах (выемчатые) или с узкой складкой на одном конце (полуячеистые). Подобные формы,

как и при описании ассимиляционных клеток хвой у видов рода *Pinus* L., относим к полусложным (Зверева, 2014). Небольшая часть клеток представлена сложными ячеистыми проекциями первой группы. Они состоят в подавляющем большинстве из двух секций, расположенных перпендикулярно к эпидерме. Клетки у эпидермы отличаются более узкими и длинными ячейками по сравнению с таковыми у эндодермы (табл. 3).

Со стороны абаксиальной эпидермы структура хлоренхимы хвой у *Pseudotsuga menziesii* более сложная. Так, клетки первого ряда на поперечном

Таблица 2

Размеры клеток хлоренхимы хвой у *Pseudotsuga menziesii* и видов рода *Abies*

Вид	Размеры ассимиляционных клеток, мкм					
	со стороны верхней эпидермы			со стороны нижней эпидермы		
	Высота	Ширина	Толщина	Высота	Ширина	Толщина
Первый ряд у эпидермы						
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	42.6 ± 1.65	25.4 ± 0.73	27.1 ± 1.05	27.4 ± 1.15	26.6 ± 0.83	42.5 ± 2.25
<i>Abies concolor</i>	54.4 ± 1.51	28.7 ± 1.12	26.9 ± 2.12	49.7 ± 1.91	29.7 ± 1.62	25.6 ± 0.72
<i>Abies sibirica</i>	61.5 ± 1.94	28.6 ± 1.37	25.9 ± 1.32	41.5 ± 1.40	33.9 ± 1.41	30.7 ± 1.94
Первый ряд у эндодермы						
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	54.6 ± 2.99	29.9 ± 1.36	35.6 ± 1.97	52.4 ± 4.24	30.1 ± 2.03	41.8 ± 3.76
<i>Abies concolor</i>	60.1 ± 2.17	57.9 ± 5.09	43.4 ± 3.09	56.2 ± 2.31	51.1 ± 5.29	60.3 ± 3.89
<i>Abies sibirica</i>	65.1 ± 3.26	49.9 ± 3.81	46.1 ± 3.36	51.6 ± 1.46	48.8 ± 2.99	46.4 ± 2.34

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на радиальных срезах.

Размеры секций в ячеистых клетках хлоренхимы хвои *Pseudotsuga menziesii*

Расположение клеток хлоренхимы	Размеры (мкм) и число ячеек в клетках первого ряда					
	у эпидермы			у эндодермы		
	Длина	Ширина	Число ячеек	Длина	Ширина	Число ячеек
	Ячеистые клетки первой группы					
Между верхней эпидермой и эндодермой	40.3 ± 1.39	17.9 ± 0.88	2	31.7 ± 1.54	20.1 ± 1.38	2
Между нижней эпидермой и эндодермой	25.7 ± 1.10	20.0 ± 0.83	2–3	41.4 ± 2.74	22.3 ± 0.54	2–3
	Ячеистые клетки второй группы					
Между нижней эпидермой и эндодермой	28.2 ± 1.65	23.5 ± 0.77	2–4	Н.д.	Н.д.	Н.д.

Примечание. Для ячеистых клеток первой группы длина и ширина измерялись на радиальных срезах, для ячеистых клеток второй группы размеры определялись на парадермальных срезах. Н.д. – нет данных.

сечении небольшие по высоте и часто выглядят близкими к изодиаметрическим. На тангентальных срезах видно, что большинство клеток имеет сложные ячеистые формы, при этом наблюдается чередование рядов ячеистых клеток I и II групп. Часто они хорошо выражены и содержат до трех, а в единичных случаях – до четырех секций. В каждом ряду отмечены также простые, слабоячеистые и выемчатые формы. Для последующих более глубоких слоев хлоренхимы характерно сочетание ячеистых, слабоячеистых и ячеисто-губчатых конфигураций, большинство из них можно отнести ко II группе, а также выемчатых и простых форм с

прямыми и слегка волнистыми стенками. Подобное строение мезофилла можно описать как ячеисто-дорсивентральное, но с элементами ячеисто-изолатерально-палисадного.

