СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА, ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.737:[581.823+581.824]+57.013

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПОБЕГА *MIMOSA PUDICA* L.

М. Ю. Касаткин, С. А. Степанов

Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83 E-mail: kasatkinmy@info.sgu.ru

Поступила в редакцию 13.10.2018 г., принята 22.10.2018 г.

Цитофотометрическим методом *in vivo* исследовались спектральные характеристики тканей стебля и листа *Mimosa pudica* L. Оценивалась оптическая плотность склеренхимы, паренхимы и проводящего пучка в видимой области спектра. Изменение оптических свойств изученных тканей обусловлены как изменением пигментных систем, так и перестройкой ультраструктуры клеток. В листовой подушке *Mimosa pudica* L. обнаружены максимальные различия оптических свойств её тканей, поглощающих в синей, жёлто-зелёной и красной частях видимого спектра. Установлена специфичность спектральных характеристик тканей в этой структуре побега. Средняя оптическая плотность склеренхимы листовой подушечки мимозы в 2 раза меныше данного показателя в других частях побега. Делается предположение, что увеличение функциональной активности тканей побега *Mimosa pudica* L. связано с изменением их оптических свойств.

Ключевые слова: *Mimosa pudica* L., склеренхима, спектральные характеристики, анатомическая структура.

DOI: 10.18500/1682-1637-2018-3-52-67

Как было показано ранее, во второй половине XIX в., под влиянием бурно развивающейся электрофизиологии животных, были проведены первые исследования электрических явлений, сопровождающих

© Касаткин М. Ю., Степанов С. А., 2018

возникновение и распространение возбуждения у высших растений (Степанов, 2017). Основными объектами по изучению электрической активности клеток и тканей являлись насекомоядные растения (прежде всего Drosera rotundifolia и Dionaea muscipula), вниманием к которым мы обязаны Ч. Дарвину (1875, 1984), и локомоторное растение Mimosa pudica L., являющееся с момента первых исследований индийского ученого Джагдиш Чандра Боса (1858 – 1937) модельным объектом (Roblin, 1979). В нашей стране его работы стали известны в 60 – 70-е годы XX века, с момента издания на русском языке двухтомника его трудов в серии «Классики науки», что является заслугой патриарха отечественной электрофизиологии растений И.И. Гунара (Степанов, 2017). В серии электрофизиологических исследований Д. Ч. Боса (1964) впервые было установлено наличие специального канала проведения возбуждения, локализованного в проводящих пучках стебля, клетках наружной и внутренней флоэмы, рядом с которыми также отмечаются клетки склеренхимы (рис. 1).

Световой фактор, наряду с температурным, относится к числу основных экзогенных модуляторов электрической активности высших растений. Под влиянием освещения потенциал покоя зеленых клеток обычно переходит на новый, более энергизованный стационарный уровень, что связано с возрастанием метаболической компоненты потенциала покоя (ПП) на величину фотоиндуцированной составляющей метаболической компоненты ПП, возникающего при участии электрогенного Н⁺-насоса плазмалеммы (Опритов и др., 1991).

Определение спектра поглощения видимой части света тканями, т.е. их спектральной характеристики *in vivo*, представляет интерес с целью идентификации механизмов, регулирующих гомеостаз клеток, тканей и органов растения. Количество прошедшего через ткань света зависит от степени рассеяния и поглощения в ней лучей (Vogelmann, 1993). Биологические ткани являются оптически неоднородными поглощающими средами со средним показателем преломления большим, чем у воздуха (Vogelmann, 1993; Тучин, 2013). Вследствие этого на границе раздела биообъект-воздух часть излучения отражается, а остальная часть проникает в биоткань. Объемное рассеяние является причиной распространения значительной доли излучения в обратном направлении (обратное рассеяние).





