УДК 582.4/.9–18
ББК Е 5

***Галина Кимовна Зверева***
*доктор биологических наук, профессор, старший научный сотрудник,*
*Новосибирский государственный педагогический университет,*
*Институт естественных, социальных и экономических наук*
*(Новосибирск, Россия), e-mail: labsp@ngs.ru*

## Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Ginkgo biloba* L.

Изучена пространственная организация ассимиляционной ткани листовых пластинок *Ginkgo biloba* L. Выявлены признаки дифференциации хлоренхимы на клетки паренхимной обкладки и клетки мезофилла. Клетки первой группы вытянуты вдоль жилок и в несколько слоёв окружают эндодерму. Оболочки этих клеток прямые или с небольшой волнистостью. Клетки второй группы располагаются между проводящими пучками и отличаются сложными конфигурациями. Своими наибольшими проекциями с разнообразными широкими выростами и складками они ориентированы к эпидермам. Но одновременно у них наблюдается проявление складчатости и в вертикальном направлении, что особенно характерно для верхних слоёв хлоренхимы. Подобное строение позволяет сочетать черты палисадных и губчатых клеток.

***Ключевые слова:*** *Ginkgo biloba* L., *Ginkgoaceae*, листья, анатомическое изучение, хлоренхима, мезофилл, пространственная организация хлоренхимы.

***Galina Kimovna Zvereva,***
*Doctor of Biology, Professor, Senior Researcher,*
*Novosibirsk State Pedagogical University,*
*Department of Botany and Ecology,*
*Institute of Natural, Social and Economic Sciences*
*(Novosibirsk, Russia), e-mail: labsp@ngs.ru*

## Anatomic Structure of Assimilative Tissue of *Ginkgo biloba* L. Leaf Blades

Spatial organization of the assimilatory tissue of *Ginkgo biloba* L. leaf blades was studied. Differentiation signs of chlorenchyma on parenchyma sheath cells and mesophyll cells are revealed. The cells of the first group are extended along veins and surround endodermis in several layers. Their cellular walls are straight or with a small sinuosity. The cells of the second group are located between vascular bundles and differentiate by complicated configurations. With various wide protuberances and folds they are focused by the largest projections to epidermises. At the same time they display folding in a vertical direction that is especially characteristic for the upper layers of the chlorenchyma. The similar structure allows combining features of palisade and spongy cells.

***Keywords:*** *Ginkgo biloba* L., *Ginkgoaceae*, leaves, anatomic study, chlorenchyma, mesophyll, spatial organization of chlorenchyma.

*Ginkgo biloba* L. (гинкго двулопастный) является единственным представителем сем. *Ginkgoaceae* Engl. и относится к примитивным голосеменным двудомным растениям. Считается, что этот вид сохранился до нашего времени с триасового периода мезозойской эры [7].

У *G. biloba* листья крупные, веероводные, на длинных черешках, многократно пронизаны дихотомирующими жилками и на верхушке часто рассечены на две лопасти. Они расположены по спирали на удлиненных побегах и пучками – на укороченных. Анатомическое строение листьев гинкго изучено в работах многих исследователей [5; 8; 10 и др.], при этом характеристика ассимиляционной ткани несколько различается. Так, в листовых пластинках выделяют палисадную паренхиму, представленную одним, реже

*© Г. К. Зверева, 2013*

двумя, рядами коротких, более или менее плотно сложенных клеток, и губчатую ткань, состоящую из 3–4 слоёв [5]. В хлоренхиме листьев *G. biloba* отмечают также наличие одного палисадного слоя из относительно коротких лопастных или мелкодольчатых клеток и располагающуюся под ним губчатую паренхиму из рыхло сложенных клеток неправильной формы [8; 11]. Мезофилл описывают как гомогенный, представленный беспорядочно расположенными однотипными паренхимными клетками почти всегда округлой, овальной или изодиаметрической формы [1; 9].

Нашей задачей было более подробное изучение пространственной организации фотосинтетической паренхимы листовых пластинок *G. biloba.*

***Материалы и методы.*** Изучено анатомическое строение листовых пластинок укороченных побегов многолетних особей *G. biloba*, произрастающих в оранжерее Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

Анатомические срезы проводились в средней части листовых пластинок. Конфигурацию клеток рассматривали на мацерированных препаратах [12], а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев [2]. Продольные срезы осуществлялись параллельно поверхности листа (парадермальные срезы у адаксиальной и абаксиальной эпидерм) и через толщу листа параллельно проводящим пучкам. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм) [6]. Проекции клеток хлоренхимы описывали согласно предложенной нами ранее классификации формы ассимиляционных клеток для листьев злаков [3; 4].

