

10. Лавов М.А. Красноярский край, Иркутская область / М.А. Лавов // Волк. Происхождение. Систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – С. 529-535.

11. Тирронен К.Ф. Крупные хищные млекопитающие Карело-Мурманского края (экология, управление, охрана): автореф. дис. ... канд. биол. наук / К.Ф. Тирронен. – Балашиха, 2009. – 23 с.



УДК 582.4/.9-18:633.1

Г.К. Зверева

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ

**Ключевые слова:** *Роасеае, хлебные злаки, мезофилл, ячеистые клетки, лопастные клетки, дольчатые клетки, пространственная организация мезофилла.*

### Введение

Хлебные злаки с древнейших времен находятся в системе искусственного отбора на повышение урожайности и улучшение качества зерна, что оказывало влияние и на клеточную организацию мезофилла их листьев как основного фотосинтезирующего органа. При описании анатомического строения их листьев основное внимание уделялось особенностям расположения и степени развития основных тканей [1-5 и др.]. При этом изучались возможности использования анатомических признаков для диагностики вида. После обнаружения в мезофилле листьев многих хлебных злаков клеток сложной ячеистой формы (напоминающих цепочку палисадных клеток, состоящих из секций или ячеек и соединенных между собой узкими мостиками) более подробно они были исследованы у видов рода *Triticum* L. [6-10 и др.]. При этом отмечалось, что в процессе селекции рода *Triticum* с увеличением степени пloidности ядра повышение продуктивности достигалось за счет ускорения деления и растяжения клеток, при котором размеры листьев возрастали, а суммарная внутренняя ассимиляционная поверхность сокращалась [11]. Выявлено также, что у аллопloidных форм видов рода *Triticum* по сравнению с диплоидными уменьшается доля простых хлорофиллоносных клеток и увеличиваются количество и разнообразие типов клеток сложной формы [12-13]. Нами показано широкое распространение подобных

клеток в мезофилле листовых пластинок фестукоидных злаков и предложена модель их расположения в листовом пространстве [14-15]. Задача данной работы – выявление отличительных признаков клеточной популяции и строения мезофилла листьев хлебных злаков.

### Объекты и методы

Структура мезофилла и разнообразие клеточной популяции ассимиляционной ткани листьев изучены у возделываемых в Приобской лесостепи Западной Сибири типичных хлебных злаков: *Triticum aestivum* L., сорт Новосибирская 89; *Secale cereale* L.; сорт Крупнозерная; *Hordeum sativum* Lessen; сорт Новосибирский 80 (триба *Triticeae* Dum.) и *Avena sativa* L., сорт СИР 4 (триба *Aveneae* Dum.).

Исследовалось анатомическое строение завершивших рост листьев из средней части генеративных побегов злаков, находящихся в фазе колошения-начала цветения. Конфигурация клеток и их расположение рассматривались на поперечных и продольных срезах в средней части листовых пластинок и верхней трети листовых влагалищ. Растительные образцы фиксировались в смеси Гаммалунда. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм). Для определения плотности клеток в единице поверхности листа использовались подходы, предложенные рядом авторов [10, 16]. Рассматриваемые виды хлеба имеют фестукоидный тип структуры листа. Основные формы клеток мезофилла и их классификация описаны нами ранее [15].

### Результаты исследований

В строении листьев у всех изученных хлебных злаков наблюдаются хорошо выраженные мезоморфные признаки. Так, их листовые пластинки отличаются слабой ребристостью верхней поверхности, отношение толщины листа в сосудисто-волоконистых пучках к ширине в области моторных клеток составляет 1,2-1,7. Клеточные стенки абаксиальной эпидермы у *Hordeum sativum* и *Avena sativa* ровные, у *Triticum aestivum* и *Secale cereale* – слабо извилисты. На обеих сторонах листа эпидермальные клетки близки по высоте, утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы составляет 21-30% (табл. 1). Моторные, или двигательные, клетки достаточно хорошо развиты, их средняя высота колеблется от 38 до 47 мкм, при этом более мощные у *Secale cereale*. На поперечных срезах в области моторных клеток имеется 3-4 слоя мезофилла. Устьица крупные, расположены на обеих поверхностях листа, их число на 1 мм<sup>2</sup> абаксиальной эпидермы составляет в среднем 57-100, что в 1,2-1,8 раза больше по сравнению с нижней стороной.