Рис. 1. *Мітоза ридіса* L. (Бос, 1964): *а.* Продольный разрез стебля, несущего листья. Два восходящих сосудистых пучка F, F', содержащих проводящую ткань, идут в боковые ветви листьев и встречаются на вершине. *b.* Продольный разрез черешка и листовой подушки с проходящими сквозь верхними и нижними сосудистыми пучками. F – проводящий пучок, связанный с таким же в листовой подушке; S – защитный склеренчимный цилиндр, одревеснение которого происходит только в черешке; O – сердцевина исчезает в листовой подушке; Pt – черешок, клетки которого остаются неокрашенными; P – клетки ложа интенсивно прокрашиваются; контур сократительных клеток наиболее четко.

Fig. 1. *Mimosa pudica* L. (Bose, 1964): *a.* Longitudinal section of stem bearing leaves. The two ascending vascular bundles *F*, *F'* containing conducting tissue give off lateral branches to leaves, and meet at apex. *b.* Longitudinal section of petiole and pulvinus passing through upper and lower vascular bundles. *F* – the vascular bundle which meets its fellow in the pulvinus; *S* – protective sclerenchyma cylinder, lignification of which occurs only in petiole; *O* – pith disappearing at pulvinus; *Pt* – petiole the cells of which remain unstained; *P* – cells of pulvinus deeply stained; outline of contractile cells most sharply defined.

Рассеянное излучение зависит от формирующих биоткань факторов, таких как размеры и форма структурных элементов, их ориентация, оптические постоянные и другие параметры. Хорошо известно, что основным источником рассеяния света в клетках тканей является различие в значениях показателей преломления различных её компонент, т.е. между митохондриями, ядром, другими компонентами и цитоплазмой клеток или клеточной стенкой и развитых межклетников (Брандт, Тагеева, 1967; Тучин, 2013). Ослабление пучка света в биоткани происходит по экспоненциальному закону и интенсивность прошедшего света может быть оценена на основе закона Бугера-Беера (Тучин, 2013).

Наличие в клетках окрашенных соединений изменяют характер кривой поглощения, что обнаруживается по появлению в ней достаточно узких пиков. Тогда, при прохождении света через ткань, меняются его количественные и качественные характеристики (Vogelmann, 1993). Целью настоящего исследования являлось определение спектральных характеристик тканей побега мимозы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на кафедре микробиологии и физиорастений Саратовского государственного университета логии им. Н. Г. Чернышевского. Изучение спектральных характеристик в области от 380 до 750 нм проводили согласно методике для цитофотометрических исследований (Агроскин, Папаян, 1977; Merzlyak et al., 2005). Источником света служила галогеновая лампа накаливания мощностью 75 Вт. Пучок света большой степени монохроматичности (± 2 нм) подавался на микроскоп МББ-1А. Для получения света с узкой длиной волны использовался монохроматор спектрофотометра SPEKOL 11. Интенсивность прошедшего через ткани света определяли с помощью фотоэлектронного умножителя ФЭУ-68 со спектральной чувствительностью, лежащей в области 300 – 820 нм.

Временные препараты растительного материала готовили на ручном микротоме. Толщина среза подбиралась таким образом, чтобы оптическая плотность тканей укладывалась в пределы от 0.2 до 0.8, тем самым уменьшая погрешность измерения (Агроскин, Папаян, 1977). Для сравнения неодинаковых по толщине срезов все значения оптической плотности пересчитывались на 1000 мкм. Постоянные

препараты для анатомических исследований делали по методике, описанной ранее (Степанов, 2005). Микрофотографирование осуществляли на микроскопе БИОМЕД-6 с помощью цифровой камеры Touptek Photonics UCMOS05100KPA (5.1 MPx), подключённой через специальный адаптер FMA050 к микроскопу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основное внимание обращалось на оптические свойства тканей ксилемы, флоэмы, склеренхимы и паренхимы стебля, листовой подушечки и черешка листа *M. pudica*.

Таблица. Оптическая плотность тканей толщиной 1 мм различных структур побега *M. pudica*.

