

**Пространственная структура мезофилла листовых пластинок
у некоторых древесных бамбуков**

На примере двух видов подсемейства бамбуковые (*Bambusoideae*) (*Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica*) исследовано строение мезофилла листовых пластинок, относящихся к бамбузоидному типу анатомической структуры. У обоих видов мезофилл состоит из трех слоев своеобразных клеток (*arm cells*), два из которых находятся под адаксиальной эпидермой и один над абаксиальной. Показано, что, согласно предложенной системе расположения ассимиляционных клеток в листовом пространстве фестукоидных злаков, «рукообразные» клетки (*arm cells*) можно рассматривать как срединные, что свидетельствует об общих принципах формирования ассимиляционной ткани у злаков. Предложены схемы их строения.

Ключевые слова: *Poaceae*, *Bambusoideae*, мезофилл, *arm cells*, ячеистые клетки, лопастные клетки, пространственная организация мезофилла.

G. K. Zvereva

Spatial Structure of the Leaf Blade Mesophyll at Some Woody Bamboos

On an example of two species subfamily bamboo (*Bambusoideae*) (*Phyllostachis bambusoides* and *Pseudosasa japonica*) the structure of the leaf blade mesophyll belonging to the bambusoid type of leaf anatomy is investigated. At both species mesophyll consists of three layers of arm cells, two of which are below the adaxial epidermis and one is above the abaxial epidermis. It is shown, that according to the system of mesophyll cell arrangement in leaf lamina of the festucoid grasses, arm cells can be considered as median cells that shows the general principles of formation assimilation tissue at grasses. Schemes of their structure are offered.

Key words: *Poaceae*, *Bambusoideae*, mesophyll, arm cells, cellular cells, lobate cells, spatial organization of mesophyll.

Считается, что листья видов подсемейства бамбуковые (*Bambusoideae* Aschers. et Graebn.) имеют своеобразный тип мезофилла, несколько обособленный от других злаков. Этот тип анатомической структуры называется бамбузоидным, для него характерно наличие хорошо выраженной паренхимной обкладки пучков с малозаметными хлоропластами и хлоренхимы, состоящей из лопастных клеток, расположенных более или менее параллельными рядами относительно эпидермы [7]. У бамбуков некрапцевое строение листьев, которому свойственен C_3 -фотосинтез, или цикл Кальвина [5].

Мезофилл листьев бамбуков состоит из особых специализированных клеток (*fusoid cells*) и плоских, с многочисленными узкими и длинными выростами стенок хлорофиллоносных клеток (*arm cells*) [10; 13; 16].

«Веретенovidные», или «фузоидные», клетки (*fusoid cells*) крупные, тонкостенные, не содержащие хлоропластов [6; 14]. Свое название они получили от сходства проекций на поперечных срезах листьев с веретеном [12]. Эти клетки располагаются в средней части листа по обе стороны от паренхимной обкладки проводящих пучков. Считается, что они связаны с транспортировкой воды и фотоассимилятов между мезофиллом и проводящими пучками [9], а также участвуют в увеличении света внутри мезофилла теневых листьев [11].

Хлорофиллоносные клетки (*arm cells*) плоские, с многочисленными узкими и длинными складками и выростами, ориентированными перпендикулярно поверхности листа. Они расположены немногими рядами параллельно обеим эпидермам и относятся к

типичным чертам бамбузоидного типа листовой анатомии [12; 16; 17]. При этом разные виды бамбуков различаются по числу слоев ассимиляционных клеток у верхней и нижней поверхности листа, по степени выраженности у них складок [8; 18; 19].

Для фестукоидных злаков нами предложена система расположения клеток мезофилла в пространстве листа и упорядочена классификация клеток хлоренхимы [3]. Задачей данного исследования было выявить, возможно ли использование данной схемы для бамбузоидного типа анатомической структуры листьев.

Материалы и методы. Клеточная организация ассимиляционной ткани листьев бамбузоидного типа структуры рассмотрена на примере двух видов древесных бамбуков – *Phyllostachis bambusoides* Siebold et Zucc. и *Pseudosasa japonica* (Sieb. et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai, отобранных в оранжерее Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Исследовали листья вегетативных побегов. Анатомические срезы производились сбоку от главной жилки в средней части листовых пластинок. Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах [15], а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев [1]. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм) [4].

