

ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ ДВУХ ЛЕСНЫХ ВИДОВ КЛЕНОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСВЕЩЕННОСТИ ВНУТРИ КРОНЫ

Наталья Ю. Волошина * и Н.А. Белявская

Аннотация. Охарактеризованы основные параметры структуры листьев двух представителей рода *Acer* L. Изучена зависимость структурных характеристик от уровня света внутри кроны. Выявлены межвидовые различия на клеточном уровне в приспособлении к условиям освещенности.

Ключевые слова: *Acer*, лист, структура, внутрикрановая освещенность, клетка, хлоропласт

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, Киев, 01004, Украина; * nabel2@yandex.ru

Введение

Род клен (*Acer* L.) является одним из древнейших родов и содержит, по разным оценкам, от 124 до 156 видов (van Gelderen *et al.*, 1994; de Jong, 2002). В умеренной зоне земного шара клены являются одними из наиболее ценных пород среди листопадных древесных растений. Их быстрый рост, высокие физико-химические показатели древесины и качественная ее текстура, медоносность цветков, обильное выделение сока весной, высокие фитонцидные свойства, благотворное влияние на почву, – все это ставит клены в один ряд с наиболее ценными видами древесных растений, используемых в хозяйственной деятельности человека (Кохно 1982).

Наше исследование посвящено изучению структуры листьев кленов из различных участков кроны, которые подвергаются воздействию отличающихся уровней освещенности в природных лесных условиях. Поскольку известно, что фотосинтез происходит в основном в хлоропластах клеток палисадной паренхимы листьев, мы провели сравнительный анализ структурных характеристик клеток этой ткани, сосредоточив особое внимание на хлоропластах из листьев растений двух видов рода кленов с разной теневыносливостью, взятых на верхушках кроны и в ее нижней части.

Материалы и методы исследований

Исследования выполнялись на протяжении 2007-2011 гг. в ходе полевых экспедиций на территории лесничества «Лесники» вблизи п.г.т. Конча-Заспа Киевской обл. Ткань для

электронно-микроскопического исследования вырезали из нижней медианной части второй левой лопасти между жилками клена остролистого (*A. platanoides* L.) и из середины левой половинки листовой пластинки клена татарского (*A. tataricum* L.). Ее фиксировали в 2,5% глутаральдегиде на фосфатном буфере (рН 7,2) при комнатной температуре в течение 4 часов после вакуумной инфильтрации в том же растворе и дофиксировали в 1% тетраоксиде осмия при 4°C в течение ночи, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и заливали в смесь смол эпон-аралдит. Тонкие срезы (20 нм) изготавливали на ультрамикротоме LKB-V (Швеция) и контрастировали ацетатом уранила и цитратом свинца.

Результаты и их обсуждение

Удлиненные клетки однорядной палисады листа *A. platanoides* свободно располагались в межклеточном пространстве, их нижние суженные концы контактировали с клетками губчатой паренхимы, которые имели округлую или удлиненную форму и их длинная ось часто была параллельной поверхности листа (Рис. 1 А, Б). Преимущественно в верхней части палисадных клеток листьев из верхушки кроны часто наблюдались относительно небольшие электронно-прозрачные зоны, которые занимали вакуоли, в листьях из нижней части кроны вакуоли не имели определенной локализации в клетке. Значительная часть клеток была занята хлоропластами, причем, невзирая на то, что их количество в верхних листьях было почти на треть больше, чем в нижних листьях, однако доля хлоропластов от общей площади клетки

