

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФГБОУ ВПО «НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Г.К. Зверева

**АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МЕЗОФИЛЛА
ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ
(*Poaceae*)**

НОВОСИБИРСК 2011

УДК 58
ББК 28
З – 433

Печатается по решению
Редакционно-издательского совета НГПУ

Рецензенты:

д-р биол. наук *Е.В. Байкова*;
д-р биол. наук, проф. *Ж.Ф. Пивоварова*

Зверева, Г.К.

З-433 Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*) / Г.К. Зверева. – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 201 с.

ISBN 978-5-85921-845-5

В монографии рассмотрено строение ассимиляционной ткани листьев злаков из пяти подсемейств: *Pooideae*, *Arundinoideae*, *Bambusoideae*, *Eragrostoideae* и *Panicoideae*. Предложено оценивать структуру мезофилла на основе создания трехмерных моделей, для построения которых использованы система срезов листовых пластинок и влагалищ в разных плоскостях и статистический анализ размеров проекций клеток. Усовершенствована классификация формы клеток хлорофиллоносной паренхимы и описаны основные типы мезофилла листьев злаков.

Издание рассчитано на ботаников, экологов, физиологов растений, специалистов в области луговодства, а также преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

Табл. 61, ил. 89, библиогр.: 181 назв.

**УДК 58
ББК 28.56**

ISBN 978-5-85921-845-5

© Зверева Г.К., 2011

© ФГБОУ ВПО «Новосибирский государственный педагогический университет», 2011

Содержание

Предисловие	4
1. АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ (литературный обзор).....	5
1.1. Общие сведения об анатомическом строении листьев.....	5
1.2. Строение ассимиляционной ткани.....	11
2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	17
3. ФОРМЫ ПРОЕКЦИЙ АССИМИЛЯЦИОННЫХ КЛЕТОК В ЛИСТЬЯХ ЗЛАКОВ.....	23
4. СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ.....	30
4.1. Пространственная организация и основные типы мезофилла.....	30
4.2. Экологические особенности строения мезофилла.....	45
4.2.1. Злаки увлажненных местообитаний.....	45
4.2.2. Дикорастущие злаки-мезофиты и ксеромезофиты.....	58
4.2.3. Хлебные злаки.....	77
4.2.4. Злаки засушливых и засоленных местообитаний.....	86
4.2.5. Внутривидовая лабильность структурных и функциональных показателей листьев у фестукоидных злаков.....	109
5. ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ АРУНДИНОИДНЫХ И БАМБУЗОИДНЫХ ЗЛАКОВ.....	116
6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ПАНИКОИДНЫХ И ХЛОРИДОИДНЫХ ЗЛАКОВ.....	126
7. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ВЛАГАЛИЩ ЗЛАКОВ.....	138
Заключение.....	164
Список литературы.....	169
Приложение.....	182

Предисловие

Современные знания по анатомии ассимиляционной ткани листьев злаков практически полностью базируются на изучении их поперечных срезов. Вместе с тем для хлорофиллоносной паренхимы характерно большое разнообразие клеточных форм, среди которых можно выделить простые и сложные. Конфигурация сложных клеток оказалась хорошим маркёром ориентации их поверхностей в листовом пространстве, что дало возможность построения трехмерных моделей клеточной организации фотосинтетической ткани листьев злаков.

Сравнительно-анатомический анализ пространственной структуры хлоренхимы листьев злаков позволил выделить и охарактеризовать основные типы их мезофилла, а также более полно оценить адаптационные возможности растений как при влиянии условий среды, так и воздействии селекционного процесса. Большой интерес в решении вопросов филогенеза может иметь выявление общих и отличительных признаков структурной организации хлоренхимы в пределах таксономических групп злаков.

В целом подобный аспект исследования углубляет наши знания о строении ассимиляционной ткани как структурной основы фотосинтеза и расширяет представления о хлорофиллоносной паренхиме у высших покрытосеменных однодольных и двудольных растений.

Автор признателен заместителю директора Горно-Алтайского НИИ сельского хозяйства СО Россельхозакадемии канд. биол. наук С.Я. Сыевой, заместителю директора Ботанического сада Марийского государственного технического университета канд. с.-х. наук С.М. Лазаревой, руководителю Группы тропических и интерьерных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН Ю.В. Овчинникову за предоставленную возможность отбора листьев злаков в природных местообитаниях и оранжерее. Хочется выразить большую благодарность заведующей лабораторией иммунитета и защиты растений Сибирского НИИ кормов СО Россельхозакадемии д-ру с.-х. наук Л.Ф. Ашмаринной и сотрудникам этой лаборатории – канд. с.-х. наук Н.М. Коняевой и канд. с.-х. наук И.М. Горобей за доброжелательное отношение и возможность использования оборудования для фотографирования срезов растений.

Монография посвящается моим родителям Лидии Ефимовне и Киму Савельевичу Антонкиным и сыну Сергею Владимировичу Звереву.

1. АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ (Литературный обзор)

1.1. Общие сведения об анатомическом строении листьев

Семейство Мятликовые (*Poaceae*) или Злаки (*Gramineae*) – одно из наиболее крупных, в нем насчитывается до 10 000 видов из 650 родов (Цвелев, 1982). Злаки достаточно равномерно распределены по всей Земле, они играют важную роль в сложении травянистых фитоценозов, многие из них являются ценными пищевыми, кормовыми и декоративными культурами. В Сибири произрастает около 500 видов и подвидов, объединяемых в 73 рода (Конспект флоры Сибири, 2005).

Злаки представлены однолетними или многолетними травами, реже полудревесными или древесными формами. Основные черты их морфологического и анатомического строения широко описаны в литературе (Metcalfе, 1960; Цвелев, 1976; Эзау, 1969; Проскудин и др., 1977 и др.).

Злакам свойственна мочковатая корневая система, образующаяся путем интенсивного формирования придаточных корней и недоразвития главного корня.

Стебли злаков, или соломины, обычно полые или выполненные рыхлой паренхимной тканью, для них характерен интеркалярный рост за счет вставочной меристемы в нижней части междоузлия. У большинства внетропических видов (р. *Avena*, *Hordeum*, *Secale*, *Triticum*, *Oryza* и др.) пучки проводящей ткани на поперечных срезах стебля расположены в два круга, а преимущественно у тропических (р. *Bambusa*, *Saccharum*, *Sorghum*, *Zea* и др.) они рассредоточены по всему срезу (рис. 1). Проводящие пучки состоят из первичных тканей и окружены склеренхимным влагалищем.

У видов с круговым расположением пучков под эпидермой имеется субэпидермальное кольцо склеренхимы, в которое погружены внешние более мелкие проводящие пучки и островки хлоренхимы.

Хлорофиллоносной паренхиме соответствуют участки эпидермы с устьицами, значительно лучше она развивается на свободных от влагалища участках стебля. Наряду с фотосинтетической функцией ассимиляционная ткань придает соломине свойство эластичности.

Сердцевина в междоузлиях у большинства злаков быстро разрушается, но у ряда видов (*Zea mays* L. и др.) она сохраняется и содержит диффузно распределенные сосуды.

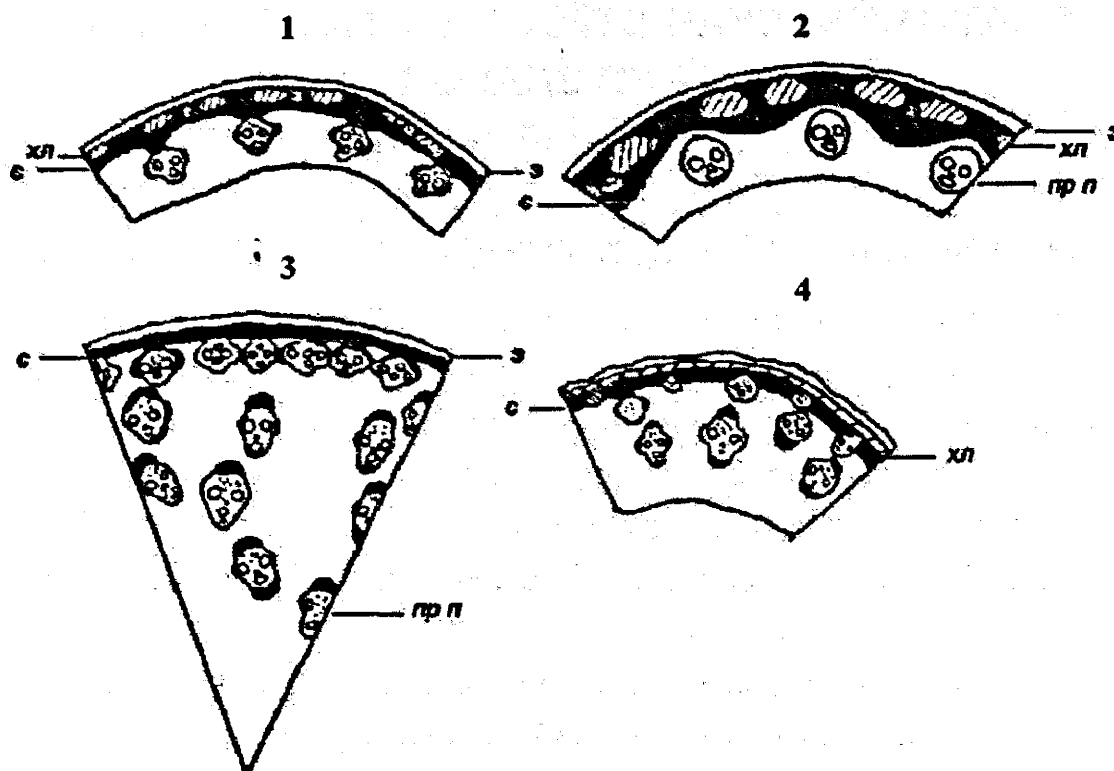


Рис. 1. Расположение хлоренхимы на поперечных срезах стеблей злаков
(по Киселевой Н.С., Шелухину Н.В., 1969; Лотовой Л.И., 2001)

Виды: 1 – *Triticum aestivum*; 2 – *Secale cereale*; 3 – *Zea mays*; 4 – *Panicum miliaceum*;
э – эпидерма; хл – хлоренхима; пр п – проводящий пучок; с – склеренхима.

У злаков очередное и почти всегда двурядное расположение листьев, которые у подавляющего большинства видов разделены на две части: линейную или ланцетную пластинку с параллельным жилкованием и трубчатое влагалище, охватывающее стебель. В месте перехода влагалища в листовую пластинку располагается лигула, или язычок. Предполагают, что он препятствует проникновению воды, а также бактерий и спор грибов внутрь влагалища.

Листовое влагалище считается разросшимся основанием листа. Оно достаточно плотно обнимает стебель или влагалища выше расположенных листьев и препятствует проникновению внутрь воды. Проводящие пучки, проходящие по влагалищной части листа, переходят непосредственно в жилки листовой пластинки. Прочность междоузлий и сохранение у стеблей вертикального положения во многом обеспечиваются мощным развитием склеренхимы. Во влагалищах многих злаков между проводящими пучками образуются крупные воздухоносные ходы (Раздорский, 1949).

Листовая пластинка злаков удлиненная, в поперечном сечении плоская, реже сложена вдоль средней жилки или в той или иной степени свернута. На

нижней стороне нередко имеются выступы – кили, верхняя сторона может быть ровной, волнистой или ребристой.

Эпидерму листа злаков образуют покровные клетки двух типов: длинные и короткие, или вставочные, а также своеобразные, довольно крупные клетки, называемые пузыревидными, двигательными или моторными.

Основную массу эпидермы составляют удлиненные, прямоугольные, с ровными или извилистыми боковыми стенками, в сечении округлые или овальные клетки. Оболочки этих клеток часто утолщены и снаружи покрыты кутикулой. Короткие клетки преимущественно округлых, овальных или седловидных очертаний, часто содержат кремниевые тельца. Пузыревидные, или моторные, клетки образуют продольные полосы шириною в несколько клеток параллельно жилкам, у большинства внетропических видов они располагаются на верхней стороне листа. Считается, что до некоторой степени они могут регулировать свертывание листьев, а также выполнять функцию водозапасающих тканей.

Устьичный аппарат злаков парацитный, состоящий из двух гантелеобразных замыкающих клеток, к которым прилегают по одной полулунной околоустьичной клетке. Располагаются устьица продольными рядами вдоль листа и встречаются в основном на обеих его сторонах (амфистоматический лист) или же только на верхней стороне (эпистоматический лист).

В листьях злаков достаточно хорошо развита склеренхима. Она сопровождает проводящие пучки, может располагаться продольными полосами, соединяющими проводящие пучки с эпидермой, а также отдельными субэпидермальными тяжами.

Основной тканью листа является мезофилл, представляющий фотосинтетическую паренхиму, в клетках которой имеются хлоропласты, обеспечивающие процесс фотосинтеза. Фотосинтетическую паренхиму стебля называют хлоренхимой. Клетки ассимиляционной ткани тонкостенные, округлых или овальных очертаний, с более или менее выраженной извилистостью стенок. У злаков нередко выделяют палисадные клетки, отличающиеся цилиндрической формой, длинная ось которой перпендикулярна эпидерме.

Проводящие пучки злаков коллатерального типа, в своем большинстве они различаются по размерам и чередуются в строгой последовательности, между собой связаны мелкими поперечными анастомозами. Так, в больших проводящих пучках содержится от 1 до 3 крупных сосудов метаксилемы, 1-2 мелких сосуда протоксилемы и некоторое количество мелких трахеид. Флоэма образована ситовидными трубками.

Проводящие пучки окружены двумя обкладками (Schwendener, 1890): наружной – паренхимной, часто содержащей хлоропласты, и внутренней – место-

мной, или склеренхимной. У большинства видов злаков паренхимная обкладка не всегда отчетливо выражена, на поперечных срезах листьев она составляет 30-40% (Николаевский, 1972 а). У многих видов, напротив, она представлена крупными, хорошо обособленными клетками, занимающими до 50-60% поперечного сечения пучка и содержащими специализированные хлоропласты. При этом J. Duval-Jouve (1875) впервые выделил два типа расположения клеток мезофилла вокруг проводящих пучков в листьях злаков: радиальное, или венцовое, и беспорядочное, или диффузное. Наличие двух кругов из крупных хлорофиллоносных клеток обкладок и клеток мезофилла вокруг проводящих пучков, наблюдаемых в микроскопе на поперечных срезах листьев, получило название «кранц-анатомии» (от немец. *kranz* – корона, венок), а клетки обкладки стали называть кранц-клетками (Haberlandt, 1884). При этом у злаков концентрическая слоистость обкладки и хлоренхимы варьирует от очень выраженных форм до едва заметных (Эзау, 1980). Оказалось, что этой анатомии листа соответствует кооперативный фотосинтез (Тарчевский, Карпилов, 1963), в котором совместно действуют C_3 и C_4 – циклы восстановления CO_2 на основе кооперации клеток хлоренхимы и паренхимных обкладок, выполняющих разные функции (Hatch, Slack, 1966), а растения, у которых был обнаружен такой фотосинтетический метаболизм, называют C_4 -растениями. Наряду с общим планом строения листьев они отличаются гранальностью пластид и развитием хондриома в двух типах клеток хлоренхимы (Carolin et al., 1973; Hatch et al., 1975; Гамалей, Вознесенская, 1986). В целом, C_4 -растения характеризуются повышенной устойчивостью к действию экологических факторов, так как более экономно расходуют влагу и эффективнее используют CO_2 по сравнению с C_3 -видами.

По обилию C_4 -видов сем. *Poaceae* занимает ведущее место в мировой флоре, их число в настоящее время приближается к пяти тысячам (Hattersley, 1987; Гамалей, 2008). Во флоре России и ближнего зарубежья выявлено 127 видов злаков с кооперативным фотосинтезом, принадлежащих к 5 трибам: *Aristideae*, *Cynodonteae*, *Arundinelleae*, *Panicaceae*, *Andropogoneae* (Пьянков, Мокроносов, 1993). C_3 -злаки в своем большинстве произрастают в холодных и умеренных широтах, а C_4 -виды имеют в основном тропическое происхождение и широко распространены в аридных районах.

На основании особенностей строения обкладок Н.П. Абдуловым (1931) было выделено два типа листовой анатомии злаков – со слабо развитой и хорошо дифференцированной обкладкой. Первый тип был назван фестукоидным (от *Festuca* – овсяница), а второй – паникоидным (от *Panicum* – просо) (Prat, 1936). В дальнейшем, на основе анализа строения обкладок и расположения по отно-

шению к ним клеток мезофилла были выделены ещё два типа (Stebbins, 1956) – бамбузоидный (от *Bambusa* – бамбук) и хлоридоидный, или эрагристоидный (от *Chloris* – хлорис и *Eragrostis* – полевичка). Позднее были описаны ещё два типа анатомии листьев – аристидоидный (от *Aristida* – триостренница) и арундиноидный (от *Arundo* – арундо) и обобщены признаки основных шести типов анатомической структуры листьев злаков (Brown, 1958, 1960) (рис. 2).

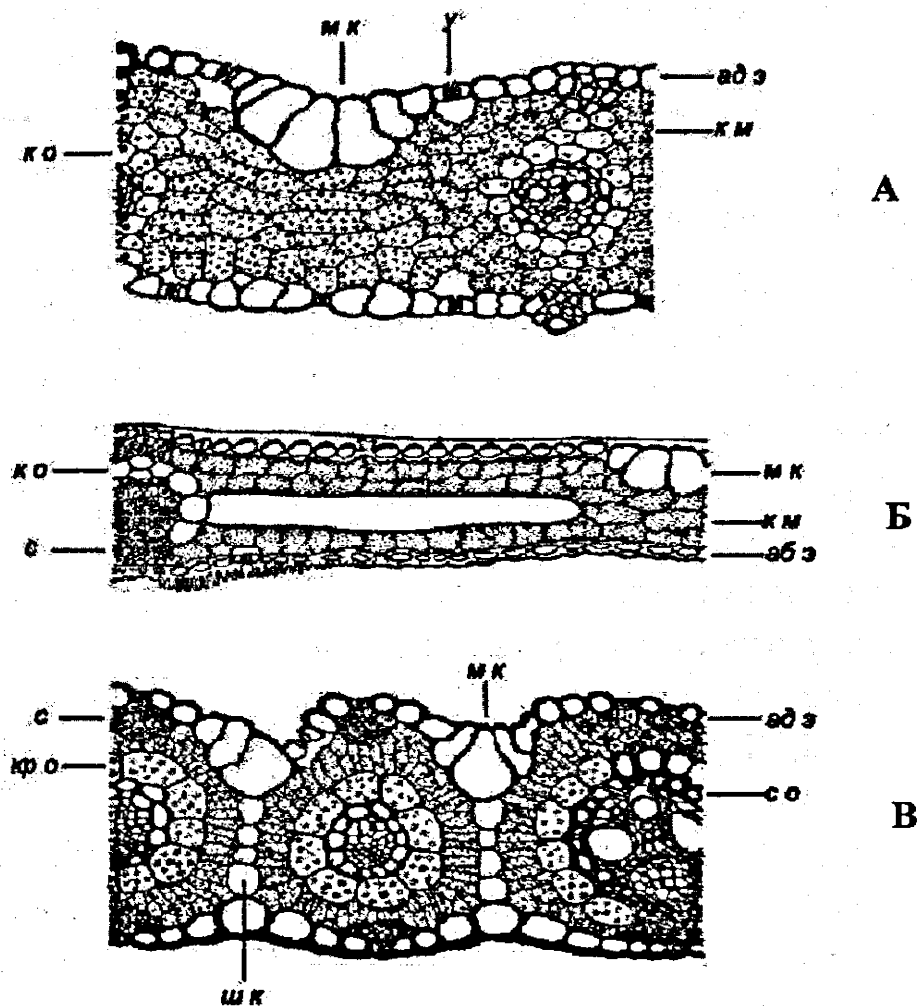


Рис 2. Основные типы анатомического строения листовых пластинок злаков на поперечных срезах (по Серебряковой Т.И., 1971)

А – фестукоидный; Б – бамбузоидный; В – хлоридоидный;

ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; с – склеренхима; со – внутренняя (склеренхимная) обкладка проводящего пучка; м к – моторные, или пузырьвидные клетки; к м – клетки мезофилла; к о – клетки паренхимной обкладки; кро – клетки крапц-обкладки; у – устье; ш к – шарнирные клетки.

1. Фестукоидный тип отмечается преимущественно для внетропических триб злаков (*Poae*, *Triticeae*, *Aveneae* и др.), для него характерно неупорядоченное, или диффузное расположение хлоренхимы и наличие двух обкладок проводящих пучков: хорошо развитой склеренхимной и часто нечетко отграниченной от мезофилла паренхимной.

2. Арундиноидный тип свойственен подсемейству тростниковых (*Arundinoideae*), отличается слабо развитой внутренней обкладкой и хорошо сформированной, состоящей из крупных клеток, но лишенных хлоропластов наружной обкладки. Клетки мезофилла расположены плотно и отчасти радиально вокруг пучков.

3. Бамбузоидный тип наблюдается у видов подсемейства бамбуковые (*Bambusoideae*), имеет хорошо выраженную паренхимную обкладку пучков с малозаметными хлоропластами и хлоренхимой, состоящей из своеобразных лопастных клеток, расположенных более или менее параллельными рядами относительно эпидермы.

У злаков этих типов некрапцевое строение листьев, для которого характерен C_3 -фотосинтез, или цикл Кальвина (Bassham, Calvin, 1957). У остальных типов листовой анатомии злаков, преимущественно из тропических подсемейств полевищниковые (*Eragrostideae*) и просовые (*Panicoideae*), отмечается наличие крапц-обкладки и радиального, или венцового, расположения клеток мезофилла вокруг проводящих пучков, что является структурной основой C_4 -фотосинтетического метаболизма.

4. Паникоидный тип отличается отсутствием внутренней склеренхимной обкладки или её развитием только у части пучков.

5. Аристидоидный тип характеризуется отсутствием склеренхимной обкладки вокруг проводящих пучков и часто присутствием двойной паренхимной обкладки.

6. Хлоридоидный, или эрагристоидный, тип выделяется хорошим развитием склеренхимной обкладки пучков и хлоренхимой, состоящей из одного ряда удлинённых плотно расположенных клеток, окружающих проводящие пучки.

На основе анализа наиболее устойчивых признаков, таких как структура крупных проводящих пучков и характер распределения хлоренхимы вокруг них, В.Г. Николаевским (1972 а) число типов строения листа злаков было уменьшено до трех. В более широком его понимании *фестукоидный тип* листовой анатомии отличается наличием двух обкладок вокруг проводящих пучков — склеренхимной и паренхимной и характерен для злаков п/сем. *Bambusoideae*, *Oryzoideae*, *Pooideae* и *Arundinoideae*. Распределение клеток мезофилла гомогенное, или диффузное, их ориентация вокруг пучков не выражена. *Эхинохлоидный тип* листа встречается у видов п/сем. *Panicoideae*, за исключением некоторых родов и ряда видов *Panicum*, и характеризуется наличием вокруг проводящих пучков только паренхимной обкладки, представленной крапц-клетками, механическое влагалище отсутствует. Ориентация клеток вокруг проводящих

пучков не очень отчетливая, клетки мезофилла округлые или слабо удлинённые. *Хлоридоидный тип* структуры листа свойствен злакам п/сем. *Eragrostoideae*, родам *Eriochloa*, *Brachiaria* и некоторым видам *Panicum* и выделяется наличием двух обкладок вокруг проводящих пучков: склеренхимной и паренхимной из крупных кранц-клеток, а также четко выраженным венцовым расположением хлоренхимы.

Показатели анатомического строения листьев широко используют в систематике злаков. Так, к диагностическим признакам относятся: форма пластинки на поперечном срезе, степень её ребристости и форма ребер, характер расположения склеренхимы и хлоренхимы, число обкладок, особенности коротких кремнистых и пробковых клеток эпидермы и др.

На основе морфолого-анатомических и кариологических данных сем. *Poaceae* подразделяется на подсемейства и трибы. В настоящее время это семейство по оценкам разных авторов включает от 2 до 13 подсемейств, но более общеприняты 6 (Цвелёв, 1976, 1982): бамбуковые (*Bambusoideae*), рисовые (*Oryzoideae*), мятликовые (*Pooideae*), тростниковые (*Arundinoideae*), полевищковые (*Eragrostoideae*) и просовые (*Panicoideae*).

1.2. Строение ассимиляционной ткани

При выделении типов анатомических структур листовых пластинок злаков, как упоминалось выше, основное внимание уделялось таким признакам, как наличие или отсутствие механической, паренхимной и специализированной обкладок вокруг проводящих пучков, а также степень упорядоченности в расположении клеток мезофилла (Авдулов, 1931; Prat, 1936; Stebbins, 1956; Brown, 1958; Жуковский, 1964; Николаевский, 1972 а; Васильев и др., 1978).

Мезофилл листьев злаков-мезофитов характеризуется в основном как гомогенный, а злаков-ксерофитов – как плотногомогенный, при наличии кранц-обкладки пучков соответственно выделяют коронарный и плотнокоронарный типы листовой анатомии (Гамалей, 1984; Шийрэвдамба, 1990). Подобное описание хлоренхимы злаков широко используется в сравнительно-анатомических исследованиях листьев однодольных и двудольных растений (Дзюбенко, Пьянков, 2002; Бурковская и др., 2002; Бадмаева, Буинова, 2008 и др.).

Для фестукоидного типа структуры листьев злаков разной экологии обычно отмечалось гомогенное или диффузное распределение клеток мезофилла и отсутствие их радиальной ориентации вблизи сосудисто-волокнистых пучков (Константинова, 1963; Николаевский, 1972 б; Николаевский, Николаевская,

1972; Нагалецкий В.Я., 2001; Кардашевская, 2003 и др.). При этом в основном не выделялось типично выраженной палисадной и губчатой паренхимы (Раздорский, 1949). Например, клетки мезофилла видов *Agropyron* и *Elymus* описывались как изодиаметрические (Василевская, 1965), а у *Triticum timopheevi* Zhuk – как округлые (Берхен, 1964). В то же время допускалось, что многим видам злаков в той или иной степени свойственна дифференциация ассимиляционной ткани листа на палисадную и губчатую (Имс, Мак Даниэльс, 1935; Николаевский, 1970 и др.). Так, наличие клеток столбчатой формы наблюдали в листьях злаков-ксерофитов (Василевская, 1965; Николаевский, 1970; Горшкова, Зверева, 1988 и др.), а тип мезофилла *Festuca pratensis* Hudson классифицируют как переходный между дифференцированной и недифференцированной хлоренхимой (Венжик, Николаевская, 2001). Ассимиляционная ткань листьев *Agropyron cristatum* из Западного Забайкалья охарактеризована как однородная, губчатая, плотного сложения (Буинова, Бадмаева, 1989). Мезофилл листьев *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, имеющий арундиноидный тип строения, Е.В. Вознесенской (1974) описан как состоящий из однородных плотно сомкнутых вытянутых палисадообразных клеток. При общем гомогенном строении хлоренхимы наряду с округлыми и вытянутыми клетками отмечали присутствие в листьях мезофитных и ксерофитных видов злаков Заалтайской Гоби клеток нерегулярной и складчатой формы (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988).