Во влагищной части листа клетки абаксиальной эпидермы имеют более извилистые антиклинальные стенки и более толстые наружные оболочки. Устьица встречаются на обеих поверхностях, на внешней стороне они расположены вровень с эпидермой, на внутренней – нередко чуть погружены, их число на 1 мм<sup>2</sup> абаксиальной эпидермы колеблется от 42 до 86.

Клетки паренхимной обкладки листьев у всех культур хорошо выражены, с многочисленными хлоропластами, расположены вдоль проводящих пучков, при этом их длина изменяется более широко – от 50 до 190 мкм – по сравнению с шириной (15-35 мкм).

Мезофилл сосредоточен между сосудисто-волоконистыми пучками и у всех хлебных злаков состоит в подавляющем большинстве из клеток сложной формы. Его основу составляют три группы клеток, ориентированные своими наибольшими поверхностями в пространстве листа во взаимно перпендикулярных направлениях.

Первая группа представлена в основном крупными ячеистыми клетками, расположенными своими секциями вдоль листа и перпендикулярно к обеим его эпидермам, в том числе и к моторным клеткам (табл. 2). Они преимущественно хорошо выражены, с узкими мостиками,

число ячеек в них колеблется от 2 до 13 и может быть больше. Более многочисленные секции наблюдаются в клетках *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, у *Avena sativa* чаще встречаются клетки с 2-4 ячейками, а у *Hordeum sativum* более всего клеток с двумя секциями. Отношение высоты ячейки к её ширине на продольных боковых срезах составляет 1,2-3,2, при этом чуть более вытянуты ячейки у *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, менее развита палисадность секций у *Hordeum sativum*. На парадермальных срезах проекции ячеек имеют в основном округлую форму.

У рассматриваемых нами культур секции многих ячеистых клеток первой группы, расположенные под абаксиальной эпидермой, продольными или поперечными выемками разделяются на полные и неполные субъячейки. Наличие вертикальных складок в нижней или верхней частях секций чаще встречалось у *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, более разнообразным строением отличались ячейки у *Hordeum sativum*, у них наряду с продольными выемками имелись секции и с боковыми складками (рис. 1). Форма проекций клеток на парадермальных срезах также свидетельствует о сложном их строении и уменьшении упорядоченности расположения в листе (рис. 2). У абаксиальной эпидермы ячеистые клетки характеризуются более округлыми формами, нередко их секции имеют извилистые оболочки, особенно на нижней части, обращенной внутрь листа. Наряду с хорошо выраженными ячеистыми клетками здесь заметно присутствие более разнообразных форм, которые можно описать как ячеисто-губчатые.

Клеточная популяция второй группы состоит из ячеистых, ячеисто-губчатых и в ряде случаев губчатых клеток, расположенных в срединной части листа и ориентированных своей наибольшей поверхностью параллельно его нижней стороне. Ячеистые клетки этой группы достаточно хорошо выражены и различаются по размерам, но крупноячеистые среди них встречаются чаще, чем мелкоячеистые. Отношение длины секции к её ширине здесь чуть выше – 1,5-4,0. Более многочисленные ячейки характерны для клеток *Triticum aestivum* и *Secale cereale*.

На поперечных срезах листьев хлебных злаков своими крупными размерами и извилистыми оболочками выделяются клетки, названные нами срединными, со-

ставляющие третью группу клеток мезофилла (рис. 3) [15]. При этом у *Hordeum sativum* и *Avena sativa* довольно часто они имеют хорошо выраженные лопастные формы, у *Secale cereale* наряду с лопастными можно отметить присутствие и

дольчато-лопастных клеток, менее извилисты очертания оболочек срединных клеток у *Triticum aestivum*. На продольных срезах у всех видов эти клетки характеризуются палочкообразной или овальной формой со средней шириной 16-32 мкм.