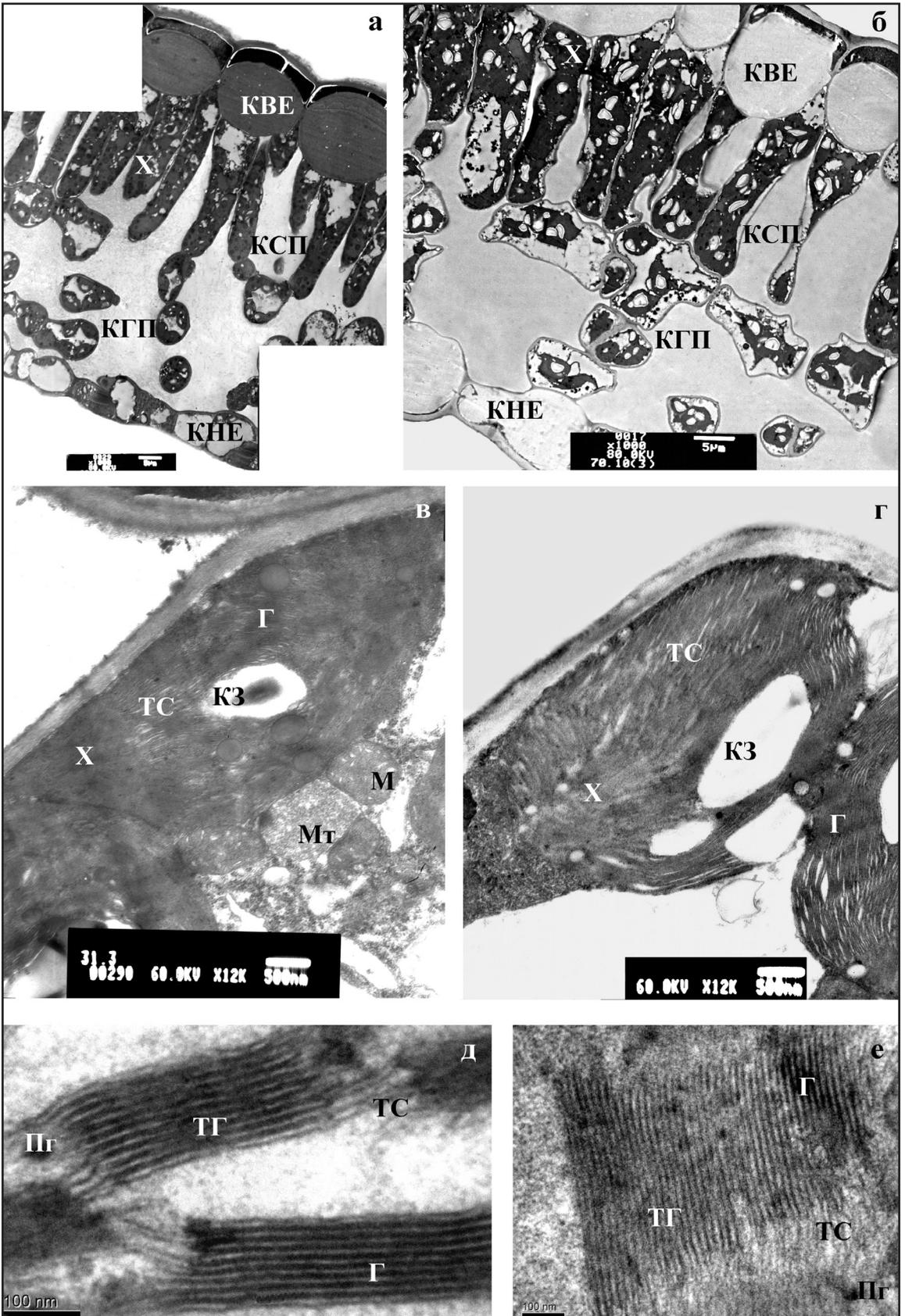


Табл. 1. Ультраструктурные показатели хлоропластов из верхних (ВЛ) и нижних (НЛ) листьев изученных кленов.**Table 1.** Ultrastructural indices of chloroplasts from upper (ВЛ) and lower (НЛ) leaves of studied maples.