Для арундиноидных злаков характерно отсутствие хлоропластов в паренхимных обкладках пучков (Brown, 1958). В то же время у ряда видов *Calamagrostis*, *Leymus*, *Glyceria* и *Scolochloa* в клетках-обкладках не содержатся зеленые пластиды, что сближает арундиноидный и фестукоидный типы мезофилла злаков (Николаевский, 1972 а). Некая радиальность в расположении клеток мезофилла по отношению к проводящим пучкам, свойственная арундиноидному типу, проявляется также и у злаков фестукоидного типа, в частности, у разных видов *Triticum* (Khan, Tsunoda, 1971; Parker, Ford, 1982).

В мезофилле злаков п/сем. *Bambusoideae* выделяют наличие особых специализированных клеток (fusoid cells) и клеток с выростами стенок внутрь полости (arm cells, plicate cells) (Haberlandt, 1928; Freier, 1959; Metcalfe, 1960; Renvoize, 1985 и др.).

«Веретенновидные», или «фузоидные», клетки (fusoid cells) крупные, тонкостенные, не содержащие хлоропластов (Brandis, 1907; Page, 1947). Свое название они получили от сходства проекций на поперечных срезах листьев с веретеном (Metcalfe, 1956). 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 (Fisher, 1967), а также участвуют в распределении света внутри мезофилла теневых листьев (March, Clark, 2001).

Хлорофиллоносные клетки (arm cells) плоские, с многочисленными узкими и длинными складками и выростами, ориентированными перпендикулярно поверхности листа (рис.3). Они расположены немногими рядами параллельно обеим эпидермам и относятся к типичным чертам бамбузоидного типа листовой анатомии (Metcalfе, 1956; Renvoize, 1985; Soderstrom, Ellis, 1987).

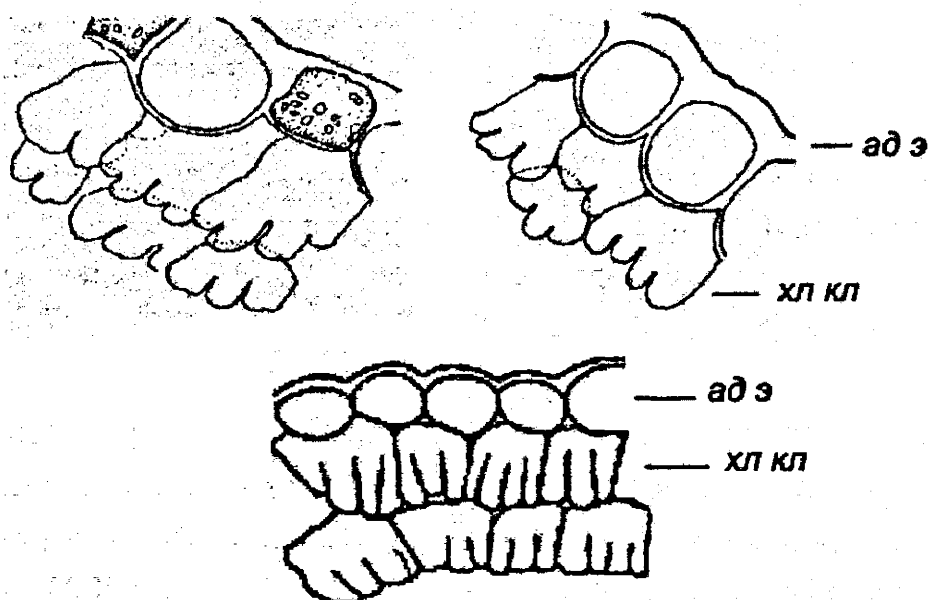


Рис.3. Форма проекций хлорофиллоносных клеток на поперечных срезах листьев бамбуков (по Calderon С.Е., Soderstrom Т.Р., 1973; Kojima М., 2001) ад э – адаксиальная эпидерма; хл кл – хлорофиллоносные клетки (arm cells).

При исследовании ассимиляционной ткани злаков рода *Oryza* было показано, что на поперечных срезах листьев клетки мезофилла имеют округлые и овальные очертания с извилистыми оболочками в виде многочисленных выростов и складок, что приводит к формированию сложной лопастной формы (Kaufman, 1959; Chonan, 1967; Алешин, Власов, 1982; Бурундукова, 1993). Предполагают, что мелкие размеры клеток и сильно развитая их лопастистость является структурной основой более сложного фотосинтетического метаболизма риса, занимающего промежуточное положение между C_3 - и C_4 -злаками (Sage T., Sage R., 2009).

Наряду с клетками лопастной формы (arm cells) у многих видов *Oryzae* различали и специализированные веретеновидные клетки (fusoid cells) (Tateoka, 1963; Calderon, Soderstrom, 1973).

Крупные разветвленные клетки мезофилла были обнаружены и в листьях фестокоидных культурных злаков, более подробно они исследованы у видов рода *Triticum* (Tuan, 1962; Hsu Lin-ching, 1962; Chonan, 1965; Tuan e.a., 1966; Parker, Ford, 1982; Sasahara, 1982 и др.). Было показано, что эти клетки, наблюдаемые у видов *Triticum*, располагаются вдоль основной оси листа и напоминают цепочку из палисадных клеток, соединенных узкими цитоплазматическими мостиками (рис. 4). Отдельные эллипсоидные звенья в отечественной литературе стали называть клеточными ячейками, а мезофилльные клетки в целом – ячейстыми (Березина, Корчагин, 1987; Поздеев, 1999; Жанабекова, 1999). Длина таких клеток варьирует в зависимости от числа и размеров ячеек. Так, на одну ассимиляционную клетку листьев пшеницы приходится до 10 (Sasahara, 1982) и даже до 15–16 звеньев (Березина, 1989; Васильева, 2008), при этом проявляются видовые и сортовые особенности. С увеличением ярусности листьев пшеницы ячейчатость клеток мезофилла возрастает (Поздеев, 1999). Повышению доли многоячейстых клеток также способствует уменьшение влажности почвы (Chonan, 1972).

Сопоставление структуры листа у видов рода *Triticum* различного происхождения показало, что у аллоплоидных форм по сравнению с диплоидными уменьшается доля простых клеток и увеличивается количество и разнообразие типов клеток сложной формы (Березина, 1989; Храмцова и др., 2003), что свиде-

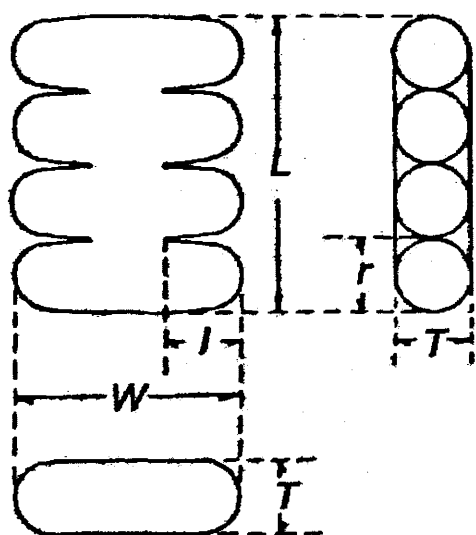


Рис. 4. Модель разветвленной палисадной (ячейстой) клетки (Chonan N., 1965)

Размеры клетки: L – длина;
 W – ширина; T – толщина;
размеры выроста: I – длина;
 r – диаметр.

тельствует о влиянии селекционного процесса на клеточную организацию мезофилла. Вместе с тем отмечается, что с возрастанием степени ploидности ядра в процессе селекции рода *Triticum* повышение продуктивности достигалось преимущественно за счет ускорения деления и растяжения клеток, при котором размеры листьев возрастали, а суммарная внутренняя ассимиляционная поверхность сокращалась (Храмцова, 2004).

Структурные показатели мезофилла во многом определяют его функциональные характеристики. Так, разветвленность оболочек мезофилльных клеток приводит к увеличению отношения их поверхности к объему (Chonan, 1965; Sasahara, 1982; Иванова, Пьянков, 2002 а). Возрастание внутрилистовой поверхности

усиливает газообмен и интенсивность фотосинтеза (Мокроносков, 1978 и др.). В связи с этим в последнее время при изучении мезоструктуры злаков, особенно культурных, большое внимание уделяется особенностям формы и методам расчета поверхности и объёма сложных клеток (Иванова, Пьянков, 2002 а; Бурундукова и др., 2003; Храмцова и др., 2003).

Для расчета показателей пластидного аппарата злаков со сложноорганизованным мезофиллом в качестве основной единицы было предложено использовать не истинную клетку, а условную – клеточную ячейку (Березина, Корчагин, 1987). Такой подход позволил упорядочить и упростить расчеты многих характеристик и в настоящее время широко применяется при исследовании фотосинтетической деятельности многих видов *Poaceae* (Можайская, Иванова, 1991; Зверева, 1996, 1998; Жанабекова, 1999 и др.).

Сильно лопастные и даже ветвящиеся клетки мезофилла отмечались также у C_4 -злаков, представителей п/сем. *Eragrostoideae* и *Panicoideae* (Freier, 1959). Так, ячеистыми клетками разной степени сложности представлен мезофилл листа *Panicum miliaceum* L. (Жанабекова, 1999, 2002).

Описанию разветвленных клеток мезофилла злаков и их типизации посвящено немало работ (Tuan et al., 1965; Chonan, 1970; Parker, Ford, 1982). Так, сравнительно-анатомическое изучение хлоренхимы у злаков разных групп позволило выделить 4 типа ассимиляционных клеток (Chonan, 1970): продольно-разветвленные палисадные (arm-palisade cells, LP-type), поперечно разветвленные палисадные (TP-type), а также трубчатые палисадные (tubular palisade cells, P-type) и разветвленные клетки неправильной формы (rachymorphous arm-cells, R-type) (рис. 5). Продольно-разветвленные формы клеток встречаются у пшеницы, ячменя, овса, ржи, проса, кукурузы и сорго, поперечно разветвленные – у риса, тангентальные срезы листьев которого напоминают изопалисадный тип мезофилла, а трубчатые и разветвленные клетки неправильной формы в той или иной степени имеются практически у всех злаков.

В отечественной литературе для хлоренхимных клеток пшеницы описано три типа: простые, сложные мелкочаеистые и сложные крупночаеистые (Храмцова и др., 2003). Л.А. Иванова и В.И. Пьянков (2002 а) у двудольных и однодольных растений различали 4 типа клеток мезофилла в зависимости от их формы, а также наличия и размеров у них выростов: 1) клетки вытянутой, близкой к цилиндрической, форме; 2) клетки округлой формы без выраженных выростов; 3) клетки с хорошо развитыми выростами, длина которых значительно превышает ширину; 4) ячеистые клетки злаков, состоящие из секций.

P			
LP			
TP			
R			

I II III IV

Рис. 5. Типы клеток мезофилла у хлебных злаков (Chonap N., 1970)

I – типы клеток: P – трубчатые палисадные; LP – продольно разветвленные палисадные;

TP – поперечно разветвленные палисадные; R – разветвленные

клетки неправильной формы; форма клеток на срезе листа: II – поперечном; III – продольном; IV – тангентальном.

обобщены данные по строению мезофилла листьев злаков из пяти подсемейств: *Pooideae*, *Arundinoideae*, *Bambusoideae*, *Eragrostoideae* и *Panicoideae*.

Подробное изучение проекций клеток мезофилла при мацерации ассимиляционных тканей разных видов *Triticum* позволило по форме, размерам и количеству звеньев выделить 11 типов клеток мезофилла (Даштоян, 2007, 2009).

При комплексной характеристике злаков в последнее время обращают внимание на присутствие клеток сложных форм в мезофилле листьев, что свидетельствует о значительной их распространенности (Watson, Dallwitz, 2008). Большой интерес представляет также выявление специфики развития сложных лопастных клеток у злаков (Tuan et al., 1965; Hellmann, Wernicke, 1998; Panteris, Galatis, 2005). Предполагают, что формирование тех или иных клеточных форм в мезофилле связано с таксономическими различиями злаков и особенностями их эволюции (Sanchez-Ken et al., 2001).

Нами было выявлено широкое распространение ячеистых клеток в мезофилле листьев дикорастущих видов злаков (Зверева, 1998, 2007 а, б, 2009). На примере фесукоидных злаков Сибири упорядочена классификация клеток хлоренхимы и предложена схема их расположения в пространстве листа. В представленной монографии

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Клеточная организация ассимиляционной ткани листьев изучена у 60 видов культурных и дикорастущих растений сем. *Poaceae*, относящихся к 40 родам (табл. 1). Исследовались злаки, произрастающие преимущественно в разных природно-климатических зонах Сибири, несколько видов было отобрано в оранжерее Центрального сибирского ботанического сада СО РАН и Ботаническом саду Марийского государственного технического университета.

Таблица 1

Биоморфологическая характеристика изученных видов сем. *Poaceae*

Вид	Жиз- ненная форма	Эколого-фитоценотический тип	Экологи- ческая группа	Место сбора
1	2	3	4	5
Бамбузоидный тип листа				
<i>Phyllostachis bambusoides</i> Siebold et Zucc.	Д	Лесной	М	I
<i>Pseudosasa japonica</i> (Sieb. et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai	Д	Лесной	М	I
Фестукоидный тип листа				
<i>Дикорастущие виды</i>				
<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski	ПК	Солонцевато-степной	К	II
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	РК	Каменисто-песчано-степной	К	II, III
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	ДКР	Болотно-прибрежно-луговой	М	IV
<i>A. tenuis</i> Sibth.	РК	Лесо-сыролуговой	ГМ	IV
<i>A. stolonifera</i> L.	РК	Прибрежно-сыролуговой	ГМ	IV
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	ТМ	Прибрежно-сыролугово-болотный	Г	IV
<i>A. pratensis</i> L.	РК	Прибрежно-луговой	ГМ	V
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steudel) Fern.	ДКР	Сыролугово-болотный	Г	IV
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	ДКР	Лугово-лесной	М	V
<i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub	ДКР	Степно-луговой	М	II, IV
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	РК	Лугово-лесной	М	IV
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	ДКР	Степно-луговой	КМ	IV
<i>C. langsдорфii</i> (Link) Trin.	ДКР	Опушечно-сыролуговой	ГМ	VI
<i>C. salina</i> Tzvelev	ДКР	Солончаково-луговой	К	III
<i>Dactylis glomerata</i> L.	РК	Лесолуговой	М	IV

1	2	3	4	5
<i>D. altaica</i> Besser	РК	Лесолугово-болотный	ГМ	V
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	ПК	Прибрежно-лугово-болотный	ГМ	V
<i>Elymus sibiricus</i> L.	РК	Лесолуговой	КМ	III
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	ДКР	Степно-луговой	М	IV
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar	ДКР	Влажнолугово-лесной	ГМ	VI
<i>F. pratensis</i> Hudson	РК	Луговой	М	IV
<i>F. pseudosulcata</i> Drobov	ПК	Каменисто-степной	К	VII
<i>F. pseudovina</i> Hackel ex Wiesb.	ПК	Лугово-степной	К	IV
<i>F. valesiaca</i> Gaudin	ПК	Степной	К	II
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	ПК	Каменисто-степной	К	IV
<i>H. pubescens</i> (Hudson) Pilg.	РК	Лесолуговой	М	IV
<i>Hierochloe odorata</i> (L.) Beauv.	ДКР	Лесо-влажнолуговой	ГМ	IV
<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link	РК	Прибрежно-луговой	ГМ	V
<i>H. jubatum</i> L.	РК	Сорно-солонцевато-луговой	М	VIII
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	ПК	Степной	К	II, IV
<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvelev	ДКР	Солонцевато-степной	К	III
<i>Melica nutans</i> L.	ДКР	Лугово-лесной	ГМ	VI
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten	РК	Степно-луговой	КМ	IV
<i>Poa angustifolia</i> L.	ДКР	Степно-луговой	КМ	IV
<i>P. attenuata</i> Trin.	ПК	Каменисто-степной	К	II
<i>P. sibirica</i> Roshev.	ДКР	Лесо-луговой	ГМ	V
<i>Psathyrostachys juncea</i> (Fischer) Nevski	РК	Солонцевато-каменисто-степной	К	II, V
<i>Puccinellia hauptiana</i> V. Krecz.	ПК	Солонцевато-луговой	К	VIII
<i>P. macranthera</i> Krecz.	РК	Солончаковато-степной	К	III
<i>P. tenuissima</i> Litv. ex Krecz.	РК	Солонцевато-степной	К	VIII
<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	ПК	Каменисто-степной	К	II
<i>S. pennata</i> L.	ПК	Лугово-степной	К	II, IV
<i>S. zaleskii</i> Wilensky	ПК	Каменисто-степной	К	II
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.	РК	Болотно-лугово-лесной	ГМ	IV
<i>Культурные виды</i>				
<i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4)	МТ	—	М	IV
<i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80)	МТ	—	М	IV
<i>Secale cereale</i> L. (сорт Крупнозерная)	МТ	—	М	IV
<i>Triticum aestivum</i> L. (сорт Новосибирская 89)	МТ	—	М	IV

1	2	3	4	5
Арундиноидный тип листа				
<i>Дикорастущий вид</i>				
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steudel	ДКР	Солончаково-лугово- болотный	Г	IV
<i>Декоративный интродуцируемый вид</i>				
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench. (Variegata)	РК	Лесо-сыролугово-болотный	ГМ	IX
Паникондный тип листа				
<i>Дикорастущие виды</i>				
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	МТ	Сорный	М	IV
<i>Panicum miliaceum</i> subsp. <i>rud-</i> <i>erale</i> (Kitag.) Tzvelev	МТ	Сорный	М	IV
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	МТ	Сорный	М	IV
<i>Интродуцируемый вид</i>				
<i>Miscanthus sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth.	РК	Луговой	М	IX
<i>Культурные виды</i>				
<i>Pennisetum americanum</i> (L.) Schumann (сорт Кормовое 151)	МТ	—	М	X
<i>Sorghum sudanense</i> (Piper) Stapf. (сорт Новосибирская 84)	МТ	—	М	IV
<i>Zea mays</i> L. (гибрид Обской 150 СВ)	МТ	—	М	IV
Хлоридондный тип листа				
<i>Дикорастущий вид</i>				
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	РК	Песчано-каменисто- степной	К	V

Примечание: жизненная форма: Д – древесная; ГМ – травянистая монокарпическая; травянистая поликарпическая: ДКР – длиннокорневищная; РК – рыхлокустовая; ПК – плотнокустовая.

Экологическая группа: Г – гигрофит; ГМ – гигромезофит; М – мезофит; КМ – ксеромезофит; К – ксерофит.

Место сбора: I – оранжерея ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск; II – Улуг-Хемская степная котловина, Центральная Тува; III – Загустайская низменность Гусиноозерской котловины, Западное Забайкалье, Бурятия; IV – Приобская лесостепь, Новосибирская область; V – Центральный Алтай, Республика Алтай; VI – Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; VII – Уйбатская степь, Хакасия; VIII – Барабинская низменность, Новосибирская область; IX – Ботанический сад МарГТУ, г. Йошкар-Ола; X – Переходная зона Алтая, Республика Алтай.

Изучали анатомическое строение листьев, завершивших рост, но еще не стареющих, расположенных в средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения. У бамбуков исследовали листья вегетативных побегов. Анатомические срезы производились сбоку от главной жилки в средней части листовых пластинок и верхней трети листовых влагалищ.

Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973) листьев с 10 и более особей каждого вида при увеличении 600-1350 раз. Продольные срезы осуществлялись параллельно поверхности листа (парадермальный, тангентальный срезы) и в плоскости, параллельной проводящим пучкам, но перпендикулярной нижней эпидерме (продольный боковой срез). Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм) (Паушева, 1974). При фотографировании срезов листьев использовали микроскоп МС 300 и камеру V 200.

Анализировались листья пяти основных типов структуры (Brown, 1958). Наибольшее число изученных видов имело фестукоидный тип листа, для которого характерно наличие вокруг проводящих пучков двух обкладок: наружной (паренхимной) и внутренней (механической). Арундиноидный тип листа исследован у *Phragmites australis* и *Molinia caerulea*. Бамбузоидный тип структуры рассмотрен на примере двух видов древесных бамбуков – *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica*.

Паникоидный тип листа, который характеризуется наличием вокруг проводящих пучков только паренхимной обкладки, представленной кранц-клетками, наблюдался у небольшого числа культурных и сорных C_4 -видов. Хлоридоидный тип, отличающийся наличием двух обкладок в проводящем пучке (механической и паренхимной из крупных кранц-клеток), а также венцовым расположением хлоренхимы, отмечен у *Cleistogenes squarrosa*.

Экологические группы растений выделялись по отношению к фактору увлажнения. При этом учитывали, что, несмотря на произрастание в увлажненных местообитаниях, по анатомическому строению вегетативных органов *Phragmites australis* более близок к гемиксерофитам (Николаевский, 1964), а *Calamagrostis salina*, обитающего на пересыхающих солончаках, можно охарактеризовать как суккулентного ксерофита (Генкель, 1982).

Число хлоропластов в клетке определяли на давленных препаратах (Possingham, Saurer, 1969) в 50–70-кратной повторности. Для определения та-

ких количественных характеристик пластидного аппарата, как число клеток и хлоропластов в единице площади листа, использовались подходы, предложенные рядом авторов (Горышина и др., 1975; Мокронос, Борзенкова, 1978; Горышина, 1989 и др.).

У злаков на поперечном срезе листа можно различить повторяющиеся одинаковые фрагменты, заключенные между центрами больших проводящих пучков, в которые входят хлорофиллоносные ткани. Количество клеток мезофилла на 1 см^2 листа в этом случае определяли по формуле:

$$\frac{n \cdot N \cdot 10^4}{d}$$

где n – число хлорофиллоносных клеток во фрагменте; N – число фрагментов на единицу длины, 1 см ; d – длина, соответствующая одной клетке на продольном срезе (измеряется исходя из числа клеток на единицу длины), мкм. Учитывая то, что в мезофилле злаков встречаются клетки сложной ячеистой формы, при расчетах показателей мезоструктуры в качестве основной единицы использовали не истинную клетку, а условную «клеточную ячейку» (Березина, Корчагин, 1987).

В естественных условиях существования наряду с природно-климатическими особенностями на растения оказывают влияние колебания метеорологических факторов, также велико антропогенное воздействие. В связи с этим нами в Улуг-Хемской котловине было проведено сопоставление структурных и некоторых функциональных показателей листьев генеративных побегов у *Achnatherum splendens*, *Festuca valesiaca* и *Stipa pennata* в естественных местообитаниях при воздействии природных и антропогенных стрессов. В течение 3–6 вегетационных сезонов прослежено влияние погодных условий отдельных лет на размеры анатомических структур листьев. Антропогенное воздействие изучено на примере низкого периодического срезания побегов на высоте 1,0–2,5 см от поверхности почвы в течение одного и нескольких лет (имитация пастбищного режима, первоначальное удаление примерно 90% надземной массы), при этом у опытных и контрольных особей сравнивали одни и те же части листьев (Зверева, 2004).

Сопоставлены количественно-анатомические характеристики листьев растений из разных географических районов Сибири. Анатомическое строение листовых пластинок рассматривалось у *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Psathyrostachys juncea* и *Stipa pennata*, произрастающих в центральной части Улуг-Хемской котловины Республики Тува, на правом берегу Приобской лесо-

степи Новосибирской области, в Гусиноозерской котловине Западного Забайкалья и Канской котловине Центрального Алтая.

При сравнительных исследованиях использовались дополнительные показатели. Содержание хлорофилла определялось спектрофотометрическим методом в модификации З. Шестака (Šestak, 1971), предварительно растительный материал консервировали горячим ацетоном в присутствии $MgCO_3$ (Сапожников и др., 1978). Содержание воды в листьях и их удельную поверхностную плотность (УППЛ, мг сух. массы/дм²) определяли гравиметрическим методом, интенсивность транспирации – методом быстрого взвешивания побегов (Иванов и др., 1950) с 3-минутной экспозицией, экспериментально найденной для степных растений (Копытова, Горшкова, 1977). Реальный водный дефицит определяли методом Штокера (Stoker, 1929) в модификации Чатского (Čatsky, 1962) в полуденные часы, интенсивность расходования влаги срезанными побегами – по А.А. Ничипоровичу (1926).

Названия видов растений приведены по С.К.Черепанову (1995) и «Конспекту флоры Сибири» (2005).

3. ФОРМЫ ПРОЕКЦИЙ АССИМИЛЯЦИОННЫХ КЛЕТОК В ЛИСТЯХ ЗЛАКОВ

Ассимиляционная паренхима листа злаков представлена клетками обкладки и клетками мезофилла. У фестукоидных злаков паренхимные клетки обкладки вытянуты вдоль проводящего пучка, их длина в среднем в 3–5 раз превышает ширину (табл. 2). На поперечных срезах они имеют округлую или чуть вытянутую форму. Наиболее крупные клетки расположены в центре листа, в верхней и нижней частях проводящего пучка они более узкие. В целом существенных различий между экологическими группами фестукоидных злаков по размерам этих клеток не наблюдалось. Вместе с тем наиболее широкие клетки обкладки отмечались у *Calamagrostis salina*, а наиболее узкие – у ковылей, степных овсяниц и *Helictotrichon desertorum*.

Таблица 2

Размеры клеток паренхимной обкладки на продольных срезах
листовых пластинок фестукоидных злаков

Экологическая группа	Длина		Ширина	
	$\frac{X}{\text{lim}}$, мкм	CV, %	$\frac{X}{\text{lim}}$, мкм	CV, %
Гигрофиты	$\frac{74,5}{50,1 - 150,3}$	26,5 – 36,3	$\frac{17,8}{10,0 - 23,4}$	14,1 – 25,3
Гигромезофиты	$\frac{75,5}{28,4 - 133,6}$	23,5 – 40,9	$\frac{17,4}{10,0 - 21,7}$	8,3 – 29,1
Мезофиты	$\frac{71,6}{38,4 - 162,0}$	10,7 – 34,0	$\frac{16,8}{10,8 - 28,4}$	9,1 – 25,6
Ксеромезофиты	$\frac{79,5}{55,1 - 106,9}$	12,7 – 28,2	$\frac{17,0}{11,7 - 25,0}$	7,4 – 15,8
Ксерофиты	$\frac{67,0}{30,6 - 195,4}$	6,4 – 46,4	$\frac{16,1}{8,4 - 35,1}$	6,5 – 18,9

Примечание: X – среднестатистическая величина; lim – предел изменения показателя, CV – коэффициент вариации; длина измерялась вдоль проводящего пучка, ширина – поперёк.

