АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.11:581.8

СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ПЛАСТИНКИ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ

Ю. В. Даштоян, С. А. Степанов, М. Ю. Касаткин

Саратовский государственный университет им.Н. Г. Чернышевского
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru

Отмечено разнообразие проводящих пучков пластинки листьев. Некоторые пучки имели две обкладки. В клетках внешней обкладки отмечены хлоропласты, клетки внутренней обкладки представлены волокнами склеренхимы, имеющими ядро и плазмодесмы.

В мезофилле пластинки листьев выделено 11типов клеток. В верхних листьях разнообразие типов клеток уменьшается, а доля клеток с выраженной ячеистой формой увеличивается.

Ключевые слова: лист, мезофилл, пшеница, типология клеток.

THE STRUCTURE MESOPHYLL OF THE PLATE LEAVES OF WHEAT

Y. V. Dashtojan, S. A. Stepanov, M. Y. Kasatkin

A variety of spending bunches of a plate of leaves is noted. Two facings had some bunches. In cells of an external facing are noted хлоропласты. Cells of an internal facing are presented by fibres sclerenchyma, having a kernel and plasmodesms. In mesophylle plates of leaves it is allocated 11 type cells. In the top leaves a variety of types of cells decreases, and the share of cells with the expressed meshy form increases.

Key words: leaf, mesophyll, wheat, typology of cells.

Анатомическая организация пластинки листа двудольных растений, как правило, существенно отличается от анатомии пластинки листа однодольных, в частности злаковых растений, где не выделяют два типа мезофилла – палисадный и губчатый (Metcalfe, 1960). Детальное определение особенностей организации мезофилла пластинки некоторых злаков, например риса и пшеницы, стало возможно в случае разделения тканей на отдельные клетки посредством их мацерации различными химическими реагентами и энзимами (Березина, Корчагин, 1987; Бурундукова и др., 1993; Chonan, 1965).

Материал и методика

Для анатомических исследований пластинки листьев мягкой яровой пшеницы Саратовская 36 фиксировались в слабом растворе Навашина или Гаммалунда (Прозина,1960). Срезы готовились по общепринятой методике и окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим (Дженсен,1965). Толщина срезов 10–15 мкм. Для определения типологии отдельных клеток осуществляли мацерацию пластинки листьев в смеси соляной (1%) и хромовой (5%) кислот в течение 0,5–1 часа при нагревании на водяной бане, число клеток 50–70 шт.

Результаты и их обсуждение

Для многих клеток мезофилла пластинки листьев пшеницы характерна сильная разветвлённость клеточных стенок, являющаяся необходимым условием поддержания в ходе эволюции оптимального соотношения поверхности клетки к её объёму (Dunstone, Evans, 1974), а также наличие значительной доли межклетников (рис. 1).

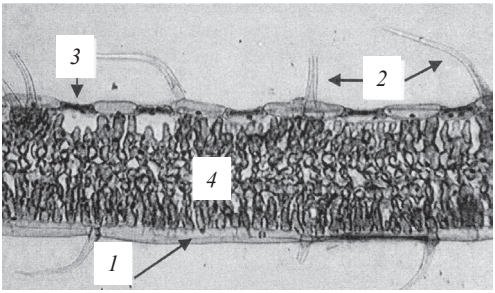

Рис. 1. Продольный срез пластинки 5-го листа мягкой пшеницы сорта Саратовская 36: *1* – эпидермис, *2* – трихомы; *3* – устьице; *4* – мезофилл (ув.10 × 20)

В пластинке листьев пшеницы, по нашим наблюдениям, можно выделить несколько типов проводящих пучков: 1) большие, которые смыкаются с поверхностью пластинки посредством хорошо выраженных склеренхимных тяжей по обе стороны от проводящего пучка; 2) менее крупные пучки с хорошо выраженными клетками флоэмы и ксилемы, имеющие склеренхимный тяж только к одной из сторон, нижней или верхней, пластинки листа; 3) мелкие пучки с недостаточно развитой ксилемой; 4) поперечные проводящие пучки, представленные клетками флоэмы или ксилемы.

