

СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ХВОИ У ВИДОВ РОДА *LARIX* (PINACEAE)© 2023 г. Г. К. Зверева^{1,2,*}¹ Новосибирский государственный педагогический университет
ул. Вилуйская, 28, Новосибирск, 630126, Россия² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН
Краснообск, Новосибирская область, 630501, Россия

*e-mail: labsp@ngs.ru

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Рассмотрены строение мезофилла хвои и форма ассимиляционных клеток у видов рода *Larix* на примере *L. gmelini* var. *gmelini*, *L. decidua*, *L. kaempferi* и *L. sibirica*. Образцы хвои фиксировались в смеси Гаммалунда. Изучение мезофилла проводилось на поперечных, парадермальных и радиальных срезах средней части хвои с помощью светового микроскопа. Для уточнения формы клеток хлоренхимы использовали мацерированные препараты. Показано, что мезофилл хвои у видов рода *Larix* состоит преимущественно из крупных клеток сложной формы, которые, соприкасаясь своими выпуклыми частями или концами, образуют хорошо развитую систему межклетников, что может способствовать интенсивному газообмену. Описаны различные варианты плоских складчатых, плоских ячеистых и более усложненных, складчато-ячеистых ассимиляционных клеток. Плоские складчатые клетки характеризуются разнообразными лопастными конфигурациями на поперечных срезах и вытянутыми овальными проекциями на радиальных сечениях. Плоские ячеистые клетки обнаруживаются на продольных срезах хвои и состоят из клеточных звеньев, обращенных как перпендикулярно (ячеистые клетки первой группы), так и параллельно (ячеистые клетки второй группы) к листовой поверхности. В складчато-ячеистых клетках сочетаются складчатые контуры в поперечнике и ячеистые очертания в продольном направлении. В мезофилле хвои изученных видов рода *Larix* проявляется слабая дифференциация на палисадную и губчатую паренхимы, между которыми дополнительно выделяются клетки средней части (срединные клетки). Срединные клетки расположены по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу хвои, они могут быть как плоскими слабо складчатыми, так и складчато-ячеистыми. Рассмотренные виды *Larix* близки по размерам ассимиляционных клеток и структуре мезофилла хвои, основные различия между ними связаны с особенностями рассеченности клеток как в поперечном, так и продольном направлениях.

Ключевые слова: анатомия, хвоя, мезофилл, клетки сложной формы, складчатые клетки, ячеистые клетки

DOI: 10.31857/S0006813623040129, **EDN:** PBEUCE

Род *Larix* Mill. отличается сильным полиморфизмом из-за высокой внутривидовой изменчивости и межвидовой гибридизации (Bobrov, 1978; Когорачинский, Vstovskaja, 2002; Miljutin, 2003 и др.). К настоящему времени в роде *Larix* насчитывается до 20 видов, которые занимают обширные площади в Северном полушарии (Dylis, 1961; Bobrov, 1972; 1978; Farjon, 2001 и др.).

Хвоя лиственниц — опадающая на зиму, мягкая, узколинейная, закругленная в верхней части и килеватая — в нижней (Derev'ja i kustarniki SSSR, 1949).

В хвое выделяют тонкостенную эпидерму, под которой лежит прерывистая однослойная гиподерма. Устьичные аппараты парадацичного и парацичного типов (Eremin, Zerkal', 2002). В цен-

тре хвои расположен окруженный отчетливо выраженной эндодермой проводящий пучок, трансфузионная ткань сосредоточена по обеим сторонам флоэмы (Esau, 1980). На противоположных вытянутых концах хвоинки обычно имеются два смоляных канала.

Хлорофиллоносную паренхиму хвои *Larix* характеризуют как однородную, состоящую из крупных более или менее округлых клеток (Nesterovich et al., 1986), или же из клеток со складчатыми стенками (Bercu, Popoviciu, 2013). В мезофилле хвои *Larix sibirica* Ledeb. выделяли продолговатые клетки периферического слоя с неглубокими складками и звездчатые клетки (Tonkoshtan, 1963). Клетки ассимиляционной ткани, находящиеся под покровными тканями, описывали так-

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

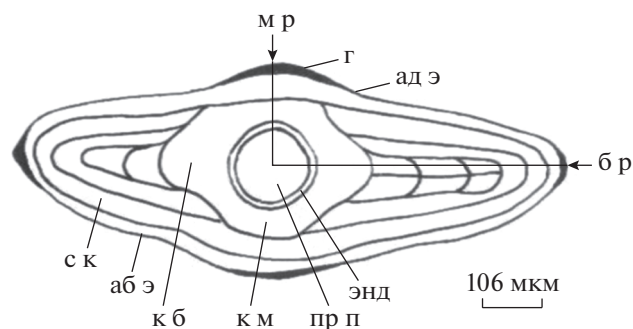


Рис. 1. Схема расположения ассимиляционной ткани на поперечном срезе хвои *Larix sibirica*.

м р – малый радиус среза; б р – большой радиус среза; ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; г – гиподерма; пр п – проводящий пучок; энд – эндодерма; с к – слои клеток мезофилла. Выделен слой клеток мезофилла вокруг эндодермы: к б – по большому радиусу; к м – по малому радиусу.

Fig. 1. Scheme of the assimilation tissue on a transverse section of the *Larix sibirica* needles.

м р – small radius of the section; б р – large radius of the section; ад э – adaxial epidermis; аб э – abaxial epidermis; г – hypodermis; пр п – conducting bundle; энд – endodermis; с к – mesophyll cell layers. A layer of mesophyll cells around the endodermis was isolated: к б – along a large radius; к м – along a small radius.

же как плотно сомкнутые и имеющие неправильную форму, а клетки центральной части хвои как более крупные, слабо складчатые и расположенные рыхло (Zagirova, 2004). В.М. Еремин и С.В. Зеркаль (2002) при детальном рассмотрении мезофилла *Larix sibirica* и *L. decidua* Mill. выявили три типа клеток, различающиеся по степени складчатости: субгиподермальные клетки верхней стороны, затем клетки, примыкающие к эндодерме и образующие вокруг нее кольцо, и, наконец, клетки, заполняющие пространство между названными выше клетками. В хвое лиственницы выделяют отдельно верхнюю и нижнюю складчатые паренхимы (Egorova, Kulagin, 2007). В то же время при сопоставлении хвои разных видов *Larix* отмечалось большое сходство ее внутреннего строения (Eremin, Zerkal', 2002; Eremin, Chavchavadze, 2015). Нами выявлены некоторые особенности конфигураций ассимиляционных клеток и структуры мезофилла хвои *Larix sibirica* (Zvereva, Urman, 2010).