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика листьев генеративных побегов хлебных злаков

Вид	Толщина, мкм			Число ячеек и срединных клеток в 1 см <sup>2</sup> листа, n·10 <sup>5</sup>
	абаксиальной эпидермы	наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков	
<i>Triticum aestivum</i>	23,5±0,67	5,3±0,20	237,6±5,27	8,01
	21,2±0,40	8,9±0,32	205,5±9,80	5,50
<i>Secale cereale</i>	24,6±0,50	7,4±0,40	238,1±8,40	8,67
	26,6±0,55	7,9±0,38	218,6±7,65	3,13
<i>Hordeum sativum</i>	23,8±0,60	5,0±0,30	210,1±4,01	10,57
	20,9±0,58	6,6±2,10	166,3±5,70	8,56
<i>Avena sativa</i>	21,3±1,18	5,1±0,18	191,4±6,03	9,30
	23,5±2,64	7,7±0,40	196,1±4,72	3,04

Примечание. В числителе – данные для листовых пластинок; знаменателе для листовых влагалищ.

Таблица 2

Размеры клеток мезофилла в листовых пластинках хлебных злаков, мкм

Вид	Поперечный срез				Секции ячеистых клеток второй группы на тангентальном срезе
	Секции ячеистых клеток первой группы, первый ряд у эпидермы			срединные клетки	
	абаксиальной		абаксиальной		
	в области проводящих пучков	в области моторных клеток			
<i>Triticum aestivum</i>	38,9±2,37	46,3±1,87	45,3±2,67	28,6±2,29	40,2±8,35
	19,2±1,15	28,6±2,34	22,5±0,80	39,5±7,20	17,7±0,42
<i>Secale cereale</i>	45,4±2,41	51,9±2,79	48,8±1,87	33,0±2,91	50,6±3,51
	24,0±1,55	26,8±1,70	27,3±1,05	51,8±3,80	21,7±0,87
<i>Hordeum sativum</i>	25,6±1,82	33,8±2,45	26,6±0,78	23,6±1,39	42,8±0,90
	16,7±1,04	19,9±0,70	21,9±0,60	39,8±3,19	15,0±1,69
<i>Avena sativa</i>	29,9±2,41	36,1±1,42	30,6±1,49	23,5±1,43	40,9±1,27
	19,3±0,94	22,7±1,50	19,4±0,065	41,4±1,44	16,4±0,73

Примечание. В числителе – высота; знаменателе – ширина.

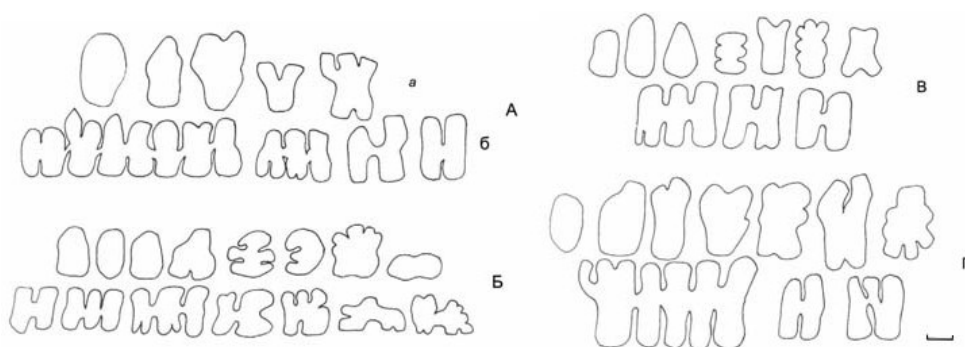


Рис. 1. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках хлебных злаков: виды: А – *Triticum aestivum*, Б – *Hordeum sativum*, В – *Avena sativa*, Г – *Secale cereale*; срез: а – поперечный, б – продольный боковой. Масштабная линейка – 17 мкм

