

УДК 581.1(04)

ФОРМИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ЛИСТА ТЫКВЫ (*Cucurbita pepo* L.) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е.С. Роньжина

ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»,
Россия, 236022, г. Калининград, Советский проспект, 1
E-mail: ron-box@mail.ru

Изучено формирование структуры мезофилла и терминальной флоэмы листа тыквы. Сделан вывод о том, что структурно-функциональные изменения мезофилл-флоэмного комплекса, происходящие в онтогенезе листа, обеспечивают синтез ассимилятов и их поступление из мезофилла в транспортное русло, а в целом - реализацию донорной функции листа в системе целого растения.

Cucurbita pepo, развитие листа, структура мезофилла, структура терминальной флоэмы

ВВЕДЕНИЕ

Клеточный тканевый уровень листа, иначе называемый мезоструктурой фотосинтетического аппарата, является одним из регуляторных факторов фотосинтеза на морфогенетическом уровне. Он обеспечивает оптимизацию и адаптацию фотосинтетического аппарата при разных условиях произрастания растений [1]. Показана корреляция накопления биомассы с содержанием пластид и площадью листьев на растении [1], установлена связь показателей мезоструктуры листа с экологическими факторами [1] и продуктивностью растений [2].

В связи с проблемой регуляции донорно-акцепторных связей в растении в последнее время все большее внимание стали уделять другой ткани, функционирующей в листе – терминальной флоэме. К ней относят специализированный отдел флоэмы, находящийся в контакте с мезофиллом и обеспечивающий загрузку ассимилятов. В отличие от лабильного фотосинтеза, очень чувствительного к изменению эндогенных и экзогенных факторов, этот отдел флоэмы обеспечивает организменный гомеостата в отношении потока ассимилятов [3].

Однако анатомический уровень организации мезофилл-флоэмных связей практически не изучен. Еще меньше известно о взаимосвязи структурных показателей этих тканей в развивающемся листе.

Поэтому целью настоящей работы стала общая количественная оценка системы структурно-функциональных характеристик клеток мезофилла и терминальной флоэмы по мере формирования листа.

МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований выбрана тыква (*Cucurbita pepo* L., сорт Мозолевская столовая). Растения произрастали в факторостатных условиях фитотрона, как описано нами ранее [4].

Анализировали листья на разных стадиях развития: ювенильные (25% окончательного размера - S_{max}), растущие (50% S_{max}), зрелые, только что закончившие рост (100% S_{max}), стареющие листья со сниженным на 25% содержанием хлорофилла (рис. 1).

Динамику роста листа регистрировали по изменению площади листовой пластинки, которую определяли с помощью светочувствительной бумаги. Пло-

щадь проекции листа на бумаге измеряли на приборе “Videoplan” («Reichert», Австрия). В каждой временной точке анализировали по двадцать листьев.

Содержание пигментов определяли по Vernon [5] в трех сериях экспериментов, каждый из которых выполнен в трехкратной биологической повторности.

Анализ мезоструктуры листа проведен по методу [6] в нашей модификации [7] в трехкратной биологической повторности.

Объем крахмальных зерен определяли электронно-микроскопически. Препараты для электронной микроскопии готовили, как описано нами ранее [8]. На электронных микрофотографиях с помощью прибора “Videoplan” определяли длинную (L) и короткую (D) оси поперечного сечения хлоропласта и вычисляли его объем по формуле эллипсоида вращения. Для каждой биологической повторности опыта анализировали по десять хлоропластов.

Величину межклеточного пространства (мм^2 в 1 см^2 губчатого мезофилла поперечного сечения листа в тангентальном направлении) и толщину листовой пластинки определяли с помощью прибора “Videoplan” на фотографиях поперечных полутонких срезов, которые готовили, как описано нами ранее [9]. Эти показатели рассчитывали как среднее арифметическое из большого (50-100 в каждой биологической повторности) числа измерений.

Дополнительно для оценки толщины листовой пластинки определяли удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ) – сухую массу единицы площади поверхности листа. Воспроизведение опыта было пятикратным, каждое из них выполнено в десятикратной биологической повторности.

Анализ жилкования проведен на просветленных и окрашенных сафранином по [10] листьях. На полученных препаратах подсчитывали число порядков жилкования, число свободных окончаний в ареоле (минимальный участок листа, со всех сторон окруженный мелкими жилками) и с помощью прибора “Videoplan” измеряли площадь одной ареолы. Число ареол в листе рассчитывали как отношение площади листовой пластинки к площади ареолы. Биологическая повторность опыта – пятикратная, в каждой из них анализировали по 100 ареол.

Клеточный состав мелких жилок листа изучали с помощью световой и электронной микроскопии на полутонких и ультратонких поперечных срезах в пятикратной биологической повторности.

В табл. 1-3 представлены средние арифметические значения и доверительные интервалы при $P_{0,95}$, рассчитанные по стандартным отклонениям.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность роста и развития листа тыквы от достижения им 25% S_{max} до старения составляла около 33 сут (рис. 1). Площадь листовой пластинки нарастала по типичной сигмоидной кривой. Начальный период роста при переходе листа от 25 к 50% S_{max} продолжался 2-3 сут. Дальнейший рост - от 50% S_{max} до его окончания в зрелом листе - длился еще 9-10 сут. Лист оставался функционально активным еще около двух недель, после чего в нем начинался распад хлорофилла, свидетельствующий об интенсификации процессов старения. 25%-ное снижение содержания зеленых пигментов отмечено через 18 сут после окончания роста листа.

