

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ СТЕБЛЯ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ

STRUCTURAL ORGANIZATION OF CULM CHLORENCHYMA OF BREAD CEREALS

Ключевые слова: Poaceae, хлебные злаки, стебель, хлоренхима, ячеистые клетки, пространственная организация хлоренхимы.

Изучена клеточная организация хлоренхимы стебля хлебных злаков, возделываемых в Приобской лесостепи Западной Сибири: *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum* (триба *Triticeae* Dum.), *Avena sativa* (триба *Aveneae* Dum.). Анатомическое строение ассимиляционной ткани исследовалось на поперечных, продольных и радиальных срезах средней части стебля. Растительные пробы были фиксированы в смеси Гаммалунда. Конфигурация клеток рассматривалась также на мацерированных препаратах. Растения находились в состоянии колошения и начала цветения. По форме проекций среди клеток хлоренхимы выделялись простые и сложные, последние, в свою очередь, подразделялись на ячеистые и лопастные. Выделены и охарактеризованы основные формы ассимиляционных клеток в стеблях хлебных злаков. Показано, что у всех культур хлорофиллоносная паренхима состоит из клеток сложных форм, преимущественно это ячеистые клетки первой и второй групп, своими секциями они расположены вдоль листа, но перпендикулярно друг другу. Встречаются и клетки простых конфигураций, с небольшой волнистостью боковых стенок, но их немного. Ассимиляционные клетки расположены рядами вдоль соломины. Рассматриваемые культуры различаются по степени развитости хлоренхимы в стеблях, особенностям основных конфигураций ассимиляционных клеток, числу и степени выраженности секций в ячеистых клетках. В стебле *Avena sativa* чаще встречаются ячеистые клетки второй группы. У *Triticum aestivum*, *Secale cereale* и *Hordeum sativum* преимущественно развиты ячеистые клетки первой группы, подобное строение позволяет усиливать черты палисадной ткани. У *Triticum aestivum* и *Secale cereale* эти клетки имеют многочисленные ячейки, до 10-14 и более. У *Hordeum sativum* они состоят в основном из 2-4 секций, нередко многие из них характеризуются ячеисто-губчатыми конфигурациями. Отмечено, что в структуре ассимиляционной ткани стебля хлебных злаков сохраняются основные черты, свойственные листовым пластинкам, но в более упрощенном виде.

Keywords: Poaceae, bread cereals, culm, chlorenchyma, faveolate cells, spatial organization of chlorenchyma.

Cell organization of the culm chlorenchyma of the following bread cereals cultivated in the Priobye (Ob River area) forest-steppe of West Siberia was studied: *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum* (tribe *Triticeae* Dum.), and *Avena sativa* (tribe *Aveneae* Dum.). The anatomic structure of assimilative tissue was investigated on cross-sections, longitudinal and radial sections of the middle part of culms. Plant samples were preserved in Hammalund fixative solution. The configuration of cells was also examined in macerated specimens. The plants were at the stage of ear formation and floral initiation. Simple and complex chlorenchyma cells were identified by the projection shape; the complex cells were subdivided into faveolate and lobate cells. The basic forms of assimilatory cells in culms of cereals are identified and described. It is shown that in all crops chlorophyll-containing parenchyma consists of the cells of complex forms; those are mainly faveolate cells of the first and second groups; their sections are located along the culm, but perpendicular to each other. There are also the cells of simple configurations with some wavy lateral walls, but they are not numerous. Assimilative cells are located in rows along culm. The studied crops differ by the culm chlorenchyma development, by the basic configurations of assimilative cells, and by the number and expression of faveolate cell sections. In the culm of *Avena sativa* faveolate cells of the second group are found more often. In *Triticum aestivum*, *Secale cereale* and *Hordeum sativum* faveolate cells of the first group are mainly developed; such structure enables strengthening the features of palisade tissue. In *Triticum aestivum* and *Secale cereale* these cells have numerous, up to 10-14 and more, faveoli. In *Hordeum sativum* they mainly consist of 2-4 sections often many of them are characterized by cellular-spongy configurations. It is found that the structure of culm assimilative tissue of bread cereals reveals the main features peculiar to lamina but of simpler kind.

Зверева Галина Кимовна, д.б.н., с.н.с., проф., каф. ботаники и экологии, Новосибирский государственный педагогический университет. Тел.: (383) 244-02-05. E-mail: labsp@ngs.ru.