Для бамбуков характерны достаточно длинные, узкие, но часто трудно-различимые клетки обкладки (табл. 3). У *Phragmites australis* они широкие, близкие размерам к *Calamagrostis salina*.

Паренхимная обкладка у C₄-растений паникоидного и хлоридоидного типов листа представлена так называемыми кранц-клетками. Они достаточно крупные, более многочисленны, их длина меньше, чем у фестукоидных злаков, и часто сравнима с шириной (табл. 4).

Таблица 3

Размеры клеток паренхимной обкладки на продольных срезах
листовых пластинок злаков бамбузоидного и арундиноидного типов

Вид	Длина		Ширина	
	X, мкм	CV, %	X, мкм	CV, %
<i>Бамбузоидный тип листа</i>				
<i>Phyllostachis bambusoides</i>	50,1±5,11	32,3	13,9±1,29	29,0
<i>Pseudosasa japonica</i>	44,3±3,88	24,7	10,1±0,86	12,8
<i>Арундиноидный тип листа</i>				
<i>Molinia caerulea</i>	72,3±5,81	25,4	14,7±0,48	10,4
<i>Phragmites australis</i>	88,3±3,16	13,8	29,2±1,38	18,3

Примечание: обознач. см. табл. 2.

Таблица 4

Размеры клеток паренхимной обкладки на продольных срезах
листовых пластинок злаков паникоидного и хлоридоидного типов

Вид	Длина		Ширина	
	X, мкм	CV, %	X, мкм	CV, %
<i>Паникоидный тип листа</i>				
<i>Echinochloa crusgalli</i>	25,6±1,19	16,1	10,5±0,37	11,5
<i>Setaria viridis</i>	21,7±1,49	22,1	19,9±0,48	7,9
<i>Panicum miliaceum</i>	35,2±2,74	20,5	28,4±1,20	11,5
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	27,7±1,42	19,2	22,7±0,72	11,8
<i>Pennisetum americanum</i>	27,6±2,66	36,1	22,2±1,18	20,6
<i>Sorghum sudanense</i>	29,9±1,15	13,3	18,8±0,44	15,4
<i>Zea mays</i>	33,9±1,30	10,1	26,9±0,85	8,3
<i>Хлоридоидный тип листа</i>				
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	15,9±0,73	20,9	23,4±0,77	14,7

Примечание: обознач. см. табл. 2.

Практически у всех видов длина клеток обкладок отличается большей изменчивостью по сравнению с шириной.

Клетки мезофилла листьев у рассматриваемых видов злаков по форме проекций с определенной долей условности можно разделить на простые и сложные (рис. 6, 7).

Клетки простой формы вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок. Они могут быть изодиаметрическими, округлыми или овальными. Цилиндрические клетки, обращенные длинными осями перпендикулярно поверхности эпидермы, называют палисадными. Клетки неправильной формы, со слабоволнистыми стенками или небольшой их извилистостью, часто слагающие губчатую паренхиму, можно охарактеризовать как губчатые.

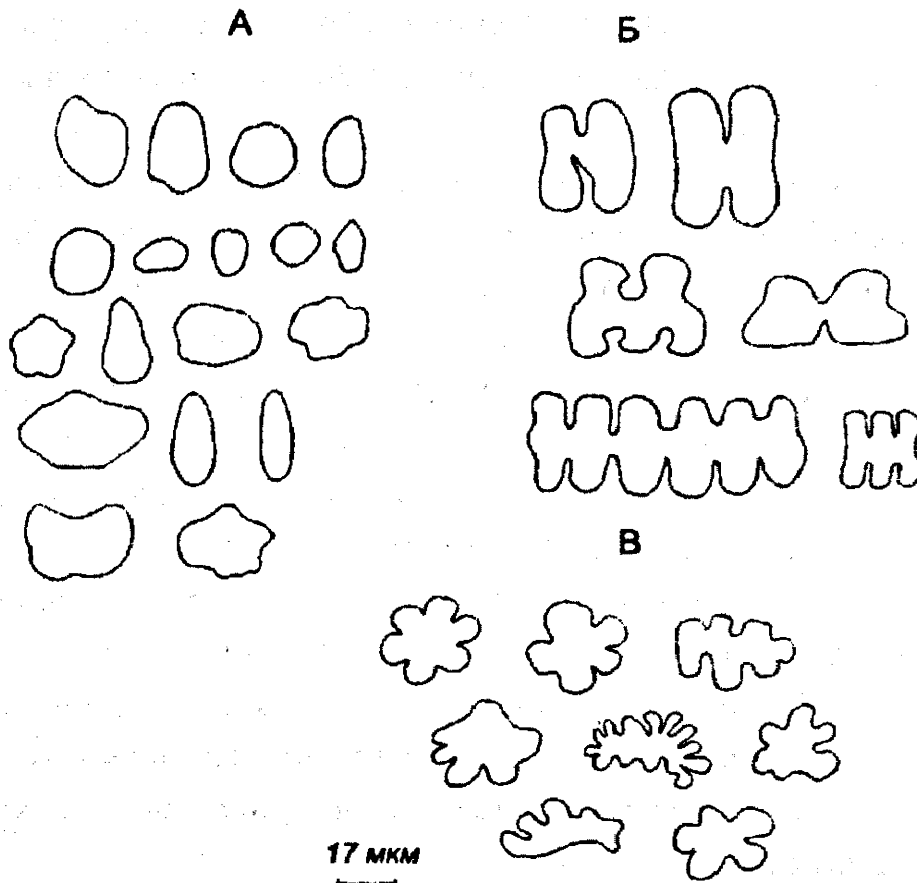


Рис. 6. Клетки мезофилла листьев злаков простой (А) и сложной (Б, В) формы
 Форма клеток: Б – ячеистая; В – лопастная.

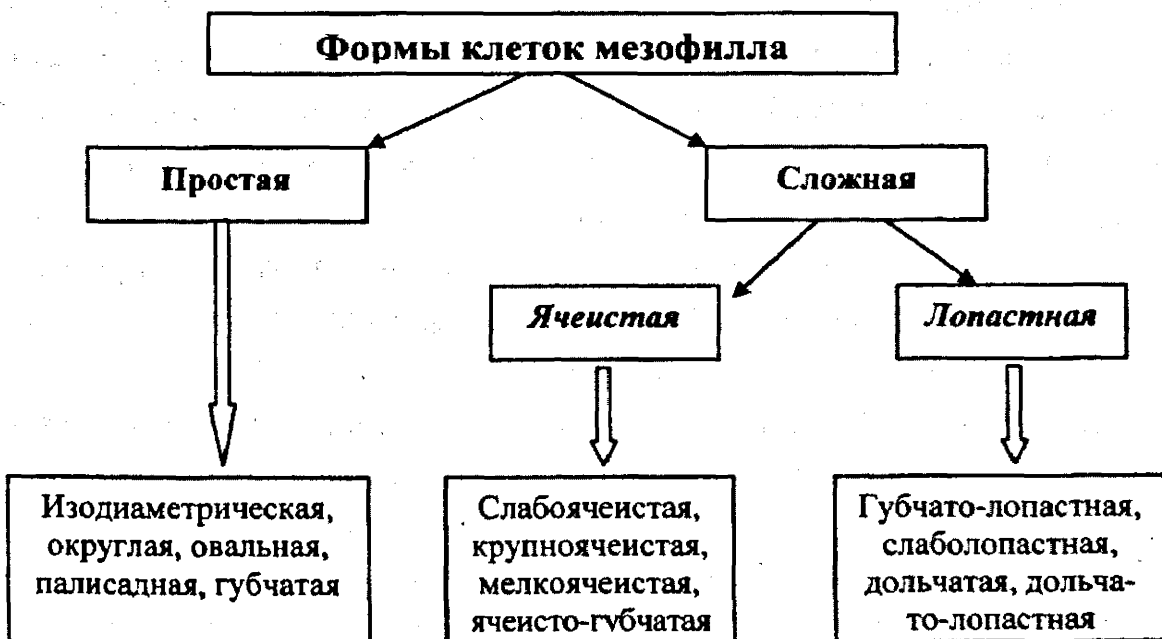


Рис. 7. Формы клеток мезофилла в листьях злаков

Клетки сложной формы отличаются оболочками, образующими хорошо выраженные выросты и складки. Среди них можно выделить ячеистые и лопастные клетки.

Ячеистые клетки удлиненной формы и состоят из соединенных узкими мостиками секций или клеточных ячеек, по терминологии О.В. Березиной и Ю.Ю. Корчагина (1987), напоминающих палисадные клетки. Они различаются по размерам, степени выраженности и числу эллипсоидных звеньев. Так, при работе с мацерированными препаратами листьев пшеницы разной ploидности были выделены сложные мелкоячеистые и сложные крупноячеистые клетки (Храмцова и др., 2003). При более подробной характеристике мезофилла листовых пластинок разных сортов *Triticum aestivum* ячеистые клетки были объединены в две группы: симметричные (имеющие одинаковое число ячеек с обеих сторон от продольной оси клетки) и несимметричные (отличающиеся разным числом ячеек по обе стороны от продольной оси клетки). При дальнейшей типологии этих клеток учитывались ширина цитоплазматического мостика, пространственное положение ячейки относительно продольной оси клетки, а также соотношение длины и ширины клетки (Даштоян, 2009).

Среди ячеистых клеток можно выделить ячеисто-губчатые, к которым мы относим формы с выраженной периодичностью ячеек, сочетающихся с элементами губчатости.

Лопастные клетки более разнообразны по форме, для них свойственны многочисленные округлые или овальные выросты. Используя подходы, предложенные Л.А. Ивановой и В.И. Пьянковым (2002 а) при характеристике формы клеток мезофилла у двудольных и однодольных растений, нами выделены непосредственно лопастные и дольчатые клетки. У первых длина выростов меньше или приближается к ширине, у вторых – значительно превышает ширину. Здесь также возможны промежуточные формы, сочетающие хорошо выраженные лопастные выросты и губчатые очертания.

В зарубежной литературе для описания сложных клеток мезофилла используют словосочетания «arm cells», «plicate cells», «lobed cells» и некоторые другие. При этом своеобразные дольчатые клетки, расположенные у адаксиальной эпидермы листьев бамбуков, называют «arm cells» (Haberlandt, 1928; Calderón, Soderstrom, 1973; Soderstrom, Ellis, 1988), хотя в последнее время это название часто используется в целом для обозначения клеток сложных форм в мезофилле злаков (Watson, Dallwitz, 2008). На наличие складок в клетках хлорофиллоносной паренхимы указывает также термин «plicate cells», предложенный для п/сем. *Bambusoideae* (Prat, 1936). Для клеток ассимиляционной ткани

хлебных злаков применяли наименование «arm-palisade cells» (Chonan, 1970), хотя значительно чаще их называют «lobed cells» (Parker, Ford, 1982; Jung, Wernicke, 1990; Apostolakos et al., 1991; Hellmann, Wernicke, 1998 и др.). Это, по-видимому, связано с описанием клеточных форм, различающихся по форме выростов и их соотношению с основным телом клетки. Скорее всего, термины «arm cells» и «plicate cells» больше соответствуют лопастным клеткам с разной степенью выраженности лопастей и долей, а название «lobed cells» ближе к описанию ячеистых клеток.

В мезофилле большинства рассматриваемых злаков имеются ячеистые клетки, вместе с тем у части видов они не обнаружены или встречаются единично.

У многих видов злаков мезофилл листовых пластинок состоит преимущественно из простых клеток, сложные клетки единичны (*Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata*, *P. sibirica*, *Puccinellia hauptiana*, *P. macranthera*, *P. tenuissima*). Так, у *Achnatherum splendens*, представителей родов *Festuca* и *Puccinellia* можно говорить о наличии палисадных клеток, расположенных в один или несколько рядов у абаксиальной эпидермы, у *Helictotrichon pubescens* имеются губчатые клетки в срединной части листа.

В мезофилле листьев большинства рассматриваемых C_3 -злаков, а также у всех изученных C_4 -видов растений с паникоидной и хлоридоидной структурами листа имеются более и менее выраженные ячеистые клетки. Их проекции весьма разнообразны, число ячеек в сложных клетках изменяется от 2 до 15 и может быть больше. В то же время у представителей родов *Agrostis*, *Alopecurus*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Hierochloe*, *Melica* и *Trisetum* их немного, и часто они слабо выражены. Многочисленные и хорошо развитые ячеистые клетки наблюдаются в мезофилле *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Elymus sibiricus*, *Helictotrichon desertorum*, *Leymus chinensis*, *Molinia caerulea*, *Phragmites australis*, *Psathyrostachys juncea*, а также у видов родов *Agropyron*, *Calamagrostis*, *Hordeum*, *Stipa* и культурных злаков.

Рассматриваемые нами виды злаков по наличию, частоте встречаемости и степени выраженности ячеистых клеток в листьях можно разделить на три группы:

1. Растения, в листьях которых ячеистые клетки не обнаружены или встречаются крайне редко, их ассимиляционная ткань состоит в подавляющем большинстве из простых клеток (*Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Puccinellia hauptiana*, *P. macranthera*, *Festuca pratensis*, *F. valesiaca*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata*, *P. sibirica*, *Phleum phleoides*).

2. Растения, в листьях которых ячеистых клеток немного и часто они слабо выражены (представители родов *Agrostis*, *Alopecurus*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Hierochloe*, *Melica* и *Trisetum*).

3. Растения с многочисленными, хорошо развитыми ячеистыми клетками в мезофилле листьев, при этом отмечается их значительное разнообразие как по форме, так и по числу клеточных ячеек. В эту группу входят типичные хлебные злаки: *Avena sativa*, *Hordeum sativum*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*. Среди дикорастущих злаков – это *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Elymus sibiricus*, *Helictotrichon desertorum*, *Leymus chinensis*, *Molinia caerulea*, *Phragmites australis*, *Psathyrostachys juncea*, а также представители родов *Agropyron*, *Calamagrostis*, *Hordeum* и *Stipa*. Сюда же можно отнести и растения с паникоидной (*Zea mays*, *Sorghum sudanense*, *Pennisetum americanum*, *Miscanthus sacchariflorus*, *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis*) и хлоридоидной (*Panicum miliaceum*, *Cleistogenes squarrosa*) структурами листа.

В пределах одной экологической группы у видов злаков, хлоренхима листьев которых различается по наличию и частоте встречаемости ячеистых клеток, не выявлено резких отличий по размерам между клетками и клеточными ячейками. Данные для фестукоидных видов представлены в таблице 5.

Таблица 5

Сравнительная характеристика клеток и клеточных ячеек первого ряда у абаксальной эпидермы в листовых пластинках фестукоидных злаков

Вид	Группа растений*	Размеры, мкм		
		Высота	Ширина	Длина
<i>Гигромезофиты</i>				
<i>Agrostis stolonifera</i>	2	18,5±0,72	18,0±0,73	32,1±1,22
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	3	18,9±0,60	16,4±0,50	20,5±2,22
<i>Мезофиты</i>				
<i>Poa angustifolia</i>	1	29,8±2,17	21,5±0,87	18,7±0,78
<i>Festuca pratensis</i>	1	26,9±0,89	22,0±0,94	25,0±1,50
<i>Dactylis glomerata</i>	2	29,7±1,25	24,2±1,18	18,7±1,04
<i>Bromopsis inermis</i>	3	22,6±1,15	15,8±0,88	14,7±0,30
<i>Ксерофиты</i>				
<i>Achnatherum splendens</i>	1	25,7±1,05	11,4±0,35	12,7±0,40
<i>Koeleria cristata</i>	1	20,9±0,67	14,4±0,62	15,0±0,65
<i>Stipa pennata</i>	3	17,4±0,42	10,5±0,32	9,2±0,15
<i>Agropyron cristatum</i>	3	23,0±1,49	14,7±0,50	13,9±0,55

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, длина – на парадермальном срезе.

*Номер группы растений см. выше в тексте.

Наряду с ячеистыми у некоторых видов, например, у *Agropyron cristatum*, *Beckmannia syzigachne*, *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis*, в мезофилле присутствуют сложные лопастные и дольчатые клетки. Выраженные лопастные клетки наблюдаются в листьях культурных злаков, а также у *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata* и *Deschampsia cespitosa*. Очень многочисленны они также в листьях бамбуков (*Phyllostachis bambusoides*, *Pseudosasa japonica*).

4. СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ

4.1. Пространственная организация и основные типы мезофилла

Форма ячеистых клеток оказалась хорошим маркером их ориентации в пространстве листа, поэтому нами наряду с изучением мацерированных тканей были произведены поперечные и продольные срезы листьев, что позволило рассмотреть пространственную организацию ассимиляционной ткани.

Ранее на примере культурных злаков было показано, что ячеистые клетки расположены по своей длине вдоль основной оси листа и поэтому на поперечных срезах они выглядят как изодиаметрические или эллипсовидные (Chonan, 1965, 1970; Parker, Ford, 1982). У рассматриваемых нами фестукоидных злаков ячеистые клетки также расположены преимущественно рядами вдоль листа, но с ориентацией продольной оси ячеек как перпендикулярно, так и параллельно поверхности листа. При этом у абаксиальной, а в ряде случаев у адаксиальной эпидермиса сложные клетки ориентированы в основном перпендикулярно к сторонам листа. У абаксиальной эпидермиса ячейки обычно более вытянуты и напоминают палисадные клетки. Нередко наблюдается чередование ячеистых и простых клеток в ряду. С удалением в глубь листа, а у некоторых видов вплоть до адаксиальной эпидермиса ячеистые клетки в основном своими секциями развернуты параллельно листовой поверхности и перпендикулярно осям проводящих пучков.

Более детальное исследование расположения сложных клеток мезофилла у фестукоидных злаков позволило сгруппировать разнообразные их формы в три группы, различающиеся по ориентации наибольшей поверхности в пространстве листа.

Две группы представлены преимущественно ячеистыми клетками. Они протягиваются вдоль листа. Первая группа клеток ориентирована своими секциями перпендикулярно листовой поверхности и располагается в один или два ряда под абаксиальной эпидермисом, а также у адаксиальной эпидермиса в области проводящих пучков и иногда под моторными клетками (рис. 8, прилож., рис. 1). Ячеистые клетки второй группы чаще встречаются в срединной части листа и ориентированы своими звеньями перпендикулярно по отношению к первой группе клеток и параллельно – к нижней поверхности листа (рис.9, прилож. рис. 2). Нередко они крупнее и более разнообразны по конфигурации.

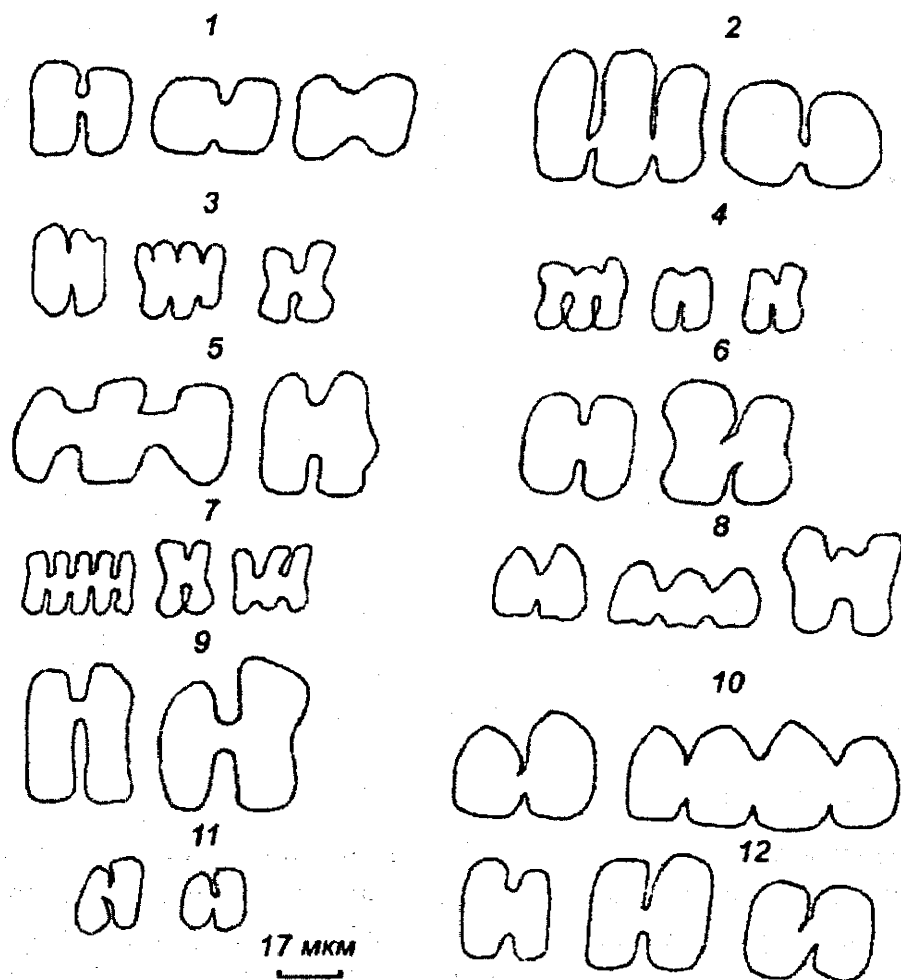


Рис. 8. Форма ячеистых клеток первой группы у абаксиальной эпидермы на продольных боковых срезах листовых пластинок фестукоидных злаков. Виды: 1 – *Dactylis glomerata*; 2 – *Alopecurus pratensis*; 3 – *Leymus chinensis*; 4 – *Calamagrostis epigeios*; 5 – *Bromopsis inermis*; 6 – *Psathyrostachys juncea*; 7 – *Calamagrostis salina*; 8 – *Agropyron cristatum*; 9 – *Triticum aestivum*; 10 – *Elymus sibiricus*; 11 – *Brachypodium pinnatum*; 12 – *Deschampsia cespitosa*.

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. Основные формы простых клеток первой группы показаны на рисунке 10.

Третью группу клеток представляют расположенные в глубине мезофилла и чаще около сосудисто-волокнистых пучков сложные лопастные клетки (рис. 11, прилож., рис. 3). К этой группе можно отнести также более крупные, преимущественно вытянутые клетки, иногда с извилистыми очертаниями или частично развитой слабой лопастистостью. Общим для них является то, что они имеют наибольшую площадь проекций и весьма разнообразные формы на по-

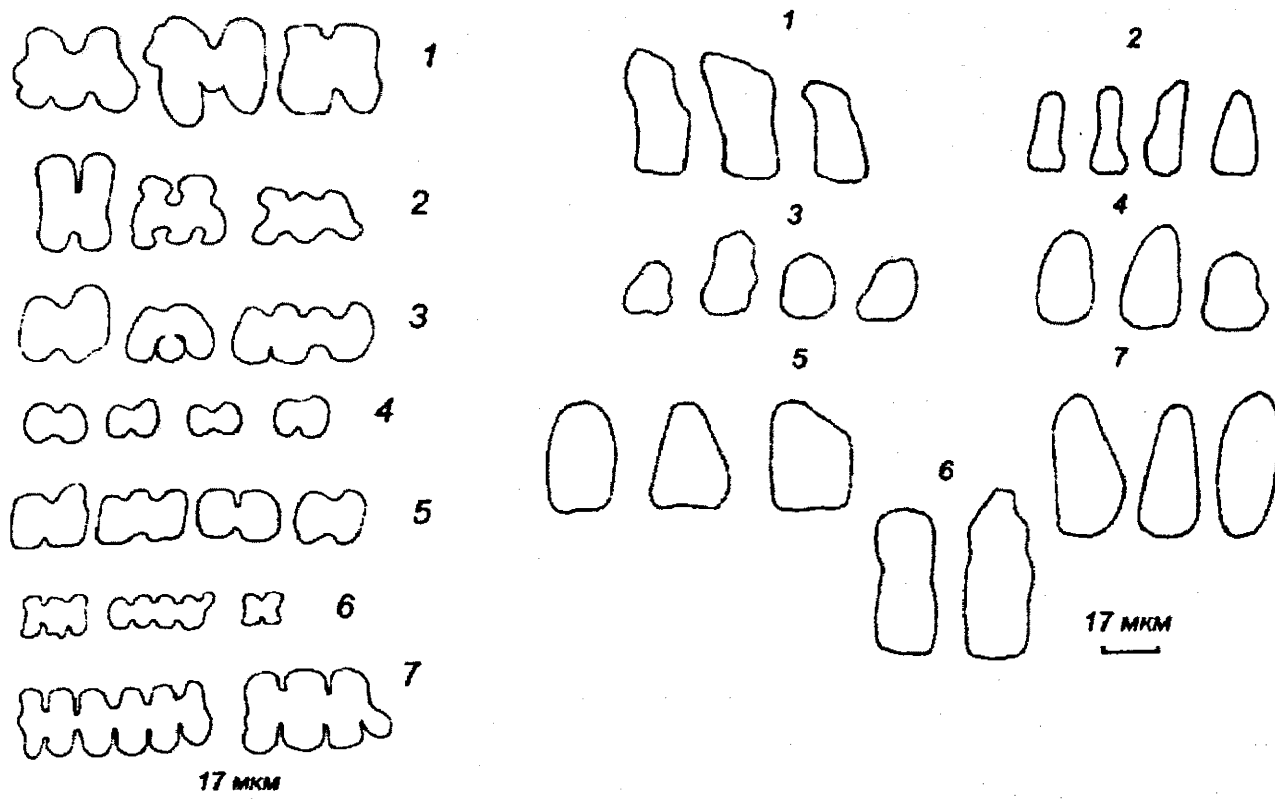


Рис. 9. Формы ячеистых клеток второй группы на продольных срезах в области проводящих пучков листовых пластинок фестукоидных злаков
 Виды: 1 – *Bromopsis inermis*; 2 – *Calamagrostis epigeios*; 3 – *Hordeum brevisubulatum*; 4 – *Helictotrichon desertorum*; 5 – *Beckmannia syzigachne*; 6 – *Stipa zalesskii*; 7 – *Agropyron cristatum*.

Рис. 10. Проекция простых клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы на продольных боковых срезах листовых пластинок фестукоидных злаков
 Виды: 1 – *Puccinellia hauptiana*; 2 – *Achnatherum splendens*; 3 – *Brachypodium pinnatum*; 4 – *Phleum phleoides*; 5 – *Poa angustifolia*; 6 – *Dactylis altaica*; 7 – *Festuca pratensis*.