Параметр	<i>A. platanoides</i>		<i>A. tataricum</i>	
	ВЛ	НЛ	ВЛ	НЛ
Длина, μm	4,58 \pm 0,20 а	4,76 \pm 0,22 аб	4,30 \pm 0,24 а	4,51 \pm 0,19 а
Ширина, μm	2,03 \pm 0,11 а	2,53 \pm 0,18 б	2,15 \pm 0,12 а	2,14 \pm 0,10 а
Площадь, μm^2	7,64 \pm 0,63 а	9,19 \pm 0,85 б	7,84 \pm 0,57 а	7,97 \pm 0,53 а
Объем, μm^3	13,40 \pm 1,25 а	18,56 \pm 1,28 б	12,35 \pm 1,14 а	13,25 \pm 1,25 а
Количество хлоропластов на срезе клетки	8,27 \pm 0,45 б	6,46 \pm 0,21 а	7,60 \pm 0,29 б	6,38 \pm 0,22 а
Часть площади, занятая хлоропластами, от общей площади клеток, %	67,71 \pm 2,40 в	74,82 \pm 1,45 г	61,57 \pm 2,27 б	42,81 \pm 2,78 а

Примечание: Разными буквами обозначено разницу с уровнем вероятности $P \leq 0,05$.

Note: Different letters sign the disparity with probability level $P \leq 0,05$.

была большей в нижних листьях, очевидно, за счет больших размеров этих пластид (Табл. 1).

В хлоропластах формировалось, как правило, несколько крахмальных зерен (Рис. 1 В, Г). Пластоглобулы в листьях обоих типов были мелкими (30-40 нм) и относительно немногочисленными. Этот феномен можно объяснить достаточно низким уровнем освещения крон *A. platanoides*, что существенно не влияло на мембранную систему хлоропластов, продукты катаболизма которой являются основными источниками для формирования пластоглобул (HORTENSTEINER 2006).

Гранальная система хлоропластов была представлена четко очерченными стопками гран, количество тилакоидов в которых достигало 10-13 в верхних листьях и 20-40 в нижних листьях, однако количество гран было большим в хлоропластах листьев верхушки кроны (Рис. 1 Д, Е).

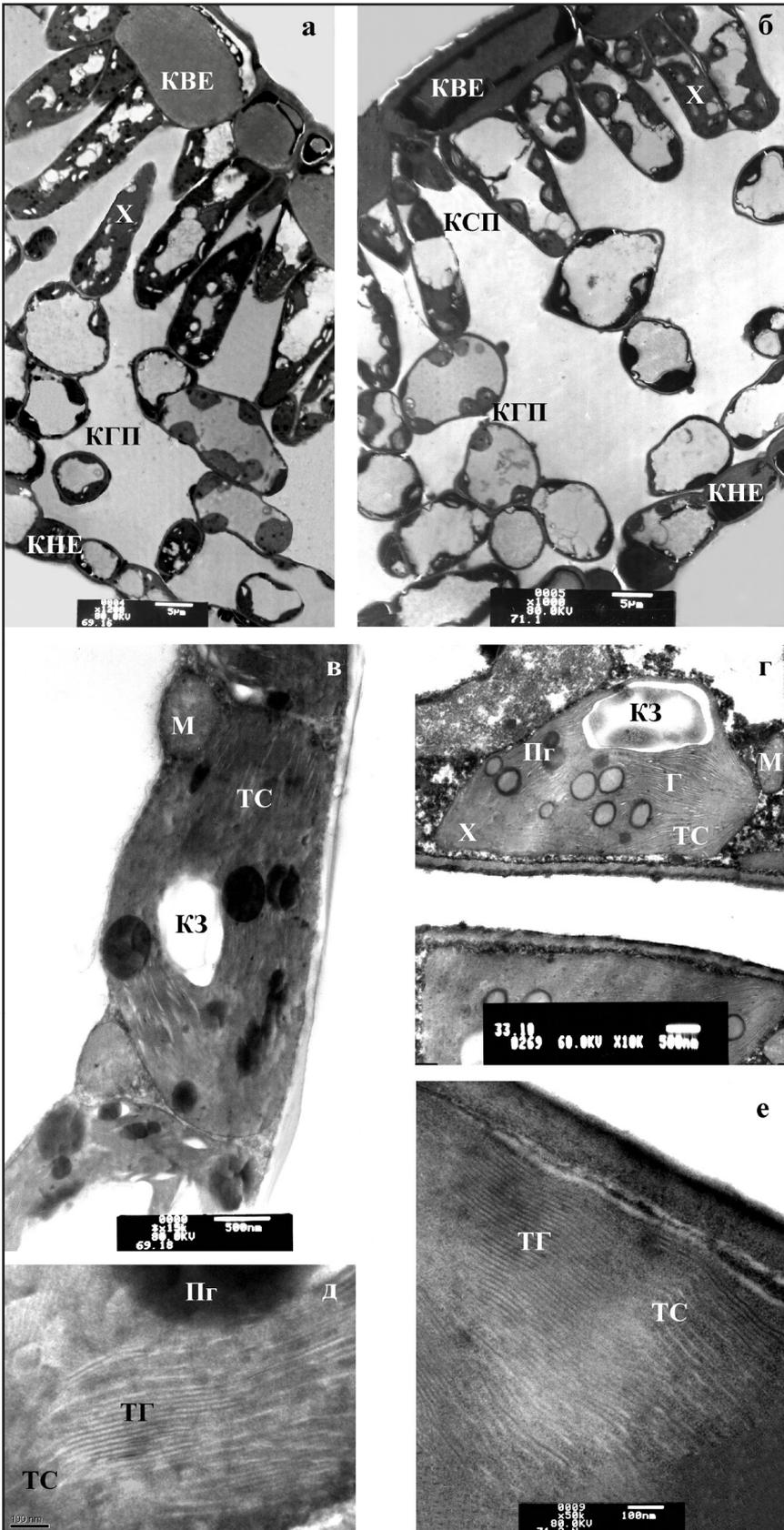
В листьях *A. tataricum* общая схема строения мезофилла почти не отличалась от таковой у *A. platanoides* (Рис. 2 А, Б). Колоновидная форма клеток с зауженным нижним концом была характерной для клеток столбчатой паренхимы, тогда как клетки губчатой паренхимы были полиморфными – округлыми, удлинненными или