Некоторые большие проводящие пучки имели двойную обкладку из клеток, вытянутых вдоль продольной оси пластинки листа (рис.2). Клетки внешней обкладки содержали хлоропласты, тогда как клетки внутренней обкладки пучка были представлены типичными волокнами склеренхимы. В некоторых случаях они содержали цитоплазму и ядро ланцетовидной формы, а также хорошо выраженные плазмодесмы, обращенные к смыкающимися с ними другими волокнами склеренхимы (рис. 3).

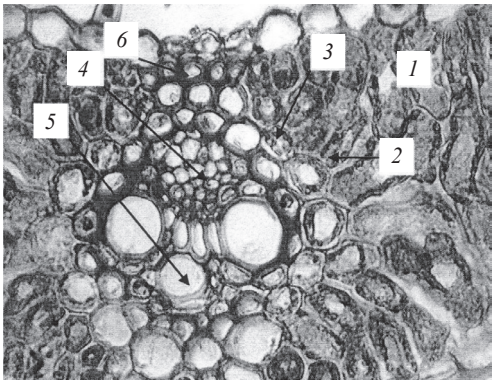

Рис. 2. Поперечный срез пластинки 5-го листа мягкой пшеницы сорта Саратовская 36: *1* – клетки мезофилла; *2* – внешняя обкладка проводящего пучка; *3* – внутренняя обкладка проводящего пучка; *4* – флоэма пучка, *5* – ксилема пучка; *6* – волокна склеренхимы (ув. 10×40)

Следует предположить, что подобная организация крупных проводящих пучков имеет существенное значение в аккумуляции и проведении света. Обоснованием для подобного утверждения является уникальная способность волокон и склереид склеренхимы к распространению света,

т. е. они могут служить в качестве оптических световодов (Karabourniotis et al., 1994). Кроме того, обоснованием для высказанного предположения являются закономерности распространения света в пластинке листа, преимущественно по проводящим пучкам, включая его поглощение хлоропластами (Vogelmann, 1993; San et al., 2003).

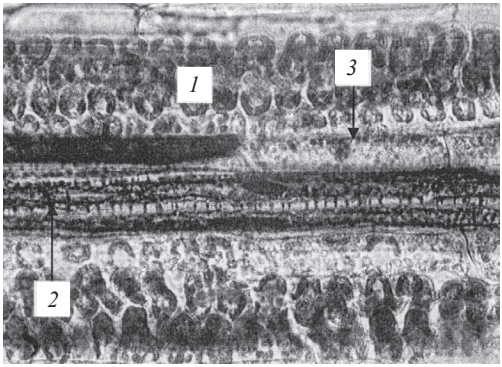

Рис. 3. Продольный срез пластинки 5-го листа мягкой пшеницы сорта Саратовская 36: *1* – клетки мезофилла; *2* – волокна склеренхимы внутренней обкладки пучка; *3* – клетки внешней обкладки пучка (ув. 10× 40)

При распространении света по волокнам склеренхимы он может также модулировать значения потенциала покоя клеток и, следовательно, оказывать влияние на величину распространяющихся потенциалов – потенциала действия и вариабельного потенциала (Пятыгин, 2003; Степанов, 2008).

Предполагается, что особенности роста и ланцетовидная форма пластинки листа пшеницы, где слои мезофилла тесно смыкаются с проводящими пучками, существенно ограничивают диффузию углекислого газа к хлоропластам клеток мезофилла (Parker, Ford, 1982). Одним из средств устранения дефицита диоксида углерода для темновых реакций фотосинтеза являлось образование особой формы клеток в ходе биологической эволюции (рис. 4).