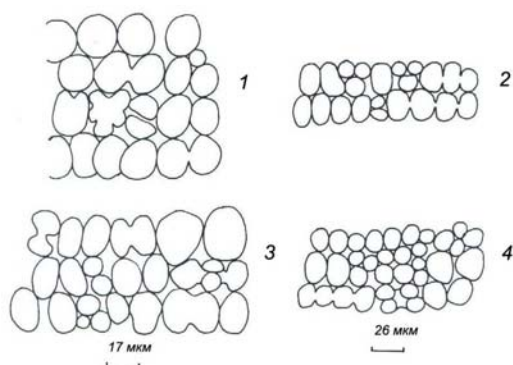


Рис. 2. Проекция ассимиляционных клеток на парадермальных срезах у абаксиальной эпидермы листовых пластинок хлебных злаков:  
 виды: 1 – *Avena sativa*, 2 – *Hordeum sativum*, 3 – *Secale cereal*, 4 – *Triticum aestivum*

Сопоставление клеточных популяций последних двух групп показало, что в глубине мезофилла и особенно у сосудисто-волокнистых пучков у всех хлебных злаков преобладают клетки второй группы, более ярко это проявляется у *Triticum aestivum*.

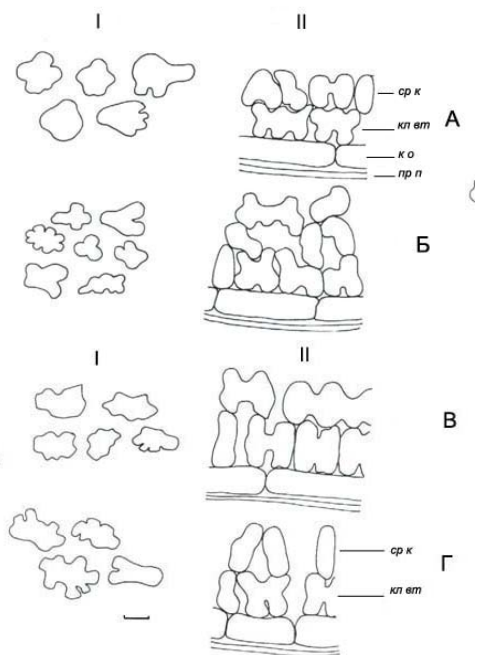


Рис. 3. Форма проекций срединных клеток на поперечных (I) и тангентальных (II) срезах листовых пластинок хлебных злаков:  
 виды: А – *Triticum aestivum*, Б – *Hordeum sativum*, В – *Avena sativa*, Г – *Secale cereal*; к о – клетки паренхимной обкладки, пр п – проводящий пучок, ср к – срединные клетки, кл вт – ячеистые клетки второй группы.  
 Масштабная линейка – 26 мкм

Подобное расположение клеток мезофилла позволяет охарактеризовать тип структуры мезофилла листовых пластинок всех изученных хлебных злаков как рых-

лый ячеисто-изолатерально-палисадный. Такое строение мезофилла сочетает признаки устойчивости к неблагоприятным условиям среды и возможность интенсивного метаболизма.

В листовом влагище ячеистые клетки первой группы у нижней поверхности в основном отличаются широкими секциями, а ячеистые клетки второй группы, расположенные в глубине листа, часто имеют более длинные ячейки по сравнению с листовыми пластинками (табл. 3). Срединные клетки с извилистыми очертаниями, нередко имеющие формы, близкие к лопастным, преимущественно более вытянуты, на тангентальных срезах их овалы чуть шире, чем в листовых пластинках.

В целом, для мезофилла листовых влагищ характерно большее разнообразие клеточных форм, что особенно проявляется у ячеистых клеток, расположенных под абаксиальной эпидермой. Так, наряду с волнистыми очертаниями секций здесь наблюдается более широкое развитие субъячеек за счет глубоких складок в продольном и поперечном направлениях (рис. 4). Кроме того, весьма часто ячеистые клетки могут быть развернуты своими секциями на поперечных срезах, что также снижает упорядоченность их расположения в пространстве листа. Отметим, что подобные изменения чаще встречались у *Hordeum sativum* и *Triticum aestivum*.