Table. The optical d	ensity of the tise	sue with thickness	s of 1 mm, the	various struc-
tures of the shoot M.	pudica.			

Ткани Tissues	Участки спектра					
	Spectrum					
	Синий	Жёлто-Зелёный	Красный	Crearrise		
	Blue	Yellow-Green	Red	Среднее		
	(400-490 нм)	(500-590 нм)	(600-690)	The average		
Черешок / Petiole						
Склеренхима						
Sclerenchyma	7.623353342	6.013374583	5.737417194	6.458048373		
Ксилема						
Xylem	7.261916797	5.917979426	5.770144569	6.316680264		
Листовая подушечка / The leaf pad						
Склеренхима						
Sclerenchyma	3.749940433	3.029258419	2.810022249	3.196407033		
Ксилема						
Xylem	7.059182402	5.012520846	5.004424684	5.692042644		
Флоэма						
Phloem	9.966051395	6.442658153	6.649149153	7.6859529		
Коровая паренхима						
Core parenchyma	4.648017934	3.867148691	3.949851924	4.155006183		
Стебель / Stem						
Склеренхима						
Sclerenchyma	6.698891584	5.6409678	5.704601798	6.014820394		
Ксилема						
Xylem	7.97096065	6.684503964	6.540172384	7.065212333		
Сердцевина						
Core	6.233804585	5.419615218	5.369864213	5.674428006		

Изучение оптической плотности в различных участках спектра выявило тканевые отличия у вышеперечисленных структур. Отмечено уменьшение примерно в 2 раза (с 6.1 до 3.2) оптической плотности склеренхимы в главной листовой подушке по сравнению с данным показателем в черешке и стебле, что возможно связано с анатомической организацией этих структур побега и цитологическими особенностями склеренхимы, прежде всего клеточной стенки (см. таблицу).

Полученные данные свидетельствуют об отличительных особенностях спектральной характеристики клеток склеренхимы в главной листовой подушке (рис. 2). Оптическая плотность ксилемы изменялась не в таких широких пределах у разных структур побега и колебалась в среднем в пределах от 5.7 до 7.0 (см. таблицу).





Fig. 2. Spectral characteristic of sclerenchyma from different structures of the shoot *M. pudica*.

Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2018. Том 16, вып. 3

Как известно, оптическая плотность – мера ослабления света при его прохождении через какую-либо среду. Вычисляется как десятичный логарифм отношения потока излучения падающего на объект, к потоку излучения прошедшего через него. Таким образом, оптическая плотность есть безразмерная величина (Агроскин, Папаян, 1977). Если поглощение света происходит примерно одинаково во всём видимом диапазоне, то ткань, как правило, является неокрашенной и проявляет свойства нейтрального светофильтра типа HC8. В этом случае, оптическая плотность изменяется исключительно за счёт светорассеивания падающего пучка образцом и характеризует оптическую однородность ткани (Тучин, 2013).



Рис. 3. Спектральные характеристики тканей стебля *M. pudica*. **Fig. 3.** The spectral characteristics of the tissues stem of *M. pudica*.

Действительно, специфика изменения оптической плотности по частям спектра показывает, что наиболее оптически плотным является его синий участок. Наименьшие различия в оптической плотности наблюдаются в жёлто-зелёном и красном частях. При этом склеренхима листовой подушки обладает самыми минимальными различиями по частям спектра и является, таким образом, неокрашенной оптически одно-

родной тканью. Учитывая как биоэлектрическую, так и осмотическую функциональную активность листовой подушки мимозы, данное наблюдение, по нашему мнению, можно объяснить особенным вкладом склеренхимы в ответную реакцию мимозы на внешнее раздражение. Таким образом, увеличение функциональной активности тканей разных структур побега мимозы связано с изменением их оптических свойств.