многогранными. Палисадные клетки содержали вакуолярный компартмент значительного размера, особенно клетки нижних листьев, в которых одиночные хлоропласты встречались вдоль клеточных стенок, в отличие от клеток верхних листьев, где хлоропласты также кучно располагались и в середине клеток (Рис. 2 А, Б). Чуть больше половины объема клетки занимала популяция хлоропластов в клетках листьев верхушек, тогда как в нижних листьях этот параметр был почти на 20% меньше (Табл. 1). В строме встречались большие крахмальные зерна, количество которых мало отличалось, однако их размеры преобладали в нижних листьях кроны; большинство пластоглобул, количество которых было большим на верхушках крон, имели размеры 200-300 нм.

Граны хлоропластов из листьев верхушек кроны *A. tataricum* насчитывали в среднем 12-18 тилакоидов на стопку, тогда как в нижних листьях – 25-40 (Рис. 2 Д, Е). Следует отметить, что межгранальные тилакоиды стромы иногда имели локальные расширения в клетках только верхних листьев, что свидетельствует о перестройках в мембранах пластид под действием относительно высоких уровней освещения. Следует также отметить, что

◀ **Рис. 1.** Ультраструктура клеток и их фрагментов из верхних (а, в, д) и нижних (б, г, е) листьев деревьев *Acer platanoides*. Фрагмент поперечного среза листовой пластинки (а, б), хлоропласты (в, г), граны (д, е). Сокращения: Г – грана, КВЭ – клетка верхней эпидермы, КПГ – клетка губчатой паренхимы, КЗ – крахмальное зерно, КНЭ – клетка нижней эпидермы, КСП – клетка столбчатой паренхимы, Пг – пластоглобула, Тг – тилакоиды гран, ТС – тилакоиды стромы.

◀ **Fig. 1.** Ultrastructure of cells and their fragments from upper (a, v, d) and lower (b, g, e) leaves of *Acer platanoides*. Fragment of leaf cross-section (a, b), chloroplasts (v, g), granae (d, e). Abbreviations: Г – grana, КВЭ – cell of upper epidermis, КПГ – cell of spongy parenchyma, КЗ – starch grain, КНЭ – cell of lower epidermis, КСП – palisade cell, Пг – plastoglobule, Тг – grana thylakoids, ТС – stroma thylakoids.