Лист тыквы имел типичное дорзовентральное строение, т.е. был дифференцирован на однослойную палисадную и многослойную губчатую паренхиму. Между ними располагался слой переходных клеток (рис. 2), которые при количественной характеристике мезофилла были условно отнесены к губчатым.

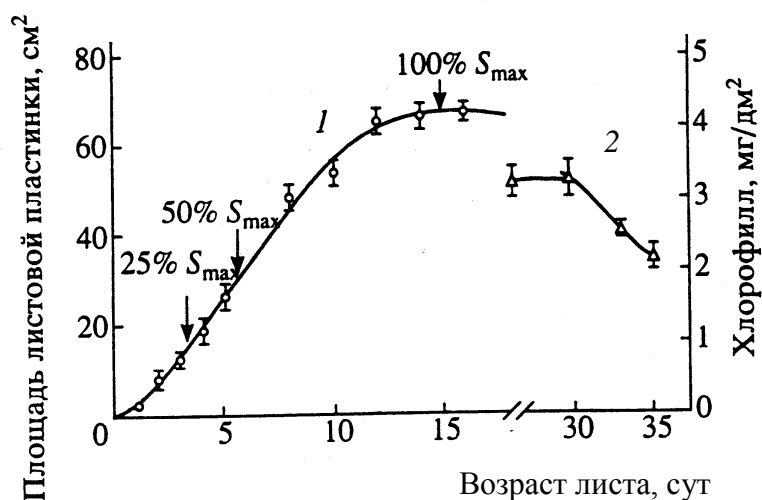


Рис. 1. Изменение площади листовой пластинки (1) и содержания хлорофилла $a+b$ (2) в онтогенезе листа тыквы.

Fig. 1. Changes in the leaf blade area (1) and the chlorophyll $a+b$ content (2) in the course of the pumpkin leaf development

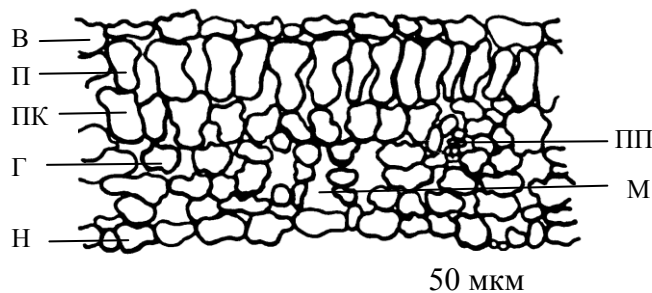


Рис. 2. Поперечный срез зрелого листа тыквы (рисунок со световой фотографии полутонкого среза): В – верхняя эпидерма; П – палисадный мезофилл; Г – губчатый мезофилл; ПК – переходные клетки; М – межклетник; Н – нижняя эпидерма; ПП – проводящий пучок

Fig. 2. Cross-sections of a mature pumpkin leaf (figure from the photo of semi-thin sections taken under light microscope): В – upper epidermis; П – palisade mesophyll; Г – spongy mesophyll; ПК – intermediate mesophyll cells; М – intercellular space; Н – lower epidermis; ПП – vein

При этом, как видно на поперечных срезах (рис. 2), губчатая ткань преобладала над палисадной. Это отражает более существенный вклад губчатой ткани в суммарный фотосинтез листа. Можно предположить, что существование в листе двух типов ассимиляционной ткани позволяет растениям лучше адаптироваться к условиям произрастания. Клетки палисадного мезофилла благодаря вытянутой форме и регулярному расположению должны лучше пропускать свет, чем нерегулярно расположенные клетки губки неправильной формы. В свою очередь, клетки губчатого мезофилла, по-видимому, лучше рассеивают свет вследствие

многократного преломления лучей на их поверхности. Поэтому они более приспособлены для поглощения диффузного света в условиях затенения. Кроме того, вследствие различной формы клетки палисадной и губчатой паренхимы листа должны различаться по отношению поверхности к объему. Этот показатель имеет большое значение для скорости газообмена листа. В целом, очевидно, что количество клеток в единице площади листа, их размер и форма определяют степень сопротивления мезофилла усвоению (диффузии) CO_2 .

По мере роста листа клетки мезофилла последовательно проходили разные этапы своего жизненного цикла (табл. 1). Так, в ювенильных листьях (25% S_{max}) еще продолжались клеточные деления, которые заканчивались в растущих (50% S_{max}) листьях. Количество клеток как палисадного, так и губчатого мезофилла при переходе от 25 к 50% S_{max} увеличивалось в 1,5 раза. При этом клеточные деления сопровождались некоторым ростом клеток, в результате чего их объем также увеличивался. Деление клеток губчатого мезофилла заканчивалось раньше, чем палисадного. После достижения листом 50% S_{max} количество клеток мезофилла больше не изменялось.