перечных срезах, а на тангентальных сечениях листа выглядят как более или менее широкие овалы. Эту группу клеток мы будем называть срединными клетками, их схема строения представлена на рисунке 12.

В листовом пространстве эти три группы клеток своими наибольшими поверхностями расположены во взаимно перпендикулярных направлениях и создают основу структуры ассимиляционной ткани фестукоидных злаков, что особенно четко проявляется в листьях с хорошо развитыми клетками сложной формы (рис. 13).

Таким образом, первая и вторая группы клеток располагаются вдоль листа, а третья – поперек, во многом характеризую его толщину.

Взаиморасположение срединных клеток и ячеистых второй группы образует основную систему межклетников в центре листа (рис. 14).

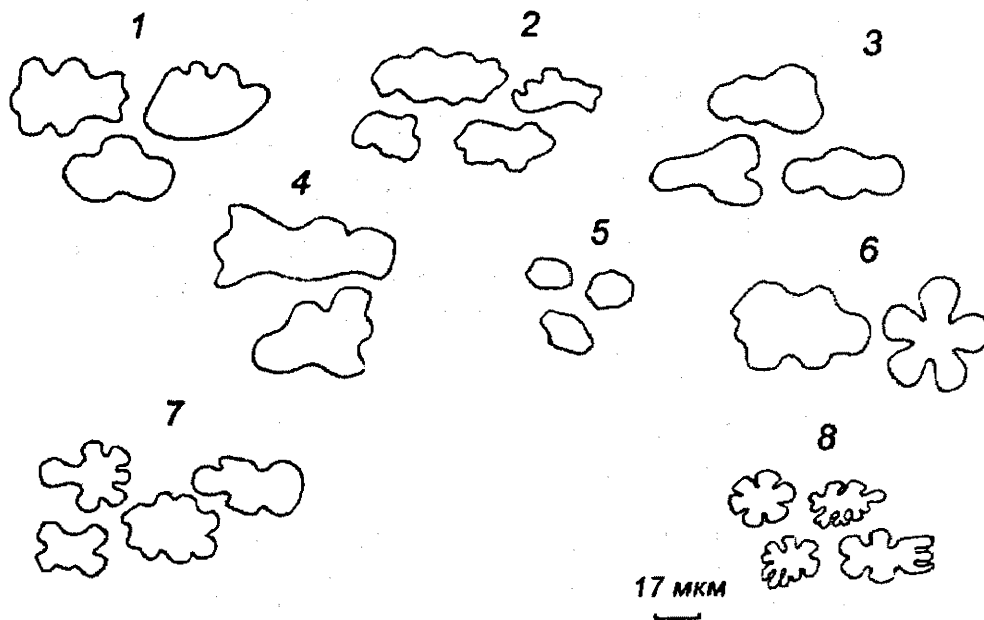


Рис. 11. Форма проекций срединных клеток на поперечных срезах
листовых пластинок фестукоидных злаков

Виды: 1 – *Bromopsis inermis*; 2 – *Agrostis gigantea*; 3 – *Hordeum brevisubulatum*;
4 – *Trisetum sibiricum*; 5 – *Stipa zalesskii*; 6 – *Alopecurus pratensis*; 7 – *Beckmannia
syzigachne*; 8 – *Calamagrostis salina*.

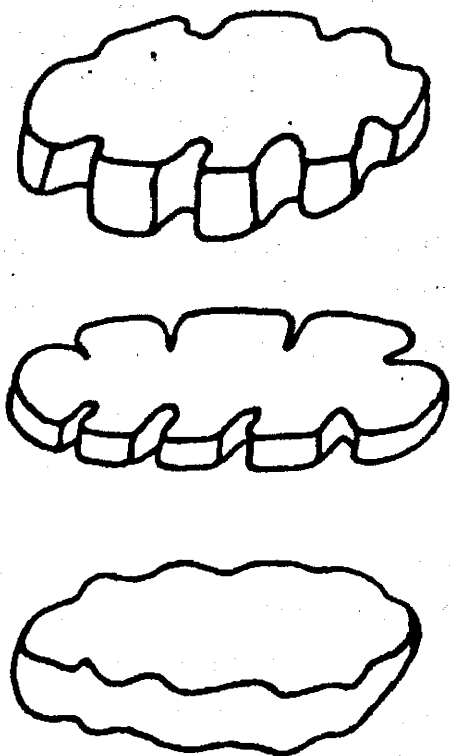


Рис. 12. Схематическое строение
срединных клеток различных форм

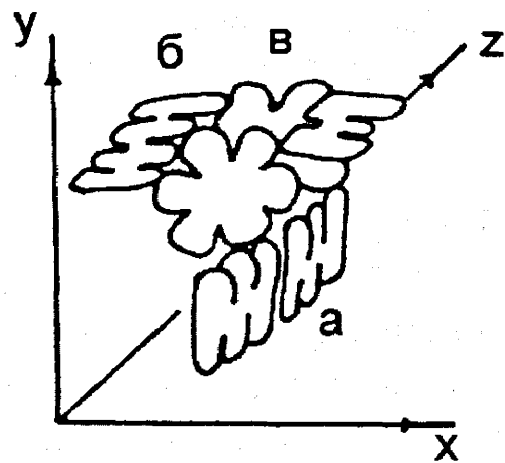


Рис. 13. Схема расположения сложных
клеток в листовых пластинках
фестукоидных злаков
Ячеистые клетки: а – первой группы;
б – второй группы; в – срединные клетки;
оси: OX – ширина листа; OY – толщина
листа; OZ – длина листа.

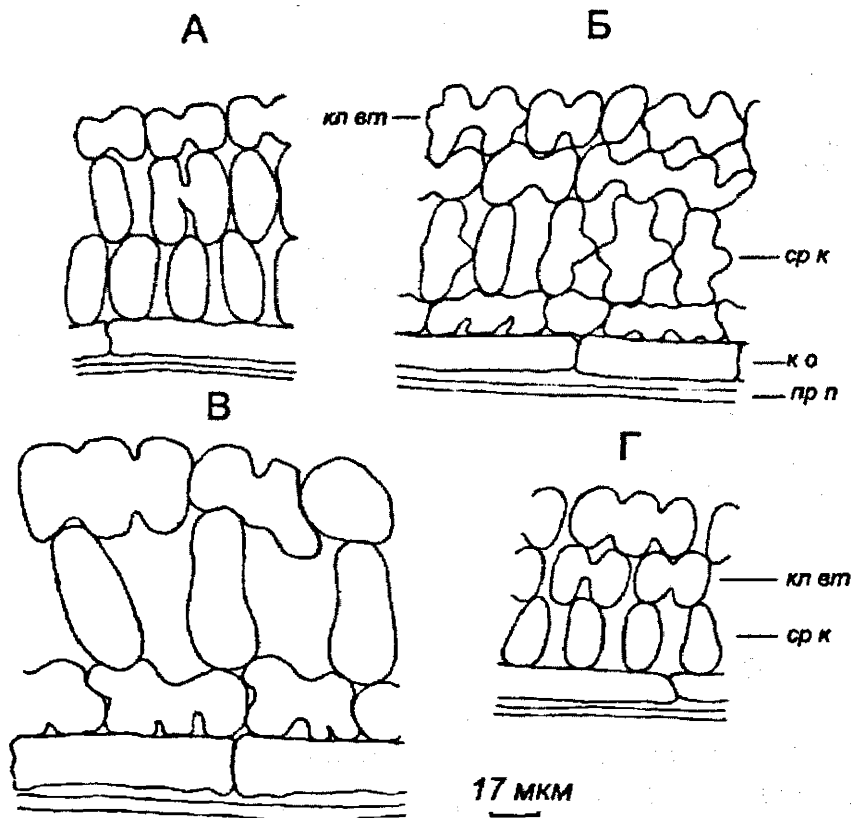


Рис. 14. Расположение клеток второй и третьей групп на тангентальных срезах листовых пластинок фестукоидных злаков разных экологических групп
 Виды: А – *Alopecurus aequalis*; Б – *Melica nutans*; В – *Bromopsis inermis*; Г – *Stipa pennata*; к о – клетки перенхимной обкладки, пр п – проводящий пучок, кл вт – клетки второй группы, ср к – клетки третьей группы (срединные).

Злаки разных экологических групп отличаются по степени развития и размерам той или иной группы клеток в их листьях. Более равномерно все группы клеток представлены у мезофитов, у гигрофитов и гигромезофитов мезофилл в основном состоит из ячеистых клеток, ориентированных параллельно поверхности листа, а у ксерофитов более развиты ячеистые клетки, расположенные перпендикулярно к ней.

Достаточно хорошо условия существования отражают размеры, форма и расположение ассимиляционных клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы в листьях злаков. Так, у растений увлажненных местообитаний эти клетки часто вытянуты вдоль листа, на поперечных срезах они более плоские, их ширина превосходит высоту или приближается к ней (табл. 6). При этом на парадермальных срезах у многих видов наблюдается чередование вытянутых проекций клеток с округлыми, т.е. отмечается выраженная дифференциация отдельных рядов клеток вдоль листа. Нередко крупные проекции имеют более или менее развитое ячеистое строение.

Размеры клеток (клеточных ячеек) первого ряда у абаксиальной эпидермы
в листовых пластинках фестукоидных злаков, мкм

Экологическая группа	Высота	Ширина	Толщина	Высота Ширина	Высота Толщина
Гигрофиты	<u>15,2–18,7</u> 17,0	<u>16,5–24,0</u> 20,2	<u>20,4–30,4</u> 25,4	<u>0,63–1,13</u> 0,88	<u>0,58–0,76</u> 0,67
Гигромезофиты	<u>15,2–41,2</u> 27,8	<u>16,2–28,9</u> 22,3	<u>16,8–40,9</u> 20,3	<u>0,84–1,81</u> 1,23	<u>0,58–2,26</u> 1,25
Мезофиты	<u>16,9–48,8</u> 28,7	<u>13,7–27,3</u> 20,0	<u>11,9–29,7</u> 17,4	<u>1,00–2,05</u> 1,42	<u>1,06–2,54</u> 1,60
Ксеромезофиты	<u>23,0–29,8</u> 27,4	<u>17,4–22,2</u> 20,1	<u>13,5–18,9</u> 17,2	<u>1,27–1,48</u> 1,37	<u>1,30–2,08</u> 1,62
Ксерофиты	<u>15,9–33,7</u> 23,6	<u>9,0–23,0</u> 15,1	<u>8,6–21,5</u> 13,1	<u>1,29–2,25</u> 1,60	<u>1,27–2,26</u> 1,72

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе. В числителе показаны пределы изменения средних величин для отдельных видов, в знаменателе – среднее значение.

У многих мезофитов, ксеромезофитов и ксерофитов клетки (клеточные ячейки) хлоренхимы первого ряда у нижней стороны листа напоминают палисадные, их высота в 1,1–2,5 раза превышает ширину и толщину, при этом наиболее высокие значения наблюдались в основном у ксерофитов. Для сравнения укажем, что длина клеточных ячеек превышала ширину у флаговых листьев пшеницы в 1,8–2,1 раза (Березина, Корчагин, 1987), подобное отношение для простых вытянутых клеток под абаксиальной эпидермой у *Festuca pratensis* составило 2,0–2,2 (Венжик, Николаевская, 2001). Отметим, что соотношение между высотой и шириной у палисадных клеток листьев двудольных растений в основном значительно выше: у степных мезофитов и ксерофитов оно колебалось от 2,3 до 5,9 (Горшкова, Зверева, 1988), у древесных мезофитов находилось в пределах 3,3–6,5 (Брандт, Тагеева, 1967, Тышкевич, 1976).

Наиболее крупные клетки и клеточные ячейки отмечались у мезофитов, особенно у культурных злаков, наиболее мелкие формы были характерны для ксерофитов.

Срединные клетки имеются в мезофилле практически у всех видов злаков, независимо от наличия в нем простых или сложных ячеистых клеток, при этом у растений разных экологических групп они различаются по форме и размерам (табл. 7).

Размеры срединных клеток мезофилла (2–4 слоя от абаксиальной эпидермы)
в листовых пластинках фестукоидных злаков, мкм

Экологическая группа	Длина	Ширина	Толщина
Гигрофиты	<u>28,4–35,7</u> 32,0	<u>16,4–17,5</u> 17,0	<u>15,9–19,7</u> 17,8
Гигромезофиты	<u>26,1–56,1</u> 37,0	<u>15,7–41,8</u> 25,4	<u>15,0–27,0</u> 18,6
Мезофиты	<u>23,9–51,8</u> 37,5	<u>11,8–33,0</u> 23,3	<u>14,2–25,1</u> 19,6
Ксеромезофиты	<u>30,1–41,4</u> 36,9	<u>21,2–27,2</u> 23,9	<u>17,5–22,2</u> 19,4
Ксерофиты	<u>16,5–50,8</u> 28,3	<u>13,7–31,6</u> 19,5	<u>12,0–26,7</u> 14,7

Примечание: длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на тангентальном срезе. Остальные обознач. см. табл. 6.

Наиболее разнообразные и многочисленные срединные клетки дольчатых и дольчато-лопастных очертаний встречаются у обитателя солончаковатых лугов *Calamagrostis salina*, отличающегося ксероморфной организацией мезофилла листьев. Такие клетки имеют место также и у *Beckmannia syzigachne* и *Secale cereale*.

Хорошо выраженные лопастные клетки наблюдаются у гигрофитов и большей части гигромезофитов. Среди мезофитов они развиты у *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa* и особенно у культурных злаков. Основная масса срединных клеток у многих гигромезофитов, мезофитов и ксеромезофитов представлена слаболопастными, губчато-лопастными и губчатыми формами. Отметим, что многочисленные лопастные клетки также наблюдались на поперечных срезах листьев *Oryza sativa* L., при этом на тангентальных срезах они имели уплощенную форму и были плотно упакованы (Бурундукова и др., 2003).

У некоторых мезофитов и большинства ксерофитов срединные клетки отличались более крупными размерами, но практически не имели извилистых очертаний. Слаболопастные и губчато-лопастные клетки среди ксерофитов встречались у *Leymus chinensis* и у видов рода *Agropyron*, и лишь у *Psathyrostachys juncea* имелись хорошо выраженные лопастные клетки. Наиболее узкие срединные клетки были характерны для ксерофитов.

Таким образом, фестукоидные злаки различаются по внутреннему строению мезофилла их листьев, что, в частности, проявляется по форме проекций ассимиляционных клеток на разных срезах (рис. 15, 16).

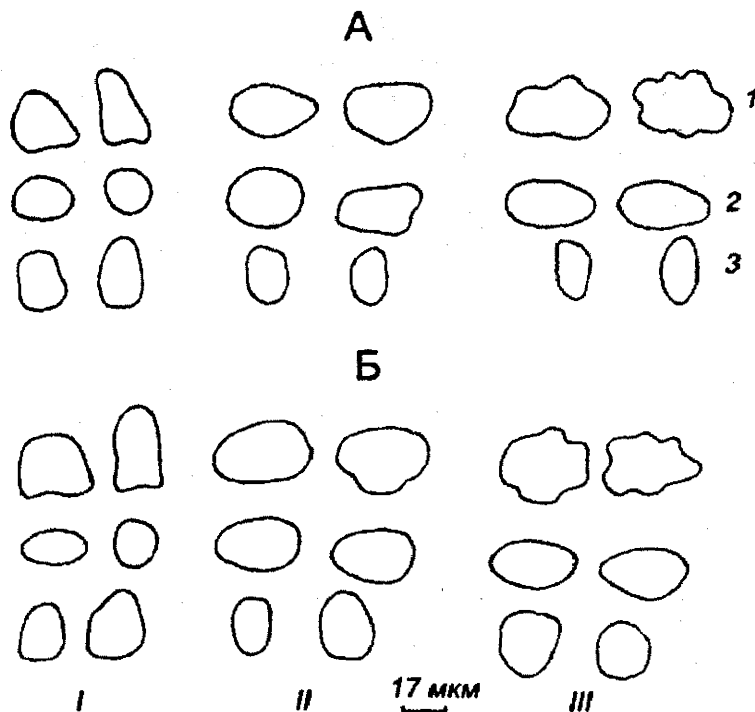


Рис. 15. Проекция ассимиляционных клеток листовых пластинок у фестукоидных злаков с простыми клетками мезофилла
 Виды: А – *Phleum phleoides*, Б – *Poa angustifolia*.

Расположение клеток: I – первый ряд у абаксиальной эпидермы (первая группа); II – крупные клетки без извилистых очертаний (вторая группа); III – срединные клетки; срез: 1 – поперечный; 2 – тангентальный; 3 – продольный боковой.

Мезофилл в листе злаков сосредоточен между сосудисто-волокнистыми пучками, которые, располагаясь параллельно, образуют более или менее повторяющиеся фрагменты (часть листа между центрами больших проводящих пучков). Форма, размеры и пространственная ориентация клеток мезофилла во многом зависят от их положения во фрагменте и экологических особенностей вида. Так, клетки первого ряда у абаксиальной эпидермы на поперечных срезах более вытянуты у проводящих пучков, с удалением от них они становятся шире и часто более округлы. На парадермальных срезах их проекции располагаются параллельными рядами относительно сосудисто-волокнистых пучков, по мере приближения к середине фрагмента клетки укрупняются и увеличиваются межклетники.

У ксерофитов и большей части мезофитов эти проекции выглядят как круги или овалы, что свидетельствует об имеющейся более или менее развитой палисадной ткани, образованной простыми вытянутыми клетками или клеточными ячейками (рис. 17). Особенно мелкие плотно сомкнутые круглые проекции клеточных ячеек наблюдаются у *Calamagrostis salina*, а также представителей родов *Stipa* и *Helictotrichon*.

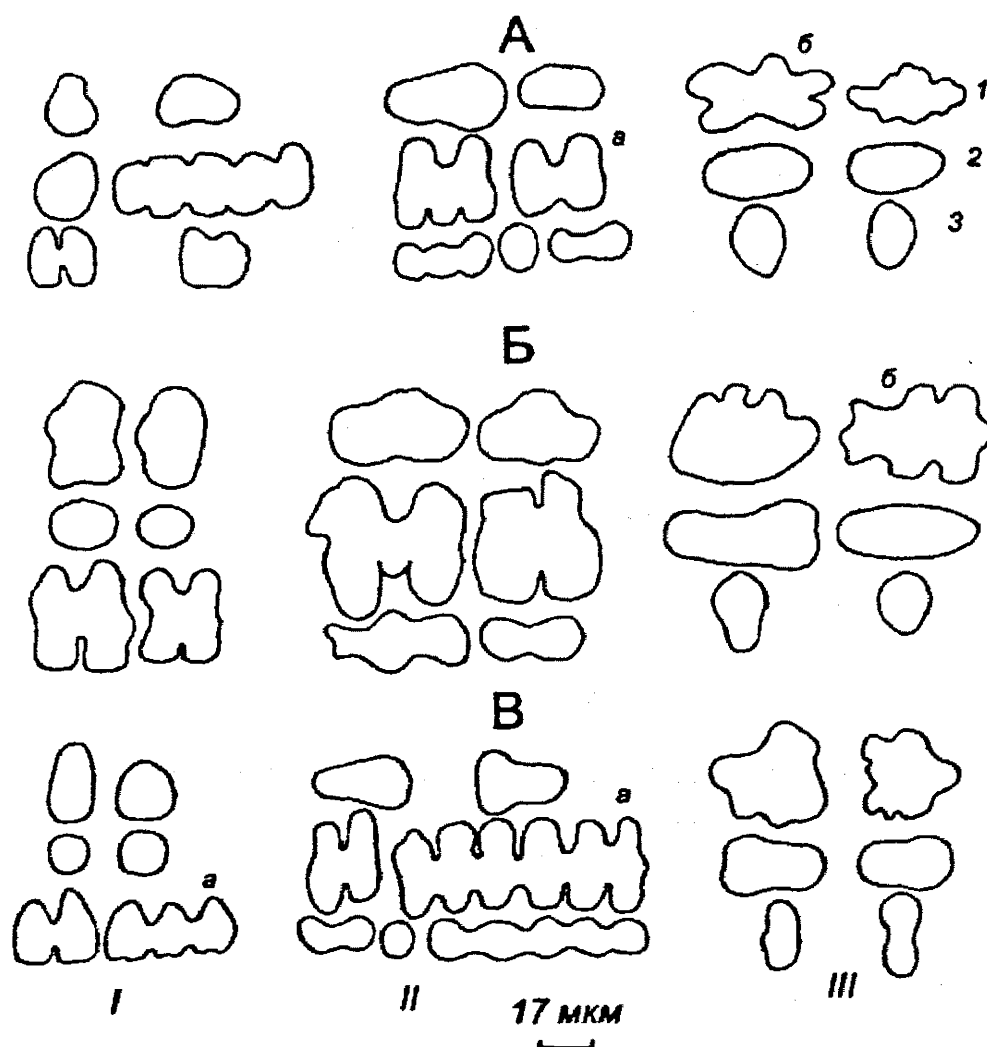


Рис. 16. Проекция ассимиляционных клеток листовых пластинок у фестукоидных злаков со сложноорганизованным мезофиллом
 Виды: А – *Calamagrostis langsdorfii*, Б – *Bromopsis inermis*, В – *Agropyron cristatum*;
 Расположение клеток: I – первый ряд у абаксиальной эпидермы (первая группа);
 II – сложные клетки, ориентированные параллельно абаксиальной эпидерме (вторая группа); III – срединные клетки; клетка: а – ячеистая; б – лопастная.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 12.

У многих гигрофитов, теневых гигромезофитов и некоторых мезофитов отдельные ряды проекций на продольных срезах дифференцированы из-за чередования округлых, овальных, вытянутых и ячеистых форм (см. рис. 17 – 1, 2, б), что в целом подтверждает неоднородность клеток по форме и расположению относительно нижней эпидермы. При этом ячеистые клетки ориентированы к ней своей наибольшей поверхностью. У *Calamagrostis langsdorfii* и *Elymus sibiricus* наблюдалось сочетание рядов ячеистых клеток, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно листовой поверхности.

В целом структурные адаптации хлоренхимы листьев фестукоидных злаков к условиям обитания во многом обусловлены разной ориентацией клеток и

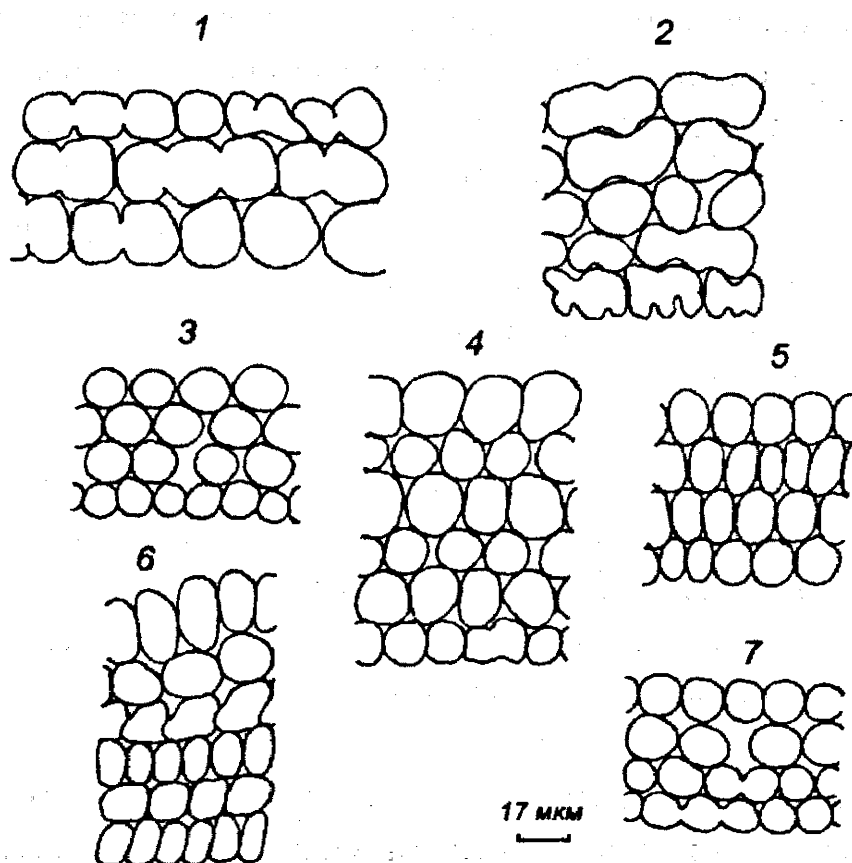


Рис. 17. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы на парадермальных срезах листовых пластинок фестукоидных злаков
 Виды: 1 – *Beckmannia syzigachne*; 2 – *Agrostis stolonifera*; 3 – *Calamagrostis epigeios*;
 4 – *Dactylis glomerata*; 5 – *Puccinellia macranthera*; 6 – *Poa angustifolia*; 7 – *Stipa pennata*.

клеточных ячеек в пространстве листа относительно его поверхности. У гигрофитов и частично у гигромезофитов ячеистые клетки своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме, так как расположены параллельно к ней. У многих мезофитов, ксеромезофитов и особенно ксерофитов ячеистые клетки своими секциями ориентированы перпендикулярно абаксиальной эпидерме, что напоминает образование палисадных клеток у двудольных растений. Определенную роль в адаптации также имеет и форма срединных клеток.

В строении мезофилла листовых пластинок злаков как состоящих из простых, так и сложных клеток можно различить элементы сходства с типами структур, характерными для двудольных растений, что, вероятно, является отражением общих принципов построения хлоренхимы листа как оптимальной оптической системы в определённых условиях местообитаний.

Учитывая, что основная часть ассимиляционных клеток представлена простыми и сложными ячеистыми, при определении типов строения мезофилла

злаков опирались на особенности их расположения относительно продольной и поперечной плоскостей листа. При выделении типов мезофилла злаков использовались методические подходы, предложенные для характеристики анатомического строения листьев двудольных растений (Василевская, Бутник, 1981; Шийрэвдамба, 1990). По аналогии с листьями двудольных растений у злаков проявление палисадности можно рассматривать как расположение клеток или клеточных ячеек перпендикулярно поверхности листа, а губчатости – как обращение клетками к эпидерме своей наибольшей поверхностью.

При описании анатомических особенностей листьев злаков конкретизация названий мезофилла может способствовать их сравнению с другими группами растений и более глубокому познанию экологических возможностей произрастания. Предложенная нами классификация типов строения мезофилла базируется на основе расположения клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы, а также в области собственно адаксиальной эпидермы и моторных или двигательных клеток.