Спектральные характеристики тканей стебля обнаруживают сходные как количественные, так и качественные (см. рис. 3). Показатель оптической плотности для участков спектра свыше 430 нм находится в районе 5.5 – 6.2. Ещё более близкие значения этого показателя обнаруживаются у тканей черешка листа мимозы (рис. 4).



Рис. 4. Спектральные характеристики тканей черешка *M. pudica*. **Fig. 4.** The spectral characteristics of the tissue petiole of *M. pudica*.

Отмеченные слабо выраженные области поглощения, свойственные пигментам фотосинтетического аппарата, могут свидетельствовать о большом вкладе радиального распространение света в общий световой поток, проходящий через орган. В этом случае, при прохождении светового луча через образец ткани, возможно частичное преломление и отражение света в соседних хлорофиллоносных тканях.

Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2018. Том 16, вып. 3

В листовой подушке, напротив, распространение света в склеренхиме ориентировано преимущественно вдоль оси органа, без прохождения через прилегающие ткани, имеющие хлорофилл. Остальные ткани листовой подушки обнаруживают достаточно сильные различия в своих оптических свойствах – намного большие, по сравнению с другими исследуемыми структурами побега (рис. 5). Это может свидетельствовать о цитологических различиях в листовой подушке с возможной большей функциональной активностью тканей.





Fig. 5. The spectral characteristics of the tissue petiole of the leaf pad M. pudica.

С учётом вышесказанного, можно считать, что склеренхима листовой подушки оптически более однородна – показатели преломления цитоплазмы и клеточной стенки обладают близкими значениями. Уменьшение рассеивания света достигается также отсутствием межклетников в тканях.

Как показали анатомические исследования, расположение клеток склеренхимы, представленных только волокнами, различно в разных структурах побега *M. pudica*: черешке листа, листовой подушке

и стебле. В верхней части черешка нами отмечено 6 проводящих пучков, 4 из которых представлены в центральной его части. В состав проводящих пучков входят, кроме флоэмы и ксилемы, также волокна склеренхимы (рис. 6). В нижней части черешка, ближе к листовой подушке, склеренхима проводящих пучков, расположенных в центральной части черешка, образует сплошное кольцо (рис.7).



Рис. 6. Поперечный срез черешка листа в верхней его части: 1 – паренхима; 2 – склеренхима; 3 ксилема; 4 – сердцевина; 5 – трихомы (увеличение × 200). **Fig. 6.** Cross-section of leaf petiole in its upper part: 1 – parenchyma; 2 – sclerenchyma; 3 – xylem; 4 – core; 5 – trichomes (scale × 200).

Характерной особенностью волокон склеренхимы является хорошо выраженный протопласт, особенно в зоне, прилегающей к флоэме проводящего пучка, и менее развитая клеточная стенка по сравнению с волокнами склеренхимы в листовой подушке и стебле (рис. 8). В листовой подушке клетки склеренхимы располагаются в центральной части вместо зоны сердцевины, наблюдаемой в черешке (см. рис. 6, 7).



Рис. 7. Поперечный срез черешка листа в нижней его части: 1 – паренхима; 2 – ксилема; 3 – сердцевина; 4 – склеренхима (увеличение × 200). Fig. 7. Cross-section of leaf petiole in its lower part: 1 – parenchyma; 2 – xylem; 3 – core; 4 – sclerenchyma (scale × 200).



Рис. 8. Поперечный срез черешка листа в верхней его части: *1* – паренхима; *2* – флоэма; *3* – протопласт волокна склеренхимы; *4* – клеточная стенка волокна склеренхимы (увеличение × 600).

Fig. 8. Cross-section of leaf petiole in its upper part: 1 - parenchyma; 2 - phloem; 3 - cy-toplasm of sclerenchyma fiber; 4 - cell wall of sclerenchyma fiber (scale × 600).



Рис. 9. Волокна склеренхимы листовой подушки *М. риdica. a*: 1 – цитоплазма, 2 - ядро, 3 - зона плазмодесм (увеличение × 1000);*b*: <math>1 - апикальные части волокон склеренхимы; <math>2 - зона плазмодесм; 3 - цитоплазма (увеличение × 1000).