Таким образом, к настоящему времени имеются лишь фрагментарные сведения о строении хлоренхимы хвои лиственниц. Задачей настоящей работы было описание морфологии ассимиляционных клеток и пространственной организации мезофилла хвои у видов рода *Larix*.

Строение мезофилла и формы ассимиляционных клеток рассматривались у хвои брахибластов *Larix gmelini* var. *gmelini* (Rupr.) Kuzen (*L. cajanderi* Mayr), *L. decidua* Mill., *L. kaempferi* (Lamb.) Camère (*L. leptolepis* Gonf.) и *L. sibirica* Ledeb.

Хвоя отбиралась в нижней части кроны с трех-пяти деревьев каждого вида в июле-августе и фиксировалась в смеси Гаммалунда (Grodzinskij, Grodzinskij, 1973). Образцы хвои *Larix gmelini* var. *gmelini* были собраны в дендропарке пос. Краснообск Новосибирской области, *L. decidua* – в Ботаническом саду Самарского государственного университета, *L. kaempferi* – в Ботаническом саду Поволжского государственного технологического университета, *L. sibirica* – в среднегорье Центрального Алтая (Онгудайский район, Республика Алтай).

Исследование проведено с помощью светового микроскопа на мацерированных препаратах (Possingham, Saureg, 1969), а также на поперечных, парадермальных и радиальных срезах средней части хвои. Размеры и форму клеток хлоренхимы определяли у адаксиальной и абаксиальной эпидермы в области проводящего пучка по малому радиусу среза, а также в средней части хвоинки у эндодермы по большому радиусу (рис. 1). Измерения осуществлены с помощью шкалы окуляр-микрометра в 30-кратной повторности. Для фотографирования анатомических срезов хвои использовали микроскоп МС 300 и камера V 200.

При описании формы клеток опирались на подходы, предложенные для характеристики мезофилла злаков и хвойных (Berezina, Korchagin, 1987; Ivanova, P'yankov, 2002; Zvereva, 2009, 2020). Конфигурации ассимиляционных клеток могут быть простыми (с ровными или чуть волнистыми стенками) и сложными (при наличии выраженных складок и выростов). Клетки сложной формы обнаруживаются как на поперечных срезах листьев в виде разнообразных разветвленных очертаний (лопастные или складчатые клетки), так и на продольных сечениях в виде более или менее равномерных клеточных ячеек или секций (ячеистые клетки). Сложные контуры могут проявляться в одной плоскости (плоские складчатые или ячеистые клетки) или в трех направлениях (складчато-ячеистые или ячеисто-лопастные клетки). Плоские ячеистые клетки, ориентированные своими секциями перпендикулярно листовой поверхности, относим к первой группе, а расположенные параллельно к ней – к клеткам второй группы (рис. 2). Ячеистые клетки первой группы демонстрируют определенное сходство с палисадной паренхимой, а ячеистые клетки второй группы – с губчатой тканью. Высокие складчато-ячеистые клетки могут усиливать столбчатую ткань, а их низкие варианты – губчатую па-

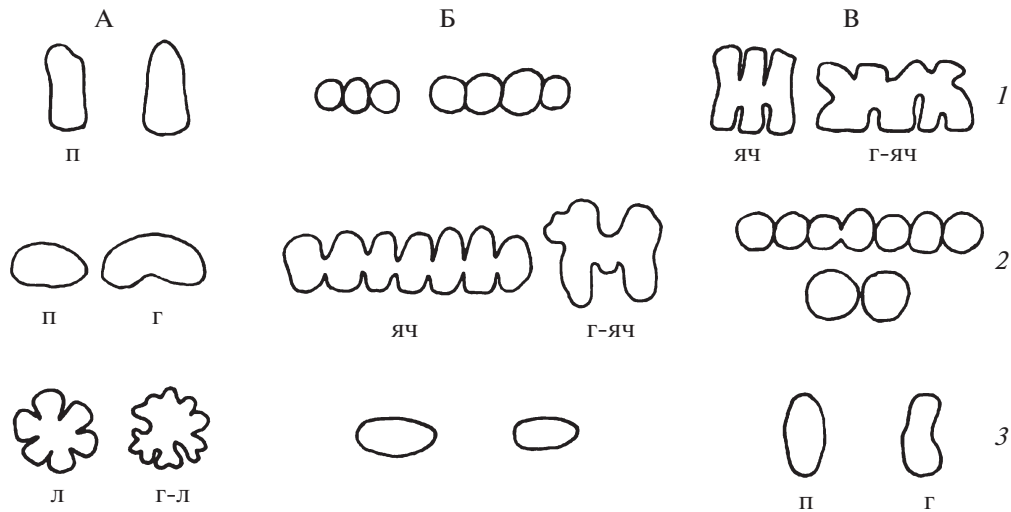


Рис. 2. Схема проекций плоских клеток сложной формы на поперечном (А), парадермальном (Б) и радиальном (В) срезах хвои.

Клетки: 1 – ячеистые первой группы; 2 – ячеистые второй группы; 3 – складчатые (лопастные). Форма проекций клеток: п – простая (с ровными стенками); г – губчатая (с чуть волнистыми стенками); яч – ячеистая; г-яч – губчато-ячеистая; л – лопастная; г-л – губчато-лопастная.

Fig. 2. Scheme of projections of complex-shaped flat cells on transverse (A), paradermal (Б) and radial (B) sections of needles. Cells: 1 – cellular of the first group; 2 – cellular of the second group; 3 – folded (lobed). The shape of cell projections: n – simple (with smooth walls); г – spongy (with slightly wavy walls); яч – cellular; г-яч – spongy-cellular; л – lobed; г-л – spongy-lobed.

ренхиму. К лопастным формам складчатых клеток относим клетки с более или менее равномерными выростами, к губчато-лопастным – клетки, у которых выросты сочетаются с небольшой волнистостью края.

Количественные показатели обработаны с помощью программы Statistica 10. В таблицах указаны средние значения и стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые виды лиственниц близки по количественно-анатомическим показателям хвои. Так, средняя толщина эпидермы примерно одинаковая на обеих листовых поверхностях и колеблется от 13 до 17 мкм, утолщение наружной стенки составляет 18–21%, лишь у *Larix gmelini* var. *gmelini* достигает до 25–29%. Устьица погруженные, длина их замыкающих клеток варьирует от 44 до 51 мкм. Однослойная гиподерма локализована над и под проводящим пучком, а также в виде островков из 2–3 рядов клеток на краях хвоинки.