У поверхности листьев разных видов злаков клетки могут быть простыми и сложными, преимущественно ячеистыми. Они могут располагаться перпендикулярно или параллельно, или под некоторым углом относительно эпидермы (рис. 18). В связи с этим основные типы строения мезофилла рассматриваются отдельно для видов злаков, мезофилл которых складывается в основном из простых клеток, и для злаков, в мезофилле которых широко присутствуют сложные ячеистые клетки (табл. 8). При дальнейшей характеристике мезофилла листьев отдельных видов важна плотность расположения клеток и их размеры.

Так как у всех видов фестукоидных злаков в глубине мезофилла имеются в той или иной степени развитые срединные клетки (Зверева, 2009), то в целом проявления изопалисадности, характерного для двудольных ксерофитов, в их листьях не наблюдается.

Хлоренхима листьев *Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *F. valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Poa sibirica*, *P. attenuata*, *Puccinelliaauptiana* и *P. macranthera* состоит в подавляющем большинстве из простых клеток, ячеистые клетки встречаются очень редко.

Клетки мезофилла *Puccinelliaauptiana* и *P. macranthera* плотно упакованы, у абаксиальной эпидермы они более удлиненные, в центре и у адаксиальной эпидермы – чаще изодиаметрические.

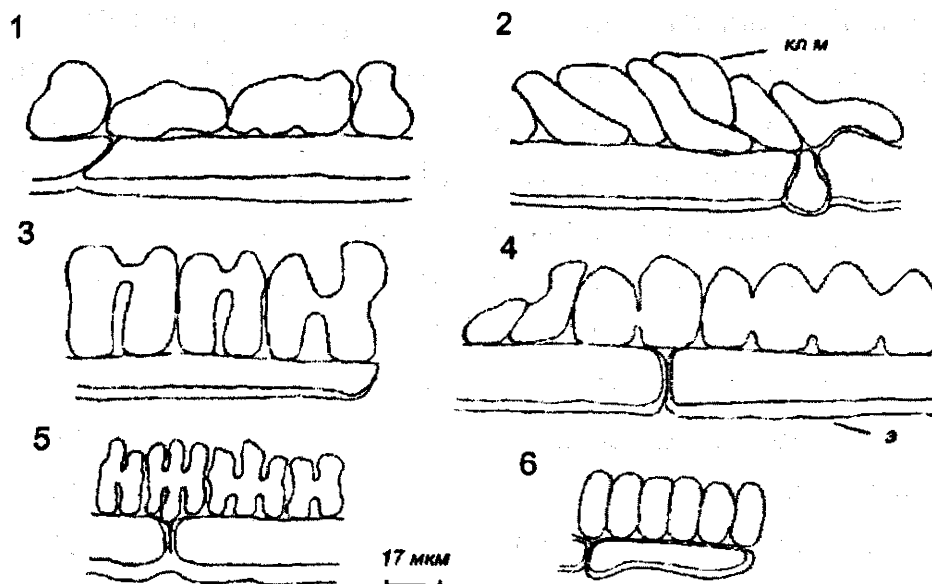


Рис. 18. Расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на продольных боковых срезах листовых пластинок фестукоидных злаков. Виды: 1 – *Hierochloe odorata*; 2 – *Festuca pseudovina*; 3 – *Triticum aestivum*; 4 – *Elymus sibiricus*; 5 – *Calamagrostis salina*; 6 – *Puccinellia macranthera*; кл м – клетки мезофилла; э – абаксиальная эпидерма.

Таблица 8

Основные типы строения мезофилла листьев фестукоидных злаков

Мезофилл с простыми клетками	Мезофилл со сложными ячеистыми клетками
Изолатерально-палисадный (плотный – <i>Puccinellia hauptiana</i> , <i>P. macranthera</i> ; рыхлый – <i>Helictotrichon pubescens</i>)	Ячеисто-изолатерально-палисадный (плотный – <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>S. zalesskii</i> ; рыхлый – у хлебных злаков)
Сочетание изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и вентродорсального (в области моторных клеток) (плотный – <i>Achnatherum splendens</i> ; рыхлый – <i>Festuca pratensis</i>)	Сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и ячеисто-вентродорсального (в области моторных клеток) (<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Elytrigia repens</i>)
Вентродорсальный	Ячеисто-вентродорсальный (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Agrostis gigantea</i>)
Сочетание вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы) (<i>Festuca pseudovina</i> , <i>F. valesiaca</i>)	Сочетание ячеисто-вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы) (<i>Calamagrostis langsdorfii</i> , <i>Elymus sibiricus</i>)
Изолатерально-губчатый	Ячеисто-изолатерально-губчатый (<i>Agrostis tenuis</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>Alopecurus aequalis</i> , <i>Beckmannia syzigachne</i> , <i>Hierochloe odorata</i>)

Мезофилл *Achnatherum splendens* представлен преимущественно удлиненными плотноупакованными клетками, ориентированными перпендикулярно поверхностям листа, что во многом соответствует *изопалисадному строению* листовых пластинок двудольных растений. В центре листа клетки мезофилла более округлые и расположены реже, к моторным клеткам они примыкают своей вытянутой стороной, что напоминает *плотное вентродорсальное строение*. Ввиду сильной ребристости листа столбчатые клетки у адаксиальной эпидермы расположены почти параллельно нижней листовой поверхности.

Среди клеток хлоренхимы *Helictotrichon pubescens* выделяются палисадные, обращенные к абаксиальной эпидерме, и губчатые, расположенные более рыхло в глубине листа. У адаксиальной эпидермы листьев *H. pubescens* столбчатые клетки имеются, но они более угловатые или округлые и расположены реже. У *Festuca valesiaca*, *F. pratensis*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides* и *Poa angustifolia* вытянутые клетки хлоренхимы одним или несколькими слоями обращены к верхней и нижней сторонам листа, в центре которого имеются более крупные и округлые клетки с разной степенью выраженности сети межклетников. Подобное расположение мезофилла у рассматриваемых видов напоминает *изолатерально-палисадное строение* листьев двудольных растений. Вместе с тем очень часто под моторными клетками клетки мезофилла вытянуты и ориентированы параллельно листовой поверхности, что позволяет рассматривать строение в этой части листа как аналог *вентродорсального* для двудольных видов. Таким образом, в этом случае в структуре мезофилла наблюдается чередование в разных частях листа элементов *изолатерально-палисадного* и *вентродорсального типов строения*.

На парадермальных срезах листовых пластинок овсяниц проекции ассимиляционных клеток имеют как округлые, так и вытянутые очертания, располагающиеся параллельными рядами относительно проводящих пучков. Это свидетельствует о том, что клетки мезофилла в разных рядах ориентированы своей наибольшей поверхностью перпендикулярно (первая группа клеток) или параллельно (вторая группа клеток) относительно эпидермы. У *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides* и видов рода *Festuca* также можно выделить наличие хлорофиллоносных клеток, занимающих промежуточное положение, которые, налагаясь друг на друга, расположены наклонно по отношению к эпидерме.

Рассмотрим некоторые особенности строения ассимиляционной ткани листовых пластинок злаков со сложноорганизованным мезофиллом (рис. 19).

Ячеисто-изолатерально-палисадный тип мезофилла характеризуется наличием у обеих сторон листа одного или нескольких слоев ячеистых клеток,

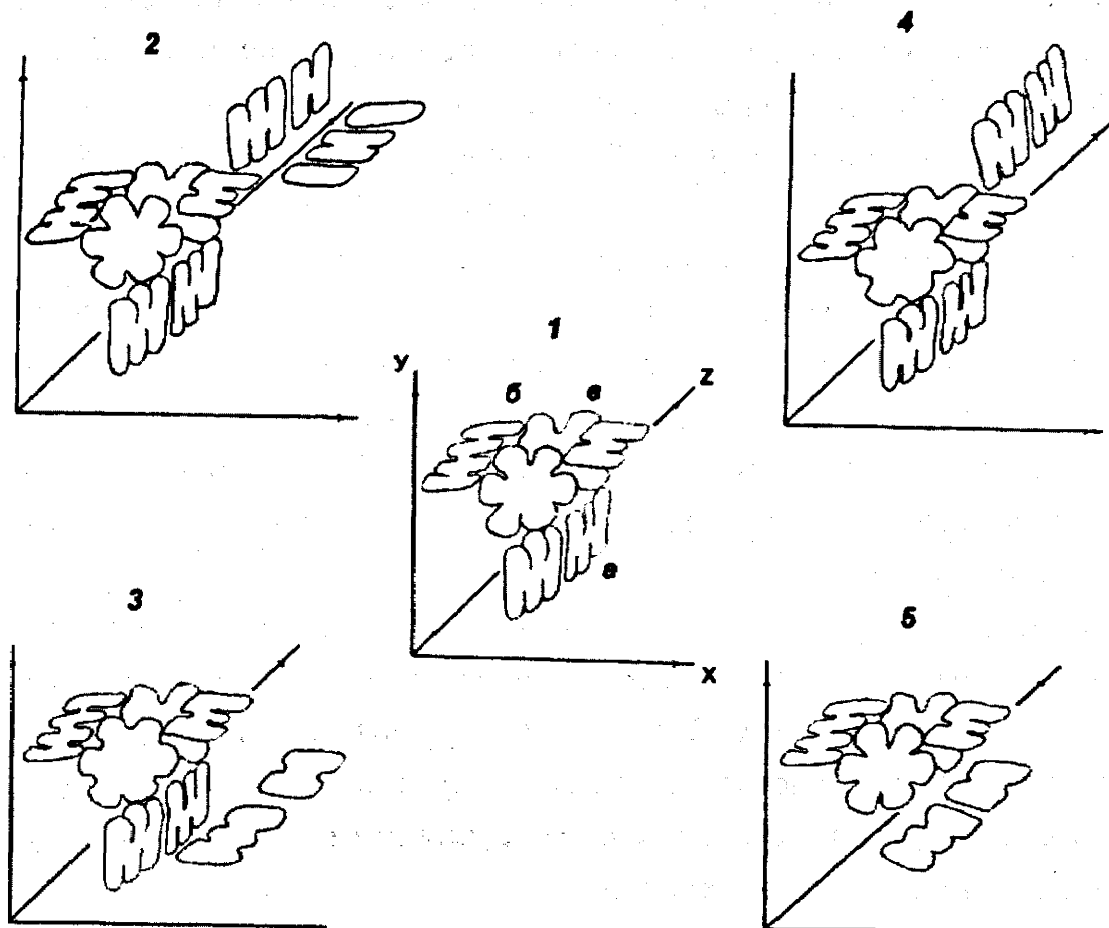


Рис. 19. Схемы типов строения сложноорганизованного мезофилла листьев фестукоидных злаков

Оси листа: OX – ширина; OY – толщина; OZ – длина листа; ячеистые клетки: a – первой группы, $б$ – второй группы, $в$ – срединные клетки.

Типы строения мезофилла: 1 – ячеисто-вентродорсальный; 2 – сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в обл. проводящих пучков) и ячеисто-вентродорсального (в области моторных клеток); 3 – сочетание ячеисто-вентродорсального с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы); 4 – ячеисто-изолатерально-палисадный; 5 – ячеисто-изолатерально-губчатый.

ориентированных своими секциями перпендикулярно эпидермам. Между ними имеются один или несколько рядов срединных и ячеистых клеток второй группы. Этот тип мезофилла с рыхлым расположением клеток наблюдается у культурных хлебных злаков: *Avena sativa*, *Hordeum sativum*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*. Более плотный мезофилл подобного типа имеется у гелиофитов засушливых местообитаний: *Helictotrichon desertorum*, а также у представителей рода *Stipa*.

У многих злаков лесной, лесолуговой и луговой фитоценотической приуроченности наблюдается сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного и

ячеисто-вентродорсального типов мезофилла в разных частях листа. В этом случае ячеистые клетки расположены перпендикулярно нижней эпидерме и верхней в области проводящих пучков, к моторным клеткам они обращены своей наибольшей поверхностью. К этой группе можно отнести: *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *H. jubatum*, *Calamagrostis epigeios*. Для ячеисто-вентродорсального типа мезофилла характерно в основном наличие одного ряда более или менее выраженных палисадных клеток с расположением ячеек перпендикулярно нижней поверхности листа, последующие клеточные слои раскрываются своими секциями на тангентальных срезах. Подобное строение мезофилла отмечается у растений влажных или затененных местообитаний – *Calamagrostis arundinacea* и *Agrostis gigantea*.

Сочетание ячеисто-вентродорсального типа строения мезофилла с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы) в нашем случае наблюдалось у *Calamagrostis langsdorfii* и *Elymus sibiricus*. У абаксиальной эпидермы их листовых пластинок прослеживалось чередование рядов ячеистых клеток, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно листовой поверхности.

Ячеисто-изолатерально-губчатый тип мезофилла отличается тем, что практически все слои ячеистых клеток хлоренхимы своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме. Этот тип мезофилла наблюдался у злаков увлажненных лесов, сырых лугов и болот: *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Hierochloa odorata*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*, *Festuca gigantea*.

Описанные типы анатомического строения мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков свидетельствуют о разнообразии их строения в зависимости от систематической принадлежности и адаптации растений к условиям среды.

Таким образом, при выделении типов мезофилла листовых пластинок злаков оказалось возможным использование основных подходов, разработанных для описания типов анатомического строения листьев двудольных растений. В то же время отметим, что для листовых пластинок злаков часто характерно лишь приближение к тому или иному типу мезофилла, а также проявление разных типов мезофилла в разных частях листа, что, возможно, связано с ребристостью абаксиальной эпидермы и разнообразным сочетанием трех основных групп клеток у поверхности листа.

4.2. Экологические особенности строения мезофилла

4.2.1 Злаки увлажненных местообитаний

Анализ клеточного строения мезофилла листьев влаголюбивых злаков способствует более глубокому пониманию процессов их адаптации к условиям среды. Известно, что листья лесных теневыносливых мезофитов отличаются более тонкой листовой пластинкой, преобладанием устьиц на верхней поверхности, слабым утолщением стенок эпидермальных клеток, небольшим развитием механических и проводящих тканей, а также рыхлым мезофиллом (Николаевский, 1972 в).

Среди рассмотренных видов злаков имеются как светолюбивые, произрастающие на сырых лугах, по берегам рек и зарастающих озер (*Alopecurus pratensis*, *Dactylis altaica*, *Deschampsia cespitosa*, *Hordeum brevisubulatum*, *Poa sibirica*), так и теневыносливые растения, предпочитающие увлажненные леса (*Agrostis stolonifera*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Festuca gigantea*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*).

У изученных злаков достаточно широкие листовые пластинки со слабо развитой склеренхимой, толщина листа в области сосудисто-волокнистых пучков наименьшая у *Melica nutans* (80 мкм), а наибольшая – у *Deschampsia cespitosa* (490 мкм), у остальных видов она колеблется от 140 до 310 мкм (табл. 9). Анатомическое строение листовых пластинок отдельных видов представлено на рисунках 20–27 и в приложении, рис. 4–5.

Ребристость верхней поверхности особенно выражена у *Deschampsia cespitosa*, практически отсутствует она у *Poa sibirica*, у остальных видов отношение толщины листа в проводящих пучках к ширине в области моторных клеток составляет 1,1–3,0. На поперечных срезах в области пузыревидных клеток мезофилл располагается в основном в 2–4 слоя, при этом у *Alopecurus aequalis*, *Agrostis stolonifera* и *Melica nutans* их насчитывалось только 2–3, у *Deschampsia cespitosa* – всего 1–2, а у *Alopecurus pratensis*, *Hordeum brevisubulatum* и *Calamagrostis langsdorfii* иногда наблюдалось до 5 рядов.

У большинства злаков клетки эпидермы имеют ровные антиклинальные стенки. Моторные, или пузыревидные, клетки довольно крупные, их высота изменяется от 30 до 70 мкм. Небольшая волнистость стенок нижней эпидермы наблюдалась у *Dactylis altaica* и *Deschampsia cespitosa*. Устьица расположены преимущественно на обеих сторонах листа, при этом они часто мелкие и погруженные. Отметим, что на абаксиальной эпидерме у *Melica nutans* устьиц нет, а у *Calamagrostis langsdorfii* их очень мало, у остальных видов их число на 1 мм² поверхности колебалось от 24 до 103.

**Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок
генеративных побегов злаков увлажненных местообитаний**

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпи- дермы	листа в области проводящих пучков
	адакси- альной	абакси- альной		
<i>Гигрофиты</i>				
<i>Alopecurus aequalis</i>	23,7±0,87	20,9±1,93	2,8±0,12	191,8±4,05
<i>Beckmannia syzigachne</i>	20,5±0,54	18,9±0,70	3,9±0,23	222,2±10,67
<i>Гигромезофиты</i>				
<i>Agrostis tenuis</i>	19,2±0,47	18,1±0,42	2,3±0,18	143,9±4,61
<i>A. stolonifera</i>	20,9±0,92	20,0±0,78	2,2±0,61	142,8±3,02
<i>Alopecurus pratensis</i>	31,6±1,04	28,9±0,87	4,5±0,23	293,8±7,11
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	21,2±1,12	22,0±1,05	3,4±0,32	224,3±9,58
<i>Dactylis altaica</i>	26,7±0,73	26,2±0,47	6,3±0,33	310,9±6,30
<i>Deschampsia cespitosa</i>	21,4±0,60	21,0±0,48	5,3±0,22	470,9±13,11
<i>Festuca gigantea</i>	32,7±1,95	31,4±1,24	4,3±0,27	279,4±11,60
<i>Hierochloe odorata</i>	19,7±0,68	18,2±0,57	3,2±0,11	175,2±2,52
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	21,3±0,52	20,2±0,32	3,8±0,13	170,1±3,72
<i>Melica nutans</i>	16,7±0,43	15,7±1,50	4,4±0,22	78,9±2,29
<i>Poa sibirica</i>	17,9±0,60	19,9±0,68	4,5±0,35	158,3±4,29
<i>Trisetum sibiricum</i>	28,1±0,99	27,7±0,77	4,0±0,27	195,6±9,31

У одних и тех же видов злаков клетки абаксиальной и адаксиальной эпидермы на поперечных срезах довольно близки по высоте. Толщина наружных стенок клеток адаксиальной эпидермы составляет 9–22% по отношению к их высоте, а утолщение абаксиальной эпидермы у большинства видов находится в пределах от 11 до 19%, лишь у *Beckmannia syzigachne*, *Dactylis altaica*, *Deschampsia cespitosa* и *Poa sibirica* оно больше – от 21 до 28%.

Мезофилл сосредоточен между сосудисто-волокнистыми пучками и у всех рассматриваемых видов наряду с простыми клетками в той или иной степени в нем имеются достаточно разнообразные по форме сложные клетки (см. рис. 20–27).

Более многочисленные, хорошо развитые ячеистые клетки с 2–8 секциями отмечаются у *Calamagrostis langsdorfii* и *Hordeum brevisubulatum*. В мезофилле *Festuca gigantea* наряду с ячеистыми широко представлены ячеисто-губчатые и губчатые формы клеток. В листовых пластинках *Beckmannia syzigachne*, *Dactylis altaica*, *Deschampsia cespitosa*, *Melica nutans*, *Trisetum sibiricum*, *Hierochloe odorata*, а также представителей родов *Agrostis* и *Alopecurus* ячеистых клеток немного, часто они слабо выражены и состоят в основном из 2–4

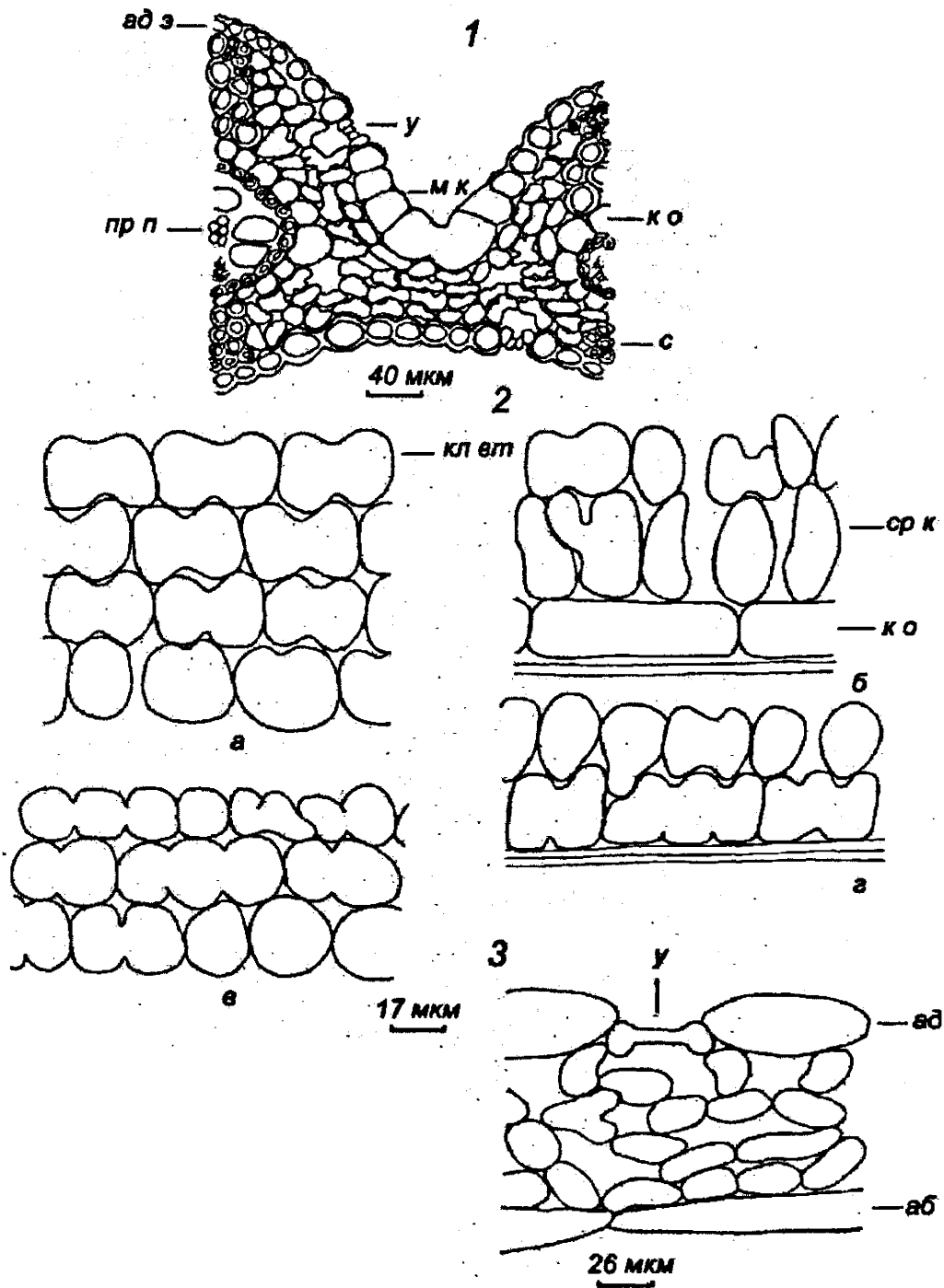


Рис. 20. Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Beckmannia syzigachne*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – в центре листа, в – у абаксиальной эпидермы, г – в области абаксиальной эпидермы около склеренхимы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками. ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; пр п – проводящий пучок; с – склеренхима; м к – моторные клетки; к о – клетки паренхимной обкладки; у – устьице; кл вт – клетки мезофилла второй группы; сп к – срединные клетки.

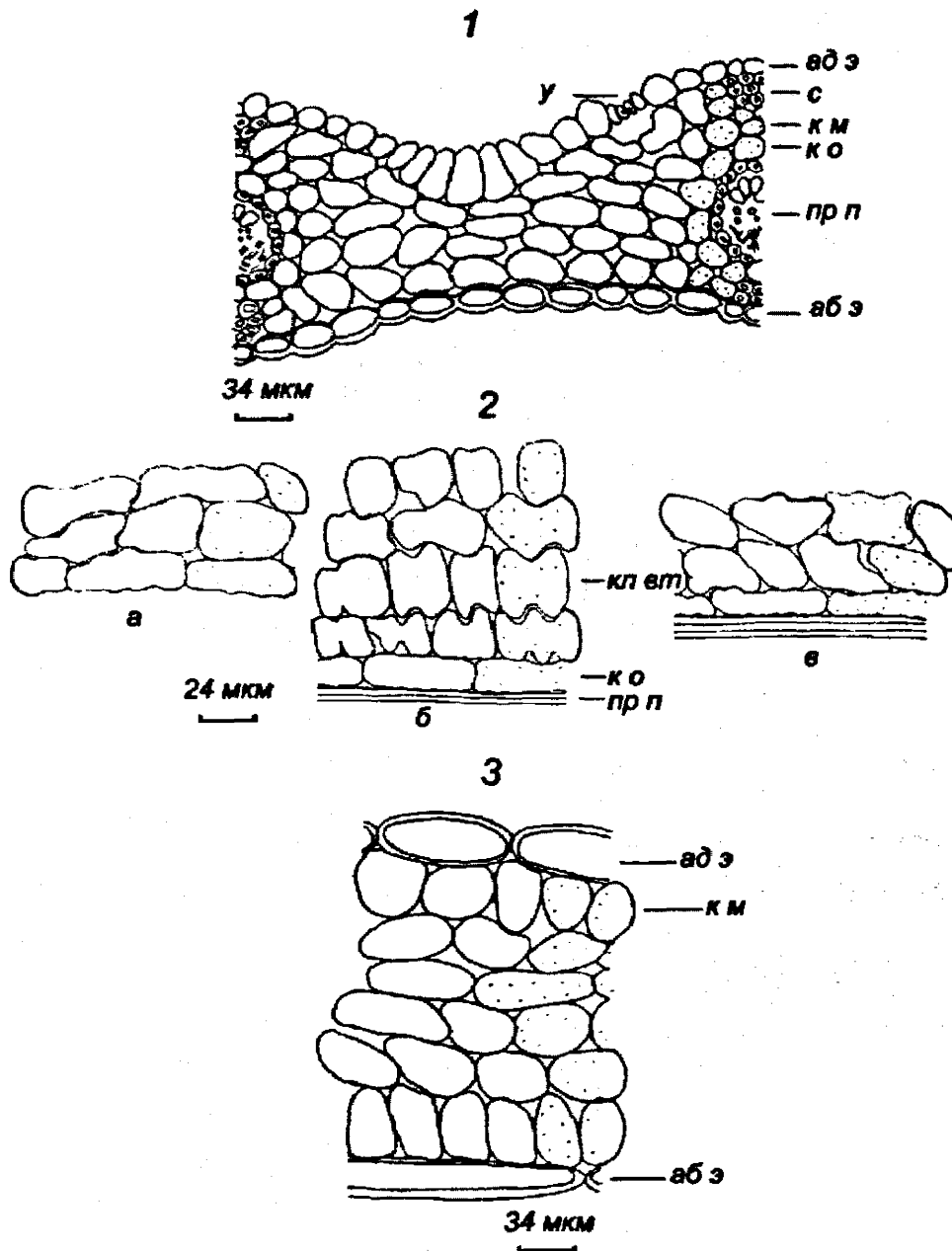


Рис. 21. Расположение клеток хлоренхимы в листовых пластинках *Hierochloa odorata*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – в центре листа, в – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой у проводящего пучка.