Разнообразие типов проводящих пучков также предполагает наличие различий в организации и форме клеток мезофилла в разных частях пластинки. По мере накопления экспериментальных данных, касающих-

ся типологии клеток мезофилла (Березина, Корчагин, 1987; Бурундукова, 1993; Parker, Ford, 1982), выявилось, что среди них можно выделить несколько основных типов. Наиболее детально это было показано для листьев риса (Бурундукова и др., 1993). В отношении такой не менее важной продовольственной культуры, как пшеница, подобного анализа типологии клеток, за некоторыми исключениями, касающихся рассмотрения отдельных вопросов организации пластинки листа пшеницы (Берхин, 1963) и выделения только клеток с разным числом ячеек (Березина, Корчагин, 1987; Chonan, 1965), проведено не было.

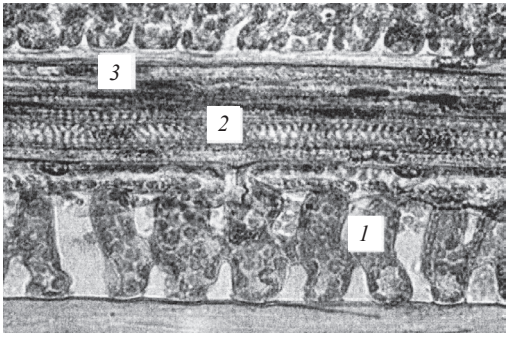

Рис. 4. Продольный срез пластинки 5-го листа мягкой пшеницы сорта Саратовская 36: *1* – клетки мезофилла; *2* – ксилема пучка; *3* – флоэма пучка (ув. 10 × 40)

Факт анатомической разнокачественности листьев различных ярусов впервые был установлен Р. Заленским (1904), который обратил внимание на то, что с повышением яруса листа увеличивается степень его ксероморфности: клетки становятся мельче, густота жилок увеличивается, усиливается опушенность листовой пластинки.

Одним из первых серьезные различия в мезоструктуре листьев пшеницы в зависимости от их положения на побеге, то есть от их фитомерной принадлежности, описал японский исследователь Н. Чонан (Chonan, 1965). Среди отечественных исследователей впервые это было отмечено О. В. Березиной (1989) при изучении мягкой яровой пшеницы разных сортов. Ею было обнаружено (Березина,1989), что в нижних ярусах *T. aestivum* содержится 73 – 74% хлорофиллоносных клеток, в то время как во флаговом листе доля их ниже и составляет только 59%. Следующее

существенное различие листьев отдельных фитомеров – это размер мезофильных клеток, которые автором делились на типы на основании числа ячеек клетки. Так, при изучении мягкой пшеницы было установлено, что объем клеток-ячеек флагового листа 8-го фитомера в 4,6 раз меньше, чем листа 3-го фитомера, при этом наблюдалось закономерное снижение объема клеток пластинки листьев от нижних к верхним фитомерам. Изучение другого злакового растения, риса, и разделение клеток мезофилла пластинки листьев на 15 типов также было осуществлено на основании числа лопастей – ячеек (Бурундукова и др., 1993).

Предпринятый нами морфологический анализ клеток мезофилла пластинки листьев пшеницы позволил определить, что разнообразие типов клеток не исчерпывается только числом ячеек одной клетки.

В основу типологии клеток мезофилла пластинки листьев пшеницы нами были включены следующие признаки:

1) наличие симметричности клетки в целом (определяется числом осей симметрии на двумерной плоскости или числом плоскостей симметрии в трёхмерном пространстве). Симметрия (др.-греч. – соразмерность) в биологии – закономерное расположение подобных (одинаковых) частей тела или форм живого организма, совокупности живых организмов относительно центра или оси симметрии является основополагающим принципом при описании материальных тел (Вейль, 1968).

2) наличие или отсутствие лопастей клетки – «protuberance» (Chonan, 1965), «lobes» (Parker, Ford, 1982), «arm» (Sasahara, 1982).

3) ширина цитоплазматического мостика или глубина «перетяжек» между ячейками (Березина, Корчагин, 1987);

4) пространственное положение ячейки относительно продольной оси клетки – перпендикулярно или наклонно с различным углом межу продольной и поперечной осями симметрии на двумерной плоскости;

5) соотношение длины и ширины клетки.