Результаты и их обсуждение. Ранее нами было показано, что ассимиляционная ткань листьев злаков фестукоидного типа представлена простыми (вытянутой или округлой формы, иногда со слабой извилистостью) и сложными (с хорошо выраженными выростами и складками) клетками [2; 3]. При этом выявлены три группы клеток хлоренхимы, которые, располагаясь своими наибольшими поверхностями во взаимно перпендикулярных направлениях, создают структурную основу мезофилла. Две группы представлены преимущественно ячеистыми клетками, расположенными вдоль листа. Первая группа ячеистых клеток ориентирована своими секциями перпендикулярно листовой поверхности и соответствует палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы располагаются параллельно абаксиальной эпидерме и ближе к губчатой паренхиме двудольных растений. У видов злаков, хлоренхима листьев которых состоит в подавляющем большинстве из простых клеток, первая группа клеток представлена в основном более или менее выраженными палисадными, а вторая – достаточно крупными округлыми или губчатыми клетками. Третью группу клеток мы назвали срединными; они отличаются наибольшей площадью проекций и весьма разнообразными формами на поперечных срезах, а на тангентальных сечениях листа выглядят как более или менее широкие овалы или имеют форму вытянутого прямоугольника.

Рассмотрим анатомическое строение листьев *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica*. У обоих видов плоские, тонкие и жесткие листовые пластинки с крупными устьицами на абаксиальной эпидерме, при этом они немного толще у *Phyllostachis bambusoides* по сравнению со *Pseudosasa japonica* (табл. 1). На абаксиальной эпидерме достаточно четко выделяются моторные клетки, их высота у *Phyllostachis bambusoides* составляет 40–55 мкм, у *Pseudosasa japonica* – 30–40 мкм.

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок бамбузоидного типа

Вид	Толщина, мкм				листа в области проводящих пучков
	эпидермы		наружной стенки эпидермы		
	адаксиальной	абаксиальной	адаксиальной	абаксиальной	
<i>Phyllostachis bambusoides</i>	18,7 ± 0,70	15,0 ± 0,48	6,5 ± 0,27	5,3 ± 0,28	104,9 ± 1,59
<i>Pseudosasa japonica</i>	15,4 ± 0,38	11,2 ± 0,40	3,5 ± 0,20	3,5 ± 0,25	81,2 ± 2,25

Размеры клеток мезофилла первого ряда у адаксиальной (I) и абаксиальной (II) эпидермы в листовых пластинках древесных бамбуков

Расположение клеток	Размеры, мкм			
	Длина	Ширина	Толщина клеток	
			плоских	утолщенных
<i>Phyllostachis bambusoides</i>				
I (между проводящим пучком и моторными клетками)	22,4 ± 1,35	23,0 ± 1,62	9,2 ± 0,30	13,0 ± 0,70
I (под моторными клетками)	25,1 ± 1,42	22,2 ± 0,78	11,7 ± 0,91	18,7 ± 1,85
II	24,9 ± 1,44	19,0 ± 0,88	13,2 ± 0,92	19,7 ± 1,38
<i>Pseudosasa japonica</i>				
I (между проводящим пучком и моторными клетками)	15,5 ± 1,03	17,7 ± 0,93	8,3 ± 0,53	15,2 ± 0,40
I (под моторными клетками)	20,0 ± 0,92	15,4 ± 1,34	7,5 ± 0,35	14,9 ± 1,05
II	15,9 ± 0,37	13,7 ± 0,65	9,7 ± 0,82	14,3 ± 0,93

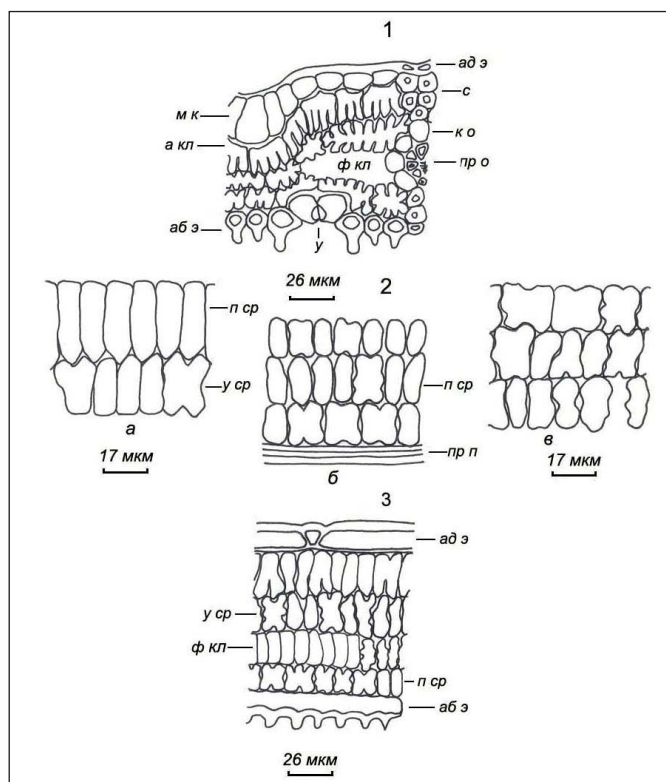
Примечание. Длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на тангентальных срезах.