Zvereva Galina Kimovna, Dr. Bio. Sci., Senior Staff Scientist, Prof., Chair of Botany and Ecology, Novosibirsk State Pedagogic University. Ph.: (383) 244-02-05. E-mail: labsp@ngs.ru.

Введение

Типичные хлебные злаки отличаются достаточно мощным развитием хлорофиллоносной паренхимы. При этом мезофилл их листьев состоит преимущественно из клеток сложной формы [1-4], его пространственная организация рассмотрена нами ранее [5]. Сложно-организованная хлоренхима с преобладанием многоячеистых клеток с мелкими секциями характерна и для колосковых чешуй хлебных злаков [6]. В виде отдельных тяжей ассимиляционная ткань присутствует и в их стеблях, что в целом усиливает фотосинтетическую мощност растении.

При изучении анатомического строения стеблей хлебных злаков в основном обращалось внимание на показатели, характеризующие прочность соломины, такие как толщина стенки и размеры полости соломины, развитие механической ткани, число и размеры сосудисто-волокнистых пучков и др. [7, 8 и др.]. Степень развитости ассимиляционной ткани отмечали в основном на поперечных срезах соломины, подсчитывая число и площадь островков хлоренхимы [9, 10 и др.]. Относительно конфигураций ассимиляционных клеток сведений недостаточно. Так, у пшеницы их проекции описываются в поперечном направлении как округлые, а в продольном сечении – как имеющие неправильные формы [11]. В стеблях дикорастущих фестукоидных злаков нами было показано наличие клеток хлоренхимы сложных форм у многих видов и выявлены особенности их расположения [12]. Задачей данного исследования было охарактеризовать основные формы клеток и пространственную организацию ассимиляционной ткани в стеблях типичных хлебных злаков как составной части хлорофиллоносной паренхимы всего растения.

Объекты и методы

Структура хлорофиллоносной паренхимы стебля изучена 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.). Конфигурацию клеток рассматривали на мацерированных препаратах [13], а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда участков стеблей средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-начала цветения. На участках соломины частично имелись влагалищные части листьев. Продольные срезы осуществлялись перпендикулярно радиусу соломины (тангентальный срез), а также через середину стебля параллельно его диаметру (радиальный срез). При характеристике клеточной организации хлоренхимы будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы ассимиляционных клеток и схему их расположения в пространстве листа злаков [14].

Результаты исследований

Эпидерма стебля рассматриваемых хлебных злаков представлена удлинёнными, вытянутыми вдоль соломины, клетками, их антиклинальные стенки умеренно извилистые у пшеницы, слабоволнистые – у ячменя и ржи и прямые – у овса, что отчасти свидетельствует о неодинаковой устойчивости растений к засушливым условиям. Утолщение наружной стенки по отношению к толщине эпидермальных клеток на поперечных срезах составляет 34-43% (табл. 1), что примерно соответствует степени развития внешних стенок в колосковых чешуях и больше по сравнению с листовыми пластинками [6, 14]. Устьица крупные, располагаются большей частью вровень с эпидермой, но бывают также чуть приподняты у овса и пшеницы и слегка погружены у ржи.

Хлорофиллоносная паренхима размещается на периферии стебля преимущественно под устьицами в эпидерме. Более многочисленные и многослойные островки хлоренхимы наблюдаются на поперечных срезах стебля пшеницы, наименее развиты у овса. При этом ассимиляционные клетки отличаются в основном округлыми и овальными проекциями, наиболее крупные у ржи (табл. 2, рис. 1, 2). В стебле пшеницы, ржи и ячменя клетки внутренних слоёв хлоренхимы могут иметь также немного волнистые или губчатолопастные очертания.

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика средней части стебля хлебных злаков на поперечном срезе

Вид	Толщина, мкм		Длина устьиц на парадермальном срезе	Число слоев хлоренхимы
	эпидермы	наружной стенки эпидермы		
<i>Avena sativa</i>	15,2±0,27	6,5±0,30	50,0±0,68	1–3
<i>Hordeum sativum</i>	17,6±0,52	6,1±0,23	54,4±1,02	2–6
<i>Secale cereale</i>	22,7±0,78	8,2±0,32	70,2±0,50	2–5
<i>Triticum aestivum</i>	20,3±0,28	8,1±0,16	56,6±0,57	4–7

Размеры клеток хлоренхимы первого ряда у эпидермы в средней части стебля хлебных злаков

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	высота	ширина	длина
<i>Avena sativa</i>	12,7±0,88	14,9±0,87	107,3±6,68
<i>Hordeum sativum</i>	16,4±1,29	12,4±0,65	41,4±3,07
<i>Secale cereale</i>	28,6±1,09	17,4±0,62	102,7±7,01
<i>Triticum aestivum</i>	21,9±1,80	15,2±0,60	71,0±4,12

Примечание. Высота и ширина определены на поперечном срезе, длина – на парадермальном срезе.