Однако существенно, почти в два раза, возрастал размер как палисадных, так и губчатых клеток. Таким образом, начальный этап роста листа (25→50% S_{max}) осуществлялся, главным образом, за счет деления клеток с их незначительным растяжением, более поздние этапы роста (50→100% S_{max}) – исключительно за счет увеличения размеров (растяжения) клеток без изменения их количества в листе. В стареющих листьях количество клеток и их размеры по сравнению со взрослыми не изменялись (табл. 1). Гауссово распределение клеток палисадного мезофилла листа по объему показано на рис. 3.

Рост клеток мезофилла растяжением способствовал формированию межклетников, что проявлялось в увеличении вдвое доли межклеточного пространства (табл. 1). При анализе трехмерной модели CO_2 -газообмена листа было выявлено, что существует оптимальное для диффузии газов соотношение между объемом и площадью поверхности, обращенной в межклеточные пространства [11]. Вероятно, что для каждого вида и условий произрастания особей существует оптимальное для газообмена листа соотношение между величиной свободной поверхности мезофилла и размерами его клеток. Несмотря на то, что сопротивление межклетников составляет очень небольшую часть от сопротивления мезофилла (4-14%, по данным [12]), в условиях сильного света и при высоком устьичном сопротивлении оно может вносить определенный вклад в интенсивность газообмена листа.

Благодаря росту клеток палисадного и губчатого мезофилла, сопровождающемуся развитием межклетников, толщина листовой пластинки закономерно увеличивалась в онтогенезе листа. Об этом свидетельствовали данные, полученные при прямом измерении этого показателя на полутонких срезах и результаты по определению УППЛ (табл. 1). Известно, что последняя величина не только указывает на структурные изменения мезофилла, но и тесно коррелирует с активностью фотосинтетического аппарата [13].

По мере развития ассимилирующей ткани листа происходило формирование и пластидного аппарата (табл. 1). Эти исследования были проведены на клетках палисадного мезофилла по ряду причин: поскольку количество хлоропластов в них составляло большую часть общего числа пластид в листе, в силу меньшей

Таблица 1. Изменение мезоструктуры листа тыквы в онтогенезе
 Table 1. Changes of mesophyll structure in pumpkin leaves during ontogenesis

Показатель	Фаза развития листа			
	ювенильный (25% S_{max})	растущий (50% S_{max})	зрелый (100% S_{max})	стареющий
Площадь листовой пластинки, см ²	15,0±0,3	29,6±1,5	60,4±1,6	64,8±1,0
Толщина листовой пластинки, мкм	94,3±8,7	101,7±4,7	118,0±4,0	119,4±6,4
УППЛ, г/дм ²	0,324±0,038	0,333±0,024	0,423±0,055	0,423±0,018
Размеры клетки палисадного мезофилла:				
ширина, мкм	10,5±0,2	9,5±0,3	15,0±0,4	15,1±2,3
высота, мкм	31,3±0,3	35,8±0,4	40,6±0,6	42,4±5,6
объем, тыс. мкм ³	0,5±0,2	0,5±0,1	1,3±0,2	1,5±0,4
Объем клетки губчатого мезофилла, тыс. мкм ³	0,3±0,1	0,4±0,1	0,7±0,2	0,8±0,2
Площадь межклетников в губчатом мезофилле, мм ² /см ²	8,5±1,1	11,1±0,9	16,0±2,0	17,2±3,3
Число клеток:				
палисадных, тыс./см ²	175±13	127±19	66±3	68±6
тыс./лист	2624±110	3760±340	3974±380	4400±190
губчатых, тыс./см ²	527±22	391±32	179±7	172±14
тыс./лист	7980±230	1152±749	10824±348	11166±500
палисадных+губчатых, тыс./см ²	702±26	518±37	245±7	240±16
тыс./лист	10534±260	15322±820	14798±210	15566±530
Число хлоропластов,*				
1/клетку	22,0±3,3	26,4±4,8	31,1±5,8	28,9±6,3
млн./см ²	4±1	4±1	2±1	2±0,4
млн./лист	58±3	100±5	120±18	128±20
Объем хлоропласта, мкм ³ *	10,1±1,0	20,4±1,7	28,4±1,8	25,1±2,0
Объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, мкм ³ *	90,9±4,7	79,5±3,6	170,4±9,8	200,7±9,5
Относительный объем хлоропластов в клетке, % *	11,1±1,0	25,6±0,7	16,7±2,8	12,5±2,4

* Представлены данные для клеток палисадного мезофилла.