Каждый из признаков, включенных нами в основу типологии клеток мезофилла, в совокупности позволяет характеризовать форму клеток ассимиляционной паренхимы пластинки листа.

На основании вышеперечисленных признаков при изучении анатомической организации мезофилла листа пшеницы нами было выявлено большое разнообразие морфологии клеток, которые мы разделили на 11 основных типов: *A, B, C, D, E, F, G, H, I, J* и *K* (рис. 5). Обозначение клеток буквами латинского алфавита осуществлялось в соответствии

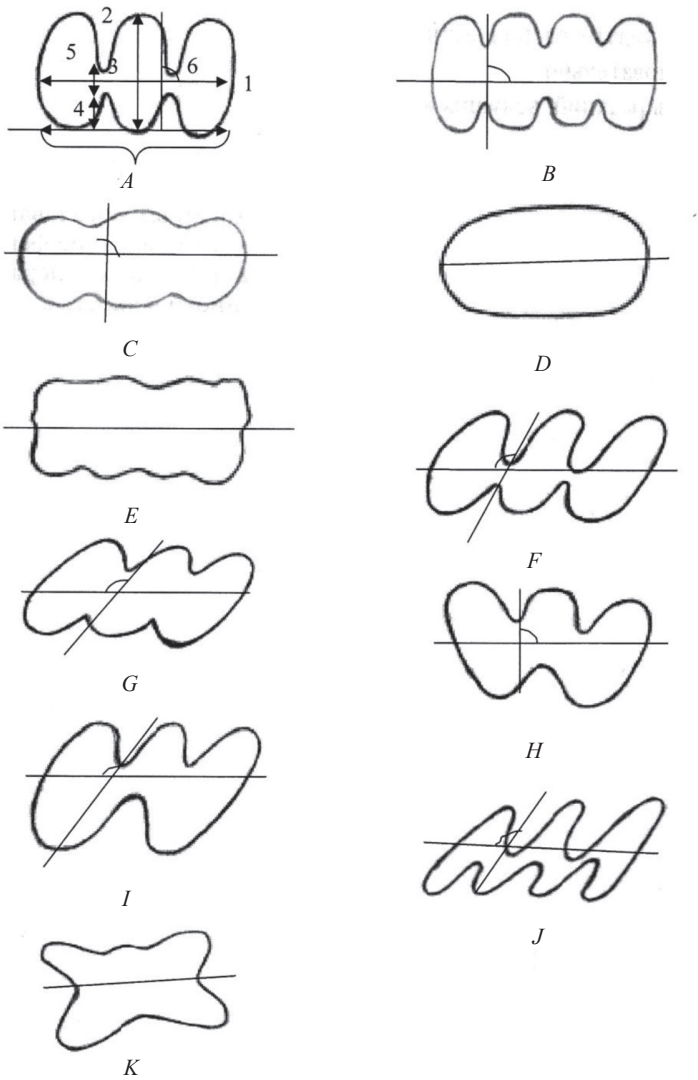

Рис. 5. Типология клеток мезофилла пластинки листа мягкой пшеницы на примере сорта Саратовская 36: *1* – длина клетки; *2* – ширина клетки; *3* – ширина цитоплазматического мостика; *4* – глубина перетяжки; *5* – ячейка клетки; *6* – угол наклона перетяжек к оси клетки

с ранее принятым другими исследователями (Бурундукова и др., 1993; Parker, Ford, 1982) принципом обозначения различающихся по морфологии клеток мезофилла.

1. Тип *A*. Клетки этого типа симметричны, имеют одинаковое количество ячеек по обе стороны от продольной оси клетки. Перетяжки глубокие, составляющие от 30 до 45% от ширины клетки, ячейки располагаются перпендикулярно оси клетки или же под незначительным углом. Число ячеек варьирует от 2 до 10, соотношение длины к ширине клетки составляет от 0,77 до 5,19.

2. Тип *B*. К этому типу были отнесены клетки также симметричные, ячейки располагаются перпендикулярно оси клетки или под незначительным углом к ней, перетяжки имеют меньшую глубину – от 15 до 30% от ширины клетки. Число ячеек варьирует от 2 до 11, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,65 до 9,40.

