

АНАТОМИЯ ПЛАСТИНКИ ЛИСТЬЕВ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, Е.К. Щеглова, Д.А. Хакалова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: stepanovsa@info.sgu.ru*

Описание анатомии пластинки листа пшеницы имеется во многих отечественных и зарубежных работах (Градчанинова, 1975; Березина, Корчагин, 1987; Metcalfe, 1960; Parker, Ford, 1982), однако многие вопросы её организации, прежде всего развития отдельных клеток, метамерной специфичности, остаются слабо изученными.

С начала XX столетия саратовскими селекционерами создано значительное число высокопродуктивных, засухоустойчивых сортов мягкой и твёрдой яровой пшеницы. Можно предположить наличие существенных отличий между сортами пшеницы по степени развития отдельных тканей и клеток разных органов растения. Определение таких признаков позволит более целенаправленно вести селекцию сортов. К тому же знание структуры пластинки листа позволит расширить существующие представления по проблеме целостности растения (Степанов, 2008).

Материал и методика

Для анатомических исследований пластинки листьев мягкой яровой пшеницы Саратовская 36 фиксировались в слабом растворе Навашина по М.Н. Прозиной (1960). Срезы готовились по общепринятой методике и окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим (Дженсен, 1965). Толщина срезов 10–15 мкм. Для изучения особенностей развития (длина и ширина) отдельных клеток пластинки осуществляли мацерацию объектов 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

Как показали исследования, вследствие гофрированности пластинки листа её толщина имеет неодинаковые значения в разных зонах, в частности: 1) центрального проводящего пучка; 2) боковых пучков; 3) между пучками листовой пластинки. Наибольшие значения толщины пластинки отмечены в зоне центрального проводящего пучка. Они варьировали от 231,0 мкм (4-й лист) до 311,0 мкм (7-й лист). Между центральным и ближним к нему боковым пучком, т.е. между пучками, толщина пластинка со-

ставляла от 114,0 мкм (4-й лист) до 170,0 мкм (3-й лист). В зоне бокового пучка, ближнего к центральному, толщина пластинки варьировала в зависимости от положения листа на побеге от 144,0 мкм (4-й лист) до 225,0 мкм – 1-й лист.

Выявленные значения толщины пластинки листьев Саратовская 36 отличаются от приводимых в работах некоторых отечественных исследователей (Дорофеев, Градчанинова, 1971; Градчанинова, 1975), что, возможно, объясняется иными условиями произрастания растений и разными критериями определения толщины пластинки листьев пшеницы. В частности, определение средней толщины пластинки листьев в зоне пучков (на основании частного от совокупных значений толщины пластинки в этих участках на число пучков) показало, что максимальная её величина характерна для 3-го листа (212 мкм); в 1-м и 2-м листьях средняя толщина пластинки одинакова – 187–188 мкм, у верхних, 6-м и 7-м листьев она меньше – соответственно 155 мкм и 147 мкм. Максимальные значения средней толщины пластинки в зоне между пучками характерны для 3-го и 5-го листьев – соответственно 157 и 150 мкм. Для остальных листьев значения толщины пластинки между пучками примерно одинаковы, составляя от 117 мкм (6-й лист) до 125 мкм (1-й лист). Учитывая, что толщина пластинки в зоне пучков у верхних 5–7 листьев уменьшается, вследствие этого уменьшается и различие между толщиной пластинки в зоне пучков и между ними; соответственно, менее выражена становится и гофрированность пластинки листьев.

Анализ структурной организации пластинки 5-го листа Саратовской 36 на поперечных и продольных срезах показал, что верхняя часть листовой пластинки имеет особые эпидермальные клетки, получившие в литературе определение как пузыревидные или моторные (Metcalfе, 1960), обеспечивающие скручивание пластинки листа при понижении тургора клеток. На нижней стороне листовой пластинки таких клеток не наблюдалось. На поперечных срезах размеры эпидермальных клеток, расположенных между моторными клетками, составляли от 16×18 мкм до 27×31 мкм.