Хлебные злаки близки по насыщенности клетками мезофилла единицы площади листовой пластинки, при этом их более плотное расположение отмечается у эпидерм, в срединной части листа имеются хорошо развитые межклетники. Листовые влагища в 1,2-3,1 раза менее густо заполнены ассимиляционными клетками (табл. 1).

Структурные показатели мезофилла во многом определяют их функциональные характеристики. Показано, что разветвленность оболочек мезофилльных клеток приводит к увеличению отношения их поверхности к объему [7, 9 и др.], а возрастание внутрилистовой поверхности усиливает газообмен и интенсивность фотосинтеза [17 и др.]. В нашем случае наибольшее разнообразие конфигурации клеток мезофилла листьев отмечается у *Triticum aestivum* и *Hordeum sativum* по сравнению с *Secale cereale* и *Avena sativa*. Это может быть следствием более длительного искусственного отбора у пшеницы и ячменя как основных древних возделываемых растений или первичных культур по характеристике Н.И. Вавилова [18].



Размеры клеток и клеточных ячеек мезофилла в листовых влагалищах хлебных злаков, мкм

Вид	Секции ячеистых клеток		Срединные клетки
	первой группы	второй группы	
<i>Triticum aestivum</i>	$30,2 \pm 0,87$	$51,6 \pm 2,86$	$22,4 \pm 0,85$
	$26,4 \pm 1,39$	$15,9 \pm 0,77$	$39,1 \pm 0,62$
<i>Secale cereale</i>	$49,4 \pm 6,81$	$54,4 \pm 3,84$	$44,9 \pm 6,91$
	$31,7 \pm 1,30$	$26,0 \pm 1,22$	$57,9 \pm 7,08$
<i>Hordeum sativum</i>	$36,6 \pm 1,52$	$41,8 \pm 1,93$	$31,4 \pm 2,10$
	$22,7 \pm 1,07$	$15,0 \pm 0,68$	$49,4 \pm 2,87$
<i>Avena sativa</i>	$33,9 \pm 1,35$	$56,3 \pm 2,51$	$29,2 \pm 2,20$
	$25,7 \pm 0,78$	$23,7 \pm 1,00$	$49,3 \pm 2,52$

Примечание. В числителе – высота; знаменателе – ширина. Для ячеистых клеток первой группы и срединных клеток приведены данные поперечных срезов, ячеистых клеток второй группы – тангентальных срезов.

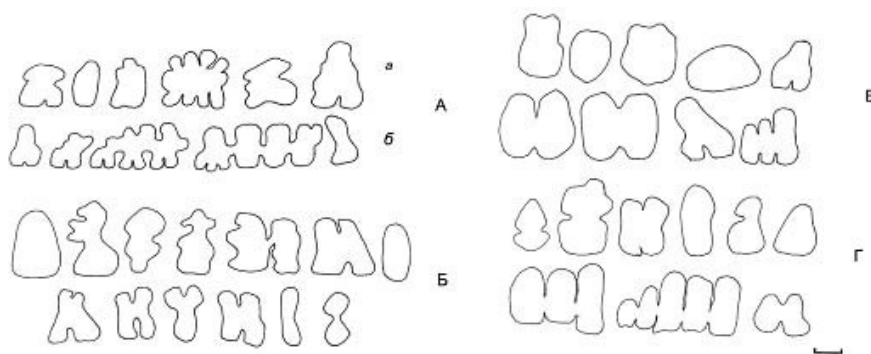


Рис. 4. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых влагалищах культурных злаков: виды: А – *Triticum aestivum*, Б – *Hordeum sativum*, В – *Avena sativa*, Г – *Secale cereale* (остальные обозначения см. на рисунке 1)

Укрупнение клеток мезофилла у хлебных фестукоидных злаков, вероятно, во многом сопряжено с селекционным процессом и сопровождается интенсивным формированием сложных клеточных форм, в том числе и ячеистых, на основе секций которых у современных сортов наблюдается развитие полных и неполных субъячеек, что позволяет оптимизировать соотношение между их поверхностью и объемом.