Ассимиляционная паренхима состоит в основном из трех слоев, расположенных вокруг проводящего пучка, по бокам от него их до 7–9 (рис. 1). При этом в области проводящих пучков наблюдается слабая дифференциация мезофилла на палисадный и губчатый. Так, на поперечных срезах под адаксиальной эпидермой клетки имеют преимущественно вытянутые, палисадообразные

контуры, высота которых превышает ширину в 1.6–2.0 раза (табл. 1, рис. 3). В небольшом количестве здесь также выделяются более широкие клетки с лопастными и губчато-лопастными очертаниями, чаще они встречаются у *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi*, менее всего их у *L. sibirica*.

Первый ряд клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на поперечных сечениях отличается в основном овальными проекциями, у которых ширина больше высоты в 1.1–1.8 раза. При этом иногда отмечается чередование таких клеток с клетками палисадной формы. В стороне от проводящих пучков располагаются, сменяя друг друга, ассимиляционные клетки палисадообразных, овальных и сложных лопастных проекций.

При рассмотрении субэпидермальных клеток на продольных срезах хвои выявляется, что палисадная паренхима представлена преимущественно плоскими ячеистыми клетками первой группы, а губчатая ткань – ячеистыми клетками второй группы, своими звеньями они протягиваются вдоль хвоинки, при этом возможно небольшое участие клеток простой формы. В таких клетках насчитывается до 10–15 секций. В клетках первой группы более многочисленные и выровненные ячейки наблюдаются у *Larix sibirica*, а наиболее разнообразные по форме и размерам – у *L. gmelini* var. *gmelini* и *L. decidua*. Ячеистые клетки второй группы своей наибольшей поверхностью опираются на эпидерму и часто значительно различа-

Таблица 1. Размеры плоских субэпидермальных клеток мезофилла хвои у видов рода *Larix*
Table 1. Sizes of flat subepidermal cells of needle mesophyll of the *Larix* species

Вид / Species	Размеры клеток, мкм / Cell sizes, μm			Число секций в клетке / Number of sections per cell
	высота/ height	ширина/ width	толщина/ thickness	
Первый ряд у адаксиальной эпидермы, ячеистые клетки первой группы / The first layer adjacent to the adaxial epidermis, cellular cells of the first group				
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	51.2 \pm 2.80	25.9 \pm 0.80	66.8 \pm 3.42	2–7
<i>L. decidua</i>	35.2 \pm 1.05	22.7 \pm 1.82	74.3 \pm 7.11	2–7
<i>L. kaempferi</i>	39.1 \pm 1.81	22.5 \pm 1.73	51.1 \pm 4.26	2–5
<i>L. sibirica</i>	41.4 \pm 1.87	21.9 \pm 0.92	79.5 \pm 7.54	2–10
Первый ряд у абаксиальной эпидермы, ячеистые клетки второй группы / The first layer adjacent to the abaxial epidermis, cellular cells of the second group				
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	26.7 \pm 1.05	28.9 \pm 1.57	60.6 \pm 4.36	2–6
<i>L. decidua</i>	18.4 \pm 1.40	32.4 \pm 1.73	89.7 \pm 9.58	2–9
<i>L. kaempferi</i>	22.7 \pm 1.44	28.2 \pm 1.50	73.0 \pm 6.91	2–10
<i>L. sibirica</i>	22.7 \pm 1.18	27.9 \pm 1.20	78.3 \pm 5.98	2–15

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.
 Note. The height and width were measured on transverse sections, the thickness – on longitudinal sections.

Таблица 2. Размеры клеток мезофилла у эндодермы в хвое видов рода *Larix*
Table 2. Sizes of mesophyll cells adjacent to the endodermis in the needles of the *Larix* species

Вид / Species	Размеры клеток, мкм / Cell sizes, μm				Число секций в усложненных клетках / Number of sections in complicated cells
	высота/ height	ширина/ width	толщина/ thickness		
			плоских / flat	усложненных / complicated	
По большому радиусу хвои (срединные клетки) / Along a large radius of the needles (median cells)					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	93.7 \pm 6.94	49.3 \pm 4.47	27.6 \pm 0.33	76.0 \pm 7.54	2–4
<i>L. decidua</i>	94.3 \pm 4.27	36.4 \pm 1.79	34.1 \pm 3.19	81.8 \pm 8.11	2–4
<i>L. kaempferi</i>	102.2 \pm 5.86	43.6 \pm 1.83	34.2 \pm 2.85	50.6 \pm 4.45	2–3
<i>L. sibirica</i>	102.1 \pm 2,27	37.5 \pm 2.30	30.6 \pm 2.24	55.1 \pm 3.49	2–3
По малому радиусу хвои / Along a small radius of the needles					
Со стороны адаксиальной эпидермы / From the side of the adaxial epidermis					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	55.1 \pm 3.63	24.5 \pm 1.40	26.7 \pm 1.25	59.4 \pm 3.94	2–4
<i>L. decidua</i>	52.1 \pm 4.04	31.4 \pm 2.67	23.4 \pm 1.36	64.3 \pm 7.09	2–5
<i>L. kaempferi</i>	51.9 \pm 2.57	23.2 \pm 1.21	22.2 \pm 1.03	43.1 \pm 3.69	2–3
<i>L. sibirica</i>	61.1 \pm 4.70	30.7 \pm 3.21	20.9 \pm 1.18	48.2 \pm 0.97	2–3
Со стороны абаксиальной эпидермы / From the side of the abaxial epidermis					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	48.1 \pm 3.11	26.2 \pm 2.25	29.4 \pm 0.88	70.1 \pm 8.06	2–4
<i>L. decidua</i>	39.4 \pm 3.70	27.9 \pm 2.89	21.7 \pm 1.03	67.8 \pm 8.26	2–4
<i>L. kaempferi</i>	39.2 \pm 3.04	25.0 \pm 2.02	27.6 \pm 1.29	54.3 \pm 3.42	2–3
<i>L. sibirica</i>	40.4 \pm 3.40	29.6 \pm 2.02	20.2 \pm 0.24	68.5 \pm 9.55	2–8

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.
 Note. The height and width were measured on transverse sections, the thickness – on longitudinal sections.