км – клетки мезофилла. Остальные обозначения те же, что на рис. 20.

секций. В то же время в мезофилле листовых пластинок *Poa sibirica* ячеистые клетки практически не встречаются.

Расположение ассимиляционных клеток в листовых пластинках злаков достаточно хорошо отражают условия их существования, основные их проекции у абаксиальной эпидермы для некоторых видов показаны на рис. 28.

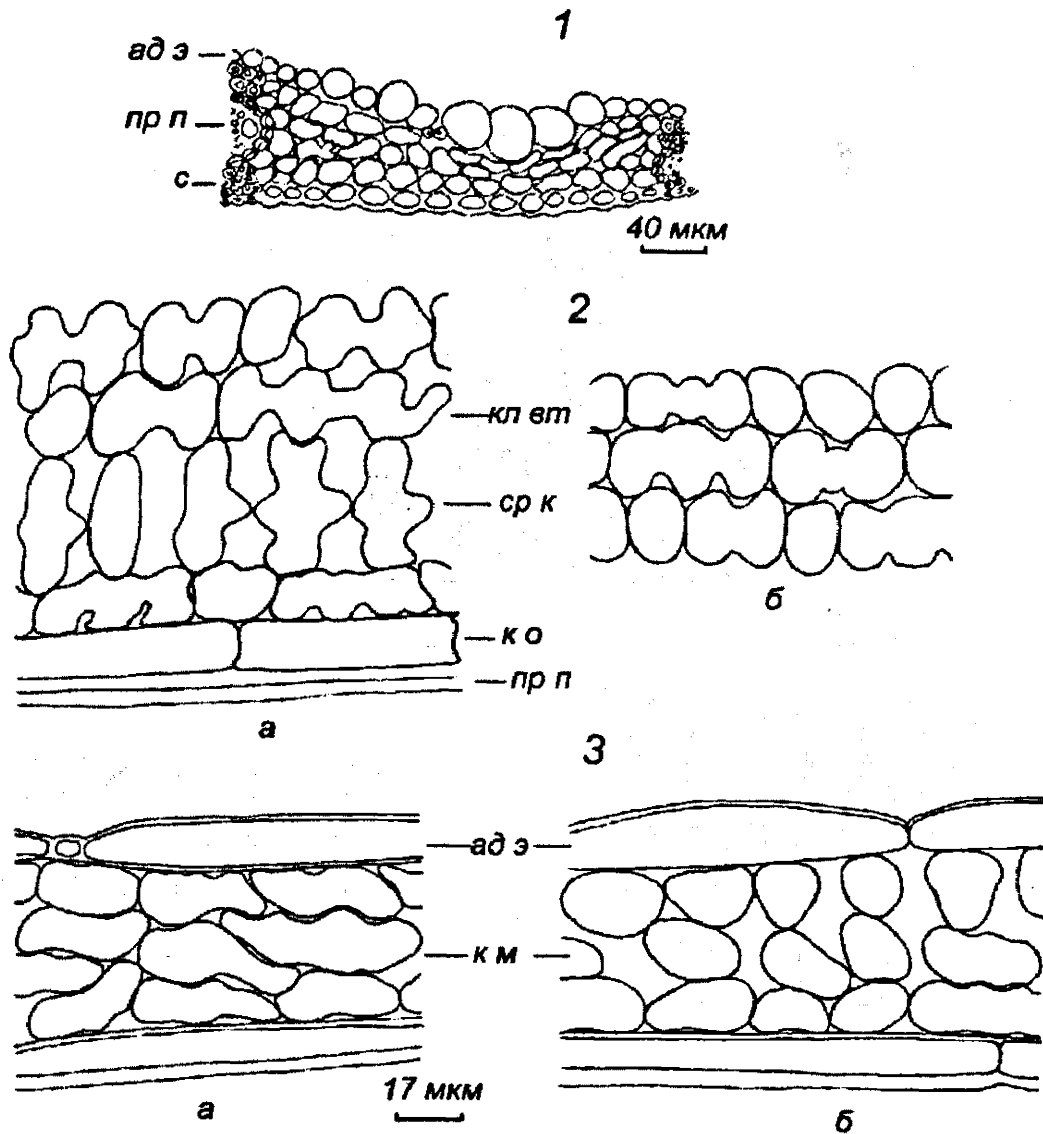


Рис. 22. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Melica nutans*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками (а – ближе к моторным клеткам, б – ближе к проводящему пучку).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

У теневыносливых гигрофитов и гигромезофитов клетки мезофилла преимущественно вытянуты вдоль листа, на поперечных срезах они более плоские, их ширина превосходит высоту или приближается к ней (табл. 10, 11).

У *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Beckmannia syzigachne*, *Hierochloe odorata* и *Melica nutans* практически все слои ячеистых клеток хлоренхимы своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме, что дает основание охарактеризовать тип мезофилла их листьев как ячеисто-изолатерально-губчатый. Такое же строение мезофилла наблюдается и в очень коротких лис-

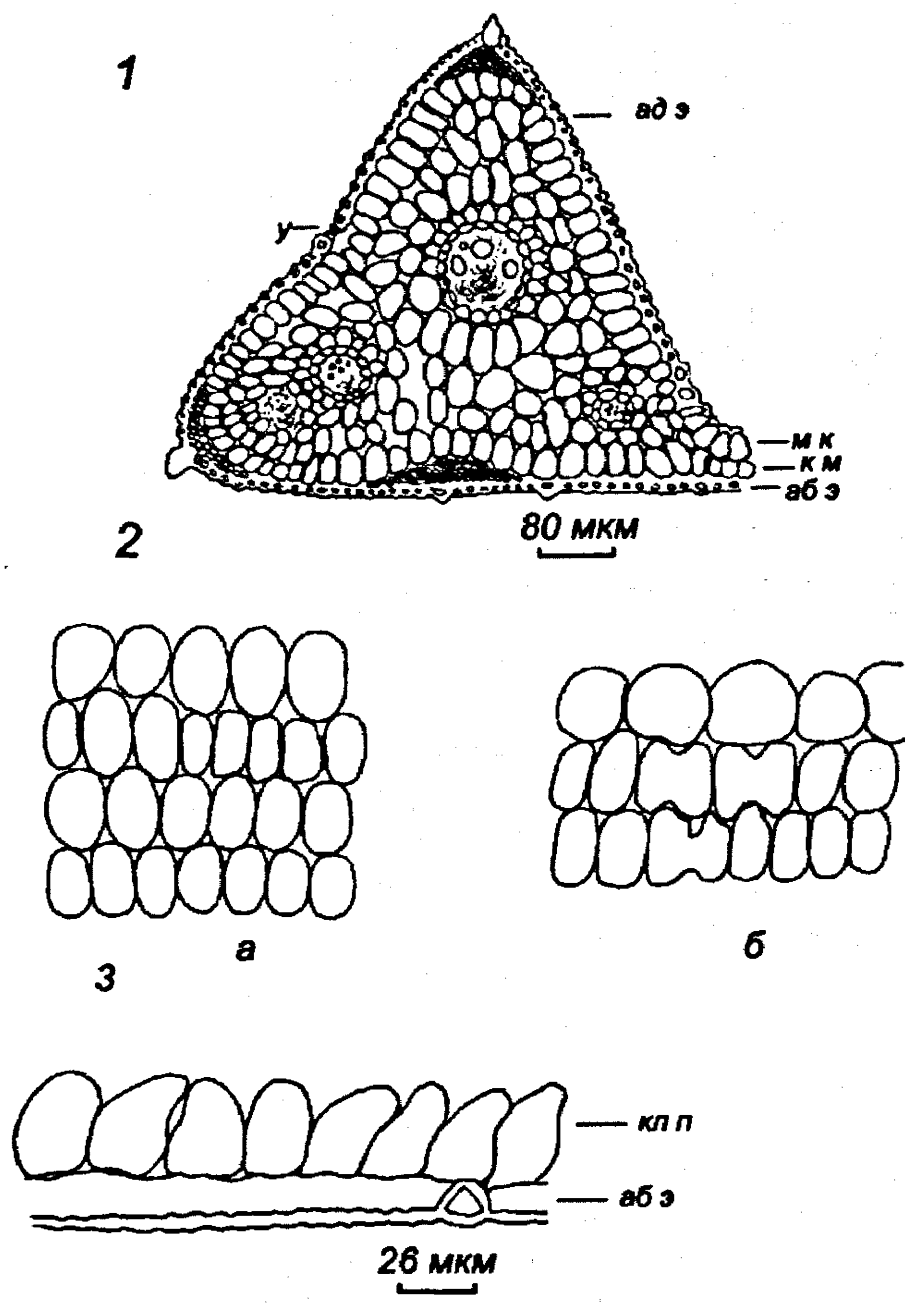


Рис. 23. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Deschampsia cespitosa*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – в центре листа); 3 – расположение клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе. кл п – клетки мезофилла первой группы. Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

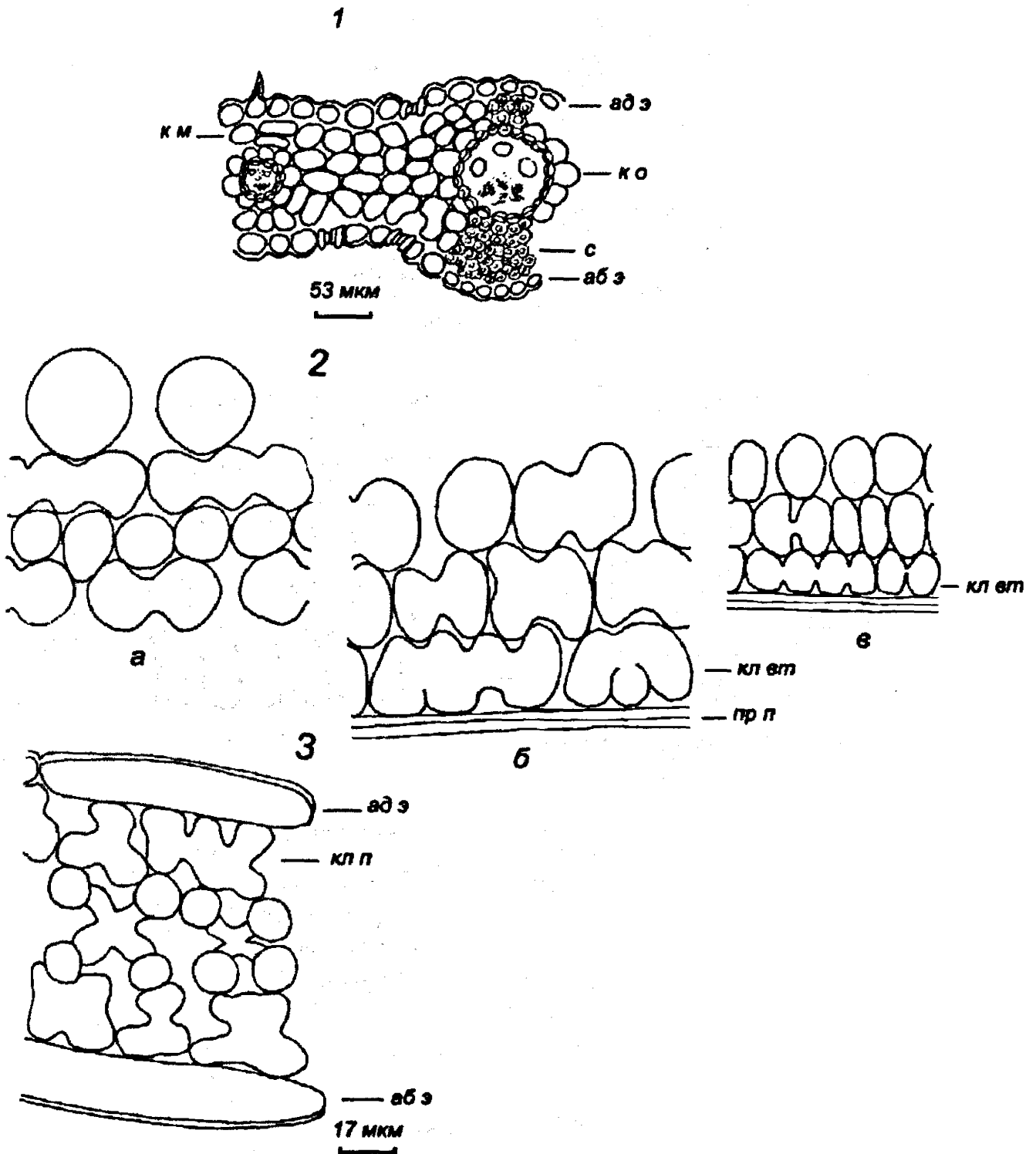


Рис. 24. Строение мезофилла листовых пластинок *Hordeum brevisubulatum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – в центре листа, в – в области абаксиальной эпидермы около склеренхимы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

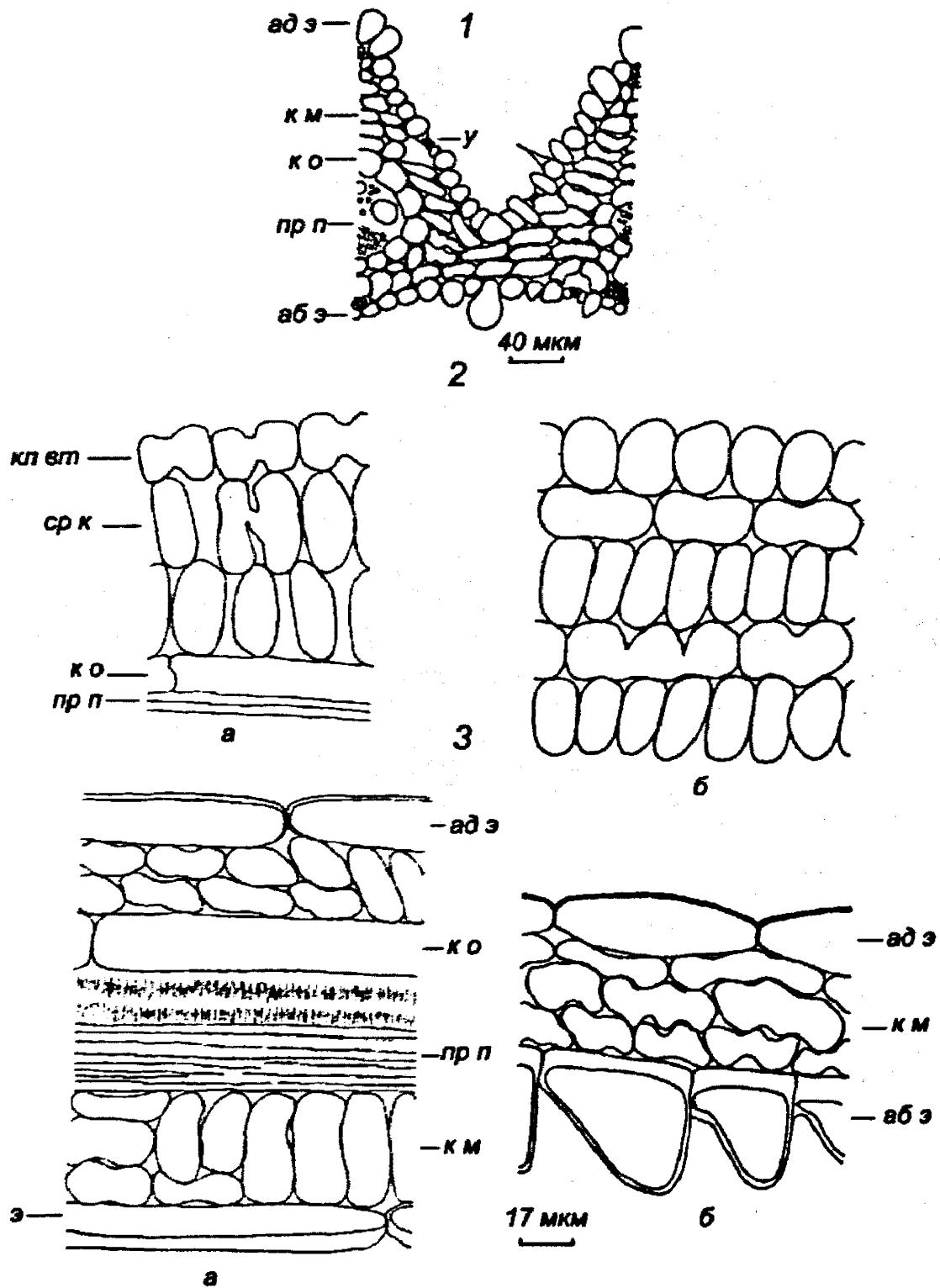


Рис. 25. Строение ассимиляционной паренхимы листовых пластинок *Aporocisurus aequalis*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (а – через проводящий пучок, б – между проводящими пучками).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

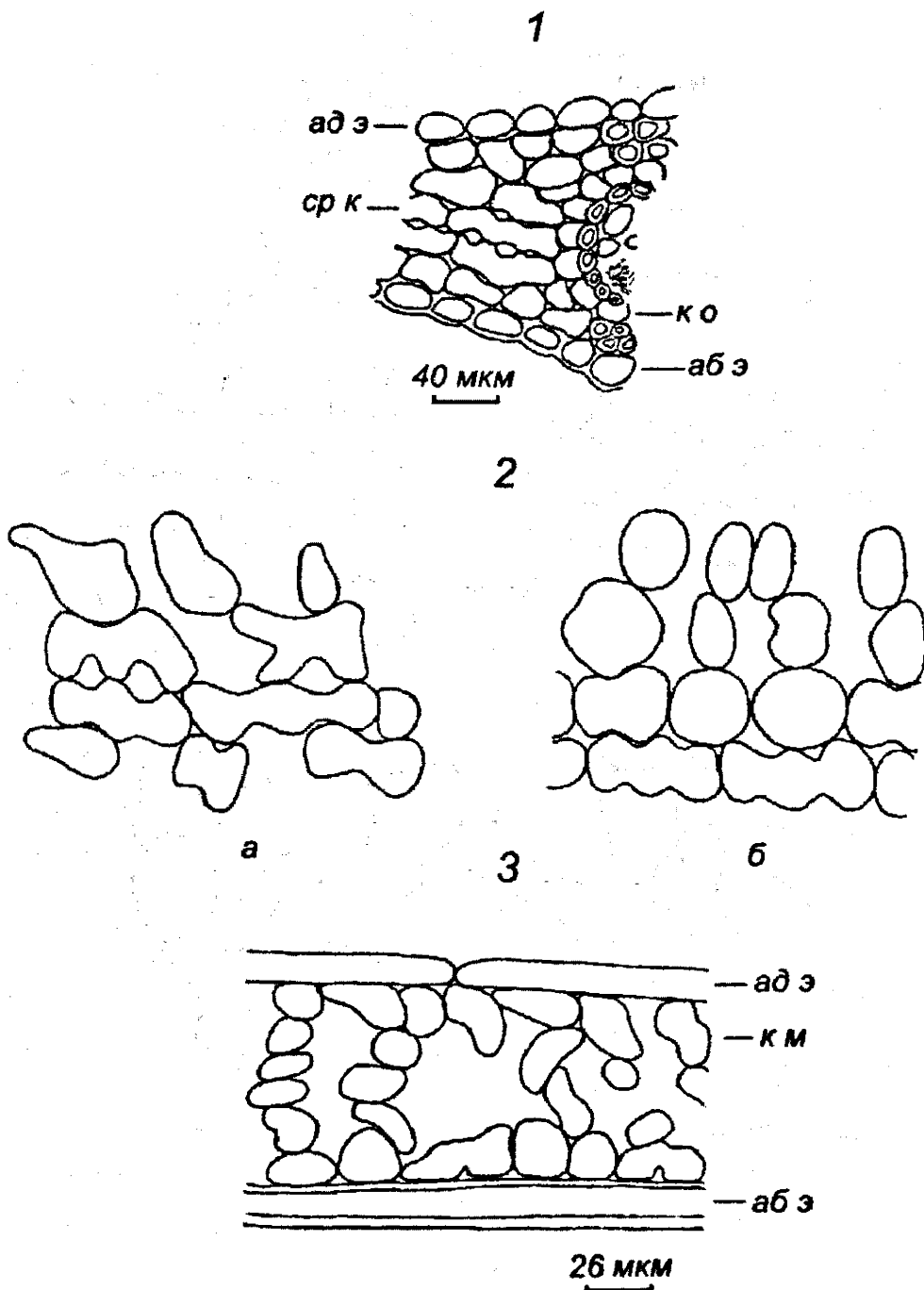


Рис. 26. Анатомическое строение ассимиляционной паренхимы
листных пластинок *Trisetum sibiricum*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной
эпидермы, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой
между проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

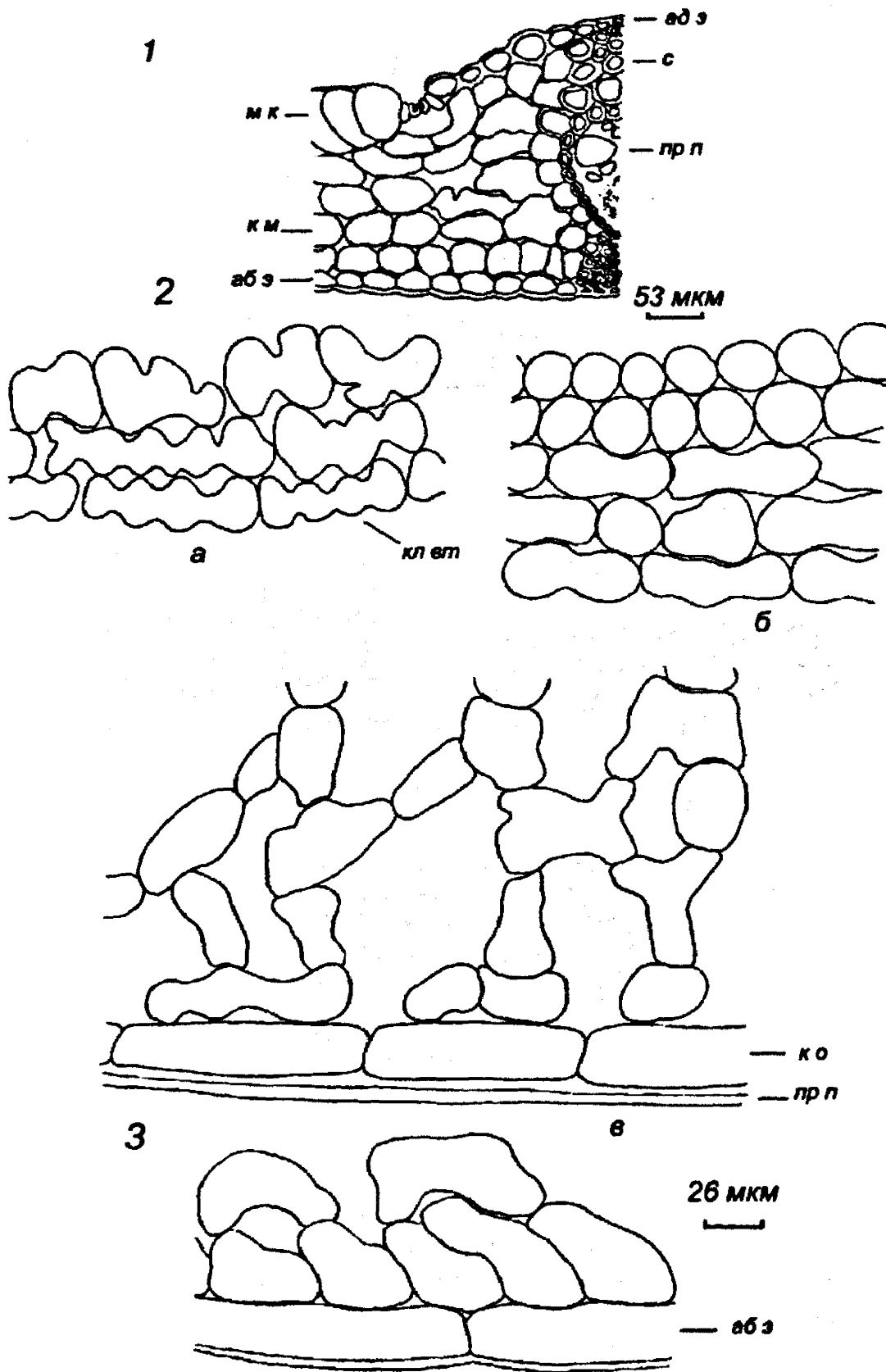


Рис. 27. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листовых пластинок *Festuca gigantea*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – у абаксиальной эпидермы, в – в центре листа); 3 – расположение клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе. Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

товых пластинках *Hierochloe odorata*, функционирующих в конце весны – начале лета при повышенной влажности почвы и хорошем освещении, но быстро подсыхающих. В листьях этих злаков особенно сильно развиты межклетники, на продольных срезах у многих видов можно наблюдать образование отдельных ветвистых нитей из хлоренхимных клеток, расположенных от абаксиальной эпидермы к адаксиальной.

У световых влаголюбивых злаков (*Alopecurus pratensis*, *Dactylis altaica*, *Deschampsia cespitosa*, *Hordeum brevisubulatum*, *Poa sibirica*) под эпидермой располагаются крупные ассимиляционные клетки или секции ячеистых клеток, ориентированные к ней перпендикулярно. Так, высота клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы превышает ширину в 1,3–1,8 раза, а толщину – в 1,6–2,3 раза. У верхней поверхности листа подобные отношения размеров ассимиляционных клеток чуть меньше. В этом случае наблюдается сочетание рыхлого ячеисто-изолатерально-палисадного и ячеисто-вентродорсального типов мезофилла в разных частях листа, при котором ячеистые и простые клетки

первого ряда у абаксиальной эпидермы и в области проводящих пучков у адаксиальной эпидермы располагаются перпендикулярно к ним, а в глубине листа развернуты секциями параллельно нижней поверхности. Под моторными клетками хлоренхима расположена параллельно относительно нижней поверхности листа. Особенно ярко это строение проявляется у *Alopecurus pratensis*, менее выражено оно у *Hordeum brevisubulatum*.