Хлорофиллоносная паренхима хвои у рассматриваемых видов рода *Abies* состоит из палисадных и губчатых клеток, имеющих простые очертания. У обоих видов пихты столбчатая ткань расположена с обеих сторон листа, но более мощно она развита у *Abies concolor*, в хвое которой можно выделить до четырех рядов палисадных клеток под адаксиальной эпидермой и 1–2 ряда – под абаксиальной (рис. 2). Палисадные клетки

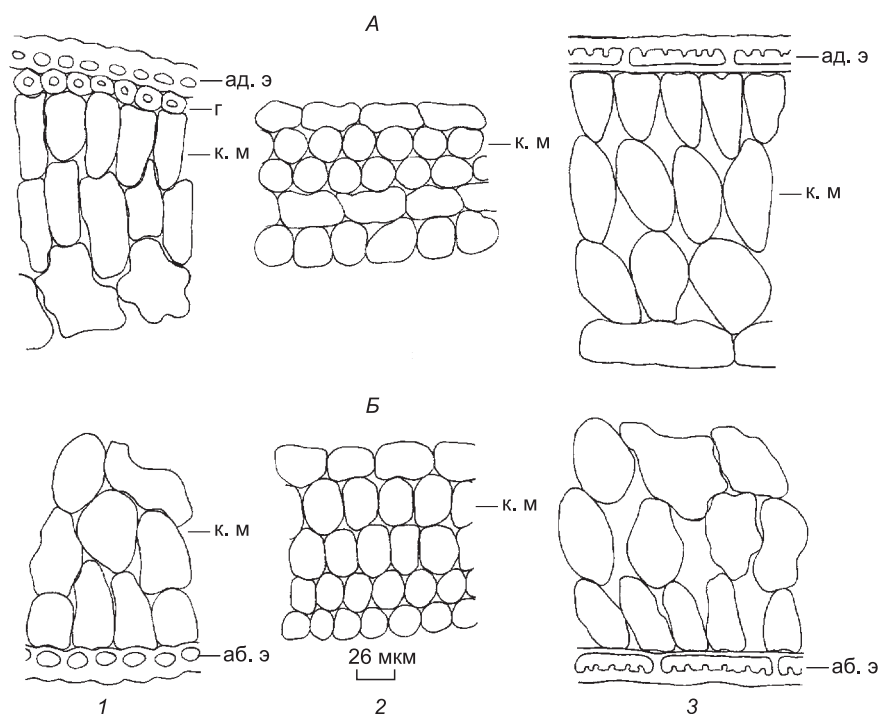


Рис. 2. Расположение ассимиляционных клеток в хвое *Abies concolor* у адаксиальной (А) и абаксиальной (Б) эпидермы.

Обозначения см. на рис. 1.

Размеры ассимиляционных клеток, расположенных у эндодермы и направленных в сторону угла хвоинки, у *Pseudotsuga menziesii* и видов рода *Abies*

Вид	Размеры, мкм			
	Длина	Ширина	Толщина клеток	
			простой формы	сложной формы
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	82.2 ± 2.57	46.6 ± 1.20	44.8 ± 1.97	61.8 ± 5.82
<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

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

более крупные у верхней листовой поверхности, часто они имеют конусовидную форму с округлыми или эллипсовидными основаниями. Высота клеток первого ряда превышает ширину в 1.9–2.2 раза.

С нижней стороны листа столбчатая паренхима менее выражена и состоит преимущественно из одного ряда клеток, при этом у *Abies sibirica* отмечается присутствие и губчатых клеток в этом ряду. У абаксиальной эпидермы палисадные клетки более короткие, часто у *Abies sibirica* они имеют форму усеченного конуса, соотношение между их высотой и шириной составляет 1.2–1.7. Основания этих клеток более разнообразны по форме: от округлых до эллипсовидных.