Fig. 9. Sclerenchyma's fibers of the leaf pad *M. pudica.* a: 1 - cytoplasm; 2 - nucleus; 3 - plasmodesma zone (scale × 1000); b: 1 - apical part of the sclerenchyma's fibers; 2 - plasmodesma zone; 3 - cytoplasm (scale × 1000).

Некоторые авторы определяют волокна склеренхимы как «шлангообразные» клетки Габерляндта (Roblin, 1979) или же как волокна либриформа ксилемы (Chen et al., 2013). Как было отмечено ранее (Степанов, 2005), по своей анатомической организации «шлангообразные» клетки Габерляндта (Roblin, 1979) подобны волокнам склеренхимы, имеют вытянутое ядро, светло – и темноокрашенные участки цитоплазмы, систему пор и плазмодесм, связывающих их друг с другом. Как правило, поры располагаются достаточно часто вдоль оси

волокна – на расстоянии от 5 до 18 мкм. Отмечено, что толщина стенки волокон и выраженность содержимого клеток неравнозначна в разных участках проводящего пучка. В отличие от волокон в стебле эти клетки в листовой подушке *M. pudica*. хорошо прокрашиваются гематоксилином Гейденгайна (рис. 9 a, b).

В стебле *М. риdica* волокна склеренхимы образуют сплошное кольцо по его периметру, более широкое в местах более активной работы камбия в сторону флоэмной части коры. Хорошо выраженные клеточные стенки (до 30 - 40% от диаметра волокна) отмечены у волокон, расположенных на удалении от камбиальной зоны.

выводы

1. Спектральные характеристики тканей стебля и черешка листа обнаруживают сходные количественные и качественные характеристики.

2. Наибольшее отличие оптической плотности наблюдается в тканях склеренхимы листовой подушки – двухкратное уменьшение по сравнению со склеренхимой черешка листа.

3. Волокна склеренхимы, примыкающие к проводящим тканями черешка, листовой подушки и стебля, распределяются различно в каждой из этих структур побега. В листовой подушке они расположены в центре, тогда как в черешке и стебле – по периферии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроскин Л. С., Папаян Г. В. Цитофотометрия. Аппаратура и методы анализа клеток по светопоглощению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 295 с.

Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М.: Наука, 1967. 302 с.

Бос Д. Ч. Избранные произведения по раздражимости растений. В 2-х томах. М.: Наука, 1964.

Дарвин Ч. Сочинения. Том 7. Различные формы цветов. Насекомоядные растения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 650 с.

Опритов В. А., Пятыгин С. С., Ретивин В. Г. Биоэлектронез у высших растений. М.: Наука, 1991. 214 с.

Тучин В. В. Оптика биологических тканей. Методы рассеяния света в медицинской диагностике. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2013. 812 с.

Степанов С. А. Анатомия стебля и главной листовой подушки Mimosa pudica L. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2005. Вып. 5. С. 233 – 237.

Степанов С. А. Нервная система растений: гипотезы и факты // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2017. Т. 15, № 4. С. 31 – 56.

Merzlyak M. N., Solovchenko A. E., Smagin A. I., Gitelson A. A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and technique for non-destructive assessment // Journal of Plant Physiology. 2005. Vol. 162, No 2. P. 151 - 160.

Chen M. L., Mao W. B., Cui M. C. Adaptive anatomical structure for nastic movement in *Mimosa pudica* L. // Bangladesh Journal of Botany. 2013. Vol. 42, N_0 1. P. 131 – 137.

Roblin G. Mimosa pudica: a model for the study of the excitability in plants // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 1979. Vol. 54, N 2. P. 135 – 153.

Vogelmann T. C. Plant tissue optics // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1993. Vol. 44. P. 231 – 251.