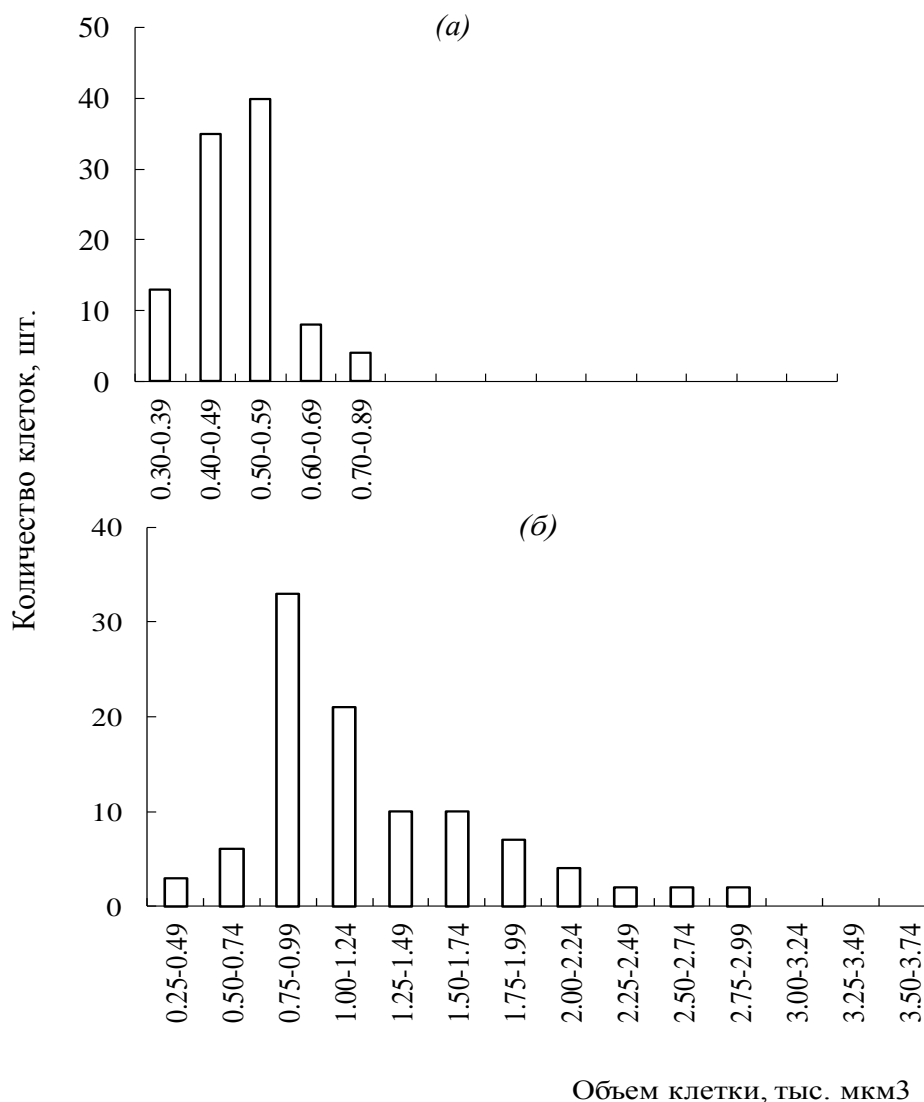


Рис. 3. Распределение клеток палисадного мезофилла листа тыквы по объему: (а) – ювенильный (25% S_{max}); (б) - зрелый (100% S_{max}) лист
 Fig. 3. The distribution of palisade mesophyll cells by volume in (a) juvenile (25% of S_{max}) and (б) mature (100% of S_{max}) pumpkin leaves

вариабельности числа пластид по сравнению с губчатыми и относительной простоты измерения объема палисадных клеток. В результате этих исследований была выявлена некоторая взаимосвязь между объемом клетки и числом хлоропластов в ней. Так, при переходе листа от 25→50→100% S_{max} число хлоропластов в клетке увеличивалось и в дальнейшем не изменялось. Гауссово распределение клеток палисадного мезофилла листа по числу хлоропластов в них показано на рис. 4.

Объем единичного хлоропласта в онтогенезе быстро возрастал в клетках ювенильного, растущего и зрелого листа, слегка уменьшаясь в стареющем. На стадии деления клеток (25→50% S_{max}) объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, несколько уменьшался. Во время растяжения клеток (50→100% S_{max}), напротив, этот показатель быстро увеличивался, по-видимому, за счет отстав-