Губчатые клетки более округлые, нередко со слегка волнистыми стенками, особенно на поперечных сечениях хвои. Более крупные клетки располагаются у эндодермы, они отличаются достаточно близкими размерами как в длину, так в ширину и толщину. Таким образом, в отличие от *Pseudotsuga menziesii* хлоренхима хвои у видов *Abies* сложена из клеток простой формы с прямыми стенками, лишь в отдельных случаях клетки характеризуются слабой волнистостью стенок. Подобное строение мезофилла можно описать как

изолатерально-палисадное, но у *Abies sibirica* со слабыми элементами палисадности на нижней стороне хвои.

Наличие одной жилки и уплощенность хвои у всех рассматриваемых видов растений приводят к тому, что в обе стороны от эндодермы до углов хвоинки расположены крупные вытянутые клетки, которые по мере удаления от проводящего пучка сменяются более короткими. С.В. Зеркаль с соавторами (2009) выделили их в отдельную зону мезофилла и описали как “клетки средней части хвоинки”. При сопоставлении пространственных очертаний этих клеток у изученных нами видов хвойных выявлены крупные размеры и значительные различия по строению. Так, в хвое *Abies concolor* и *A. sibirica* форма у них близкая к цилиндрической, о чем свидетельствуют примерно одинаковые их размеры по ширине и толщине (табл. 4). Ассимиляционные клетки у эндодермы в хвое *Pseudotsuga menziesii* наряду с цилиндрическими формами достаточно часто имеют ячеистые, полуячеистые и выямчатые контуры, проявляющиеся в радиальном направлении. По объемным конфигурациям эти клетки близки к срединным, описанным нами для листьев злаков (Зверева, 2009, 2011), и не отличаются от других, расположенных у эндодермы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для уплощенной хвои *Pseudotsuga menziesii* и видов рода *Abies* характерно центрическое строение мезофилла, представленное однотипными ассимиляционными клетками, более заметно оно проявляется на радиальных сечениях. При этом у *Abies concolor* и *A. sibirica* хлоренхима хвои состоит из крупных клеток простой формы, на радиальных срезах они в виде соприкасающихся цилиндров протягиваются от эпидермы к эндодерме. У *Pseudotsuga menziesii* наряду с клетками простой формы достаточно часто встречаются клетки сложной

ячеистой и ячеисто-губчатой формы, которые своими основными проекциями расположены вдоль хвоинки и проявляются на радиальных (клетки первой группы) и тангентальных (клетки второй группы) сечениях. Более часто ячеистые клетки состоят из двух, значительно реже из трех-четырех секций.

Таким образом, пространственная организация клеток хлорофиллоносной паренхимы в хвое *Pseudotsuga menziesii* более сложная по сравнению с видами из рода *Abies*.

ЛИТЕРАТУРА

- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.** Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1973. 591 с.
- Жизнь растений.** Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978. 447 с.
- Загирова С.В.** Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1795–1804.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение // Там же. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск, 2011. 201 с.
- Зверева Г.К.** Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2014. Т. 99, № 10. С. 1101–1109.
- Зверева Г.К., Урман С.А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестн. ТГУ. 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 // Вучоныя запіскі Брэсцкага дзяржаўнага ун-та. 2009. Вып. 5, ч. 2. С. 57–69.
- Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И.** Структурные особенности листьев хвойных. Минск, 1986. 143 с.
- Хуранова Н.М.** Сравнительно-анатомические характеристики хвои некоторых видов порядка сосновых в Ботаническом саду Кабардино-Балкарского государственного университета // Вестн. АН Чеченской Республики. 2012. № 2 (17). С. 100–105.
- Bercu R., Broasca L., Popoviciu R.** Comparative anatomical study of some gymnospermae species leaves // Bot. Serbica. 2010. V. 34, No. 1. P. 21–28.
- Esau K.** Plant Anatomy. Second ed. N.Y., 1965. 767 p.
- Owens J.N.** Initiation and development of leaves in Douglas-fir // Can. J. Bot. 1968. V. 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. V. 54, No. 1. P. 33–39.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. V. 86, No. 2. P. 186–194.