Клетки хлорофиллоносной паренхимы плотно сомкнуты, расположены преимущественно тремя параллельными рядами и отличаются сильной рассеченностью стенок на поперечных срезах (рис. 1–2, табл. 2). Ассимиляционным клеткам первого ряда у адаксиальной эпидермы свойственна характерная «рукообразная» форма (*arm cells*), состоящая в основном из 3–5 узких выростов шириной 5,0–9,2 мкм у *Phyllostachis bambusoides* и 3,3–6,7 мкм у *Pseudosasa japonica*. Более вытянутые клетки второго ряда имеют дольчатые, дольчато-лопастные и лопастные очертания; иногда из-за довольно строгой периодичности выростов и складок они приобретают ячеистую форму. У нижней листовой поверхности часто встречаются более округлые клетки с многочисленными отростками разной степенью выраженности, иногда здесь можно наблюдать «рукообразные» клетки, но с укороченными выростами, обращенными внутрь листа.

Рис. 1. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок *Phyllostachis bambusoides*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы в верхней части первого ряда «рукообразных» клеток (*arm cells*), б – в средней части листа, в – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками в области «веретеновидных» клеток (*fusoid cells*).

ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; пр п – проводящий пучок; с – склеренхима; м к – моторные клетки, к о – клетки паренхимной обкладки, у – устье; а кл – «рукообразные» клетки (*arm cells*); ф кл – «веретеновидные», или «фузоидные», клетки (*fusoid cells*); п ср – плоские срединные клетки; у ср – утолщенные срединные клетки.