***Результаты и их обсуждение.*** Ширина рассматриваемых листовых пластинок *G. biloba* варьировала от 8 до 11 см, их толщина в проводящих пучках в 1,3 раза больше, чем между жилками. Число слоёв хлорофиллоносной паренхимы колеблется от 5 до 7 (табл. 1).

*Таблица 1*

**Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок Ginkgo biloba**

| ***Толщина, мкм*** | | | | | ***Число слоев мезофилла*** |
|---|---|---|---|---|---|
| листа между проводящими пучками | эпидермы | | наружной стенки эпидермы | | |
| | адаксиальной | абаксиальной | адаксиальной | абаксиальной | |
| 170,0 ± 12,87 | 23,5 ± 0,67 | 25,1 ± 0,75 | 3,1 ± 0,16 | 2,7 ± 0,15 | 5–7 |

Эпидермальные клетки с обеих сторон листа немного вытянутой неправильной формы с редкой, но достаточно глубокой волнистостью стенок. Над и под проводящими пучками можно выделить несколько рядов более удлинённых клеток с небольшой извилистостью оболочек. Клетки адаксиальной и абаксиальной эпидермы на поперечных срезах довольно близки по толщине. Наружные стенки эпидермальных клеток слабо развиты, их утолщение составляет 10–13 % по отношению к высоте эпидермы. Устьица сильно погружённые и расположены только на нижней стороне листа.

Многочисленные проводящие пучки окружены однорядной лигнифицированной эндодермой. Ассимиляционная ткань располагается между жилками и протягивается в 2–3 слоя над и под многими из них. Склеренхима представлена слабо.

Поперечные срезы листьев гинкго двулопастного сложены из более или менее крупных удлинённых хлорофиллоносных клеток, которые можно разделить на две группы: клетки около проводящих пучков и клетки, расположенные между проводящими пучками (рис. 1).

Клетки хлоренхимы первой группы вытянуты вдоль проводящих пучков в несколько рядов, более чётко над и под жилками, и хорошо заметны на продольных срезах. Так, на парадермальных сечениях они довольно плотно примыкают друг к другу и приближаются

по форме к прямоугольникам или параллелограммам, иногда с чуть волнистыми стенками (рис. 2). На поперечных сечениях листовых пластинок они имеют небольшие проекции, преимущественно овальной формы.

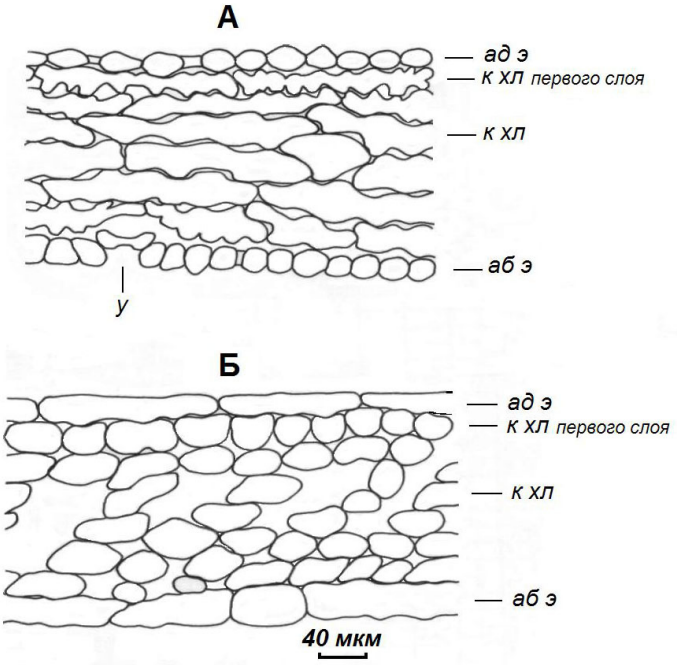


*Рис. 1.* Расположение клеток хлоренхимы между проводящими пучками в листовых пластинках *Ginkgo biloba*.
Срез: А – поперечный (через жилки); Б – продольный (вдоль жилок);
*ад э* – адаксиальная эпидерма; *аб э* – абаксиальная эпидерма; *к хл* – клетки хлоренхимы, *у* – устьице