У *Calamagrostis langsdorfii*, *Alopecurus aequalis* и отчасти у *Trisetum sibiricum* наблюдалось сочетание рядов ячеистых клеток у абаксиальной эпидермы, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно

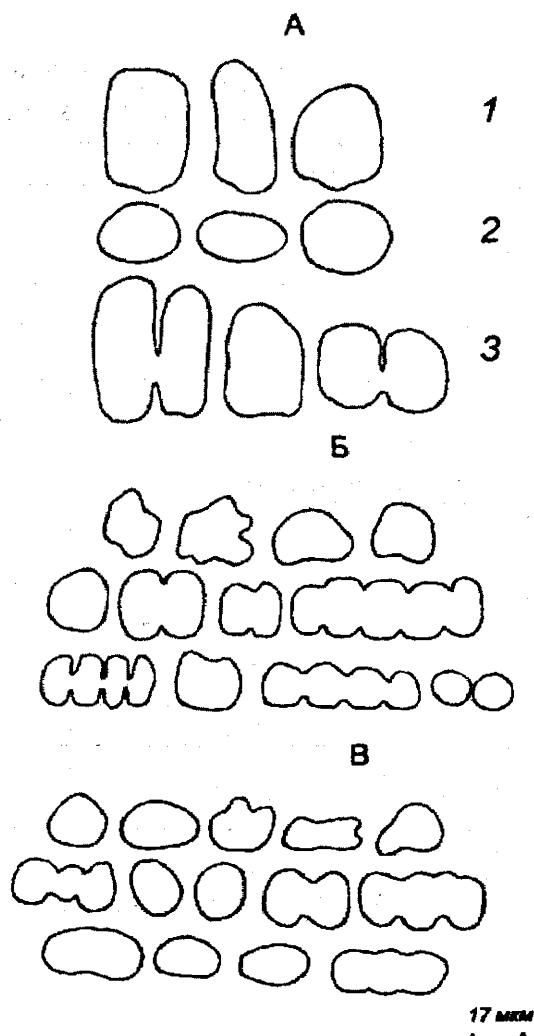


Рис. 28. Проекция ассимиляционных клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний
Виды: А – *Alopecurus pratensis*,
Б – *Calamagrostis langsdorfii*,
В – *Melica nutans*.
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; 3 – продольный боковой.

Таблица 10

**Размеры клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы
в листовых пластинках злаков увлажненных местообитаний, мкм**

Вид	Высота	Ширина	Толщина
<i>Гигрофиты</i>			
<i>Alopecurus aequalis</i>	15,2±0,47	24,0±1,34	20,1±0,65
<i>Beckmannia syzigachne</i>	18,7±1,27	16,5±1,05	32,1±1,45
<i>Гигромезофиты</i>			
<i>Agrostis tenuis</i>	16,7±0,68	16,2±0,68	28,2±2,27
<i>A. stolonifera</i>	18,5±0,72	18,0±0,73	32,1±1,22
<i>Alopecurus pratensis</i>	40,4±1,20	25,4±0,75	20,0±0,68
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	19,9±0,60	17,2±0,50	20,2±2,22
<i>Dactylis altaica</i>	41,2±1,49	26,6±1,52	18,2±0,73
<i>Deschampsia cespitosa</i>	36,7±1,45	27,0±1,30	20,6±1,00
<i>Festuca gigantea</i>	28,9±1,52	28,9±1,15	40,9±2,00
<i>Hierochloe odorata</i>	22,4±1,20	24,4±1,12	37,1±1,44
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	29,4±1,00	23,2±0,72	18,2±0,62
<i>Melica nutans</i>	15,2±1,11	18,2±1,07	22,9±3,81
<i>Poa sibirica</i>	35,6±1,59	19,7±0,63	17,2±0,77
<i>Trisetum sibiricum</i>	29,9±1,49	24,2±0,63	37,1±2,40

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе.

Таблица 11

**Размеры клеток мезофилла первого ряда у адаксиальной эпидермы
на поперечных срезах листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний, мкм**

Вид	Клетки мезофилла			
	в области проводящих пучков		в области моторных клеток	
	высота	ширина	высота	ширина
<i>Гигрофиты</i>				
<i>Alopecurus aequalis</i>	18,4±1,74	17,7±1,18	12,9±0,72	21,7±1,62
<i>Beckmannia syzigachne</i>	33,2±2,34	26,1±1,68	22,7±1,98	34,6±2,44
<i>Гигромезофиты</i>				
<i>Agrostis tenuis</i>	16,5±1,68	16,5±1,34	13,7±1,29	17,2±0,92
<i>A. stolonifera</i>	16,9±0,85	17,0±0,92	14,5±1,34	19,0±0,95
<i>Alopecurus pratensis</i>	41,7±2,09	27,4±2,37	44,8±5,51	27,6±2,79
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	20,7±1,45	17,4±1,18	18,8±0,88	31,1±2,69
<i>Dactylis altaica</i>	39,6±1,55	31,6±1,30	27,2±4,54	36,4±4,78
<i>Deschampsia cespitosa</i>	32,2±1,47	25,7±1,65	15,0±0,90	20,0±0,53
<i>Festuca gigantea</i>	20,4±1,27	27,1±2,87	21,9±1,34	31,7±1,64
<i>Hierochloe odorata</i>	18,9±1,28	25,1±2,24	19,7±0,82	31,9±1,47
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	24,9±1,29	21,9±1,40	29,1±1,09	29,2±1,65
<i>Melica nutans</i>	15,6±0,73	15,4±0,60	12,4±0,72	21,4±0,97
<i>Poa sibirica</i>	32,1±1,12	20,2±1,02	22,2±1,99	21,2±1,57
<i>Trisetum sibiricum</i>	22,6±1,15	25,2±1,64	24,8±1,54	28,0±2,04

листовой поверхности. Это проявляется, в частности, на парадермальных срезах, когда отдельные ряды проекций достаточно резко дифференцированы из-за чередования округлых, овальных, вытянутых и ячеистых форм (см. рис. 25–26). У *Festuca gigantea* наибольшие проекции хлоренхимных клеток, обращенные к эпидермам, имеют слабоячеистые, ячеисто-губчатые или губчатые формы. Достаточно плотно они расположены у абаксиальной эпидермы, значительно более рыхло – под адаксиальной эпидермой. При этом на парадермальных срезах можно выделить округлые или вытянутые проекции, располагающиеся параллельными рядами относительно проводящих пучков, что также свидетельствует о том, что часть клеток ориентирована своей наибольшей поверхностью перпендикулярно (первая группа клеток), а часть – параллельно (вторая группа клеток) относительно эпидермы. В целом, тип мезофилла этих видов можно охарактеризовать как близкий к рыхлому ячеисто-изолатерально-губчатому, но с элементами вентродорсального строения (см. рис. 27). Отметим, что проекции ассимиляционных клеток отдельных слоев у нижней поверхности листа *Poa sibirica* также имеют вытянутую форму.

Срединные клетки у фестукоидных злаков увлажненных местообитаний преимущественно удлиненные и достаточно крупные (табл. 12). У полевиц, а также у *Beckmannia syzigachne* и *Melica nutans* их ширина очень близка к толщине.

Таблица 12

Размеры срединных клеток мезофилла в листовых пластинках злаков увлажненных местообитаний, мкм

Вид	Длина	Ширина	Толщина
<i>Гигрофиты</i>			
<i>Alopecurus aequalis</i>	35,7±1,67	16,4±0,50	15,9±0,57
<i>Beckmannia syzigachne</i>	33,3±1,65	17,5±1,04	19,7±0,92
<i>Гигромезофиты</i>			
<i>Agrostis tenuis</i>	28,4±2,47	15,9±1,10	15,7±0,62
<i>A. stolonifera</i>	31,4±1,17	17,4±1,27	17,5±0,72
<i>Alopecurus pratensis</i>	56,1±2,05	30,9±1,79	26,7±0,78
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	32,2±2,09	20,7±0,53	16,0±0,51
<i>Dactylis altaica</i>	47,1±2,28	36,9±2,20	19,5±0,73
<i>Deschampsia cespitosa</i>	40,7±2,00	35,7±1,57	22,5±0,72
<i>Festuca gigantea</i>	55,3±2,69	41,8±2,65	27,0±1,27
<i>Hierochloe odorata</i>	39,4±1,30	21,2±1,30	24,9±1,39
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	40,6±1,45	21,0±1,08	17,6±0,69
<i>Melica nutans</i>	29,8±1,62	15,7±1,20	16,1±0,75
<i>Poa sibirica</i>	34,7±1,40	24,7±1,05	17,0±0,54
<i>Trisetum sibiricum</i>	49,1±2,27	25,3±0,85	18,9±0,68

Примечание: длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на тангентальном срезе.

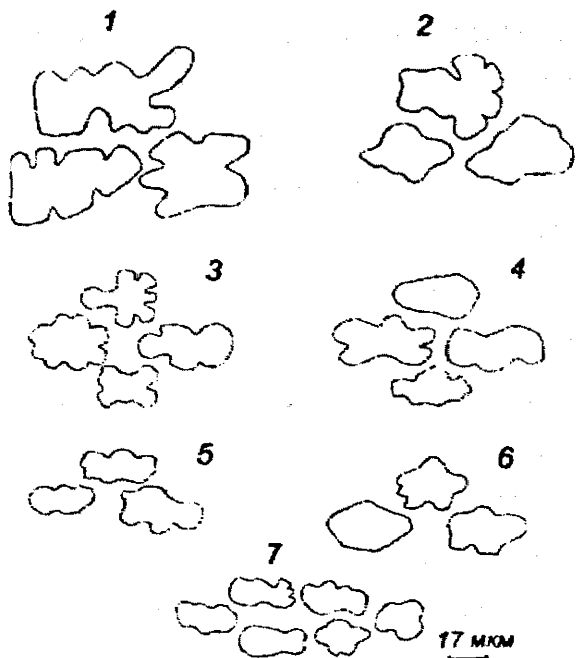


Рис. 29. Проекция срединных клеток на поперечных срезах листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний

Виды: 1 – *Festuca gigantea*;
 2 – *Dactylis altaica*; 3 – *Beckmannia syzigachne*; 4 – *Calamagrostis langsdorfii*; 5 – *Alopecurus aequalis*;
 6 – *Poa sibirica*; 7 – *Melica nutans*.

На поперечных срезах срединные клетки выглядят в основном как губчатые и губчато-лопастные, при этом у видов родов *Alopecurus*, *Agrostis*, а также у *Calamagrostis langsdorfii*, *Hierochloe odorata*, *Melica nutans* и *Poa sibirica* они, главным образом, овальные или с небольшой извилистостью стенок (рис. 29). Наиболее разнообразные конфигурации этих клеток, включая лопастные и дольчато-лопастные, наблюдались у *Beckmannia syzigachne*. Лопастные формы достаточно часто встречались у *Festuca gigantea* и *Hordeum brevisubulatum*.

Рассматриваемые теневыносливые виды злаков отличаются низкой насыщенностью листьев хлоропластами, более высокая густота пластид – до 20–25 млн/см² характерна для злаков открытых местообитаний (табл. 13).

Таким образом, мезофиллы листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний состоит из клеток простых и сложных форм, которые своей наибольшей поверхностью ориентированы преимущественно к эпидермам, что наряду со слабым утолщением наружных стенок эпидермы во многом определяет экологические возможности их произрастания. В листьях более светолюбивых растений наблюдается в той или иной степени развитие клеток, расположенных перпендикулярно эпидерме, плотность зелёных пластид в листе при этом возрастает.

4.2.2 Дикорастущие злаки-мезофиты и ксеромезофиты

Рассмотренные дикорастущие злаки-мезофиты и ксеромезофиты представлены в основном луговыми видами, лишь *Brachypodium pinnatum* и *Calamagrostis arundinacea* предпочитают лесные местообитания. У всех видов достаточно крупные листья, для которых характерно слабое и умеренное развитие склеренхимы.

Количественные показатели структуры пластидного аппарата листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Гигрофиты</i>		
<i>Alopecurus aequalis</i>	11,5±0,29	12,82
<i>Beckmannia syzigachne</i>	9,2±0,41	9,72
<i>Гигромезофиты</i>		
<i>Agrostis tenuis</i>	9,7±0,31	13,15
<i>A. stolonifera</i>	11,2±0,50	9,38
<i>Alopecurus pratensis</i>	25,2±1,24	18,55
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	14,1±0,83	18,83
<i>Dactylis altaica</i>	23,0±2,09	21,85
<i>Deschampsia cespitosa</i>	22,6±0,54	24,86
<i>Festuca gigantea</i>	22,2±0,72	6,75
<i>Hierochloe odorata</i>	19,5±0,66	15,81
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	15,9±0,78	15,26
<i>Melica nutans</i>	10,2±0,24	12,65
<i>Poa sibirica</i>	21,8±1,44	23,88
<i>Trisetum sibiricum</i>	19,1±0,53	7,99

В листовых пластинках *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia* и *Helictotrichon pubescens* моторные клетки имеются только вблизи центральной жилки и поэтому ребристость адаксиальной эпидермы у них практически не выражена. У остальных злаков пузыревидные клетки более многочисленны и хорошо развиты, их высота на поперечных срезах колеблется от 30 до 90 мкм, а верхняя поверхность листовых пластинок более или менее ребристая. Отношение толщины листа в сосудисто-волокнистых пучках к ширине в области моторных клеток составляет 1,1–1,7, достигая у *Agrostis gigantea* до 2,3.

Стенки эпидермальных клеток у всех злаков ровные или с небольшой волнистостью на нижней листовой поверхности. На 1 мм² абаксиальной эпидермы встречается 40–137 устьиц. Утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы на поперечных срезах составляет у мезофитов 16–27%, у ксеромезофитов – 19–30% (табл. 14). Устьица в основном мелкие, чуть погруженные или вровень с эпидермой, расположены на обеих поверхностях листа, лишь у *Calamagrostis arundinacea* на нижней эпидерме они не наблюдались.

В области моторных клеток на поперечных срезах листьев у большинства видов имеется 3–4 ряда клеток хлоренхимы, у *Brachypodium pinnatum* их чаще 2–3, у *Festuca pratensis* и *Phleum phleoides* – 3–5, а у *Calamagrostis epigeios* мезофилл состоит из 5–6 слоев. В ассимиляционной паренхиме *Dactylis glomerata*

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов мезофитных и ксеромезофитных злаков

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листья в области проводящих пучков
	адакси- альной	абакси- альной		
Мезофиты				
<i>Agrostis gigantea</i>	28,9±0,64	24,6±0,84	4,6±0,23	210,3±6,67
<i>Brachypodium pinnatum</i>	19,8±0,47	21,6±0,78	3,9±0,28	152,8±5,29
<i>Bromopsis inermis</i>	18,4±0,36	21,8±0,72	4,4±0,23	158,4±6,87
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	16,6±0,65	17,9±0,58	3,6±0,20	123,2±3,85
<i>Dactylis glomerata</i>	27,2±1,85	24,8±1,20	4,0±0,30	226,0±6,50
<i>Elymus sibiricus</i>	20,7±0,69	23,0±0,52	4,9±0,15	154,0±4,24
<i>Elytrigia repens</i>	17,6±0,38	18,4±0,39	4,9±0,22	167,7±4,22
<i>Festuca pratensis</i>	21,5±0,77	25,2±0,58	5,7±0,35	218,1±5,36
<i>Helictotrichon pubescens</i>	22,7±0,73	24,1±0,56	4,3±0,25	176,7±10,95
<i>Hordeum jubatum</i>	15,8±0,50	18,4±1,10	4,0±0,17	163,6±6,53
Ксеромезофиты				
<i>Calamagrostis epigeios</i>	16,0±0,45	22,0±0,68	6,6±0,45	253,8±12,46
<i>Phleum phleoides</i>	18,9±0,60	20,4±0,32	3,9±0,17	171,1±2,18
<i>Poa angustifolia</i>	18,5±0,75	21,1±1,18	4,3±0,35	167,7±2,14

и *Calamagrostis arundinacea* встречаются развитые воздухоносные полости. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок основных видов представлено на рисунках 30–40 и в приложении, рис. 6–8.

Мезофилл листовых пластинок *Festuca pratensis*, *Helictotrichon pubescens*, *Phleum phleoides* и *Poa angustifolia* состоит в подавляющем большинстве из клеток простой формы, в хлоренхиме *Agrostis gigantea* и *Brachypodium pinnatum* в небольшом количестве имеются ячеистые клетки из 2–3 секций. Ассимиляционная ткань *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Elymus sibiricus*, *Elytrigia repens* и *Hordeum jubatum* представлена многочисленными, хорошо выраженными ячеистыми клетками, состоящими из 2–9 звеньев.

Первый ряд хлорофиллоносной паренхимы у абаксиальной эпидермы в листьях луговых злаков состоит преимущественно из крупных клеток простой или сложной формы (табл. 15). Отношение высоты клеток или клеточных ячеек к ширине составляет 1,0–1,7, а к толщине – 0,9–2,1. Наибольшее превышение высоты наблюдалось у *Elytrigia repens*, *Helictotrichon pubescens*, *Calamagrostis epigeios* и *Phleum phleoides*. В пределах экологической группы значительных различий по размерности клеток и клеточных ячеек у видов растений, отличаю-

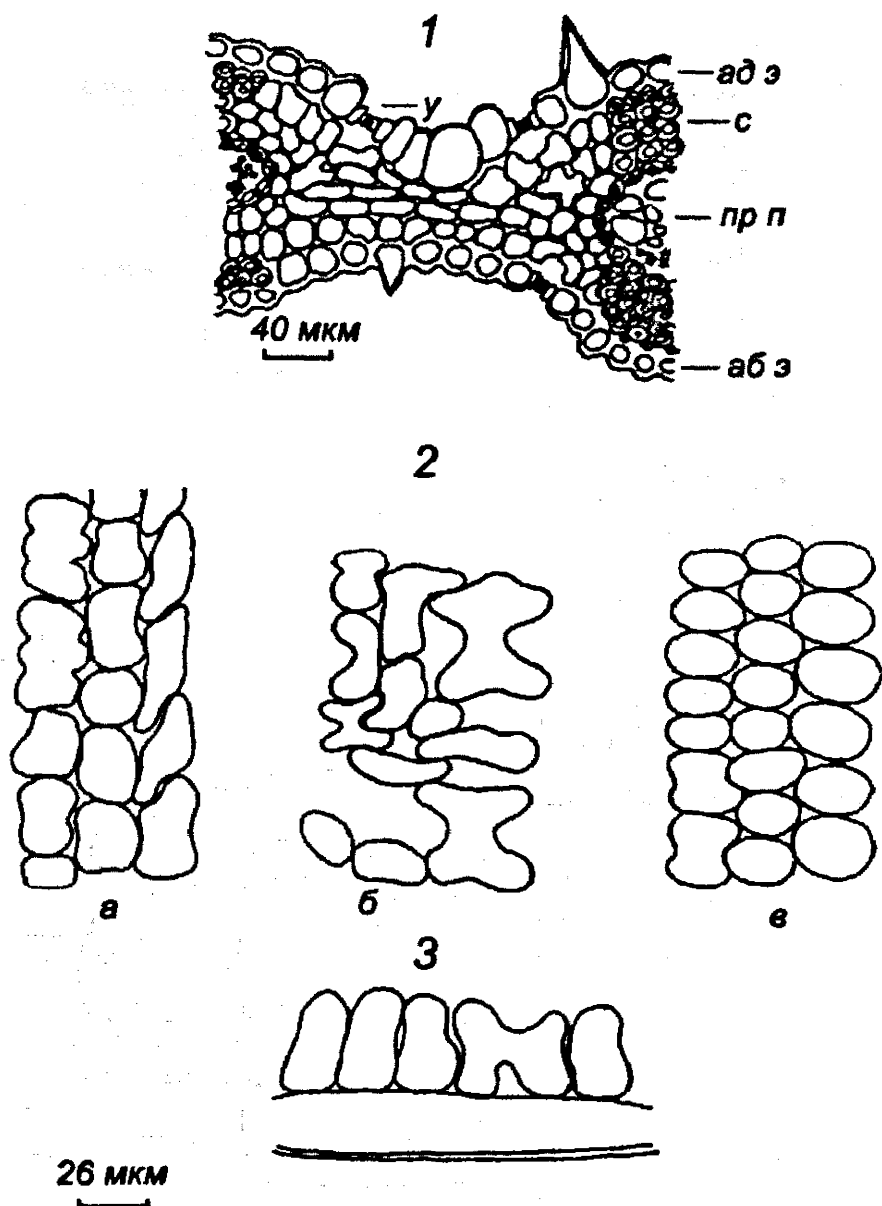


Рис. 30. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Agrostis gigantea*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной эпидермы, б – в центре листа, в – у абаксиальной эпидермы); 3 – первый ряд клеток у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20.

щихся по сложности организации мезофилла, не отмечалось. Так, очень близки размеры клеток у *Agrostis gigantea* и *Hordeum jubatum*, *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*.

Высота ассимиляционных клеток у абаксиальной эпидермы в области проводящих пучков у большинства злаков превышает ширину в 1,1–1,9 раза, а под моторными клетками, напротив, ширина больше высоты преимущественно в 1,1–1,6 раза (табл. 16). Лишь у *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios* и *Phleum phleoides* клетки мезофилла, обращенные к обеим листовым поверхностям, имеют палисадную форму.

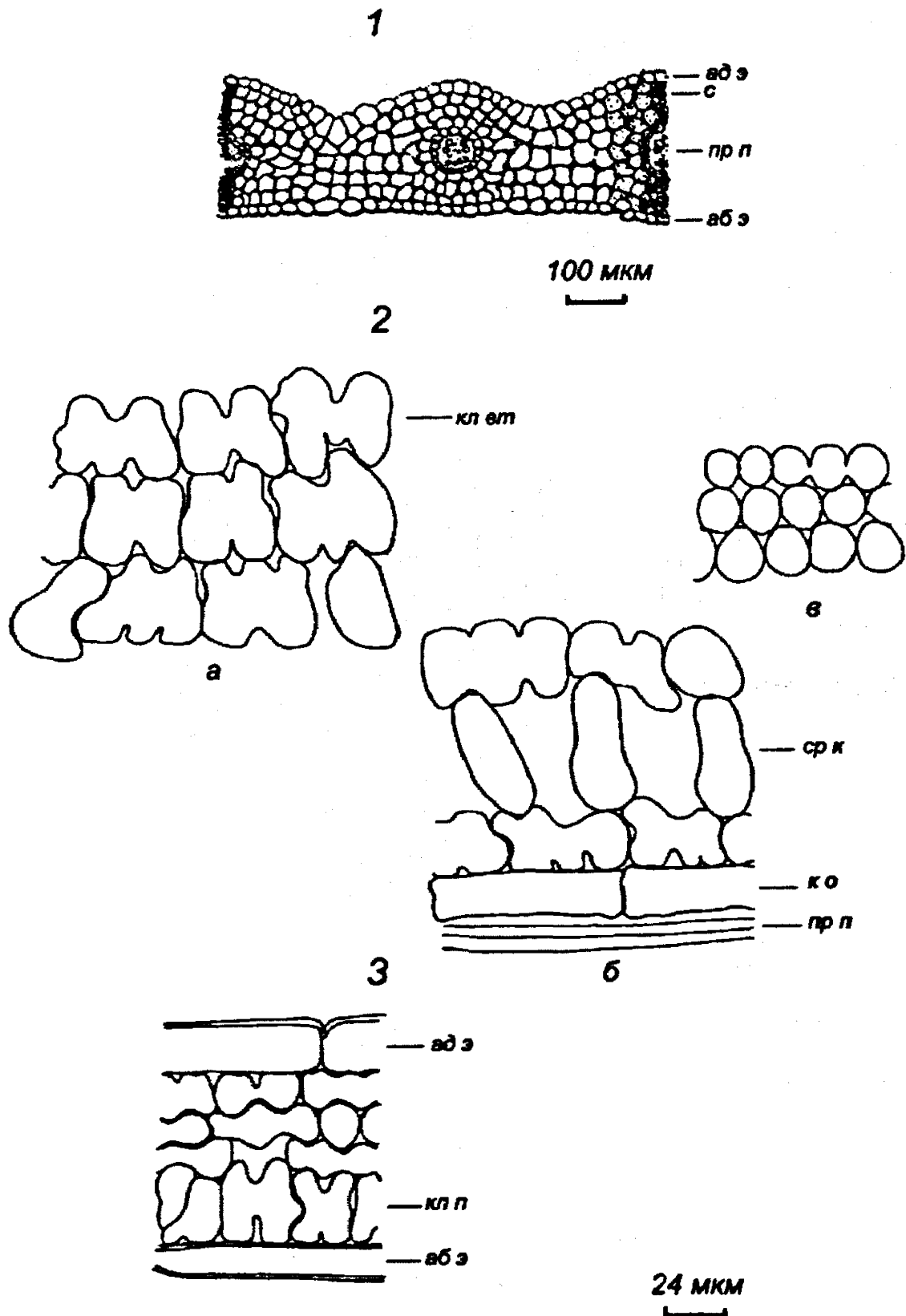


Рис. 31. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок *Bromopsis inermis*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа около проводящего пучка, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);
 3 – продольный боковой в области моторных клеток.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

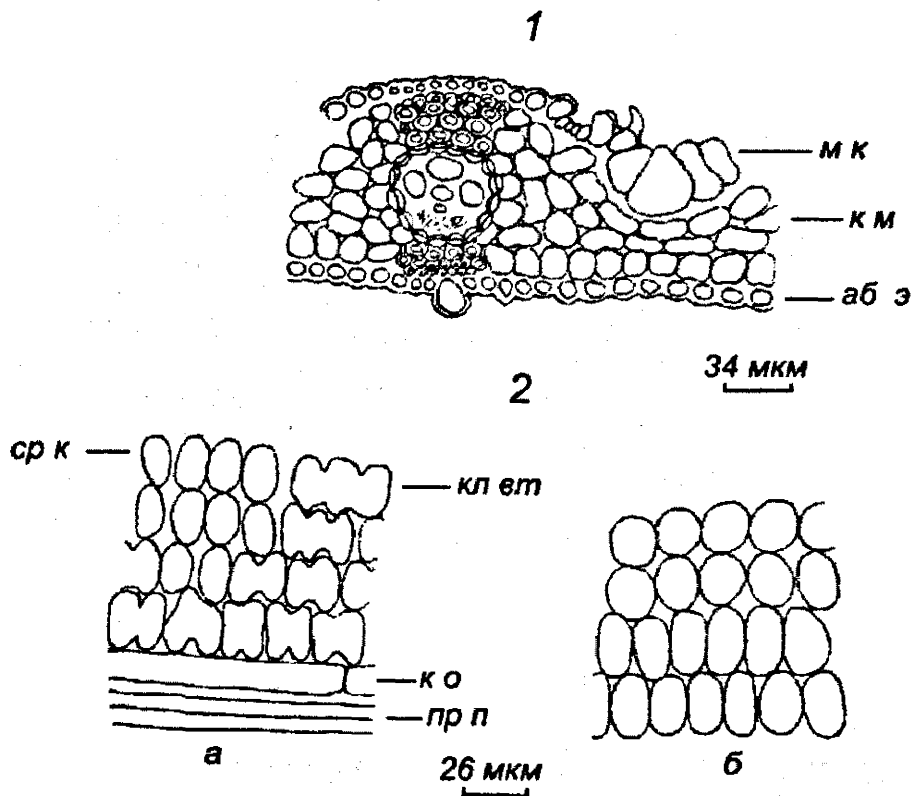


Рис. 32. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Calamagrostis arudinacea*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 21.