### Заключение

Для листьев *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum* и *Avena sativa* свойственно наличие рыхлого ячеисто-изолатерально-палисадного мезофилла, состоящего в подавляющем большинстве из крупных клеток сложных форм, среди которых можно выделить три группы, различающиеся по расположению в листовом пространстве. Две группы представлены ячеистыми клетками, ориентированными своими секциями вдоль листа и перпендикулярно друг другу, а срединные

клетки, составляющие третью группу, наибольшими размерами раскрываются на поперечных срезах и имеют в основном лопастные и губчато-лопастные формы. Отметим, что у многих секций ячеистых клеток продольные или поперечные складки образуют полные и неполные субъячейки, что увеличивает их поверхность, при этом во влагалищной части листа они встречаются чаще, чем в листовой пластинке.

Таким образом, для листьев современных сортов настоящих хлебных злаков характерно повышенное многообразие форм клеток мезофилла, особенно в листовых влагалищах, что позволяет до некоторой степени оптимизировать соотношение между поверхностью и объемом ассимиляционной клетки и увеличивать внутрелистовую поверхность.

### Библиографический список

1. Фляксбергер К.А. Пшеницы / К.А. Фляксбергер. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. – 296 с.

2. Раздорский В.Ф. Анатомия растений / В.Ф. Раздорский. – М.: Советская наука, 1949. – 524 с.
3. Metcalfe C.R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae* / C.R. Metcalfe. – Oxford, 1960. – 731 p.
4. Носатовский А.И. Пшеница. Биология / А.И. Носатовский. – М.: Колос, 1965. – 568 с.
5. Дорофеев В.Ф. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы / В.Ф. Дорофеев, О.Д. Градчанинова // Труды по прикл. ботанике, генетики и селекции. – 1971. – Т. 44. – Вып. 1. – С. 57-75. (Раст. ресурсы).
6. Tuan H.C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells / H.C. Tuan // Acta Bot. Sin. – 1962. – Vol. 10. N. 4. – P. 291-297.
7. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot / N. Chonan // Tohoku J. Agric. Res. – 1965. – Vol. 16. N. 1. – P. 1-12.
8. Parker M.L. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species / M.L. Parker, M.A. Ford // Ann. Bot. – 1982. – Vol. 49. N. 2. – P. 165-176.
9. Sasahara T. Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* / T. Sasahara // Ann. Bot. – 1982. – Vol. 50. N. 4. – P. 491-497.
10. Березина О.В. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток / О.В. Березина, Ю.Ю. Корчагин // Бот. журн. – 1987. – Т. 72. № 4. – С. 535-541.
11. Храмцова Е.В. Преобразование внутренней структуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата листа у видов рода *Triticum* L. в процессе эволюции: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.В. Храмцова. – Казань, 2004. – 23 с.
12. Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: автореф. дис. ... канд. биол. наук / О.В. Березина. – Казань, 1989. – 26 с.
13. Храмцова Е.В. Оптимизация структуры мезофилла листа аллоплоидных и диплоидных видов пшеницы / Е.В. Храмцова, И.С. Киселева, Е.А. Любомудрова, Н.В. Малкова // Физиол. раст. – 2003. – Т. 50. – № 1. – С. 24-33.
14. Зверева Г.К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков / Г.К. Зверева // Бот. журн. – 2007. – Т. 92. – № 7. – С. 997-1011.
15. Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение / Г.К. Зверева // Бот. журн. – 2009. – Т. 94. – № 8. – С. 1204-1215.
16. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т.К. Горышина. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
17. Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / А.Т. Мокроносов // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. – С. 5-30.
18. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (учение об исходном материале в селекции) / Н.И. Вавилов // Избранные сочинения. Генетика и селекция. – М.: Колос, 1966. – С. 176-225.