Определение величины основных эпидермальных клеток на продольных срезах показало, что их размеры значительно варьируют в зависимости от местоположения – будь то районы над большими проводящими пучками или же между ними; среди них отмечаются короткие и длинные клетки. Визуально самые длинные и узкие эпидермальные клетки наблюдаются над большими проводящими пучками (по бокам от них). Часть клеток при этом специфически окрашивались альциановым синим в голубой цвет, указывающий на наличие кислых мукополисахаридов. Некоторые из эпидермальных клеток имели интенсивную зеленую окраску.

Значительным разнообразием отличались трихоматические одноклеточные структуры листовой пластинки. Были отмечены короткие шипики (от 40 до 80 мкм в длину), волоски небольших размеров (до 200 мкм) и длинные волоски (больше 200 мкм). Шипики и длинные трихомы наблюдались всегда над большими проводящими пучками или же граничили с ними; характерно, что они имели поровые каналы с примыкающими волокнами склеренхимы, которые, как нами отмечено, сохраняли цитоплазму с выраженным ланцетовидным ядром. Трихомы небольших размеров выявлены на участках пластинки листа, расположенных между большими проводящими пучками. Угол наклона шипиков и волосков к поверхности пластинки листа был разный. Все типы трихом отмечены с обеих сторон листовой пластинки — нижней и верхней. Наличие нескольких их типов позволяет рассматривать их как структуры с различным физиологическим статусом. Не исключено, что часть из них может выполнять сенсорную функцию с дифференциацией по типу раздражителей.

В связи с разным расположением волосков на пластинке листа и их длиной мы посчитали необходимым при изучении развития волосков пластинок 1–7-го листьев побега пшеницы разделить их на две группы — короткие (между пучками) и длинные (над пучками) трихомы.

Наименьшая длина среди коротких волосков отмечена в пластинке 7-го листа — 76,0 мкм, большая — у пластинки 4-го листа (197,0 мкм). В развитии длинных волосков также можно отметить некоторую закономерность, в частности, меньшую их длину у 7-го листа (270,0 мкм) и, наоборот, более длинные волоски в 4–6-м листьях — соответственно 440, 436 и 429 мкм.

Ширина основания трихом не претерпевает столь заметных изменений, исключая существенное увеличение ширины основания в пластинках 4 — 6-го листьев. Среднее значение ширины основания длинных трихом максимально в пластинке 5-го листа — 53,0 мкм; наблюдается положительная корреляция между длиной трихом и шириной их основания.

Над большими проводящими пучками отмечены также эпидермальные овальные клетки без шипиков, имеющие сосочкообразные выросты к внешней поверхности клеточной стенки. Эти клетки всегда специфически красились альциановым синим в голубовато-синий цвет.

В процессе изучения типов клеток и их развития в зависимости от расположения листьев на побеге выявилась характерная особенность пластинок 5–7-го листьев: именно в этих листовых пластинках наблюдается такой тип эпидермальных клеток, как парные клетки. Это две смежные, но резко отличающиеся по своей структуре друг от друга клетки. Клетки с опробковевшими оболочками содержат крупное ядро и густую цитоплазму. Окремневшие клетки в дифференцированном состоянии принято рас-

смагивать как мертвые образования (Мирославов, 1974). В распределении парных клеток обнаруживается определенная закономерность: верхние листья имеют больше парных клеток по сравнению с нижними. В частности, визуально отмечалось большее число парных клеток в пластинках 6-го и 7-го листьев; при этом, в дополнение к ранее выявленным фактам (Мирославов, 1974), наблюдалось: 1) у 5-го и 6-го листьев они располагаются с нижней стороны пластинки, у 7-го листа – с обеих сторон; 2) парные клетки могут располагаться группами с разным числом пар или группами с нечетным числом тех или иных типов клеток; 3) на участке с комплексами парных клеток, лежащих между основными эпидермальными клетками, не отмечается развитие трихом и устьиц.

Парные клетки характеризуются небольшими размерами и незначительной вариабельностью в развитии у листьев разных метамеров побега пшеницы. Например, средняя их длина в пластинке 6-го листа составляет $22,2 \pm 0,1$ мкм, а ширина – $26,1 \pm 0,2$ мкм. В пластинке 7-го листа парные клетки несколько вытянуты: длина – $29,3 \pm 0,1$ мкм, ширина меньше – $18,0 \pm 0,1$ мкм.