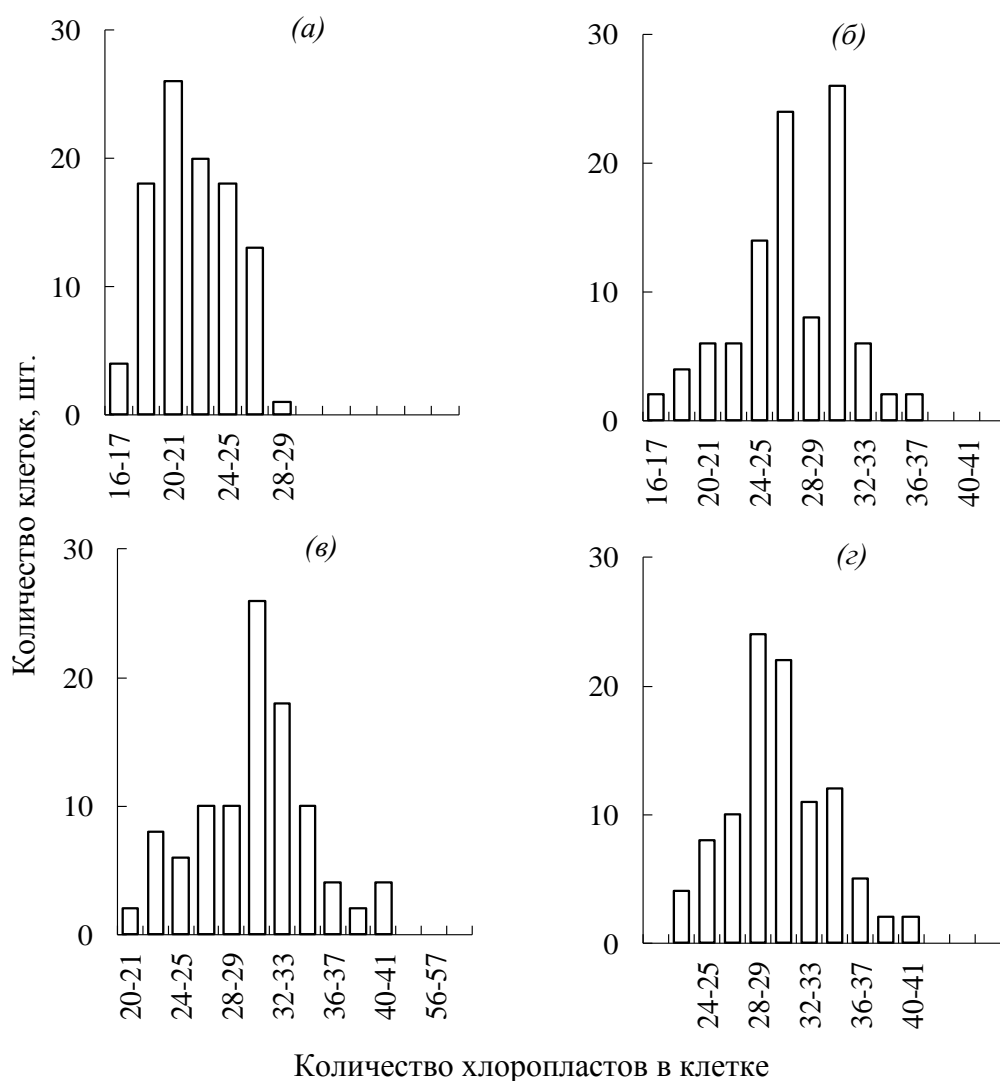


Рис. 4. Распределение клеток палисадного мезофилла листа тыквы по числу хлоропластов: (а) – ювенильный (25% S_{max}); (б) – растущий (50% S_{max}); (в) – зрелый (100% S_{max}); (г) – стареющий лист

Fig. 4. The distribution of palisade mesophyll cells by chloroplast number in (a) juvenile (25% of S_{max}); (b) expanding (50% of S_{max}); (v) mature (100% of S_{max}) and (z) senescent leaves

ния скорости репликации пластид от скорости роста клетки. Относительный объем всех хлоропластов в клетке сначала возрастал при переходе от ювенильных листьев к растущим, а затем уменьшался в зрелых и стареющих. Противоположная закономерность отмечена для объема клетки, соответствующего одному хлоропласту (табл. 1).

Явление, когда в период интенсивного роста листа скорость растяжения клеток опережает увеличение числа хлоропластов в них, является достаточно общим для двудольных растений [1]. Происходящее вследствие этого уменьшение пластидного материала в единице площади листа, как правило, не компенсируется

увеличением активности единичного хлоропласта. Это приводит к снижению фотосинтетической активности единицы площади листа. Полагают, что данное явление служит проявлением медленной регуляции фотосинтеза, поскольку оптимизирует распределение хлоропластов в пространстве по мере роста листа и определяет скорость фотосинтеза благодаря изменению оптических свойств листа [1].

Еще одним фактором, контролирующим фотосинтетическую активность клеток мезофилла, является скорость удаления (оттока) из хлоропластов метаболитов, которые могут играть роль эффекторов в метаболической регуляции фотосинтетического цикла [1]. В этой связи особое внимание привлекает онтогенетическая динамика формирования мезофилл-флоэмных коммуникаций в листе – параметра, важность которого отметил А.Л. Курсанов [14] и постоянно подчеркивает Ю.В. Гамалей [3].

Косвенно о способности этой системы экспортировать ассимиляты свидетельствовали данные по накоплению крахмала в хлоропластах клеток мезофилла (табл. 2). В иерархии фондов ассимилятов при несоответствии их синтеза, потребления и оттока А.Т. Мокроносов [1] отводит крахмалу весьма важную роль.

Таблица 2. Суммарный объем крахмальных зерен в хлоропластах губчатого мезофилла листьев тыквы разного возраста

Table 2. The volume of starch granule in chloroplast of pumpkin mesophyll cells

Фаза развития листа	Объем крахмальных зерен, мкм ³ /хлоропласт
Ювенильный (25% S_{max})	Следы
Растущий (50% S_{max})	$3,16 \pm 0,97$
Зрелый (100% S_{max})	$1,28 \pm 0,50$
Стареющий	$2,01 \pm 0,49$

В ювенильных листьях крахмал отсутствовал, по-видимому, вследствие слабого развития фотосинтетического аппарата, не способного обеспечить пластическими материалами интенсивные ростовые и метаболические процессы в молодом листе. Известно, что молодые листья (менее 30% S_{max}) являются акцепторами ассимилятов, экспортируя их из нижележащих взрослых листьев [1; 3; 14].