Образец для цитирования:

Касаткин М. Ю., Степанов С. А. Спектральные характеристики тканей побега *Mimosa pudica* L. // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2018. Т. 16, вып. 3. С. 52 – 67. DOI: 10.18500/1682-1637-2018-3-52-67.

UDC 582.737:[581.823+581.824]+57.013

SPECTRAL CHARACTERISTICS OF MIMOSA PUDICA L. SHOOT TISSUES

M. Yu. Kasatkin, S. A. Stepanov

N.G. Chernyshevsky Saratov State University 83 Astrahanskaya Str., Saratov 410012, Russia E-mail: kasatkinmy@info.sgu.ru

Received 13 October 2018, Accepted 22 October 2018

In vivo by cytophotometric method was studied the spectral characteristics of the stem and *Mimosa pudica* L. leaf tissues. The optical density of the sclerenchyma, the parenchyma and the vascular bundle in the visible region of the spectrum was estimated. Changes in the optical properties of the studied tissues are due to both changes in the pigment systems and restructuring of the cell ultrastructure. The maximum difference in the optical properties of its tissues absorbing in the blue, yellow-green and red parts of the visible spectrum was found in a sheet pillow of *Mimosa pudica* L. The tissue specificity of the spectral characteristics in this structure is established. The average optical density of the sclerenchyma of the leaf pad of *Mimosa pudica* L. is up to 2 times less than this indicator in other parts of the shoot. It is assumed that the increase in the functional activity of the tissues of shoots *Mimosa pudica* L., sclerenchyma, spectral characteristics, anatomical structure.

DOI: 10.18500/1682-1637-2018-3-52-67

REFERENCES

Agroskin L. S., Papayan G. V. Cytophotometry. Equipment and methods of analysis of light absorption cells. Leningrad: Nauka Publ., 1977. 295 p. (in Russian).

Bose J. C. Selected works on irritability of plants. Vol. 1 - 2. Moskow: Nauka Publ., 1964. (in Russian).

Brandt A. B., Tageeva S. V. *Optical parameters of plant organisms*. Moskow: Nauka Publ., 1967. 302 p. (in Russian).

Chen M. L., Mao W. B., Cui M. C. Adaptive anatomical structure for nastic movement in *Mimosa pudica* L. *Bangladesh Journal of Botany*, 2013, vol. 42, iss. 1, pp. 131 – 137.

Darwin Ch. Compositions. Volume 7. Different shapes of colors. Insectivorous plants. Moskow – Leningrad: Publishing house of USSR Academy of Sciences, 1948. 650 p. (in Russian).

Merzlyak M. N., Solovchenko A. E., Smagin A. I., Gitelson A. A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and technique for non-destructive assessment. *Journal of Plant Physiology*, 2005, vol. 162, iss. 2, pp. 151–160.

Opritov V. A., Pyatygin S. S., Retuin V. G. *Bioelectrogenesis in higher plants*. Moskow: Nauka Publ., 1991. 214 p. (in Russian).

Roblin G. Mimosa pudica: a model for the study of the excitability in plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1979, vol. 54, iss. 2, pp. 135 – 153.

Stepanov S. A. Anatomy of the stem and the main pulvinus of the *Mimosa* pudica L. Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University, 2005, vol. 5, pp. 233 – 237. (in Russian).

Stepanov S. A. Nervous system of plants: hypotheses and facts. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2017, vol. 15, iss. 4, pp. 31 - 56. (in Russian).

Tuchin V. V. Optics of biological tissues. Methods of light scattering in medical diagnostics. Moskow: FIZMATLIT, 2013. 812 p. (in Russian).

Vogelmann T. C. Plant tissue optics. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1993, vol. 44, pp. 231 – 251.

Cite this article as:

Kasatkin M. Yu., Stepanov S. A. Spectral characteristics of *Mimosa pudica* L. shoot tissues. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 16, iss. 3, pp. 52 – 67 (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2018-3-52-67.