Устьица располагаются правильными рядами вдоль продольной оси листовой пластинки между большими проводящими пучками. Их разделяют 3–5 рядов эпидермальных клеток. В толще листа под устьичной щелью наблюдалось большое межклеточное пространство. Изучение устьиц листовых пластинок 1–7-го метамеров побега пшеницы показало, что эти клетки в своем развитии претерпевают некоторые изменения. Их длина варьирует от $78,7 \pm 0,4$ мкм в 1-м листе до $53,3 \pm 0,3$ мкм в 7-м листе. Небольшое варьирование исследуемого параметра в виде попеременного уменьшения и увеличения устьичного комплекса наблюдается до пластинки 5-го листа, далее следует существенное уменьшение длины устьичного комплекса от 5-го к 7-му листу побега пшеницы. Ширина устьичных комплексов не столь вариабельна, колеблясь в пределах от $27,2 \pm 0,2$ мкм до $32,2 \pm 0,3$ мкм – в 5-м и 2-м листьях соответственно.

Считаем необходимым подчеркнуть особенности расположения устьиц пластинок листьев. Распределяясь достаточно правильными рядами между проводящими пучками, устьичные комплексы находятся на различном расстоянии друг от друга, как в разных листьях, так и в пределах одной листовой пластинки. Самое большое расстояние между ними наблюдалось в средней части пластинки 6-го листа ($101,5 \pm 2,3$), где, как уже отмечалось, сами устьица сравнительно небольшие (длина замыкающих клеток $57,0 \pm 0,1$ мкм, ширина устьиц – $31,1 \pm 0,1$ мкм). Наименьшее расстояние между устьицами наблюдалось в пластинке 7-го листа, составляя в среднем $58,6 \pm 1,2$ мкм, при этом и сами устьица имели наименьший размер по сравнению с устьицами пластинок листьев 1–6-го метамеров побега.

Следующими изучаемыми нами типами клеток были основные длинные и короткие эпидермальные клетки. Отмечены различия по морфологии этих клеток в пластинках листьев растений сорта Саратовская 36: для 1–5-го листьев характерны более широкие длинные основные эпидермальные клетки с тонкими и заостренными концами; в 6-м и 7-м листьях они более узкие, с тупыми концами и извилистыми, более утолщенными стенками, имеющими большое число пор. Как отмечает Е.А. Мирославов (1974), степень волнистости эпидермальных клеток зависит от условий произрастания растительных организмов. У растений, выросших при интенсивном освещении, волнистость клеток выражена слабее по сравнению с теми из них, что выросли в тени. К пшенице, по нашим наблюдениям, данное положение не относится, т.к. степень извилистости клеточных стенок основных эпидермальных клеток пластинки увеличивается от нижних к верхним листьям.

Максимальная длина основных длинных эпидермальных клеток наблюдалась в пластинке 2-го листа – $427,0 \pm 6,1$ мкм. В других листьях клетки этого типа несколько короче, наименьшая их длина ($271,0 \pm 4,7$ мкм) характерна для пластинки 6-го листа. Ширина данных клеток варьирует в небольших пределах – от $19,0 \pm 0,3$ мкм у 7-го листа до $31,0 \pm 0,3$ мкм – у 2-го листа.

Длина основных коротких эпидермальных клеток варьирует от 87,0 мкм во 2-м листе до 64,0 мкм в 6-м листе; ширина клеток этого типа изменялась от $24,0 \pm 0,3$ мкм (2-й лист) до $13,2 \pm 0,2$ мкм у 7-го листа.

Из мезофилльных клеток пластинок листьев побега для изучения их развития были взяты клетки с двумя–семью ячейками, как наиболее часто встречающиеся (Березина, Корчагин, 1987). Самыми многочисленными являлись клетки с тремя, четырьмя и, в меньшей степени, с пятью ячейками; самыми длинными из исследуемых мезофилльных клеток были клетки с семью ячейками, а самыми короткими – клетки с двумя ячейками.