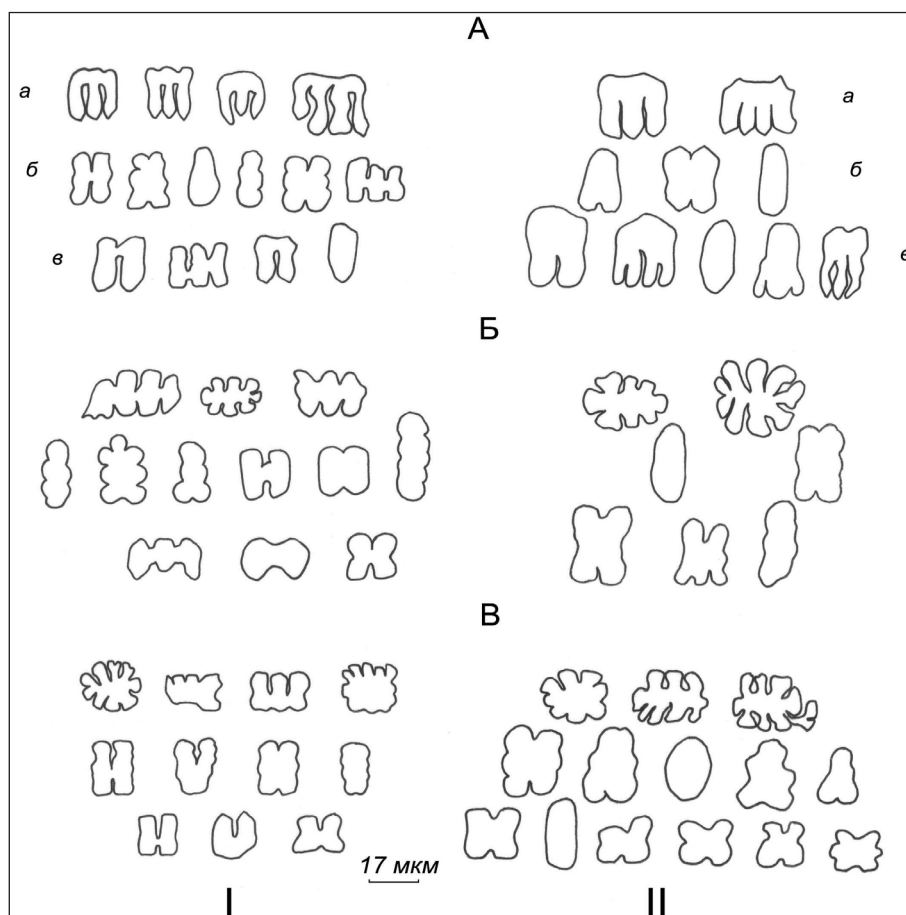


Рис. 2. Форма проекций клеток мезофилла в листовых пластинках *Pseudosasa japonica* (I) и *Phyllostachis bambusoides* (II)

Ассимиляционные клетки: А – первого ряда от адаксиальной эпидермы; Б – второго ряда от адаксиальной эпидермы; В – первого ряда от абаксиальной эпидермы. Срез: а – поперечный; б – парадермальный; в – продольный боковой

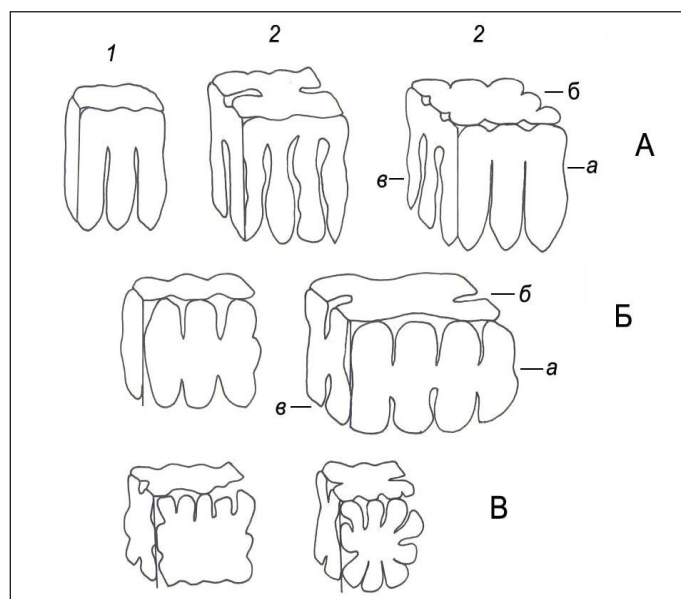


Рис. 3. Основные проекции плоских (1) и утолщенных (2) срединных клеток в листовых пластинках *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica*

Обозначения см. на рис. 2

На продольных срезах листьев эти клетки имеют овальную или палочкообразную форму. Но наряду с такими проекциями встречаются широкие и более сложные конфигурации с волнистостью и развитыми складками стенок, нередко принимающие ячеистые очертания, у которых можно различить 2–4 и, возможно, больше секций. Основные схемы трехмерного строения клеток мезофилла *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica* представлены на рис. 3. Отметим, что ассимиляционные клетки с более сложной пространственной конфигурацией чаще встречались у второго вида по сравнению с первым.

Согласно предложенной схеме организации мезофилла листовых пластинок для фестукоидных злаков, столь разнообразные по своим очертаниям на поперечных срезах хлоренхимные клетки бамбуков мы относим к срединным, которые, в свою очередь, можно разделить на плоские и утолщенные, последние отличаются сложными проекциями не только на поперечных, но и продольных сечениях листьев.

В целом, мезофилл листовых пластинок *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica* представлен исключительно срединными клетками, часто имеющими усложненную форму, плотно упакованными и очень разнообразными по конфигурации на поперечных срезах. К адаксиальной эпидерме примыкают их узкие и длинные проекции, а к абаксиальной – еще и тонкие, многочисленные выросты, что в целом характеризует ксероморфный облик ассимиляционной ткани исследованных видов бамбуков. Отметим, что утолщенные срединные клетки, но менее разветвленные, наблюдались нами также в листовых пластинках *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, *Calamagrostis salina* Tzvelev и *Elytrigia repens* (L.) Nevski что свидетельствует об общих принципах структурной организации мезофилла листьев злаков.

Таким образом, при изучении структуры ассимиляционной ткани листьев бамбукоидного типа можно использовать основные подходы, предложенные для фестукоидных злаков.