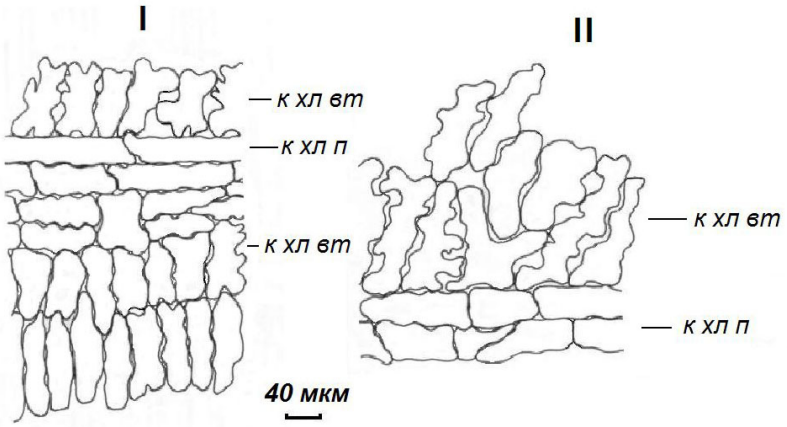


*Рис. 2.* Форма и расположение хлорофиллоносных клеток на парадермальных срезах листовых пластинок *Ginkgo biloba.*
Срез: I – у адаксиальной эпидермы, II – у абаксиальной эпидермы;
*к хл п* – клетки хлоренхимы первой группы (около проводящих пучков);
*к хл вт* – клетки хлоренхимы второй группы (между проводящими пучками)

Клетки мезофилла, заполняющие пространство между проводящими пучками, на поперечных срезах отличаются удлинёнными очертаниями, нередко с выраженными складками. Лопастные и губчато-лопастные проекции более часто встречаются в верхних слоях хлоренхимы. На срезах, выполненных вдоль жилок, эти клетки имеют небольшие

размеры и часто образуют ветвистые нити в глубине листа. Наиболее разнообразными контурами они проявляются на парадермальных сечениях. Так, у адаксиальной эпидермы ассимиляционные клетки имеют преимущественно удлинённую форму, но часто с многочисленными широкими складками и выростами. У абаксиальной эпидермы хлорофильные клетки менее плотны, их проекции отличаются более глубокими и разнообразными выемками. Подобные конфигурации клеток можно описать как губчатые.

Клетки хлоренхимы, сосредоточенные между жилками, отличаются более сложными очертаниями как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. В своём большинстве их проекции имеют удлинённые формы и ориентированы длинной осью перпендикулярно к клеткам, расположенным около проводящих пучков.

Об особенностях расположения ассимиляционных клеток около жилок и между ними свидетельствуют также их размеры в листовом пространстве (табл. 2). Во внутренних слоях мезофилла клетки более вытянуты в длину (табл. 3).

*Таблица 2*

**Размеры клеток мезофилла у эпидермы листовых пластинок *Ginkgo biloba*, мкм**

| ***Расположение клеток мезофилла*** | ***Клетки около проводящих пучков*** | | | ***Клетки между проводящими пучками*** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ***Длина*** | ***Ширина*** | ***Толщина*** | ***Длина*** | ***Ширина*** | ***Толщина*** |
| Первый ряд от адаксиальной эпидермы | 33,2 ± 1,05 | 19,6 ± 1,52 | 87,6 ± 4,63 | 88,6 ± 6,45 | 22,9 ± 1,07 | 34,8 ± 2,76 |
| Первый ряд от абаксиальной эпидермы | 31,1 ± 1,45 | 22,7 ± 2,72 | 88,8 ± 6,63 | 106,3 ± 10,86 | 19,4 ± 1,03 | 34,5 ± 2,60 |

*Примечание*: длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных.

*Таблица 3*

**Размеры клеток внутренних слоев мезофилла листовых пластинок *Ginkgo biloba*, мкм**

| ***Расположение клеток мезофилла от адаксиальной эпидермы*** | ***Клетки между проводящими пучками*** | | |
|---|---|---|---|
| | ***Длина*** | ***Ширина*** | ***Толщина*** |
| Второй ряд | 111,2 ± 9,44 | 19,7 ± 1,54 | 31,2 ± 2,45 |
| Третий ряд | 135,3 ± 11,27 | 24,4 ± 3,21 | 38,9 ± 2,40 |

*Примечание*: обозначения в табл. 2.

Таким образом, в хлорофиллоносной паренхиме листовых пластинок *G. biloba* выделяются две группы клеток. Одна группа расположена вдоль жилок и укутывает их в несколько слоёв, особенно со стороны верхней и нижней эпидермы. Нередко эти клетки отличаются слабой извилистостью стенок, но во многом они напоминают клетки паренхимных обкладок вокруг проводящих пучков, характерные, например, для листьев злаков. Ассимиляционные клетки между жилками имеют более сложные пространственные формы. Своими основными проекциями с разнообразными и многочисленными выростами и складками они ориентированы к эпидермам. Но одновременно для них также характерно проявление складчатости и в вертикальном направлении, что более часто и отчетливо наблюдается под адаксиальной эпидермой. Подобное строение клеток мезофилла позволяет сочетать черты светолюбия и теневыносливости.

