

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ У *NAGEIA NAGI* (PODOCARPACEAE)

Г.К. Зверева^{1,2}

¹Новосибирский государственный педагогический университет,
630126, Новосибирск, ул. Вилуйская, 28

²Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,
630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, e-mail: labsp@ngs.ru

Рассмотрена пространственная структура мезофилла листовых пластинок вечнозеленого древесного растения *Nageia nagi* (Thunb.) Kuntze (Podocarpaceae). Листья *N. nagi* плотные, широкие, с многочисленными параллельными продольными жилками. Клеточная организация хлоренхимы изучалась на поперечных и продольных срезах листовых пластинок. Ассимиляционная паренхима многослойна, дифференцирована и состоит из клеток простой формы. Она представлена палисадной и губчатой тканями, между которыми расположены крупные удлиненные поперек листа срединные клетки или клетки промежуточного типа, взаимодействующие между собой небольшими торцевыми поверхностями. Палисадные клетки цилиндрической или конусовидной формы, клетки губчатой паренхимы различаются главным образом по размерам вдоль листа, среди них выделяются узкие, утолщенные и конусообразные. Гидравлическая компартиментализация в листьях *N. nagi* может быть обусловлена наличием трех типов клеток мезофилла. Значительный объем хлоренхимы в листьях занимают срединные клетки, преимущественно через которые осуществляется транспорт воды от проводящих пучков до губчатого слоя и устьиц, расположенных на нижней поверхности. Часть этих клеток может выполнять водозапасающую функцию. Пространственная организация мезофилла многожилковых листовых пластинок *N. nagi* во многом напоминает таковую в одножилковых листьях хвойных с простыми формами клеток.

Ключевые слова: Podocarpaceae, *Nageia nagi*, пространственная организация мезофилла, клетки простой формы.

THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF LEAVES MESOPHYLL AT *NAGEIA NAGI* (PODOCARPACEAE)

G.K. Zvereva^{1,2}

¹Novosibirsk State Pedagogical University,
630126, Novosibirsk, Vilyuyskaya str., 28

²Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies RAS,
630501, Krasnoobsk, Novosibirsk region, e-mail: labsp@ngs.ru

The spatial structure of the leaf blade mesophyll of evergreen woody plant *Nageia nagi* (Thunb.) Kuntze (Podocarpaceae) is considered. *N. nagi* leaves are dense, wide, with numerous parallel longitudinal veins. The cell organization of chlorenchyma was studied on transverse and longitudinal sections of leaf blades. The assimilation parenchyma is multi-layered, differentiated and consists of cells of a simple form. It is represented by palisade and spongy tissues, between which there are large elongated median cells across the leaf, or cells of an intermediate type, interacting with each other by small end surfaces. The palisade cells are cylindrical or cone-shaped forms, the cells of the spongy parenchyma differ mainly in size along the leaf, among them are narrow, thickened and close to globular. Hydraulic compartmentalization in the leaves of the *N. nagi* can be caused by the presence of three types of mesophyll cells. The considerable volume of chlorenchyma in the leaves is occupied with median cells, mainly through which water is transported from conducting bundles to the spongy layer and stomata located on the lower surface. The part of these cells can perform water reserving function. The spatial organisation of mesophyll of multinervate leaves *N. nagi* largely resembles of that in uninerved leaves of conifers with simple-shaped cells.

Key words: Podocarpaceae, *Nageia nagi*, structural organization of mesophyll, simple-shaped cells.

ВВЕДЕНИЕ

Nageia nagi (Thunb.) Kuntze относится к классу Хвойные (*Pinopsida*) семейству подокарповые, или ногоплодниковые (*Podocarpaceae* Endl.). Это веч-

нозеленое двудомное древесное растение или кустарник с широко распростертыми изогнутыми ветвями с крупными овально-эллиптическими су-

противно расположенными, перекрестно-парными листьями с многочисленными параллельными продольными жилками и сильно скрученными у основания черешками (Муравьева, Борхвардт, 1978; Баландин, 2013; Fu, 1992; Fu et al., 1999). В естественном виде *N. nagi* произрастает в горных районах Южной Японии и на юге Китая.