В растущих листьях, достигших $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$ окончательного размера (в наших опытах - 50% S_{max}), потребление веществ на ростовые и морфообразовательные процессы снижается, что в сочетании с достаточно развитым фотосинтетическим аппаратом [1] создает положительный баланс углерода и позволяет листу перейти к экспорту собственных продуктов фотосинтеза [15; 16]. Однако накопление значительного количества крахмала в листьях этого возраста свидетельствует о преобладании синтеза углеводов над их потреблением и экспортом. Причиной этого явления может быть неготовность транспортной системы листа к загрузке ассимилятов. Убедительно доказано, что формирование способных к загрузке структур начинается только с появлением способности листа к экспорту продуктов фотосинтеза. Этот процесс связан с образованием свободных терминалей и дифференциацией «загрузочных узлов» в виде комплексов клетка-спутница - ситовидный элемент, формирующихся в терминальной флоэме [3].

В наших опытах формирование проводящей системы листа происходило по мере развития мезофилла.

Жилкование у листьев тыквы было перистым (разновидность сетчатого, с одной главной жилкой) (рис. 5).

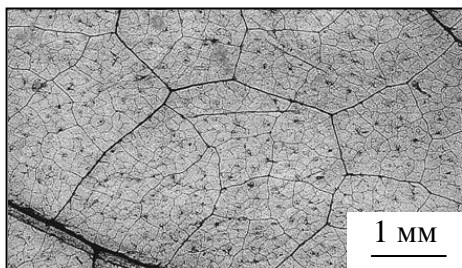


Рис. 5. Система жилкования зрелого листа тыквы. Наиболее крупные – жилки второго порядка

Fig. 5. Venation pattern of mature pumpkin leaf. The major ribs on a photograph represent the second order veins

Мелкими жилками (к которым принято относить жилки двух последних порядков ветвления [3]) были жилки пятого-шестого порядков. Ареолы были небольшими, средняя площадь одной ареолы в растущих листьях составляла $0,03 \text{ мм}^2$, в зрелых и стареющих – $0,10$. Свободные окончания внутри ареол практически отсутствовали. Лишь 13-15% ареол у растущих и около 25% у зрелых и стареющих листьев содержали по одному неветвящемуся окончанию (табл. 3).

Таблица 3. Характеристики жилкования листьев тыквы

Table 3. Characteristics of pumpkin leaf venation

Фаза развития листа	Площадь ареолы, мм^2	Число ареол в половине листа, тыс.	Число ареол без окончаний на 100 ареол	Число свободных окончаний на 100 ареол
Растущий (50% S_{max})	$0,03 \pm 0,01$	$30,0 \pm 2,0$	$87,1 \pm 5,1$	$12,9 \pm 5,0$
Зрелый (100% S_{max})	$0,10 \pm 0,01$	$31,3 \pm 2,0$	$78,1 \pm 6,5$	$24,8 \pm 6,9$
Стареющий	$0,10 \pm 0,02$	$30,4 \pm 1,7$	$75,2 \pm 6,1$	$24,8 \pm 6,3$

Структура сформировавшихся мелких жилок зрелого листа тыквы представлена на рис. 6.

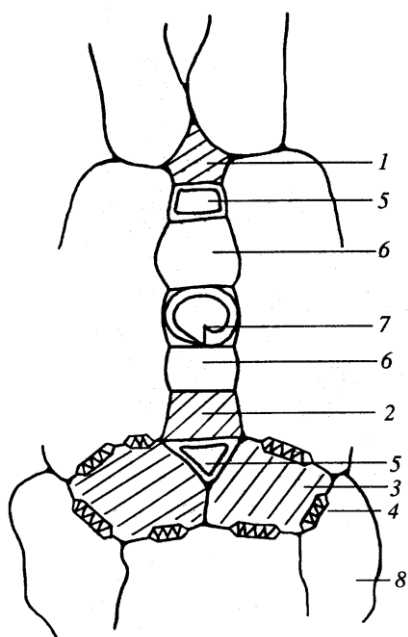


Рис. 6. Схема строения мелких жилок листа тыквы: 1 - паренхимный элемент флоэмы адаксиального полюса; 2 - паренхимный элемент флоэмы абаксиального полюса; 3 - промежуточная клетка; 4 - плазмодесменное поле; 5 - ситовидный элемент; 6 - паренхимный элемент ксилемы; 7 - трахеальный элемент; 8 - клетка мезофилла

Fig. 6. Schematic view of the structure of minor veins in pumpkin phloem: 1 - parenchymal phloem element of adaxial pole; 2 - parenchymal phloem element of abaxial pole; 3 - intermediary cell; 4 - plasmodesmal pit field; 5 - sieve-tube element; 6 - parenchymal element of xylem; 7 - tracheary element; 8 - mesophyll cell

На поперечных срезах листа имели симметричные биколлатеральные мелкие жилки с двумя флоэмными полюсами. В состав жилок листа входило несколько типов клеток: трахеальные и паренхимные элементы ксилемы, ситовидные и паренхимные элементы флоэмы. Последние подразделялись на собственно клетки флоэмной паренхимы и клетки-спутницы, участвующие в загрузке ассимилятов из мезофилла во флоэму и встречающиеся только в мелких жилках (рис. 6). Однако, как известно [3; 17], в жилках подобного типа адаксиальный полюс изолирован от мезофилла и потому не принимает участия в загрузке флоэмы. Загрузка идет на противоположном - абаксиальном - полюсе благодаря наличию в нем специализированных «загрузочных узлов» – симпластически связанных с мезофиллом комплексов *клетка-спутница - ситовидный элемент*. Поэтому именно этот участок терминальной флоэмы далее мы и подвергали электронно-микроскопическому контролю.