В целом, в листовых пластинках *G. biloba* отмечаются признаки дифференциации хлоренхимы на клетки паренхимной обкладки и клетки мезофилла, в сложных пространственных формах последних проявляются черты палисадных и губчатых клеток.

## Список литературы

1. Анатомо-морфологическое исследование листьев гинкго двулопастного / Д. Г. Буланкин, А. И. Жирнова, В. А. Куркин, Л. В. Тарасенко, В. М. Рыжов// Медицинский альманах. 2011. № 6 (19) ноябрь. С. 249–252.

2. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 591 с.

3. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков *(Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 8. С. 1204–1215.

4. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.

5. Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 143 с.

6. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.

7. Самылина В. А. Класс гинкговые, или гинкгопсиды (*Ginkgoopsida*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 309–315.

8. Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2. М.: Мир, 1980. 558 с.

9. Ion S., George S. C. The anatomic study of the *Ginkgo biloba* L. leaf. // Zbornik Radova 44. Hrvatski i 4 Medunarodni Simpozij Agronoma (44th Croatian and 4th International Symposium on Agriculture). Opatija, Hrvatska, 2009. P. 803–807.

10. Leigh A. Structural and hydraulic correlates of heterophylly in *Ginkgo biloba* / A. Leigh, M. A. Zwieniecki, F. E Rockwell., C. K. Boyce, A. B. Nicotra, N. M. Holbrook // New Phytologist. 2011. T. 189. P. 459–470.

11. MC. Cargo J., Gattuso S., Gattuso M. Morphoanatomical and micrographic characters of *Ginkgo biloba* L. *(Ginkgoaceae)* leaf // Acta Farmaceutica Bonaerense. 2000. Vol. 19. №. 1. P. 35–39.

12. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. №. 2. P. 186–194.

## References

1. Anatomo-morfologicheskoe issledovanie list'ev ginkgo dvulopastnogo / D. G. Bulankin, A. I. Zhirnova, V. A. Kurkin, L. V. Tarasenko, V. M. Ryzhov// Medicinskij al'manah. 2011. № 6 (19) nojabr'. S. 249–252.

2. Grodzinskij A. M., Grodzinskij D. M. Kratkij spravochnik po fiziologii rastenij. Kiev: Naukova dumka, 1973. 591 s.

3. Zvereva G. K. Prostranstvennaja organizacija mezofilla listovyh plastinok festukoidnyh zlakov (Poaceae) i ejo jekologicheskoe znachenie // Bot. zhurn. 2009. T. 94. № 8. S. 1204–1215.

4. Zvereva G. K. Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae). Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011. 201 s.

5. Nesterovich N. D., Derjugina T. F., Luchkov A. I. Strukturnye osobennosti list'ev hvojnyh. Minsk: Nauka i tehnika, 1986. 143 s.

6. Pausheva Z. P. Praktikum po citologii rastenij. M.: Kolos, 1974. 288 s.

7. Samylina V. A. Klass ginkgovye, ili ginkgopsidy (Ginkgoopsida) // Zhizn' rastenij. M.: Prosveshhenie, 1978. T. 4. S. 309–315.

8. Jezau K. Anatomija semennyh rastenij. Kn. 2. M.: Mir, 1980. 558 s.

9. Ion S., George S. C. The anatomic study of the Ginkgo biloba L. leaf. // Zbornik Radova 44. Hrvatski i 4 Medunarodni Simpozij Agronoma (44th Croatian and 4th International Symposium on Agriculture). Opatija, Hrvatska, 2009. P. 803–807.

10. Leigh A. Structural and hydraulic correlates of heterophylly in Ginkgo biloba / A. Leigh, M. A. Zwieniecki, F. E Rockwell., C. K. Boyce, A. B. Nicotra, N. M. Holbrook // New Phytologist. 2011. T. 189. P. 459–470.

11. MC. Cargo J., Gattuso S., Gattuso M. Morphoanatomical and micrographic characters of Ginkgo biloba L. (Ginkgoaceae) leaf // Acta Farmaceutica Bonaerense. 2000. Vol. 19. №. 1. P. 35–39.

12. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. №. 2. P. 186–194.

***Статья поступила в редакцию 10.12.2012***