В листьях *N. nagi* под каждым проводящим пучком расположен смоляной ход, трансфузионная ткань *Taxis*-типа, при котором трансфузионные трахеиды имеют спиральные утолщения клеточной стенки и располагаются по бокам от ксилемы и флоэмы (Ну, Yao, 1981). Добавочной трансфузионной ткани, состоящей из толстостенных удлиненных клеток, выступающих за пределы обкладки пучка в

мезофилл, характерной в семействе *Podocarpaceae* для видов *Podocarpus* и *Dacrydium*, у представителей *Nageia* не обнаружено (Эзау, 1980; Griffith, 1957; Kasusik, 1975; и др.). В то же время отличительной особенностью строения листьев *Nageia* является наличие склереид в ассимиляционной ткани. В мезофилле *N. nagi* не выделяют заметной дифференциации между ассимиляционными клетками, при этом отмечается, что палисадная ткань может присутствовать на обеих сторонах листа (Tong-xing, 2008).

Нашей задачей было более подробное рассмотрение клеточной организации мезофилла пластинчатых листьев *Nageia nagi* как представителя класса *Pinopsida* с широкими многожилковыми листовыми пластинками.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пространственную организацию мезофилла листьев *N. nagi* изучали на образцах, отобранных в сентябре в средней части растений в оранжерее Ботанического сада Самарского государственного университета. Исследование ассимиляционной ткани проводили в середине листовых пластинок на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда листьев (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973). Продольные сечения осуществляли параллельно верхней или нижней поверхностям листа (парадермальный срез), а также в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной эпидерме (продольный боковой срез).

При описании клеточных конфигураций использовали классификацию формы клеток мезофилла, предложенную нами ранее для листьев элаков (Зверева, 2009). По особенностям проекций выделяли клетки простой (без выраженных выростов или складок) и сложной (отличающиеся разветвленностью оболочек) формы. Клетки простой формы имеют прямые или слегка волнистые стенки, для них характерны изодиаметрические, круглые или овальные проекции. Клетки неправильной формы со слабоволнистыми стенками, часто слагающие губчатую паренхиму, можно охарактеризовать как губчатые.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Листовые пластинки *N. nagi* плотные, блестящие с адаксиальной стороны и достаточно толстые – 300–350 мкм. Эпидерма на обеих листовых поверхностях близка по толщине и утолщению наружных стенок (табл. 1). К ней примыкает один слой гиподермы, прерывающийся в области крупных устьиц, расположенных только на абаксиальной стороне, их длина на продольных сечениях составляет 44–50 мкм. Под каждым проводящим пучком имеется по одному смоляному каналу.

Внутреннее пространство листа занято мезофиллом, в центральной части которого встречаются склереиды диаметром 30–34 мкм на попе-

речных сечениях, на продольных срезах они небольшими полосками пронизывают ассимиляционную ткань. Мезофилл многослойный и состоит из 7–8 слоев клеток (см. рисунок). Несмотря на примерно одинаковое развитие эпидермы на обеих сторонах листа, в хлоренхиме выделяется один ряд хорошо выраженных палисадных клеток у адаксиальной поверхности и один, редко два слоя губчатых клеток – у абаксиальной. Иногда под столбчатой тканью имеется один прерывистый слой небольших губчатых клеток.

Палисадные клетки плотно сомкнуты, имеют цилиндрическую или конусовидную форму с ок-

Таблица 1

Количественно-анатомические показатели эпидермы и гиподермы на поперечных срезах листьев *Nageia nagi*

Вид	Толщина, мкм					
	эпидермы		наружной стенки эпидермы		гиподермы под эпидермой	
	адакс. (I)	абакс. (II)	I	II	I	II
<i>Nageia nagi</i>	14.9 ± 0.30	14.7 ± 0.35	5.3 ± 0.23	4.7 ± 0.15	17.5 ± 0.34	18.5 ± 0.20

Примечание. адакс. – адаксиальной, абакс. – абаксиальной.