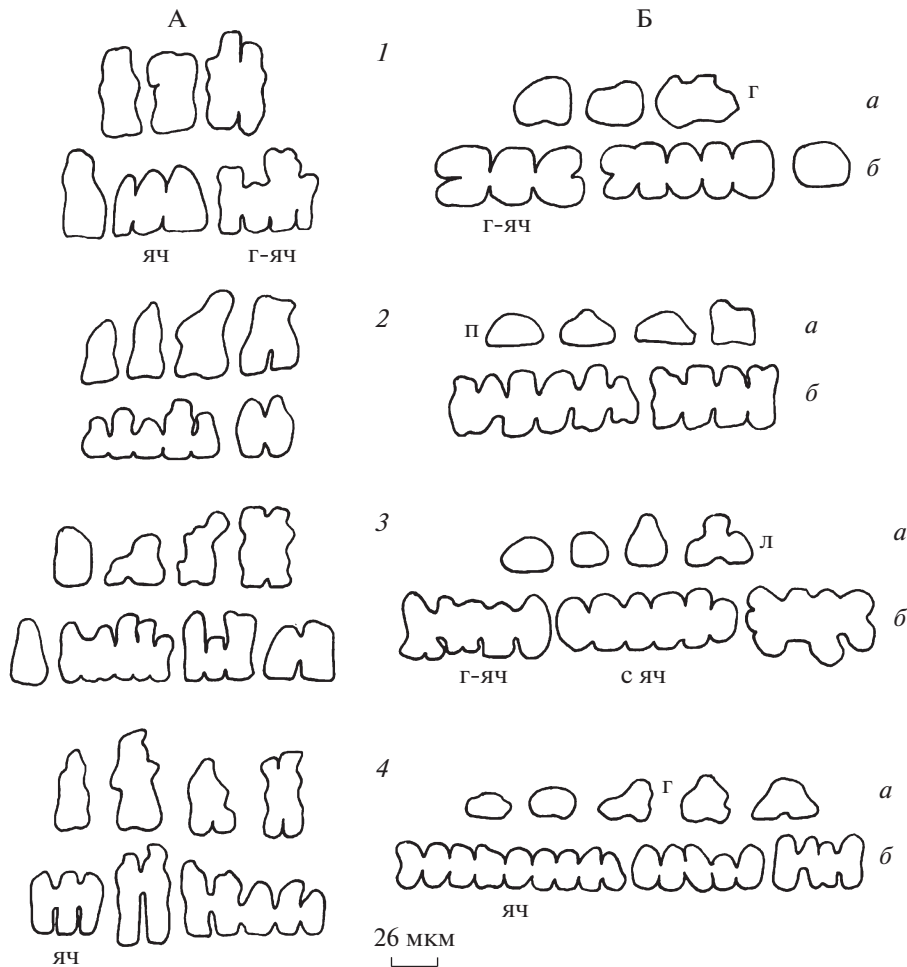


Рис. 3. Основные проекции ассимиляционных клеток хвои у видов *Larix* на поперечных (а) и парадермальных (б) срезах у адаксиальной (А) и абаксиальной (Б) эпидермы.

Виды: 1 – *L. gmelini* var. *gmelini*; 2 – *L. decidua*; 3 – *L. kaempferi*; 4 – *L. sibirica*. Форма проекций клеток: с-яч – слабо ячеистая. Остальные обозначения см. рис. 2.

Fig. 3. Main projections of assimilative cells of needles in *Larix* species on transverse (a) and paradermal (б) sections at the adaxial (А) and abaxial (Б) epidermis.

Species: 1 – *L. gmelini* var. *gmelini*; 2 – *L. decidua*; 3 – *L. kaempferi*; 4 – *L. sibirica*. The shape of cell projections: с-яч – weakly cellular. For other designations see Fig. 2.

ются по размерам в отдельных рядах, особенно это проявляется у *Larix decidua* и *L. sibirica*. У *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi* рассматриваемые клетки нередко имеют дополнительные поперечные складки в секциях, что приводит к увеличению их поверхности.

В хвое *Larix sibirica* и особенно *L. gmelini* var. *gmelini* более часты ряды с ячеистыми клетками первой группы, у *Larix decidua*, напротив, преобладают клетки второй группы с хорошо выраженными многочисленными ячейками. Наряду с плоскими ячеистыми клетками возле эпидермы встречаются и более сложные складчато-ячеистые, особенно это характерно для *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi*.

Между палисадной и губчатой паренхимой, по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу хвои, расположены наиболее крупные вытянутые ассимиляционные клетки. Эти клетки у хвойных с плоскими листьями характеризуются как “клетки средней части хвоинки” и рассматриваются в виде отдельного типа мезофилла наряду с палисадным и губчатым (Eremin, Zerkal', 2002). По своим конфигурациям и расположению они близки к выделенным нами для злаков срединным клеткам, протягивающимся между проводящими пучками в центральной части поперечного сечения листовых пластинок (Zvereva, 2009). Поэтому далее будем их называть срединными клетками.

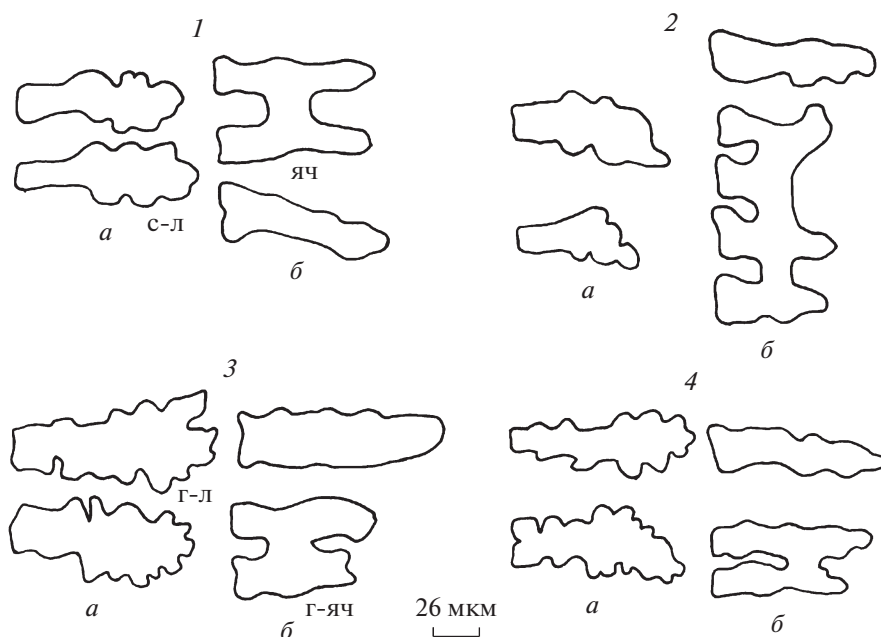


Рис. 4. Проекция ассимиляционных клеток у эндодермы по большому радиусу хвои у видов *Larix* на поперечных (а) и радиальных (б) срезах.

Форма проекций клеток: с-л – слабо лопастная. Остальные обозначения см. рис. 2–3.

Fig. 4. Projections of assimilative cells adjacent to the endodermis along a large radius of needles in the *Larix* species on transverse (a) and radial (б) sections.

The shape of cell projections: с-л – weakly lobed. For other designations see Figs. 2–3.

Среди ассимиляционных клеток, примыкающих к эндодерме, на поперечных срезах хвои *Larix* можно выделить клеточные проекции разнообразных, чаще слабо лопастных, очертаний: более длинные, направленные к краям хвоинки, и более короткие, расположенные по малому радиусу (табл. 2, рис. 4–5).