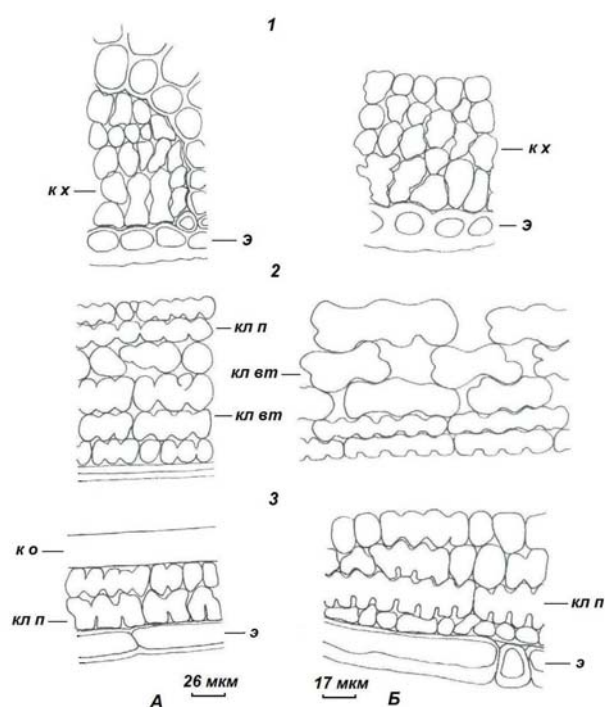


Рис. 1. Анатомическое строение ассимиляционной ткани стеблей *Secale cereale* (А) и *Triticum aestivum* (Б): срез: 1 – поперечный, 2 – тангентальный, 3 – радиальный; э – эпидерма; кх – клетки хлоренхимы; ко – клетки паренхимной обкладки; кп – клетки хлоренхимы первой группы; кпвт – клетки хлоренхимы второй группы

Основные, удлинённые, формы клеток ассимиляционной ткани раскрываются на продольных сечениях, на которых они расположены рядами вдоль оси соломины, при этом наиболее длинные проекции у овса и ржи, а наиболее короткие – у ячменя. Преимущественно это ячеистые клетки разной степени выраженности, среди которых можно выделить клетки первой и второй групп. Ячеистые клетки первой группы ориентированы своими секциями перпендикулярно поверхности стебля и проявляются на радиальных срезах. По аналогии с двудольными растениями они выполняют роль палисадной паренхимы. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме и обнаруживаются на парадермальных сечениях соломины, их совокуп-

ность можно рассматривать как приближение к губчатой ткани. Встречаются и клетки простых конфигураций, с небольшой волнистостью боковых стенок, но их немного.

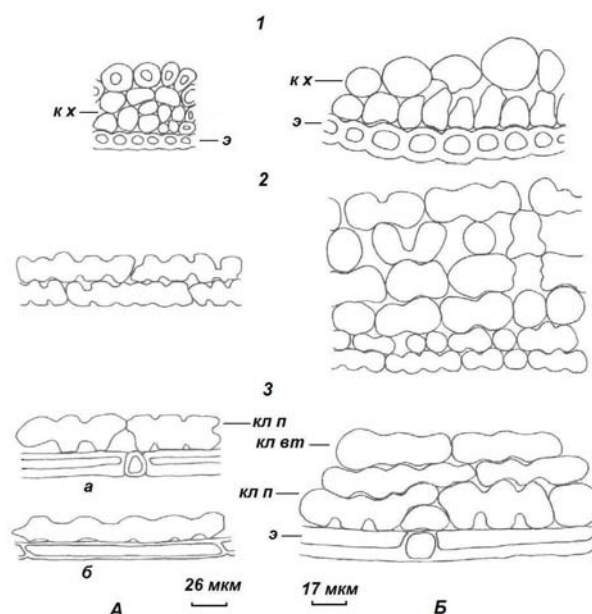


Рис. 2. Расположение клеток хлоренхимы в стеблях *Avena sativa* (А) и *Hordeum sativum* (Б): проекции ассимиляционных клеток первого ряда: 3а – ячеисто-губчатые первой группы; 3б – губчатые второй группы (обозначения см. рис. 1)