Размеры клеток мезофилла в листьях
Nageia nagi

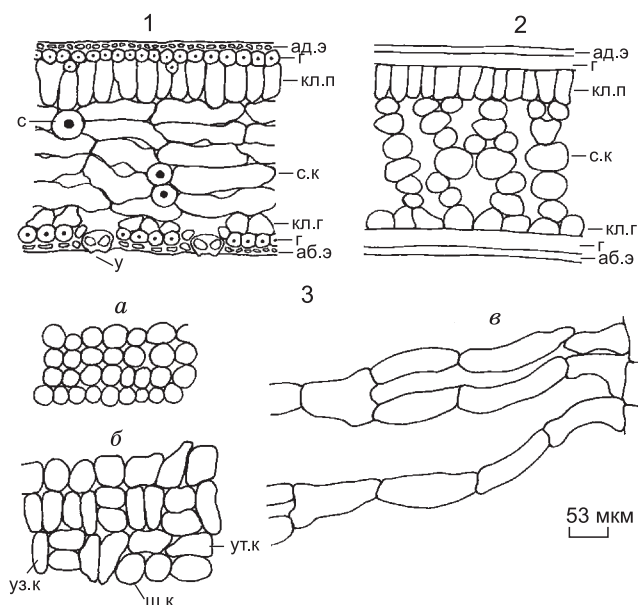
Клетка	Размеры, мкм		
	высота	ширина	толщина
<i>Первый ряд у адаксиальной эпидермы</i>			
Палисадная	44.3 ± 1.14	22.5 ± 0.73	21.5 ± 0.55
<i>Первый ряд у абаксиальной эпидермы</i>			
Узкая губчатая	28.0 ± 0.87	40.8 ± 1.10	26.7 ± 0.80
Утолщенная губчатая	26.3 ± 0.74	32.4 ± 1.09	42.0 ± 0.80
Шарообразная губчатая	28.1 ± 0.55	33.3 ± 1.38	33.1 ± 1.65
<i>Третий-седьмой ряды от адаксиальной эпидермы</i>			
Срединная	34.9 ± 1.57	119.7 ± 6.20	40.7 ± 2.12

Примечание. Измерялись на срезах: высота – на поперечных и продольных боковых; ширина – на поперечных и парадермальных; толщина – на парадермальных и продольных боковых.

Подобные удлиненные клетки также широко присутствуют в одножилковых и несколько уплощенных листьях у представителей семейства *Pinaceae* Lindl. Так, полоса из таких клеток в 4–6 рядов отчетливо выражена у видов рода *Keteleeria* Carr., у *Pseudotsuga* Carr. они сложены в 4–5 слоев, у *Abies* Mill. – в 2–3 слоя, а у *Larix* Mill. и *Pseudolarix* Gord. для них характерна небольшая складчатость (Зеркаль, 2000; Еремин, Зеркаль, 2002; Зеркаль и др., 2009). В связи с этим авторами выделено три типа мезофилла в листьях сосновых: столбчатый, губчатый и расположенный между ними промежуточный, последний описывают также как клетки средней части хвоинки.

Клетки простой вытянутой формы по обе стороны от проводящего пучка в направлении углов листьев нами также отмечены у видов родов *Abies* (*Pinaceae*), *Taxus* L. (*Taxaceae* Gray) и *Juniperus* L. (*Cupressaceae* Gray) (Зверева, 2015, 2016, 2018). В хвое *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и *Larix sibirica* Ledeb. (*Pinaceae*) они отличаются усложненными конфигурациями, сочетающими как простые, так и сложные лопастные очертания на поперечных сечениях с ячеистыми и полужаеистыми формами в радиальном направлении (Зверева, Урман, 2010; Зверева, 2015). По объемным контурам и расположению в листовом пространстве клетки этого типа близки к срединным клеткам, выделенным нами для листьев злаков (Зверева, 2009).

Клетки мезофилла могут участвовать в апопластическом транспорте воды, при этом на примере двудольных древесных растений показано, что с увеличением толщины палисадной паренхимы возрастает плотность жилкования и снижается гидравлическое сопротивление листа (Wylie, 1946;



Строение мезофилла листовых пластинок *Nageia nagi*.

Срез: 1 – поперечный; 2 – продольный боковой; 3 – парадермальный (а – у адаксиальной, б – у абаксиальной эпидермы; в – срединные клетки в средней части).