хлоропласты обоих изученных видов клена были лишены такого компонента пластид, как периферический ретикулум, наличие которого связывают с усиленным обменом метаболитами (Wise & Harris 1984).

В результате проведенных морфометрических исследований электронно-микроскопических изображений хлоропластов было обнаружено, что их размеры в клетках столбчатого мезофилла *A. tataricum* из верхних и нижних листьев статистически не отличались (Табл. 1). У *A. platanoides* была отмечена достоверная разница по всем параметрам размеров хлоропластов (кроме длины), а также их увеличение в клетках столбчатого мезофилла листьев нижней части кроны по сравнению с листьями верхушек деревьев ($P \leq 0,05$).

Количество хлоропластов на срезе клетки столбчатого мезофилла у *A. platanoides* и *A. tataricum* было большим ($P \leq 0,05$) в листьях верхушек (Табл. 1). Что касается доли хлоропластов от общей площади среза клетки, то у *A. tataricum* эта часть была большей ($P \leq 0,05$) в клетках столбчатой паренхимы верхних листьев кроны, а у *A. platanoides* – нижней части кроны (Табл. 1).

Выводы

Таким образом, проведенные нами исследования структуры верхних и нижних листьев кроны у двух видов клена показали как сходство в реакциях на освещение (большее количество хлоропластов в клетках листьев верхушек), так и различия (размеры хлоропластов, их доля в клетке) между *A. platanoides* и *A. tataricum*. Высокая пластичность структурных показателей в пределах кроны у тенустойчивого вида *A. platanoides* может свидетельствовать о наличии у него более широких адаптационных возможностях, по сравнению с *A. tataricum*.

Цитируемые источники

- КОХНО Н.А. 1982. Клены Украины. Наук. думка, Киев.
 DE JONG P.C. 2002. Worldwide maple diversity (*Proceedings of the International Maple Symposium*): 2–11.
 HORTENSTEINER S. 2006. Chlorophyll degradation during senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57: 55–77.
 VAN GELDEREN D.M., DE JONG P.C., OTERDOOM H.J. 1994. Taxonomy and reproductive biology of maples. In: VAN GELDEREN D.M., DE JONG P.C., OTERDOOM H.J. *Maples of the world*: 69–104. Timber Press, Portland.
 WISE R.R. & HARRIS J.B. 1984. The three-dimensional structure of the *Cyphomandra betacea* chloroplast peripheral reticulum. *Protoplasma* 119: 222–225.

DEPENDENCE OF LEAF STRUCTURAL INDICES IN TWO FOREST MAPLE SPECIES FROM WITHIN-CROWN IRRADIANCE

NATALYA YU. VOLOSHINA * & N.A. BELYAVSKAYA

Abstract. The main leaf structural parameters of two genus *Acer* L. representatives (*A. platanoides* and *A. tataricum*) have been characterized. The responses of structural indices to within-crown light level have been studied. Inter-species differences have been revealed in irradiance adaptation at the cellular level.

Key words: *Acer*; leaf, structure, within-crown irradiance, cell, chloroplast

N.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, Tereshcenkovskaya Str., 2, Kiev, 01004, Ukraine; * nabel2@yandex.ru

◀ **Рис. 2.** Ультраструктура клеток и их фрагментов с верхних (а, в, д) и нижних (б, г, е) листьев деревьев *Acer tataricum*. Фрагмент поперечного среза листовой пластинки (а, б), хлоропласты (в, г), граны (д, е). Сокращения – см. Рис. 1.

◀ **Fig. 2.** Ultrastructure of cells and their fragments from upper (a, b, d) and lower (b, g, e) leaves of *Acer tataricum*. Fragment of leaf cross-section (a, б), chloroplasts (b, г), granae (д, е). Abbreviations – see Fig. 1.