Автор благодарен руководителю Группы тропических и интерьерных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН Ю. В. Овчинникову за предоставленную возможность отбора листьев бамбуков в оранжерее.

Список литературы

1. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 591 с.
2. Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 997–1011.
3. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 8. С. 1204–1215.
4. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
5. Bassham J. A., Calvin M. The path of carbon in photosynthesis. N.Y., 1957. 104 p.
6. Brandis D. Remarks on the structure of bamboo leaves // Transactions of the Linnean Society of London. 1907. Ser. 2 (Botany). Vol. 7. P. 69–92.
7. Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. 1958. Vol. 119. N. 3. P. 170–178.
8. Calderon C. E., Soderstrom T. R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra*. – Smithsonian Contributions to Botany. 1973. N. 11. 55 p.
9. Fisher D. B. An unusual layer of cells in the mesophyll of the soybean leaf // Bot. Gaz. 1967. Vol. 128. N. 3–4. P. 215–218.
10. Haberlandt G. Physiological plant anatomy. London, 1928. 777 p.
11. March R. H., Clark L. G. Fusoid cells in bamboos and basal grasses (*Poaceae*): source of enhanced enlightenment? // Conference Abstracts «Plants and People». Albuquerque, New Mexico, 2001. Systematics Section. P. 125.
12. Metcalfe C. R. Some thoughts on the structure of bamboo leaves // Botanical Magazine. 1956. Vol. 69. P. 391–400.
13. Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford, 1960. 731 p.

14. Page V. W. Leaf anatomy of *Streptochoaeta* and the relation of this genus to the bamboos // Bull. Torr. Bot. Club. 1947. Vol. 74. N. 3. P. 232–239.
15. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N. 2. P. 186–194.
16. Renvoize S.A. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboos allies // Kew Bull. 1985. Vol. 40. N. 3. P. 509–535.
17. Soderstrom T. R., Ellis R. P. The position of bamboo genera and allies in system of grass classification // Grass Systematics and Evolution Smithsonian Institution Press. Washington, 1987. P. 225–238.
18. Soderstrom T. R., Ellis R. P., Judziewicz E. J. The *Phareae* and *Streptogyneae* (*Poaceae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. Smithsonian Cont. Bot. 1987. N. 65. 27 p.
19. Vieira R. C., Gomes D. M. S., Sarahyba L. S., Arruda R. C. O. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species // Braz. J. Biol. 2002. Vol.62, № 4b. P. 907–922.

УДК 599
ББК 28.693.36

*В. Е. Кирилюк,
Е. Ю. Звычайная*

Поведение матери и детеныша монгольского дзерена (*Procapra gutturosa*)

Статья посвящена исследованию социального, материнского и детского поведения и активности дзерена (*Procapra gutturosa* Pall., 1977) в различных по численности группировках. Исследования показывают, что роды происходят, как правило, в период между 10 июня и 15 июля, но их сроки изменяются от года к году. Самки уединяются за один-три дня до родов и еще от двух дней до двух-трех недель живут вне связи с другими особями стада, выкармливая детенышей. Показан стремительный рост развития детенышей дзерена, а также описаны черты социальной дифференциации у разных полов.

Ключевые слова: копытные, дзерен, поведение, активность, взаимоотношение матери и детеныша.

*V. E. Kirilyuk,
E. Yu. Zvichainaya*

Mother-Child Behavior of Mongolian Gazelle (*Procapra gutturosa*)

Maternal and infant behavior and activity of Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa*) in various in number groupings have been discussed in the article. Females seclude themselves for 1–3 days before confinement, and for another two-three weeks live isolated from the rest of the herd protecting and feeding the baby gazelle. Decrease of gregariousness caused by these factors is of higher amplitude and shorter duration in large groupings, and of lower amplitude but longer duration in small groupings. Isolation period for young lasts for 2–3 days, then fast socialization of a young begins. From the age of 7–8 days the young have a rest nearby the females and other members of the group, and in large groups they move together with the herd over long distances. From the age of 4 months and half, and sometimes at the age of a year, they stop to follow the females, opposite sexes display signs of social differentiation.

Key words: ungulates, Mongolian gazelle, behavior, activity, mother-child relationship.

Период родов – один из важнейших этапов в жизни животных. Знание особенностей поведения самок в период отела, а также развития социального поведения у детенышей высокостадных копытных, к каким относится монгольский дзерен (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777), имеет большое теоретическое и практическое значение.