3. Тип *C*. Это симметричные клетки с едва заметными перетяжками, имеющими глубину до 15% от ширины клетки, располагающимися перпендикулярно оси клетки. Число ячеек варьирует от 2 до 5, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,46 до 4,00.

4. Тип *D*. Это симметричные одноячеистые клетки, не имеющие перетяжек, могут быть типичной паренхимной или прозенхимной формы; соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,93 до 2,10.

5. Тип *E*. Это симметричные или асимметричные, преимущественно прозенхимные клетки с извилистыми стенками, наличие ячеек морфологически не определяется; соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,93 до 2,10.

6. Тип *F*. Клетки симметричные, с глубокими перетяжками (до 45% от ширины клетки), но, в отличие от типа *A*, ячейки расположены под существенным углом к продольной оси клетки. Число ячеек варьирует от 2 до 10, соотношение длины к ширине клетки составляет от 0,84 до 6,20.

7. Тип G. Это симметричные клетки с неглубокими перетяжками (до 30% от ширины клетки), ячейки расположены под существенным углом к оси клетки. Число ячеек варьирует от 3 до 8, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,59 до 6,20.

8. Тип *H*. К этому типу относятся клетки асимметричные с перетяжками, располагающимися перпендикулярно оси клетки, достигающие в глубину 30–45% от ширины клетки. Число лопастей по обе стороны от

продольной оси клетки различно – от 3/4 до 11/10, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,80 до 8,32.

9. Клетки *I*-типа асимметричные, имеющие перетяжки от 15 до 30% от ширины клетки, лопасти ячейки расположены под различным углом к продольной оси клетки. Число лопастей по обе стороны от продольной оси клетки различно – от 3/2 до 12/11, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,56 до 6,55.

10. Тип *J*. Это асимметричные клетки с глубокими перетяжками (до 45% от ширины клетки), ячейки расположены под различным углом к продольной оси клетки. Число лопастей различно по обе стороны от продольной оси клетки – от 4/3 до 5/4, соотношение длины к ширине клетки составляет от 1,89 до 3,35.

11. Тип K. Клетки асимметричные, имеющие разнообразную форму – звездчатые, лопастные, амебовидные. Соотношение длины к ширине клетки составляет от 0,96 до 1,29.

Кроме того, в суспензии клеток встречались клетки обкладки проводящих пучков, имеющие складки лишь со стороны, прилегающей к мезофиллу, тогда как со стороны склеренхимного влагалища проводящего пучка они были гладкими и плотно прилегали к последнему.

Основываясь на исследованиях О. И. Бурундуковой с соавторами (1993), по результатам которых было выделено 15 основных типов клеток мезофилла пластинки листа риса, на работах ряда других исследователей (Chonan, 1965; Parker, Ford, 1982), а также на полученных нами результатах, представляется возможным заключить, что отмеченное явление универсально среди ведущих культурных злаков. Подобная организация мезофилла пластинки листа может способствовать расширению адаптационного потенциала вида или сорта к складывающимся агроклиматическим условиям.

Отмечено явление разнокачественности пластинки листьев по доле представительства выделенных нами типов клеток. В пластинке первого и второго листьев Саратовской 36 встречались с разной частотой все типы клеток мезофилла. При этом в первом листе преобладали клетки *A*, *B* и *F*-типов – 16, 22 и 28%, а во втором листе – *A*, *F* и *H*-типов (36, 18 и 16% соответственно). Клеток других типов в исследованной суспензии мезофиллла пластинки было значительно меньше, и их содержание колебалось от 2 до 12% (таблица).