Клетки-спутницы абаксиального полюса были представлены промежуточными клетками. Их ультраструктура типична для открытой флоэмы: хорошо были выражены плазмодесменные поля (ПП) на границе с мезофиллом и ситовидными элементами; в общих с клетками мезофилла стенках каждой спутницы на срезе содержалось 4-6 ПП. Плазмодесмы в них ветвились в сторону спутницы (рис. 6, 7). Число плазмодесм на срезе в одном ПП со стороны спутницы составляло 11-13, что в 2-3 раза превышало их количество со стороны мезофилла (4-6).

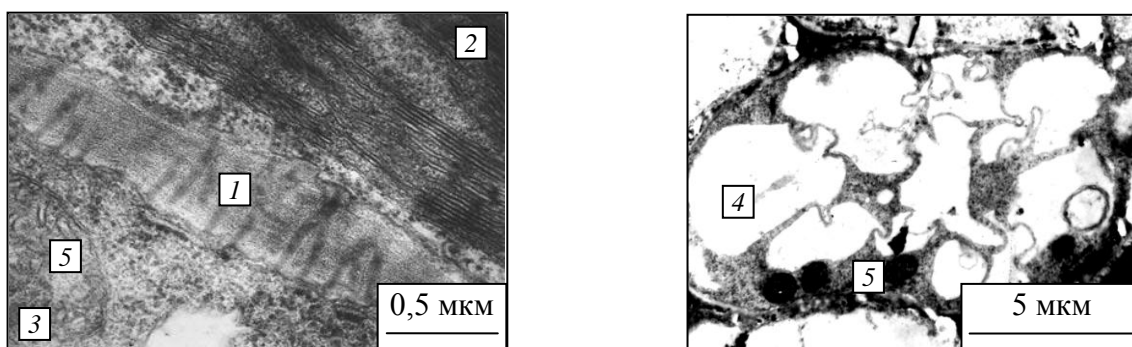


Рис. 7. Элементы ультраструктурной организации промежуточных клеток у зрелого листа тыквы: 1 – плазмодесменное поле; 2 – клетка мезофилла; 3 – промежуточная клетка; 4 - эндоплазматический ретикулум; 5 - митохондриальный ретикулум

Fig. 7. Elements of ultrastructural organization of the intermediary cell in mature pumpkin leaf: 1 - plasmodesmal pit field; 2 - mesophyll cell; 3 - intermediary cell; 4 – endoplasmatic reticulum; 5 - mitochondrial reticulum

Ранее Ю.В. Гамалей и М.В. Пахомова, изучив ультраструктуру клеток-спутниц терминальной флоэмы на серийных срезах [3], убедительно показали, что от ПП, соединяющих промежуточную и мезофилльную клетки, по направлению к ПП, общим у промежуточной и ситовидной клеток, тянутся каналы гладкого эндоплазматического ретикулума (ЭР). Эти же авторы показали [3], что хондриом в промежуточных клетках представлен митохондриальным ретикулумом (МР), т.е. ветвящейся гигантской митохондрией, переплетающейся с ЭР.

На полученных нами ультратонких поперечных срезах (рис. 7) ЭР промежуточных клеток был представлен поперечными сечениями в виде множества разбросанных по клетке мелких вакуолей. Площадь поперечного сечения оргanelлы занимала около половины ($54,1 \pm 4,0\%$) площади сечения клетки. МР в поперечном сечении выглядел как совокупность округлых образований с внутренней структурой, типичной для митохондрий. На его долю приходилось $12,6 \pm 2,2\%$ от площади сечения клетки. В клетке имелись пластиды в виде лейкопластов.

Таким образом, по мере роста и развития листа формировались мезофилл-флоэмные коммуникации, схема которых представлена на рис. 8.

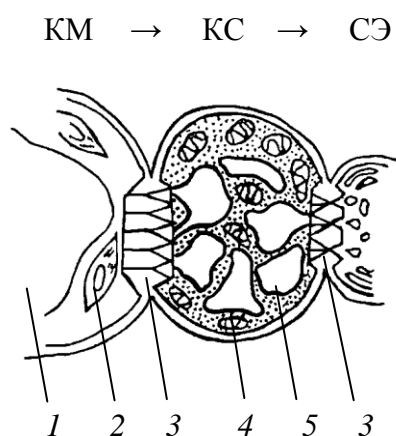


Рис. 8. Транспортные пути ассимилятов в системе мезофилл-флоэма в зрелом листе тыквы: КМ – клетка мезофилла; КС – клетка-спутница; СЭ – ситовидный элемент; 1 – вакуоль; 2 – хлоропласт; 3 – плазмодесменное поле; 4 – митохондриальный ретикулум; 5 – эндоплазматический ретикулум; стрелками показано направление движения ассимилятов

Fig. 8. Structural ways for assimilate transfer between mesophyll and terminal phloem in mature pumpkin leaves: КМ – mesophyll cell; КС – companion cell; СЭ – sieve element; 1 – vacuole; 2 – chloroplast; 3 – plasmodesmal pit field; 4 – mitochondrial reticulum; 5 – endoplasmic reticulum; arrows specify the direction of assimilate transfer

Формирование проводящей системы обеспечило возможность загрузки флоэмы и, значит, поступления ассимилятов в транспортное русло и последующего снабжения органическими веществами акцепторных органов и тканей. Достаточно развитые загрузочные комплексы в сочетании со снижением использования углеводов в только что закончивших рост зрелых листьях обуславливали возможность оттока ассимилятов из мезофилла, что, в свою очередь, отразилось на уменьшении размера крахмальных зерен (табл. 2).