Длинные срединные клетки в хвое лиственниц протягиваются в 3, изредка 4 ряда от эндодермы до краев хвоинки, при этом они сильно укорачиваются по мере удаления от проводящего пучка. Среди них больше плоских клеток, которые имеют преимущественно простые или слабо складчатые конфигурации на поперечных срезах и овальные или палочкообразные – на радиальных. Небольшая часть клеток отличается более сложной формой, когда лопастные проекции в поперечнике сочетаются с ячеистыми, состоящими из двух-четырех широко расставленных секций в продольном направлении. Более часты они у *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. sibirica*.

В области малого радиуса у эндодермы значительная часть клеток представлена сложными складчато-ячеистыми, у которых разные варианты лопастных проекций на поперечных срезах сочетаются с губчато-ячеистыми конфигурациями вдоль хвоинки (рис. 6). Со стороны губчатой ткани они нередко с более многочисленными секциями, особенно это заметно у *L. sibirica*. Среди ас-

симилияционных клеток этого ряда имеются также и плоские ячеистые клетки, более часты они на стороне, обращенной к аксиальной эпидерме. В целом высота таких клеток над проводящим пучком в 1.1–1.5 раза больше по сравнению с клетками, расположенными под ним.

Клетки промежуточных слоев отличаются в основном хорошо выраженными и более равномерными лопастными очертаниями на поперечных сечениях хвои и преимущественно ячеистой формой – на продольных срезах.

В сложении мезофилла хвои лиственниц велико участие клеток сложной ячеистой формы, различающихся по размерам и ориентации секций к листовой поверхности. Так, усложненные срединные клетки состоят из наиболее длинных клеточных ячеек, которые в основном имеют палочкообразную форму, их высота больше ширины в 2.3–3.0 раза (рис. 7). Наиболее мелкие и близкие по размерам секции характерны для ячеистых клеток обеих групп, опирающихся на эпидерму, их высота превышает ширину в 1.5–2.5 раза. Звенья в клетках, обращенных к эндодерме по малому радиусу хвои, наиболее вариabельны по размерам, их коэффициенты вариации изменялись от 10 до 19%, а отношение длины ячейки к ее ширине составило 1.5–2.0.

У всех видов лиственниц наиболее плотное расположение ассимиляционных клеток наблю-

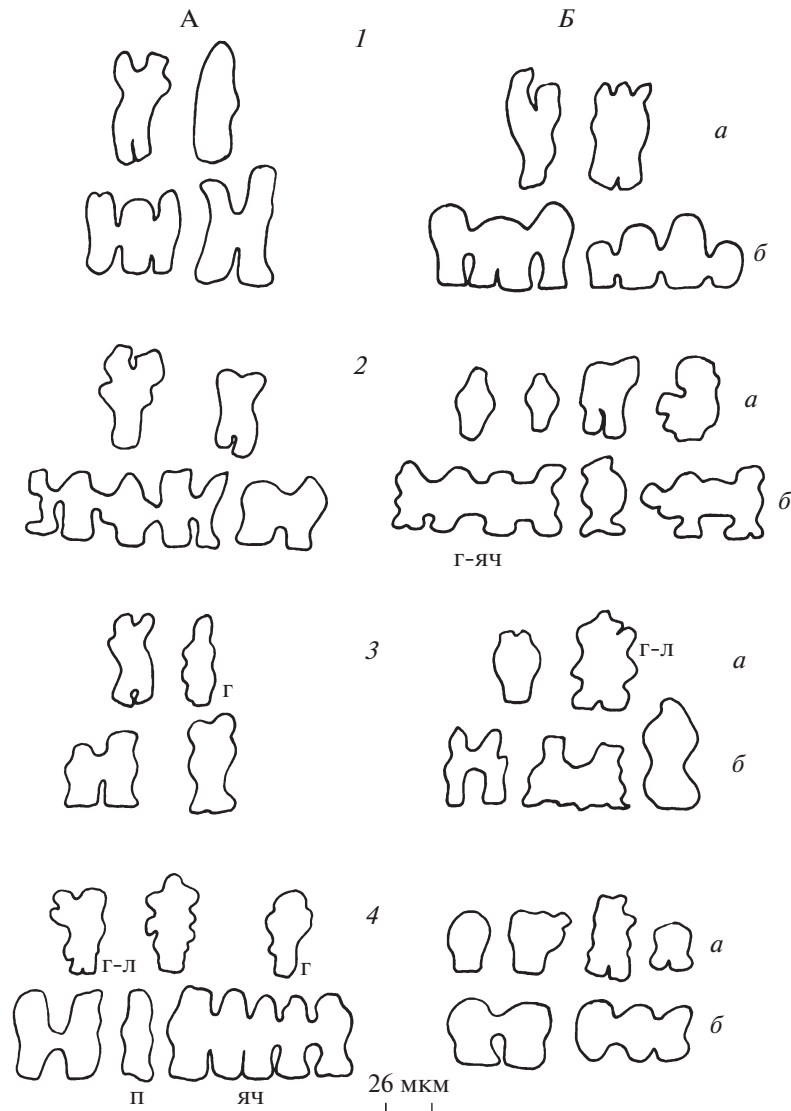


Рис. 5. Основные проекции ассимиляционных клеток, расположенных возле эндодермы над (А) и под (Б) проводящим пучком у видов *Larix* на поперечных (а) и радиальных (б) срезах хвои. Остальные обозначения см. рис. 2–3.

Fig. 5. Main projections of assimilative cells located near the endodermis above (A) and under (B) conducting bundle in the *Larix* species on transverse (a) and radial (б) sections of the needles. For other designations see Figs. 2–3.

дается под эпидермой. Клетки внутренних слоев расположены рыхло и создают развитую систему межклетников, особенно заметную на продольных сечениях. Например, клетки средней части хвои по большому радиусу соприкасаются друг с другом своими короткими концами и протягиваются в виде узких и достаточно редких контуров от эндодермы до субгиподермального клеточного слоя, что ярко проявляется на радиальных срезах. Клетки у эндодермы по малому радиусу хвоинки, представленные преимущественно плоскими ячейстыми и усложненными складчато-ячейстыми, расположены рядами вдоль листа и касаются друг друга в основном лишь выпуклыми частями, что также увеличивает долю площади клеточной

поверхности, обращенную к межклеточному пространству.