Содержание различных типов клеток мезофилла пластинки листьев мягкой пшеницы сорта Саратовская 36

Номер листа	Тип клеток мезофилла листа пшеницы, %										
	A	*B*	*C*	*D*	*E*	*F*	*G*	*H*	*I*	*J*	*K*
1	16	22	2	4	4	28	4	8	4	4	4
2	36	12	6	2	4	16	2	16	2	2	2
3	30	24	2	2	0	26	4	6	2	2	2
4	28	8	2	2	0	32	4	16	6	2	0
5	32	8	2	0	0	34	4	12	2	6	0
6	40	12	8	0	0	16	8	12	4	0	0
7	28	4	0	0	0	39	3	16	8	0	0

В третьем листе не были обнаружены клетки *E*-типа, а преобладали, так же как и в первом листе клетки *A*, *B* и *F*-типов. Количество клеток *A*-типа составляло 30%, *B*-типа – 24%, а клеток *F*-типа содержалось 26%. При этом количество клеток других типов составляло 2 – 6%.

Как отмечено нами, в пластинке четвертого – седьмого листьев разнообразие типов клеток мезофилла уменьшается. Так, в четвертом листе уже отсутствовали клетки *E* и *K*-типов, в пятом – *D*, *E* и *K*-типов, в шестом, кроме перечисленных, мы не обнаружили клетки *J*-типа, а в седьмом листе так же и клеток С-типа. При этом в пластинках этих листьях – с четвертого по седьмой – преобладали клетки *A*, *F* и *H*-типов, которые отличались, как отмечено ранее, значительным варьированием числа ячеек, соотношением длины к ширине клетки и глубокими перетяжками, определяющими ширину цитоплазматического мостика между ячейками (см. рис. 5). Таким образом, следует отметить, что в пластинках листьев верхних фитомеров побега происходит в некоторой степени унификация форм клеток мезофилла, существенно увеличивается доля клеток с выраженной ячеистой формой.

Список литературы

Березина О. В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твёрдой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью : автореф. дис. … канд. биол. наук. Казань, 1989. 26 с.

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. Л., 1987. Т. 72, № 4. С. 535–541.

Берхин Ю. И. Анатомия вегетативных органов двух тетраплоидных видов пшениц // Бот. журн. Л., 1963. Т. 48, № 9. С. 1368–1373.

Бурундукова О. Л., Пьянков В. И., Журавлев Ю. Н., Холупенко И. П., Горбач В. М. Структура ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в условиях Приморья // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. СПб. : ВИР, 1993. Т. 149. С. 26–32.

Вейль Г. Симметрия. М. : Наука, 1968. 192 с.

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М. : Мир, 1965. 377 с.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киев. политех. ин-та. Киев, 1904. Т. IV, кн. 1. 112 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М. : Высш. шк., 1960. 207 с.

Пятыгин С. С. Электрогенез клеток растений в условиях стресса // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 6. С. 552–562.

Степанов С. А. Проблема целостности растения на современном этапе развития биологии // Изв. Сарат. ун-та. Сер. Химия. Биология. Экология. Саратов, 2008. Т. 8, вып. 2. С. 50–57.

Chonan N. Studies on the Photosynthetic Tissues in the Leaves of Cereal Crops: I. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different levels of the shoot // Jpn. J. Crop Sci. 1965. Vol. 33. № 4. P. 388–393.

Dunstone R. L., Evans L. T. Role of changes in cell size in the evolution of wheat // Aust. J. Ft. Physiol. 1974. Vol. 1. P. 157–165.

Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C. Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibers // Can. J. Bot. 1994. Volvt. 72. P. 330–336.

Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. 1. Gramineae. Oxford : Clarendon Press., 1960. 731 p.

Parker M. C., Ford M. A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum species* // Ann. Bot. 1982. Vol. 49, № 2. P. 165–177.

Sasahara T. Influence of Genome on Leaf Anatomy of Triticum and Aegilops // Ann. Bot. 1982. Vol. 50. P. 491–497.

Sun Q., Yoda K., Suzuki M., Suzuki H. Vascular tissue in the stem and roots of woody plants can conduct light // J. Exp. Bot. 2003. Vol. 54, № 387. P. 1627–1635.

Vogelmann T. C. Plant tissue optics //Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol. 1993. V. 44. P. 231–251.