ад.э – адаксиальная эпидерма; аб.э – абаксиальная эпидерма; г – гиподерма; кл.п – клетки палисадной паренхимы; с.к – срединные клетки; кл.г – клетки губчатой паренхимы; с – склереида; у – устьице; губчатые клетки: уз.к – узкие, ут.к – утолщенные, ш.к – шарообразные.

руглыми, овальными или чуть угловатыми основаниями, их высота превышает ширину в 2.0–2.2 раза (табл. 2). Клетки губчатой паренхимы более низкие и широкие, чаще с овальными контурами, иногда с небольшой волнистостью стенок. По очертаниям они близки на поперечных и продольных боковых сечениях листьев. Своими основными формами губчатые клетки раскрываются на парадермальных срезах, на которых они расположены слабо выраженными рядами и состоят из укороченных, вытянутых и округлых проекций. Учитывая, что все клетки губчатой ткани достаточно широкие в поперечном направлении, среди них по особенностям пространственных конфигураций, и в первую очередь по толщине, можно выделить три группы: узкие, утолщенные и близкие к шарообразным.

Между палисадными и губчатыми клетками в 5–6 слоев более рыхло расположены сильно вытянутые, горизонтально ориентированные клетки, которые протягиваются от одного проводящего пучка к другому, их ширина превышает таковую у губчатых клеток в 2.9–3.7 раза. По форме они близки к продолговатым цилиндрам и эллипсоидам, изредка с чуть извилистыми боковыми стенками. Соприкасаясь друг с другом торцевыми концами, они в виде отдельных нитей пролегают поперек листовой пластинки, иногда объединяясь через более толстые и короткие клетки.

Sack, Frole, 2006). В то же время отмечается, что передвижение воды может осуществляться и по клеткам губчатой ткани, так как они часто имеют округлые формы и в наибольшей степени соприкасаются друг с другом (Wylie, 1954; Sack, Tyree, 2005; Brodribb et al., 2007). У голосеменных растений по сравнению с покрытосеменными более выраженная гидравлическая компартиментализация в листьях, что снижает водную проводимость (leaf hydraulic conductance, K_{leaf}) и затрудняет движение воды от проводящего пучка до устьиц (Brodribb et

al., 2005; Sack, Holbrook, 2006; Zwieniecki et al., 2007). У *N. nagi* это может быть связано с тем, что основную часть мезофилла составляют ориентированные длинной осью поперек листа срединные клетки, преимущественно через которые осуществляется транспорт воды до губчатого слоя и устьиц, расположенных на нижней поверхности. При этом часть этих клеток может выполнять и водозапасную функцию, о чем свидетельствует, в частности, малое число в них хлоропластов или полное их отсутствие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Листья *N. nagi* гипостоматные, с устьицами на абаксиальной эпидерме и многослойным мезофиллом, состоящим из клеток простой формы. Ассимиляционная паренхима дифференцирована и представлена палисадной и губчатой тканями, между которыми в 5–6 слоев располагаются горизонтально ориентированные, крупные удлиненные клетки промежуточного типа, которые мы относим к срединным клеткам. В губчатой ткани наблюдается чередование клеток, различающихся по

толщине. Гидравлическая компартиментализация в листьях *N. nagi* может быть обусловлена наличием трех типов клеток мезофилла, при этом значительный объем занимают срединные клетки, взаимодействующие между собой небольшими торцевыми поверхностями. В целом по своему строению мезофилл многожилковых листовых пластинок *N. nagi* во многом напоминает таковой у одножилковых листьев хвойных с простыми формами клеток.