У всех рассматриваемых хлебных злаков под эпидермой наблюдается чередование рядов ячеистых клеток первой и второй групп, при этом у разных культур сочетание этих рядов неодинаково. Так, у овса намного чаще встречаются клетки второй группы, имеющие в основном слабо ячеистые и ячеисто-губчатые формы, ряды ячеистых клеток первой группы весьма немногочисленны и отличаются достаточно крупными размерами (табл. 3). У пшеницы, ржи и ячменя, напротив, преимущественно развиты ряды из ячеистых клеток первой группы, что свидетельствует об усилении палисадности их хлоренхимы. У пшеницы и ржи эти клетки хорошо выражены и имеют многочисленные ячейки, до 10-14 и более. У ячменя они более короткие и состоят в основном из 2-4 секций, нередко

многие из них характеризуются ячеисто-губчатыми конфигурациями.

В последующих слоях хлоренхимы у всех культур увеличивается присутствие ячеистых клеток второй группы разнообразных очертаний. В глубине многослойных тяжей хлорофиллоносной паренхимы стебля ячменя возможно сочетание ячеистых и срединных клеток, расположенных перпендикулярно относительно друг друга и образующих крупные межклетники. Срединные клетки выделены нами в мезофилле листьев злаков, своей наибольшей поверхностью они раскрываются на поперечных срезах, а на тангентальных сечениях имеют в основном овальную форму [14].

Таблица 3
Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп хлоренхимы в средней части стебля хлебных злаков

Вид	Размеры ячеек, мкм		Число ячеек в клетке
	высота	ширина	
Ячеистые клетки первой группы, радиальный срез			
<i>Avena sativa</i>	25,9±0,79	17,5±0,62	2-4
<i>Hordeum sativum</i>	18,4±0,97	16,4±0,55	2-4
<i>Secale cereale</i>	25,1±1,45	14,0±0,72	2-10
<i>Triticum aestivum</i>	19,4±0,87	11,0±0,48	2-14
Ячеистые клетки второй группы, тангентальный срез			
<i>Avena sativa</i>	21,2±0,53	16,9±0,37	3-8
<i>Hordeum sativum</i>	17,9±0,72	12,9±0,62	2-6
<i>Secale cereale</i>	22,4±0,77	15,2±0,65	2-11
<i>Triticum aestivum</i>	21,2±1,54	13,9±1,12	2-9

В хлоренхиме стебля пшеницы и иногда ячменя встречаются клетки и более сложных форм, сочетающие губчато-лопастные очертания в поперечнике и ячеистые конфигурации в продольном направлении. Такие клетки могут выглядеть как ячеистые, но часто с неравными секциями, ориентированными под разными углами к эпидерме.

Насыщенность хлоропластами средней части стебля хлебных злаков близка к таковой для колосковых чешуй и в 1,4-9,6 раза меньше по сравнению с листовыми пластинками (табл. 4).

Таблица 4
Количественные показатели пластидного аппарата средней части стебля хлебных злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клеточной ячейке	в 1 см ² бок. поверхн., млн
<i>Avena sativa</i>	13,1±0,94	1,93
<i>Hordeum sativum</i>	8,6±0,37	7,44
<i>Secale cereale</i>	18,0±0,50	9,88
<i>Triticum aestivum</i>	8,8±0,40	9,80

Закключение

Хлорофиллоносная паренхима в стеблях типичных хлебных злаков представлена в своем большинстве клетками сложных форм,

преимущественно это ячеистые клетки. Они расположены рядами вдоль оси соломины и ориентированы своими ячейками как перпендикулярно, так и параллельно к эпидерме, так что среди них можно выделить клетки первой и второй групп. Вместе с тем рассматриваемые культуры различаются по степени развитости хлоренхимы в стеблях, особенностям основных конфигураций ассимиляционных клеток, числу и степени выраженности секций в ячеистых клетках. В целом, в пространственной организации хлорофиллоносной ткани стебля хлебных злаков сохраняются основные черты, свойственные листовым пластинкам, но в более упрощенном виде.