Во многих исследованиях показано, что отношение открытой поверхности ассимиляционных клеток к площади листа (A_{mes}/A) коррелирует с уровнем ассимиляции CO_2 (Nobel et al., 1975; Patton, Jones, 1989; Smith et al., 1997 и др.). Так, у двудольных растений разных жизненных форм и экологии этот показатель изменяется от 2.0 до 9.1 (Slaton, Smith, 2002). В опытах по влиянию повышенных концентраций углекислого газа на хвою двухлетних саженцев *Larix kaempferi* Carr. отношение A_{mes}/A было достаточно высоким и составляло 9.6–15.6 (Eguchi et al., 2004).

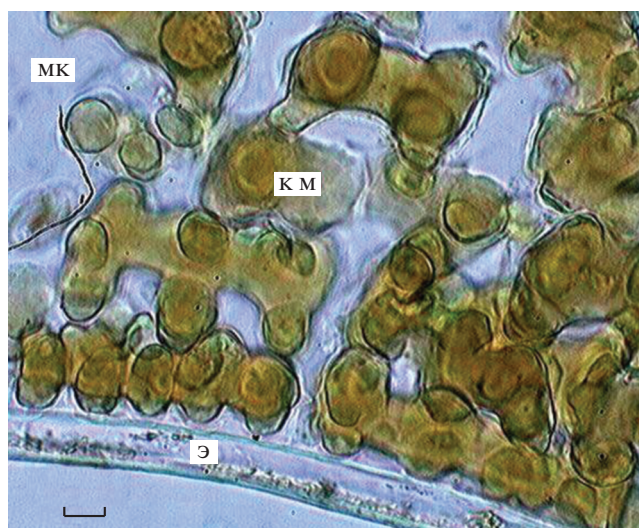


Рис. 6. Складчато-ячеистые клетки у абаксиальной эпидермы в мезофилле хвои *Larix decidua* на тангентальном срезе по малому радиусу в стороне от проводящего пучка.

э – эпидерма; к м – клетки мезофилла; МК – межклетники. Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 6. Folded-cellular cells near the abaxial epidermis in the needle mesophyll of *Larix decidua* on a tangential section along a small radius away from the vascular bundle. э – epidermis; к м – mesophyll cells; МК – intercellular spaces. Scale bar: 10 μm.

Показатели ассимиляционной активности более полно исследованы у *L. sibirica*. Установлено, что высокие значения ее сезонной фотосинтетической продуктивности проявляются в теплые годы при умеренном почвенном увлажнении (Suvorova, 2009; Zagirova, 2014). В разных природных регионах отмечалось, что *Larix sibirica*, как правило, превышает *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. по интенсивности фотосинтеза в 2.6–2.8 раза, по общей и удельной фотосинтетической продуктивности – в среднем в 2.8–4.9 раза (Shcherbatjuk et al., 1991; Karaseva et al., 2003; Suvorova, Porova, 2015). При этом подчеркивалось, что у лиственницы по сравнению с елью и сосной объем межклетников в мезофилле хвои больше, что может способствовать более высокой скорости диффузии углекислого газа (Zagirova, 2004).

В нашем исследовании показано, что рыхлое расположение ассимиляционных клеток сложной формы внутри хвои у видов *Larix* способствует увеличению их свободной поверхности и объема межклетников, и, тем самым, вероятно, создает структурную основу для интенсивного фотосинтеза. Выделим, что у *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi* можно отметить дополнительные черты увеличения клеточной поверхности за счет возрастания числа субэпидермальных ассимиляционных клеток складчато-ячеистой формы и

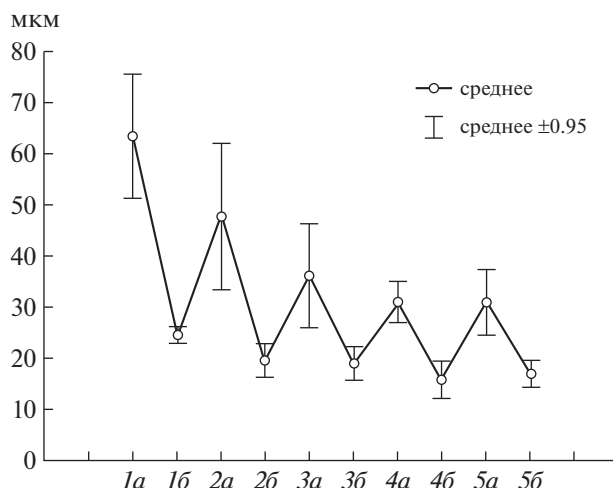


Рис. 7. Высота (а) и ширина (б) секций ячеистых и складчато-ячеистых клеток мезофилла хвои у изученных видов рода *Larix*.

1 – клетки у эндодермы по большому радиусу (срединные клетки); клетки у эндодермы по малому радиусу над (2) и под (3) проводящим пучком; клетки у эпидермы: 4 – адаксиальной, 5 – абаксиальной.

Fig. 7. Height (a) and width (б) of sections of cellular and folded-cellular mesophyll cells of needle mesophyll in the studied *Larix* species.

1 – cells near the endodermis along a large radius (median cells); cells near the endodermis along a small radius above (2) and under (3) the conducting bundle; cells near the epidermis: 4 – adaxial; 5 – abaxial. Y-axis – sizes, μm.

усиления рассеянности отдельных секций ячеистых клеток поперечными складками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ассимиляционная паренхима хвои изученных лиственниц в подавляющем большинстве состоит из крупных клеток сложной формы, преимущественно, это разные варианты плоских складчатых, плоских ячеистых и складчато-ячеистых клеток, которые своими наибольшими проекциями располагаются в разных плоскостях. Соприкасаясь своими выпуклыми частями или концами, они образуют хорошо развитую во внутреннем листовом пространстве систему межклетников, которая способствует увеличению открытой клеточной поверхности и, вероятно, может быть структурной основой интенсивного газообмена. Рыхлое расположение ассимиляционных клеток внутри хвои совмещается с достаточно плотной их упаковкой в субэпидермальном слое, состоящем из чередования в разных соотношениях рядов ячеистых клеток первой и второй групп, что в целом свидетельствует о сочетании темновых и световых признаков в организации хлоренхимы.

В мезофилле хвои лиственниц проявляется слабая дифференциация на палисадную и губча-

тую ткани, между ними выделяются клетки средней части (срединные клетки). Палисадная паренхима более развита под адаксиальной эпидермой, особенно в области проводящего пучка, и состоит из ячеистых клеток первой группы и высоких складчато-ячеистых клеток в следующем слое. Губчатая ткань расположена под абаксиальной эпидермой и образована ячеистыми клетками второй группы, а также, по-видимому, низкими складчато-ячеистыми клетками. Средняя часть хвои по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу заполнена удлинёнными и рыхло расположенными срединными клетками, представленными разными вариантами плоских складчатых и складчато-ячеистых клеточных форм.