В целом можно заключить, что структурно-функциональные изменения мезофилл-флоэмного комплекса, происходящие в онтогенезе листа, обеспечивают синтез ассимилятов и их поступление из мезофилла в транспортное русло, а, в целом – реализацию донорной функции листа в системе целого растения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Мокроносов, А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А.Т. Мокроносов. - М.: Наука, 1981. - 194 с.
2. Васильчук, Н.Е. Некоторые приемы и методы физиологического изучения сортов зерновых культур в полевых условиях / Н.Е. Васильчук [и др.]. – Саратов: НИИСХ Юго-Востока, 2000. – 55 с.
3. Гамалей, Ю.В. Флоэма листа / Ю.В. Гамалей. - Л.: Наука, 1990. - 144 с.
4. Роньжина, Е.С. Действие цитокининов на транспорт и распределение веществ в изолированных листьях. 1. Аттрагирующий и удерживающий эффекты у растений с различными типами терминальной флоэмы / Е.С. Роньжина, А.Т. Мокроносов, С.В. Соколова // Физиология растений. - 1994. - Т. 41. - № 5. - С. 707 - 717.

5. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по физиологии растений / В.Ф. Гавриленко, М.Е. Ладыгина, Л.М. Хандобина. - М.: Высшая школа, 1975. – 392 с.
6. Мокроносков, А.Т. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов / А.Т. Мокроносков, Р.А. Борзенкова // Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции. - 1978. - Т. 61, вып. 3. - С. 119 - 133.
7. Роньжина, Е.С. Регуляция цитокининами деления и растяжения клеток мезофилла в онтогенезе листа *Cucurbita pepo* L. / Е.С. Роньжина // Физиология растений. - 2003. - Т. 50. - № 5. - С. 722 - 732.
8. Роньжина, Е.С. Атрагирующий эффект цитокинина в изолированных листьях вызван не структурными перестройками флоэмы / Е.С. Роньжина // Физиология растений. – 2002. – Т. 49. – № 1. – С. 87 - 97.
9. Роньжина, Е.С. Структурные и функциональные перестройки мезофилла как возможная причина цитокинин-зависимого транспорта веществ в изолированных листьях / Е.С. Роньжина // Физиология растений. – 2004. – Т. 51. - № 3. – С. 373 - 382.
10. Гендельс, Т.В. Приготовление препаратов просветленных листьев для изучения их жилкования / Т.В. Гендельс // Ботанический журнал. - 1987. - Т. 72. - № 3. - С. 393 - 396.
11. Aalto, T. A Three-Dimensional model of CO₂ Transport in Airspaces and Mesophyll Cells of a Silver Birch Leaf / T. Aalto, E. Juurola // Plant, Cell and Environment. - 2002. – V. 25 – P. 1399-1409.
12. Иванова, Л.А. Изучение трехмерной организации клеток и тканей при анализе мезоструктуры фотосинтетического аппарата / Л.А. Иванова // Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология. - Калининград: Изд-во ФГОУ ВПО «КГТУ», 2009. - С. 191 - 220.
13. Чернядьев, И.И. Влияние препаратов с цитокининовой активностью на удельную плотность листа злаков / И.И. Чернядьев // Прикладная биохимия и микробиология. – 2002. – Т. 38. – № 6. – С. 689 - 697.
14. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов. - М.: Наука, 1976. - 646 с.
15. Turgeon, R. Leaf Development and Phloem Transport in *Cucurbita pepo*: Maturation of the Minor Veins / R. Turgeon, J.A. Webb // Planta. - 1976. - V. 129. - № 3. - P. 265 - 269.
16. Ho, L.C. Metabolism and Compartmentation of Imported Sugars in Sink Organs in Relation to Sink Strength / L.C. Ho // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. - 1988. - V. 39. - P. 355-378.
17. Schmitz K. Pathway of Assimilate Transfer between Mesophyll Cells and Minor Veins in Leaves of *Cucumis melo* L. / K. Schmitz, B. Cuypers, M. Moll // Planta. - 1987. - V. 171. - № 1. - P. 19 - 29.

THE ONTOGENY OF PUMPKIN (*Cucurbita pepo* L.) LEAF STRUCTURE

E.S. Ron'zhina

The mesophyll and minor vein structure of pumpkin leaves during their development was tested. It was concluded that connections between mesophyll and phloem cells during leaf growth and development provide assimilate synthesis phloem loading and, thus, source activity of leaves in plant sink-source system.

Cucurbita pepo, leaf development, mesophyll structure, minor vein structure