Как отмечают некоторые авторы (Березина, Корчагин, 1987; Можайская, 1997), с увеличением числа ячеек длина клетки увеличивается, а ширина отдельной ячейки уменьшается. Результаты наших исследований в целом совпадают с данными фактами, однако метамерная специфичность листьев проявляется и в этом отношении. В частности, ширина клеток мезофилла с семью ячейками в пластинке 4-го листа была больше относительно клеток мезофилла с пятью и шестью ячейками, в пластинке 5-го и 6-го листа она была больше клеток мезофилла с шестью ячейками; у 7-го листа ширина клеток мезофилла с пятью и шестью ячейками была одинакова, а различие между клетками с двумя, тремя и четырьмя ячейками было минимально.

Длина клеток мезофилла с двумя ячейками варьирует от $38,0 \pm 0,3$ мкм (7-й лист) до $58,0 \pm 0,8$ мкм (2-й лист). Ширина таких клеток часто оказывается больше по значению, чем длина ячейки, за исключением 1-го и 2-го листьев. Клетки мезофилла с двумя ячейками по ширине превосходят все остальные исследуемые нами типы клеток мезофилла пластинок 1–7-го листьев побега пшеницы. Самые широкие клетки наблюдались в пластинке 2-го листа ($57,0 \pm 0,6$ мкм), самые узкие ($43,0 \pm 0,6$ мкм) – в пластинке 7-го листа. Особенностью клеток с большим числом ячеек является нечеткая выраженность цитоплазматического мостика между ячейками. Для клеток мезофилла с двумя ячейками пластинок листьев разных метамеров побега пшеницы ширина цитоплазматического мостика изменялась от $15,0 \pm 0,2$ мкм (6-й лист) до $22,0 \pm 0,2$ мкм (1-й, 3-й листья).

Значения длины клеток мезофилла с тремя ячейками пластинок листьев побега Саратовской 36 составляли от $57,0 \pm 0,3$ мкм в 7-м листе до $83,4 \pm 0,3$ мкм в 2-м, 5-м листьях. При исследовании метамерной изменчивости такого параметра этих клеток, как ширина, можно видеть, что на фоне колебания значений данного признака выделяются три основные зоны: первая охватывает нижний ярус (1–3-й листья), вторая – средний ярус (4-й, 5-й листья) и третья – верхний (6-й, 7-й листья). В 1-м листе ширина клеток в среднем $48,0 \pm 0,6$ мкм, в пластинке второго листа – $54,3 \pm 0,5$ мкм. Ширина клеток затем уменьшается – в 3-м листе до $52,2 \pm 0,5$ мкм, в 4-м листе – до $44,8 \pm 0,4$ мкм, возрастая затем в 5-м листе – $47,0 \pm 0,6$ мкм. В 6-м и 7-м листьях ширина клеток с тремя ячейками снова уменьшается, причем вплоть до пластинки 6-го листа наблюдается аллометрическая зависимость в изменении длины и ширины клеток.

С увеличением числа ячеек, как уже отмечалось, длина клеток растет и это уже явственно заметно при рассмотрении клеток с четырьмя ячейками, длина которых достигает $98,0 \pm 0,7$ мкм (2-й лист), а минимальное значение – $72,0 \pm 0,6$ мкм (7-й лист). Следует отметить, что кривые изменчивости по метамерам побега линейных параметров клеток мезофилла с четырьмя, пятью, шестью и семью ячейками достаточно схожи: во-первых, характерное для всех четырех перечисленных типов ячеистых клеток мезофилла увеличение линейных параметров (длины и ширины) во 2-м листе, где они являются максимальными относительно 1-го и других листьев; во-вторых, после уменьшения длины этих типов клеток мезофилла в пластинках 3-го и 4-го листьев характерно вторичное увеличение в пластинке 5-го листа – соответственно $97,5 \pm 0,7$ мкм, $107,5 \pm 0,9$ мкм, $130,2 \pm 1,7$ мкм и $147,4 \pm 1,3$ мкм; в-третьих, все эти клетки мезофилла резко уменьшаются в длину в пластинке листа 6-го метамера побега, где их значения являются минимальными, в 7-м листе эти типы мезофилльных клеток немного длин-

нее таковых в пластинке 6-го листа. Метамерная специфичность листьев прослеживается с видимой закономерностью и по ширине клеток этих типов.