Библиографический список

1. Tuan H.C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin. – 1962. – Vol. 10. – N 4. – P. 291-297.
2. 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 // Tohoku J. Agric. Res. – 1965. – Vol. 16. – N 1. – P. 1-12.
3. Parker M.L., Ford M.A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // Ann. Bot. – 1982. – Vol. 49. – N 2. – P. 165-176.
4. 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. – № 4. – Т. 72. – С. 535-541.
5. Зверева Г.К. Особенности структуры мезофилла листьев хлебных злаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2010. – № 3. – Т. 65. – С. 62-67.
6. Зверева Г.К. Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2012а. – № 10 (96). – С. 65-69.
7. Дорофеев В.Ф., Градчанинова О.Д. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1971. – Вып. 1. – Т. 44. – С. 57-75.
8. Голубева А.П. Анатомическое строение стебля озимой ржи в связи с устойчивостью к полеганию // Бюл. ВИУА (Всесоюзный институт удобрений и агропочвоведения). – М., 1991. – № 106. – С. 18-24.
9. Коробко В.В. Метамерные особенности роста и развития междоузлий стебля яровой пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2005. – 21 с.
10. Степанюк Г.Я. Изменчивость анатомических признаков стебля ячменя (*Hordeum*

vulgare L.) в условиях лесостепи Кемеровской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Барнаул, 2010. – 21 с.

11. Носатовский А.И. Пшеница. Биология. – М.: Колос, 1965. – 568 с.

12. Зверева Г.К. Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск: Поликом, 2012 б. – Вып. 20. – С. 57-64.

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

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

References

1. Tuan H.C. Studies on the leaf cells of wheat. 1. Morphology of the mesophyll cells // *Acta Bot. Sin.* – 1962. – Vol. 10. – No. 4. – P. 291-297.

2. 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 the shoot // *Tohoku J. Agric. Res.* – 1965. – Vol. 16. – No. 1. – P. 1-12.

3. Parker M.L., Ford M.A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // *Ann. Bot.* – 1982. – Vol. 49 (2). – P. 165-176.

4. Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. К методике отсенки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // *Bot. zhurn.* – 1987. – Т. 72. – № 4. – С. 535-541.

5. Zvereva G.K. Особенности структуры мезофилла листьев хлебных злаков // *Vestnik Al-*

taiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2010. – № 3. – С. 62-67.

6. Zvereva G.K. Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков // *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. – 2012. – № 10 (96). – С. 65-69.

7. Dorofeev V.F., Gradchaninova O.D. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // *Trudy po prikl. botanike, genetike i selektsii*. – 1971. – Т. 44. – Вып. 1. – С. 57-75.

8. Golubeva A.P. Анатомическое строение стебля озимой ржи в связи с устойчивостью к полеганию // *Byul. VIUA (Vsesoyuznyi institut udobrenii i agropochvovedeniya)*. – 1991. – № 106. – С. 18-24.

9. Korobko V.V. Метамерные особенности роста и развития междоузлия стебля яровой пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2005. – 21 с.

10. Stepanyuk G.Ya. Изменчивость анатомических признаков стебля ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях лесостепи Кемеровской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Барнаул, 2010. – 21 с.

11. Носатовский А.И. Пшеница. Биология. – М.: Колос, 1965. – 568 с.

12. Зверева Г.К. Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков // *Ботанические исследования в Сибири*. – Красноярск: Поликом, 2012. – Вып. 20. – С. 57-64.

13. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // *Planta*. – 1969. – Vol. 86 (2). – P. 186-194.

14. Zvereva G.K. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 201 с.



УДК 633.252:635.262(571.15)

С.В. Жаркова, В.Г. Жарков
S.V. Zharkova, V.G. Zharkov

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ЧЕСНОКА ОЗИМОГО, ВЛИЯЮЩИХ НА ЕГО ПРОДУКТИВНОСТЬ В УСЛОВИЯХ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

DETERMINATION OF CORRELATION OF WINTER GARLIC'S QUANTITATIVE TRAITS WHICH AFFECT ITS CAPACITY IN THE ALTAI REGION

Ключевые слова: чеснок озимый, продуктивность, корреляция, количественные признаки, анализ, сопряжённость, адаптивность, луковица.

Количественные признаки, измеряемые у растений, являются случайными величинами. Поэтому зависимость между ними может иметь лишь статистический или корреляционный характер. При

этом каждому значению одного из признаков соответствует несколько значений другого. Корреляционный анализ связей между девятью количественными признаками у шестнадцати образцов чеснока озимого в условиях г. Барнаула показал, что достоверные связи между количественными признаками в большинстве случаев отсутствуют. Признак «длина листа» имеет сильную и среднюю