Все рассмотренные виды *Larix* близки по размерам ассимиляционных клеток и строению мезофилла хвои. Различия связаны в основном с соотношением клеток разной формы и с особенностями их рассеченности как в поперечном, так и в продольном направлениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bercu R., Popoviciu D.R. 2013. Anatomical comparative study of *Larix deciduas* Mill. and *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae) leaf. — *Annals of R.S.C.B.* 18 (2): 172–175.
- [Berezina, Korchagin] Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. 1987. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток. — *Бот. журн.* 72 (4): 535–541.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1972. История и систематика лиственниц. — *Комаровские чтения.* 25. Л. 96 с.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л. 189 с.
- [Derev'ja i kustarniki SSSR] Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. I. Голосеменные. 1949. М.–Л. 463 с.
- [Dylis] Дылис Н.В. 1961. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М. 210 с.
- [Egorova, Kulagin] Егорова Н.Н., Кулагин А.А. 2007. Особенности строения ассимиляционных органов лесообразующих видов в техногенных условиях. — *Самарская Лука.* 16 (3): 463–476.
- Eguchi N., Fukatsu E., Funada R., Tobita H., Kitao M., Maruyama Y., Koike T. 2004. Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentration. — *Photosynthetica.* 42 (2): 173–178.
- [Eremin, Chavchavadze] Еремин В.М., Чавчавадзе Е.С. 2015. Анатомия вегетативных органов сосновых (Pinaceae Lindl.). Брест. 691 с.
- [Eremin, Zerkal'] Еремин В.М., Зеркаль С.В. 2002. Сравнительная анатомия листа сосновых. Брест. 182 с.
- [Esau] Эзай К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 2. М. 558 с.
- Farjon A. 2001. *World Checklist and Bibliography of Conifers.* 2nd ed. Royal Botanic Garden, Kew. 309 p.
- [Grodzinskij, Grodzinskij] Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. 1973. Краткий справочник по физиологии растений. Киев. 591 с.
- [Ivanova, P'yankov] Иванова Л.А., Пьянков В.И. 2002. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению. — *Физиол. раст.* 49 (3): 467–480.
- [Karaseva et al.] Карасева М.А., Карасев В.Н., Маторкин А.А. 2003. Физиологическая оценка устойчивости лиственницы сибирской в среднем Поволжье. — *Хвойные boreальной зоны.* 21 (1): 27–35.
- [Koropachinskij, Vstovskaja] Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск. 707 с.
- [Miljutin] Милютин Л.И. 2003. Биоразнообразие лиственниц России. — *Хвойные boreальной зоны.* 21 (1): 6–9.
- [Nesterovich et al.] Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И. 1986. Структурные особенности листьев хвойных. Минск. 143 с.
- Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel. — *Plant Physiology.* 55: 1067–1070.
- Patton L., Jones M.B. 1989. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow. — *New Phytologist.* 111 (4): 657–661.
- Possingham J.V., Saurer W. 1969. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. — *Planta.* 86 (2): 186–194.
- [Shherbatjuk et al.] Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. 1991. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск. 135 с.
- Slaton M.R., Smith W.K. 2002. Mesophyll architecture and cell exposure to intercellular air space in alpine, desert, and forest species. — *Int. J. Plant Sci.* 163 (6): 937–948. <https://doi.org/10.1086/342517>
- Smith W.K., Vogelmann T.C., Delucia E.H., Bell D.T., Shepherd K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. — *BioScience.* 47 (11): 785–793.
- [Suvorova] Суворова Г.Г. 2009. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск. 195 с.
- [Suvorova, Popova] Суворова Г.Г., Попова Е.В. 2015. Фотосинтетическая продуктивность хвойных древостоев Иркутской области. Новосибирск. 95 с.
- [Tonkoshtan] Тонкоштан Л.А. 1963. Анатомическое строение хвои основных древесных пород Красноярского края. — *Труды Института леса и древесины АН СССР.* 65: 118–127.
- [Zagirova] Загирова С.В. 2004. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза. — *Бот. журн.* 89 (11): 1795–1804.

- [Zagirova] Загирова С.В. 2014. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале. — Лесоведение. 3: 3–10.
- [Zvereva] Зверева Г.К. 2009. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение. — Бот. журн. 94 (8): 1204–1215.
- [Zvereva] Зверева Г.К. 2020. Клетки хлоренхимы сложной формы у растений из семейств Poaceae и Pinaceae. — Растительный мир Азиатской России. 1 (37): 11–17. <https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1>
- [Zvereva, Urman] Зверева Г.К., Урман С.А. 2010. Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (Pinaceae). — Вестник Томского гос. ун-та. 333: 164–168.

Structure of Needle Mesophyll in the Genus *Larix* Species (Pinaceae)

G. K. Zvereva^{a,b,#}

^a Novosibirsk State Pedagogical University
Vilyuyskaya Str., 28, Novosibirsk, 630126, Russia

^b Siberian Federal Research Center of Agrobiotechnologies of RAS
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia

[#]e-mail: labsp@ngs.ru

The structure of needle mesophyll and the forms of assimilative cells in the genus *Larix* species are discussed on the example of *L. gmelini* var. *gmelini*, *L. decidua*, *L. kaempferi* and *L. sibirica*. Needle samples were fixed in the Gammalund's mixture. The study of the mesophyll was carried out on transverse, paradermal and radial sections of the middle part of the needles using a light microscope. To clarify the shape of chlorenchyma cells, macerated preparations were used. It is shown that the needle mesophyll in *Larix* species mainly consists of large cells of complex shape, which touch their convex parts or ends to form a well-developed system of intercellular spaces, which may contribute to intense gas exchange. Different variants of flat folded, flat cellular and more complicated folded-cellular assimilative cells are described. The flat folded cells are characterized by a variety of lobed configurations on transverse sections and elongated oval projections on radial sections. The flat cellular cells are found on needle longitudinal sections of and consist of cellular links facing both perpendicular (cellular cells of the first group) and parallel (cellular cells of the second group) to the leaf surface. The folded-cellular cells combine transverse folded contours and longitudinal cellular outlines. In the needle mesophyll of the studied *Larix* species, weak differentiation into palisade and spongy parenchyma is observed; the cells of the middle part (median cells) are additionally distinguished between them. The palisade tissue is formed mainly by cellular cells of the first group, the spongy tissue by cellular cells of the second group. The median cells are located on both sides of the vascular bundle along a large needle radius; they can be either flat and slightly folded, or folded-cellular. The studied *Larix* species are similar in the size of assimilative cells and the structure of the needle mesophyll; the main differences between them are related to the features of cell dissection both in transverse and longitudinal directions.