Для всех исследуемых типов клеток характерно определенное изменение изучаемых параметров от нижней к верхней части пластинки листа. В частности, в 5-м листе каждому типу клеток присущи некоторые особенности: 1) для клеток мезофилла с двумя, тремя и пятью ячейками установлено постепенное уменьшение их длины от нижнего к верхнему участку пластинки листа; 2) для клеток мезофилла с четырьмя ячейками и основных длинных эпидермальных клеток отмечено существенное увеличение их длины от нижнего к среднему участку пластинки, а затем уменьшение — от среднего к верхнему участку; 3) клетки мезофилла с семью ячейками, клетки обкладки проводящего пучка, трихомы схожи в том, что их длина увеличивается от основания пластинки к верхушке, и увеличение это не постепенное, а более выраженное: у клеток мезофилла и клеток обкладки от основания к середине листовой пластинки, у трихом — от средней части к верхушке пластинки; 4) иная картина установлена для клеток мезофилла с шестью ячейками: клетки верхнего участка пластинки 5-го листа длиннее клеток нижнего участка, которые, однако, превосходят по своей длине клетки из средней части пластинки 5-го листа. Градация признаков развития клеток (длины и ширины) наблюдается и в том случае, если среднюю часть пластинки условно поделить на отдельные сегменты.

Список литературы

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. Т.72, №4. С.535–541.

Градчанинова О.Д. Изменчивость анатомических признаков листа различных видов и экологических групп пшеницы в онтогенезе // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1975. Т.55, вып.3. С.76–80.

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

Дорофеев В.Ф., Градчанинова О.Д. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1971. Т.44, вып.1. С.57–75.

Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 119 с.

Можайская Л.О. Фотосинтетическая активность и структура ассимилирующих органов у разных сортов мягкой яровой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 24 с.

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 254 с.

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

Metcalf 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.

УДК 633.11:581.48:581.176.3

СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПОПЕРЕЧНЫХ КЛЕТОК ПЕРИКАРПИЯ ЗЕРНОВКИ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ

Е.А. Танайлова, Т.М. Прохорова, С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: stepanovsa@info.sgu.ru

В работах по анатомии перикарпия зерновки мягкой пшеницы отмечено длительное существование в поперечных клетках зеленых пластид, отличающихся от хлоропластов мезофилла листа большими размерами, более темным цветом и способностью к накоплению значительного числа мелких зерен крахмала (Дунаева, 1980, 1982). Существует представление, что фотосинтез хлоропластов в поперечных клетках зерновки (Caley et al., 2005) может происходить на основе рефиксации углекислоты, выделяющейся в процессе интенсивного дыхания эндосперма (Jennings, Morton, 1963). В ранее проведенных исследованиях на примере 5 сортов твердой пшеницы была выявлена динамика развития поперечных клеток перикарпия в разных участках зерновки (Танайлова и др., 2008). Определение сортовых особенностей развития поперечных клеток по завершении их роста явилось целью данной работы.

Материал и методика

Объектом изучения были двадцать восемь сортов твердой яровой пшеницы – саратовской (Гордеиформе 432, Мелянопус 26, Мелянопус 69, Саратовская 40, Саратовская 59, Саратовская золотистая, Валентина, НИК, Людмила, Аннушка, Елизаветинская, Золотая волна, Крассар) и инорайонной селекции (Безенчукская 182, Безенчукская степная, Безенчукский янтарь, Безенчукская 200, Харьковская 23, Алтайская Нива, Алтайский янтарь, Зарница Алтая, Алейская, Омский корунд, Омский янтарь, Ангел, Medora, Om Rabi 5, Belikh 2).

Зерновки по завершении периода молочной – начала восковой спелости предварительно помещали в фиксатор Гамалунда (Прозина, 1960),