ЛИТЕРАТУРА

- Баландин С.А.** Нагея // Большая Российская энциклопедия. Т. 21. Монголы – Наноматериалы. М., 2013. С. 667.
- Гродзинский А.М.** Краткий справочник по физиологии растений / А.М. Гродзинский, Д.М. Гродзинский. Киев, 1973. 591 с.
- Еремин В.М.** Сравнительная анатомия листа сосновых / В.М. Еремин, С.В. Зеркаль. Брест, 2002. 182 с.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестоукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К.** Отличительные особенности структуры хлоренхимы хвои у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и видов рода *Abies* Mill. (*Pinaceae*) // Раст. мир Азиатской России. 2015. № 3 (19). С. 16–21.
- Зверева Г.К.** Строение ассимиляционной паренхимы хвои у видов рода *Taxus* L. (*Taxaceae*) // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 2016. Вып. 24. С. 46–51.
- Зверева Г.К.** Пространственная структура мезофилла хвои у некоторых видов рода *Juniperus* L. (*Cupressaceae*) // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 2018. Вып. 26. С. 16–25.
- Зверева Г.К., Урман С.А.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестн. Том. гос. ун-та. 2010. № 333. С. 164–168.
- Зеркаль С.В.** Сравнительная анатомия листа сосновых (*Pinaceae* Lindl.): автореф. дис. ... канд. биол. наук / С.В. Зеркаль. Минск, 2000. 22 с.
- Зеркаль С.В., Волосюк С.Н., Колбас А.П.** Сравнительный анализ анатомического строения листа тисса ягодного (*Taxus baccata* Lindl.) и псевдотсуги тиссолистной (*Pseudotsuga taxifolia* Lindl.) при различной степени освещенности // Вучоныя запіскі Брэсцкага дзяржаўнага ун-та. 2009. Вып. 5, ч. 2. С. 57–69.
- Муравьева О.А., Борхвардт В.С.** Семейство подокарповые, или ногоплодниковые (*Podocarpaceae*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 398–409.
- Эзю К.** Анатомия семенных растений / К. Эзю. М., 1980. Кн. 2. 558 с.
- Brodribb T.J., Feild T.S., Jordan G.J.** Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics // Plant Physiol. 2007. V. 144. P. 1890–1898.
- Brodribb T.J., Holbrook N.M., Zwieniecki M.A., Palma B.** Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima // New Phytol. 2005. V. 165, No. 1. P. 839–846.
- Fu De-Zhi.** Nageiaceae – a new gymnosperm family // Acta Phytotax. Sin. 1992. V. 30, No. 6. P. 515–528.
- Fu L., Li Y., Mill R.R.** *Nageia nagi* (Thunberg) Kuntze // Flora of China. Beijing; St. Louis, 1999. V. 4. P. 80.
- Griffith M.M.** Foliar ontogeny in *Podocarpus macrophyllus*, with special reference to transfusion tissue // Amer. J. Bot. 1957. V. 44, No. 8. P. 705–715.
- Hu Y.-S., Yao B.-J.** Transfusion tissue in gymnosperm leaves // Bot. J. Linn. Soc. 1981. V. 83, Issue 3. P. 263–272.
- Kausik S.B.** The leaf structure in *Podocarpus brevifolius* (Stapf.) Foxw. // Proc. Indian Acad. Sci. 1975. V. 81 B, No. 5. P. 197–206.

- Sack L., Frole K.** Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees // Ecology. 2006. V. 87, No. 2. P. 483–491.
- Sack L., Holbrook N.M.** Leaf hydraulics // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. V. 57. P. 361–381.
- Sack L., Tyree M.T.** Leaf hydraulics and its implications in plant structure and function // Vascular transport in plants / N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki (Eds.). Amsterdam, 2005. P. 93–114.
- Tong-xing S.** Conducting tissue of leaves in Nageia and Podocarpus // Agr. Sci. Technol. 2008. Iss. 4. P. 92–95.
- Wylie R.B.** Relations between tissue organization and vascularization in leaves of certain tropical and subtropical dicotyledons // Amer. J. Bot. 1946. V. 33. P. 721–726.
- Wylie R.B.** Leaf Organization of Some Woody Dicotyledons from New Zealand // Amer. J. Bot. 1954. V. 41, No. 3. P. 186–191.
- Zwieniecki M.A., Brodribb T.J., Holbrook N.M.** Hydraulic design of leaves: insights from rehydration kinetics // Plant Cell Environ. 2007. V. 30. P. 910–921.

*Поступила в редакцию 09.01.2019 г.,
после доработки – 05.03.2019 г.,
принята к публикации 14.05.2019 г.*