Keywords: anatomy, needles, mesophyll, cells of complex shape, folded cells, cellular cells

REFERENCES

- Bercu R., Popoviciu D.R. 2013. Anatomical comparative study of *Larix deciduas* Mill. and *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae) leaf. — Annals of R.S.C.B. 18 (2): 172–175.
- Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. 1987. On the method of leaf mesostructure evaluation in the species of the genus *Triticum* (Poaceae) in connection with structural features of its chlorophyll bearing cells. — Bot. Zhurn. 72 (4): 535–541 (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1972. Istorija i sistematika listvennits [History and systematics of larches]. — Komarovskie chtenija. 25. Leningrad. 96 p. (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1978. Lesoobrazuyushchie khvoynye SSSR [Forest-forming conifers of the USSR]. Leningrad. 189 p. (In Russ.).
- Derev'ja i kustarniki SSSR. Dikorastushchie, kul'tiviruemye i perspektivnye dlya introduksii. I. Golosemnyye [Trees and shrubs of the USSR. Wild-growing, cultivated and promising for introduction. I. Gymnosperms]. 1949. Moscow – Leningrad. 463 p. (In Russ.).
- Dylis N.V. 1961. Listvennitsa Vostochnoy Sibiri i Dal'nego Vostoka. Izmenchivost' i prirodnoe raznoobrazie [Larch of Eastern Siberia and the Far East. Variability and natural diversity]. Moscow. 210 p. (In Russ.).
- Egorova N.N., Kulagin A.A. 2007. Osobennosti stroeniya assimilyatsionnykh organov lesoobrazujushchikh vidov v tekhnogennykh usloviyakh [Features of the structure of assimilative organs of forest-forming species in technogenic conditions]. — Samarskaya Luka. 16 (3): 463–476 (In Russ.).
- Eguchi N., Fukatsu E., Funada R., Tobita H., Kitao M., Maruyama Y., Koike T. 2004. Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentration. — Photosynthetica. 42 (2):173–178.

- Eremin V.M., Chavchavadze E.S. 2015. Anatomiya vegetativnykh organov sosnovykh (Pinaceae Lindl.) [Anatomy of pine vegetative organs (Pinaceae Lindl.)]. Brest. 691 p. (In Russ.).
- Eremin V.M., Zerkal' S.V. 2002. Sravnitel'naya anatomiya lista sosnovykh [Comparative anatomy of the leaf of pine family]. Brest. 182 p. (In Russ.).
- Esau K. 1980. Anatomiya semennykh rasteniy. Kn. 2 [Anatomy of seed plants. Book 2]. Moscow. 558 p. (In Russ.).
- Farjon A. 2001. World Checklist and Bibliography of Conifers. 2nd ed. Royal Botanic Garden, Kew. 309 p.
- Grodzinskij A.M., Grodzinskij D.M. 1973. Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy. [Brief guide on plant physiology]. Kiev. 591 p. (In Russ.).
- Ivanova L.A., P'yankov V.I. 2002. Strukturnaya adaptatsiya mezofilla lista k zatneniyu [Structural adaptation of leaf mesophyll to shading]. — Fiziologiya rasteniy. 49 (3): 467–480 (In Russ.).
- Karaseva M.A., Karasev V.N., Matorkin A.A. 2003. Fiziologicheskaya otsenka ustoychivosti listvennitsy sibirskoy v srednem Povolzh'e [Physiological assessment of the stability of Siberian larch in the Middle Volga region]. — Khvoynye boreal'noy zony. 21 (1): 27–35.
- Koropachinskij I.Yu., Vstovskaja T.N. 2002. Drevesyne rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of Asian Russia]. Novosibirsk. 707 p. (In Russ.).
- Miljutin L.I. 2003. Bioraznoobrazie listvennitsy Rossii [Biodiversity of larch trees in Russia]. — Khvoynye boreal'noy zony. 21 (1): 6–9 (In Russ.).
- Nesterovich N.D., Derjugina T.F., Luchkov A.I. 1986. Strukturnye osobennosti list'ev khvoynykh [Structural features of coniferous leaves]. Minsk. 143 p. (In Russ.).
- Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel. — Plant Physiology. 55: 1067–1070.
- Patton L., Jones M.B. 1989. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow. — New Phytologist. 111 (4): 657–661.
- Possingham J.V., Saurer W. 1969. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. — Planta. 86 (2): 186–194.
- Shherbatjuk A.S., Rusakova L.V., Suvorova G.G., Jan'kova L.S. 1991. Uglekislotnyy gazoobmen khvoynykh Pred-baykal'ya [Carbon dioxide gas exchange in coniferous Cisbaikalia]. Novosibirsk. 135 p. (In Russ.).
- Slaton M.R., Smith W.K. 2002. Mesophyll architecture and cell exposure to intercellular air space in alpine, desert, and forest species. — Int. J. Plant Sci. 163 (6): 937–948. <https://doi.org/10.1086/342517>
- Smith W.K., Vogelmann T.C., Delucia E.H., Bell D.T., Shepherd K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. — BioScience. 47 (11): 785–793.
- Suvorova G.G. 2009. Fotosintez khvoynykh derev'ev v usloviyakh Sibiri [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia]. Novosibirsk. 195 p. (In Russ.).
- Suvorova G.G., Popova E.V. 2015. Fotosinteticheskaya produktivnost' khvoynykh drevostoev Irkutskoy oblasti [Photosynthetic productivity of coniferous stands of the Irkutsk region]. Novosibirsk. 95 p. (In Russ.).
- Tonkoshtan L.A. 1963. Anatomicheskoe stroenie khvoi osnovnykh drevesnykh porod Krasnoyarskogo kraya [Anatomical structure of the needles of the main tree species of the Krasnoyarsk region]. — Trudy Instituta lesa i drevesiny AN SSSR. 65: 118–127 (In Russ.).
- Zagirova S.V. 2004. Structure and function of photosynthetic system of conifers in spruce phytocenosis. — Bot. Zhurn. 89 (11): 1795–1804 (In Russ.).
- Zagirova S.V. 2014. Struktura, sodержanie pigmentov i fotosintez khvoi listvennitsy sibirskoy na Severnom i Pri-polyarnom Urale [Structure, pigment content, and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and Sub-arctic Urals]. — Lesovedenie. 3: 3–10 (In Russ.).
- Zvereva G.K. 2009. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance. — Bot. Zhurn. 94 (8): 1204–1215 (In Russ.).
- Zvereva G.K. 2020. Cells of complex form in chlorenchyma in plants of the families Poaceae and Pinaceae. — Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 1 (37): 11–17 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(11-17\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(11-17))
- Zvereva G.K., Urman S.A. 2010. Prostranstvennaya organizatsiya mezofilla v list'yakh nekotorykh khvoynykh (Pinaceae) [The spatial organization of mesophyll in leaves of some coniferous (Pinaceae)]. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 333: 164–168 (In Russ.).