Срединные клетки мезофилла листьев у злаков-мезофитов и ксеромезофитов часто выделяются более крупными размерами и имеют овальные, губчатые или губчато-лопастные очертания на поперечных срезах (табл. 17, рис. 41). Наличие лопастных и иногда дольчато-лопастных форм можно наблюдать в листовых пластинках *Bromopsis inermis*, *Elymus sibiricus* и *Calamagrostis epigeios*. На парадермальных срезах листьев проекции этих клеток выглядят как удлиненные овалы. Наиболее крупные срединные клетки имеются у *Festuca pratensis*, *Elymus sibiricus*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis* и *Phleum phleoides*, наименьшие размеры и небольшая их численность наблюдается у *Hordeum jubatum*.

В глубине листа внутреннюю структуру мезофилла создает сочетание срединных и ячеистых клеток второй группы, ориентированных своими основными проекциями перпендикулярно друг другу и образующих сеть межклетников. Для мезофитных злаков характерно довольно рыхлое расположение этих клеток. Часто, протягиваясь от одного проводящего пучка до другого, они фор-

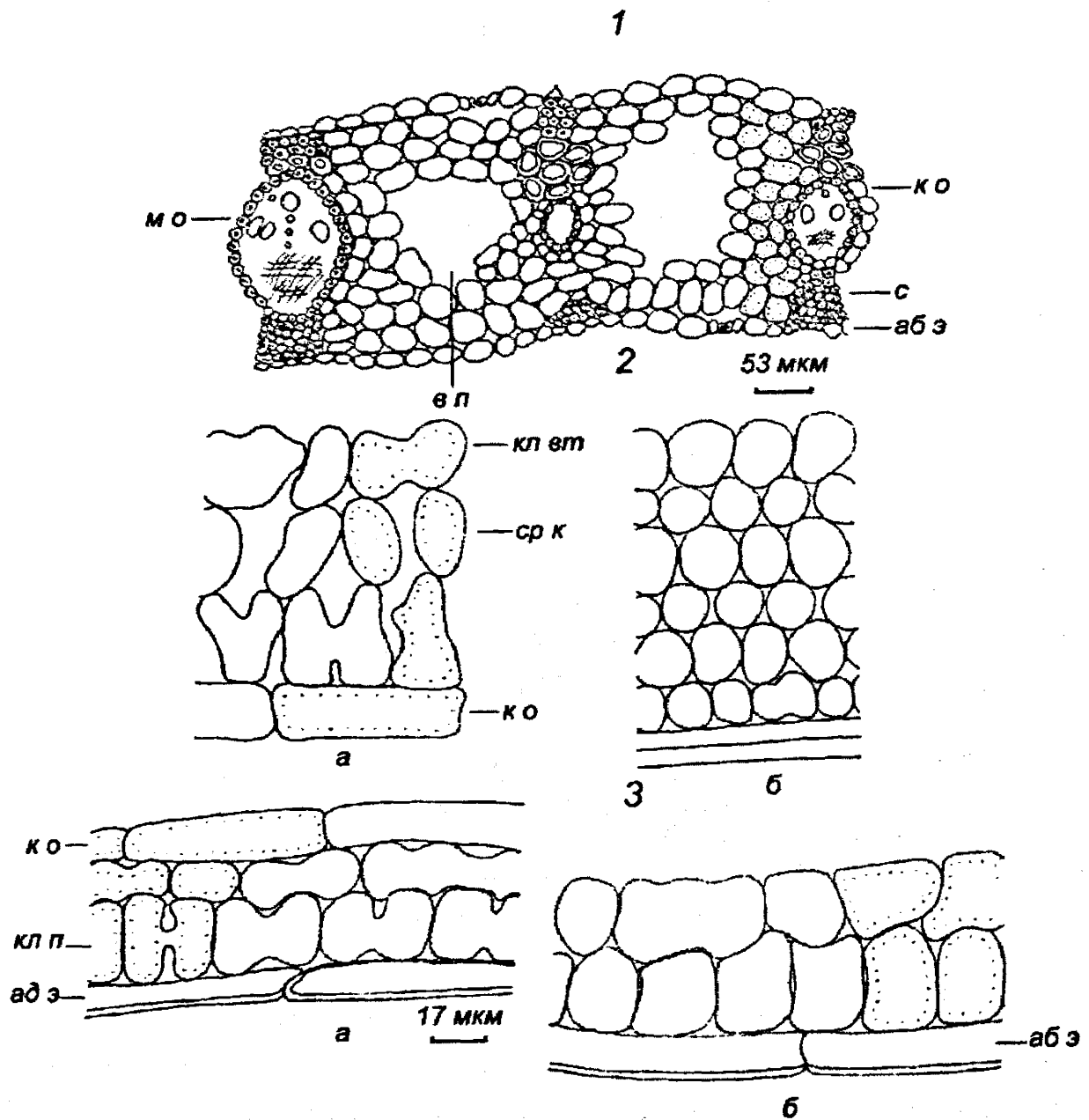


Рис. 33. Строение мезофилла листовых пластинок *Dactylis glomerata*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой через проводящий пучок (а – у адаксиальной эпидермы, б – у абаксиальной эпидермы).
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

мируют сети, которые можно наблюдать на продольных сечениях листьев *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Helictotrichon pubescens* и *Calamagrostis epigeios*. Клетки второй группы отличаются большими размерами и губчатыми, губчато-ячеистыми и хорошо выраженными ячеистыми формами (табл. 18).

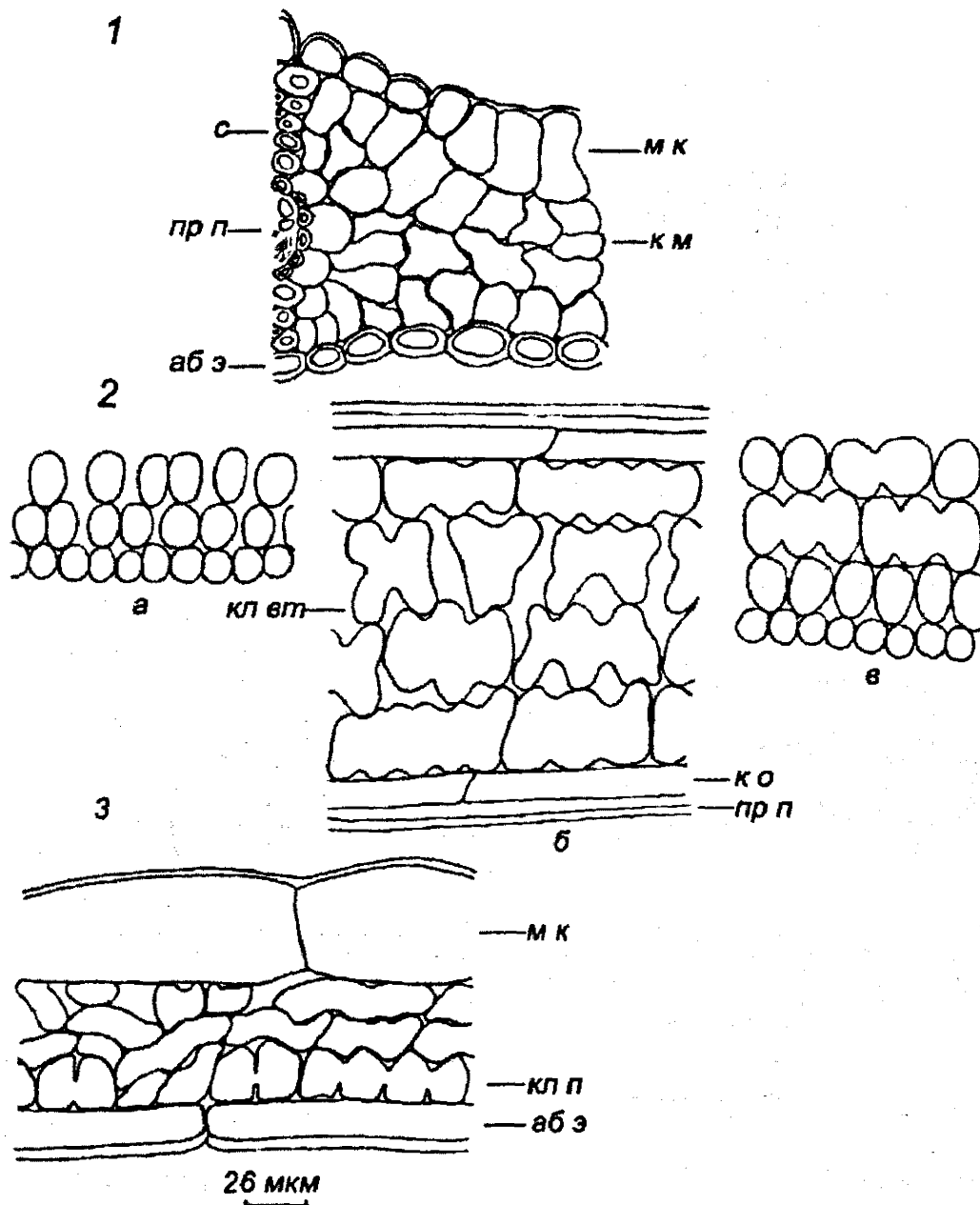


Рис. 34. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых пластинок *Elymus sibiricus*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа
около проводящего пучка, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);

3 – продольный боковой между проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

Наряду с общими чертами строения мезофилла у каждого вида можно выделить характерные особенности основных форм и пространственного расположения ассимиляционных клеток. Так, на поперечных срезах листовых пластинок *Festuca pratensis* мезофилльные клетки первого ряда у абаксиальной эпидермы более вытянуты у проводящих пучков, в области моторных клеток они шире и часто более округлы. На парадермальных срезах их проекции, имею-

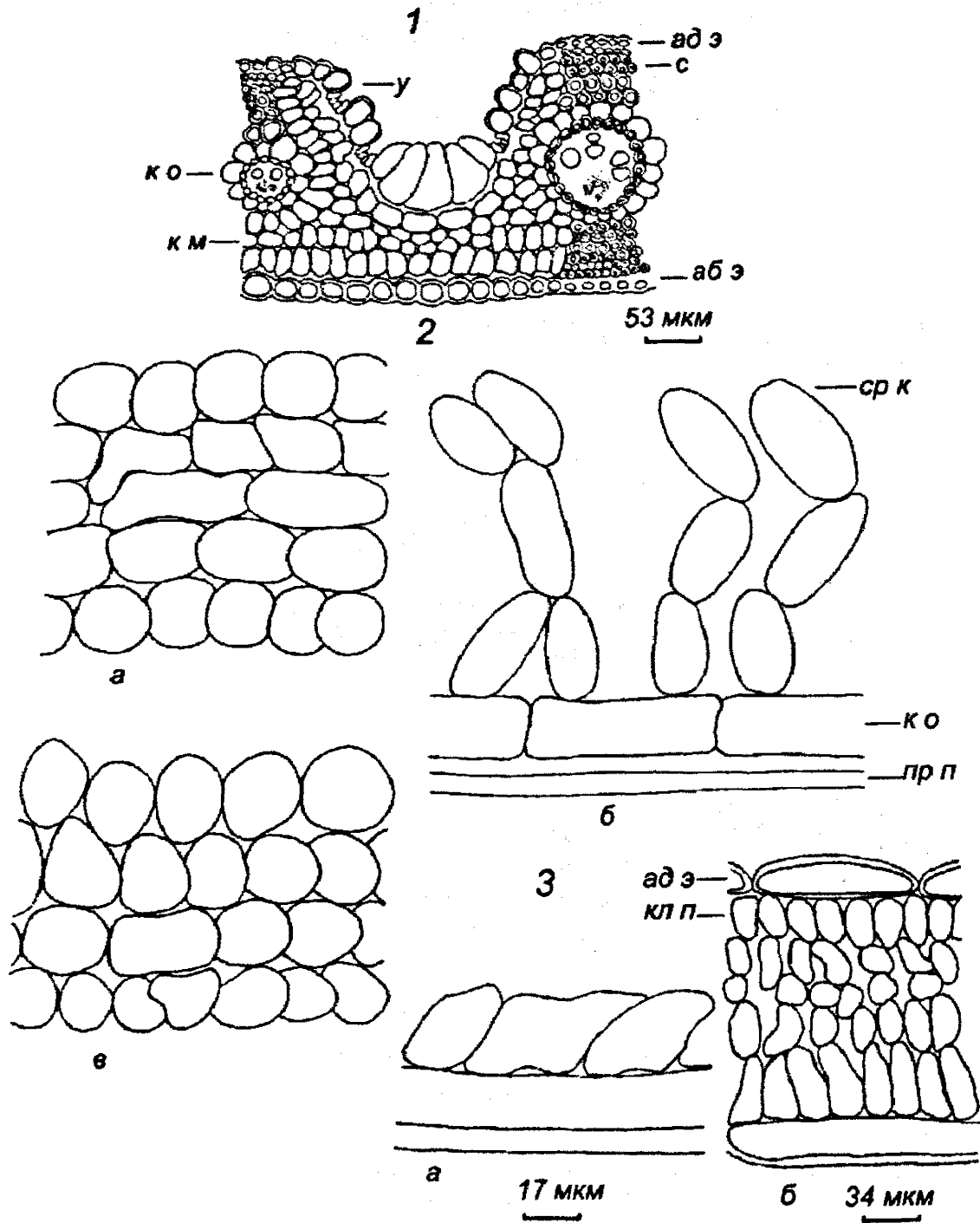


Рис. 35. Анатомическое строение ассимиляционной паренхимы
листовых пластинок *Festuca pratensis*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа
около проводящего пучка, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);
3 – продольный боковой (а – у абаксиальной эпидермы в области моторных клеток,
б – примерно в середине между моторными клетками и проводящим пучком).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

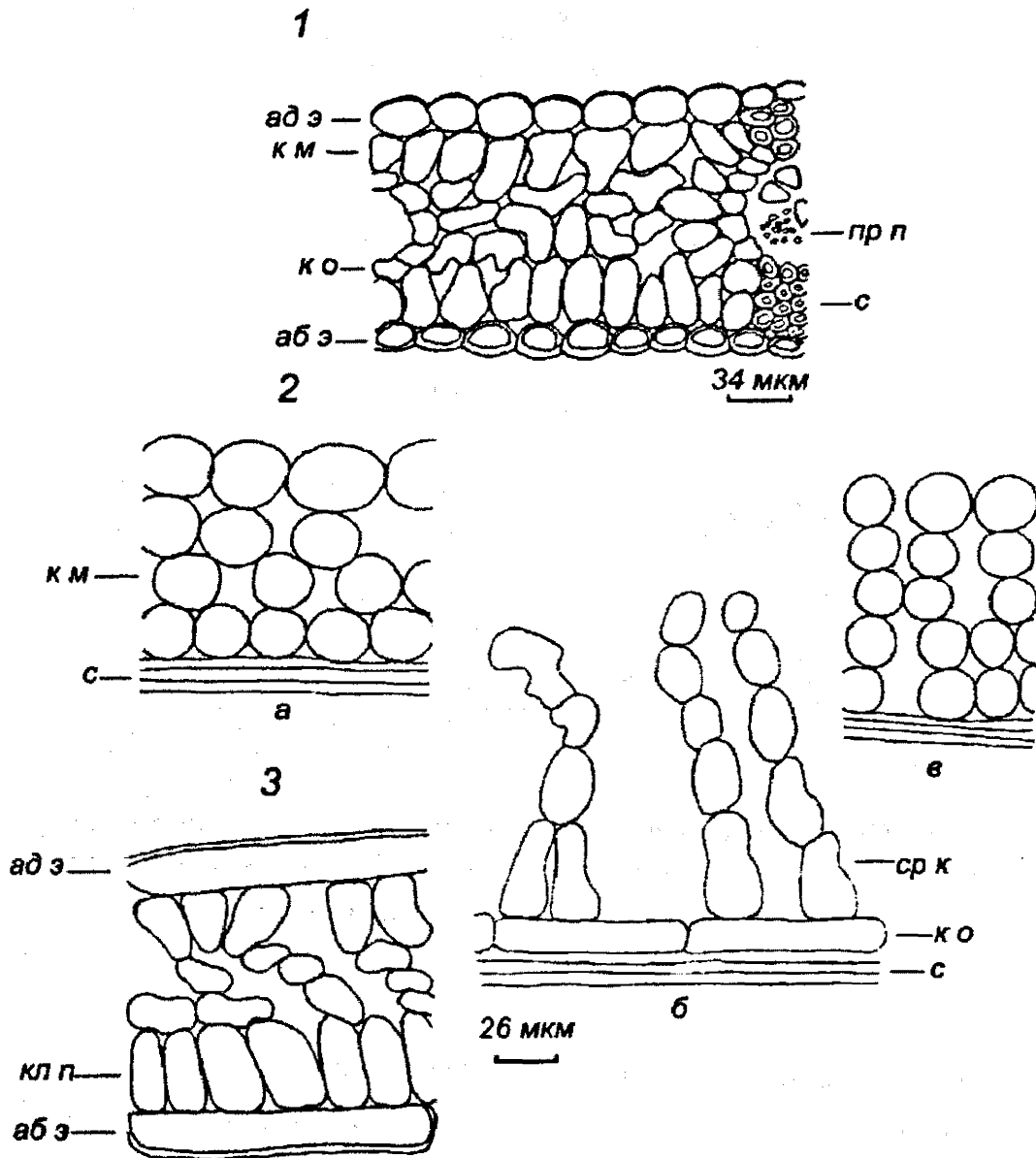


Рис. 36. Строение ассимиляционной ткани листовых пластинок
Helictotrichon pubescens

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

щие округлые или вытянутые очертания, располагаются параллельными рядами относительно проводящих пучков (см. рис. 35). Это свидетельствует о том, что ассимиляционные клетки в разных рядах ориентированы своей наибольшей поверхностью перпендикулярно (первая группа клеток) или параллельно (вторая группа клеток) относительно эпидермы. У *Festuca pratensis* также можно выделить наличие хлорофиллоносных клеток, занимающих промежуточное положение, которые располагаются под углом менее 90° к эпидерме, создавая на тан-

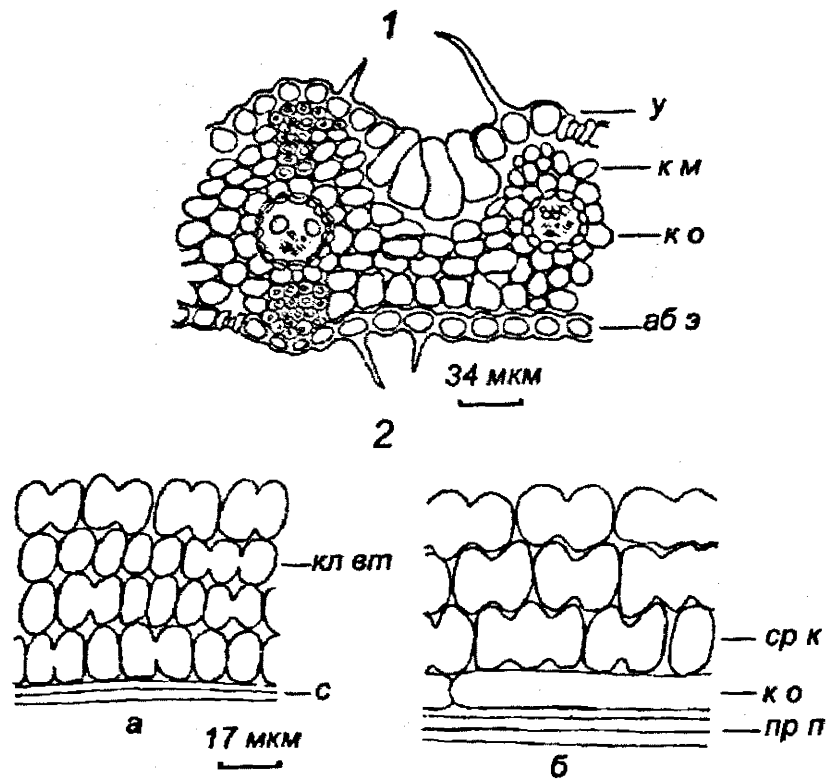


Рис. 37. Строение мезофилла листовых пластинок *Hordeum jubatum*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа около проводящего пучка, б – в середине листа).
Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

гентальных срезах ряды проекций, черепитчато налагающихся друг на друга. Особенности расположения клеток хлорофиллоносной паренхимы в отдельных рядах более четко можно рассмотреть на продольных боковых срезах. В целом более подробно тип мезофилла листовых пластинок *Festuca pratensis* можно охарактеризовать как сочетание рыхлого изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и вентродорсального (в зоне моторных клеток) с элементами изолатерально-губчатого (в области абаксиальной эпидермы).

Резкая дифференциация отдельных рядов хлоренхимы у абаксиальной эпидермы имеет место также у *Poa angustifolia*, широкое развитие губчатых форм во внутренних слоях мезофилла наблюдается у *Helictotrichon pubescens*. Под обеими эпидермами листовых пластинок *Dactylis glomerata* многочисленны вытянутые клетки с ровными стенками чередуются с крупными ячеистыми клетками первой группы.

Очень разнообразны проекции ячеистых клеток у *Calamagrostis epigeios*, *Hordeum jubatum*, *Bromopsis inermis*, *Elymus sibiricus* и *Elytrigia repens*. Так, в листовых пластинках *Bromopsis inermis* ячеистые клетки у абаксиальной эпи-

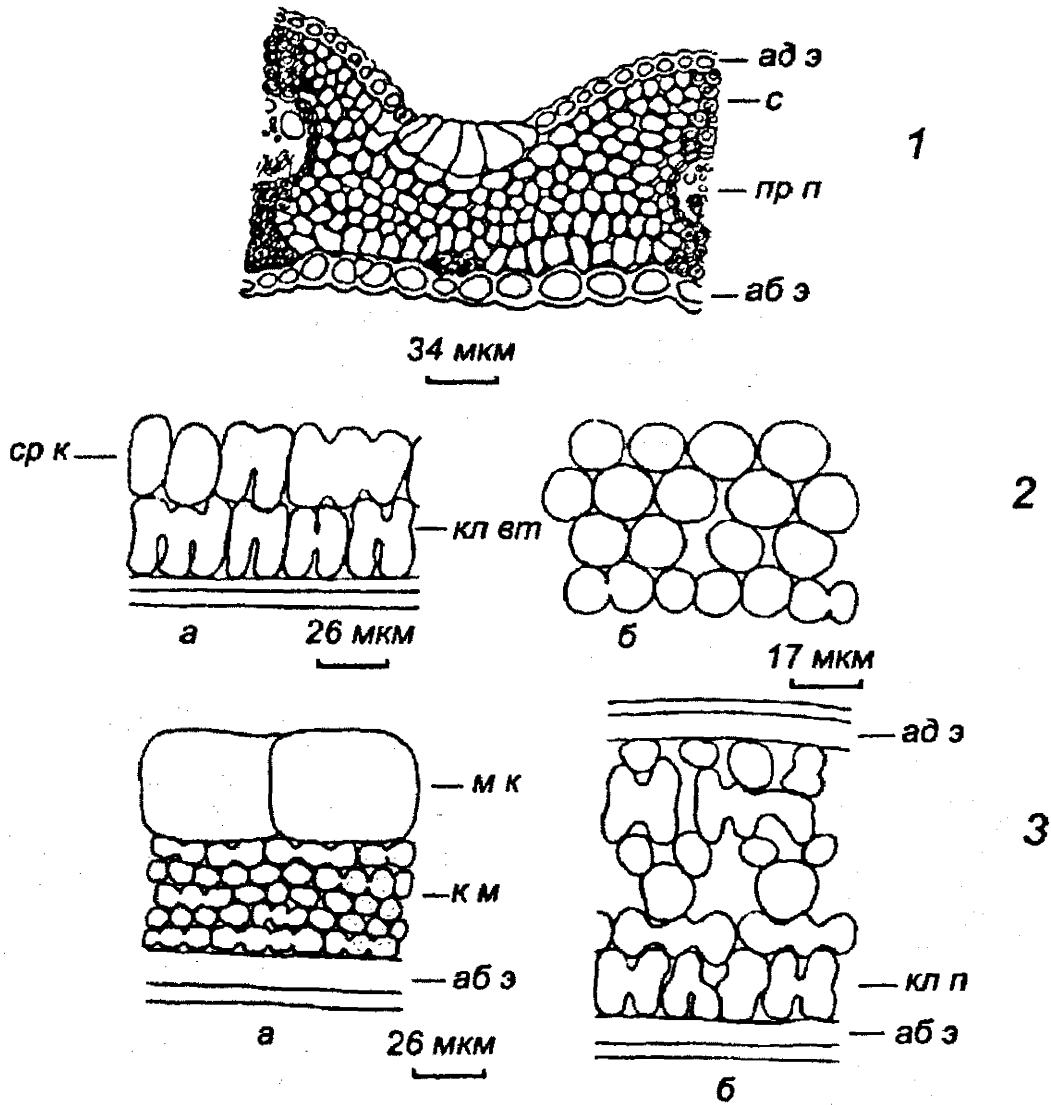


Рис. 38. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Calamagrostis epigeios*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками (а – в области моторных клеток, б – примерно в середине между моторными клетками и проводящим пучком).
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

дермы и в области проводящих пучков у адаксиальной эпидермы расположены с ориентацией клеточных ячеек перпендикулярно поверхностям листа (см. рис. 31). В глубине листа они развернуты своими секциями параллельно нижней поверхности. В районе моторных клеток палисадные клеточные ячейки имеются только у абаксиальной эпидермы, остальные 2-3 слоя клеток ориентированы параллельно нижней стороне листа. Иногда у пузыревидных клеток отмечается перпендикулярное расположение коротких и широких ячеек. Таким образом, в мезофилле листьев *Bromopsis inermis* совмещаются черты ячеисто-изолатераль-

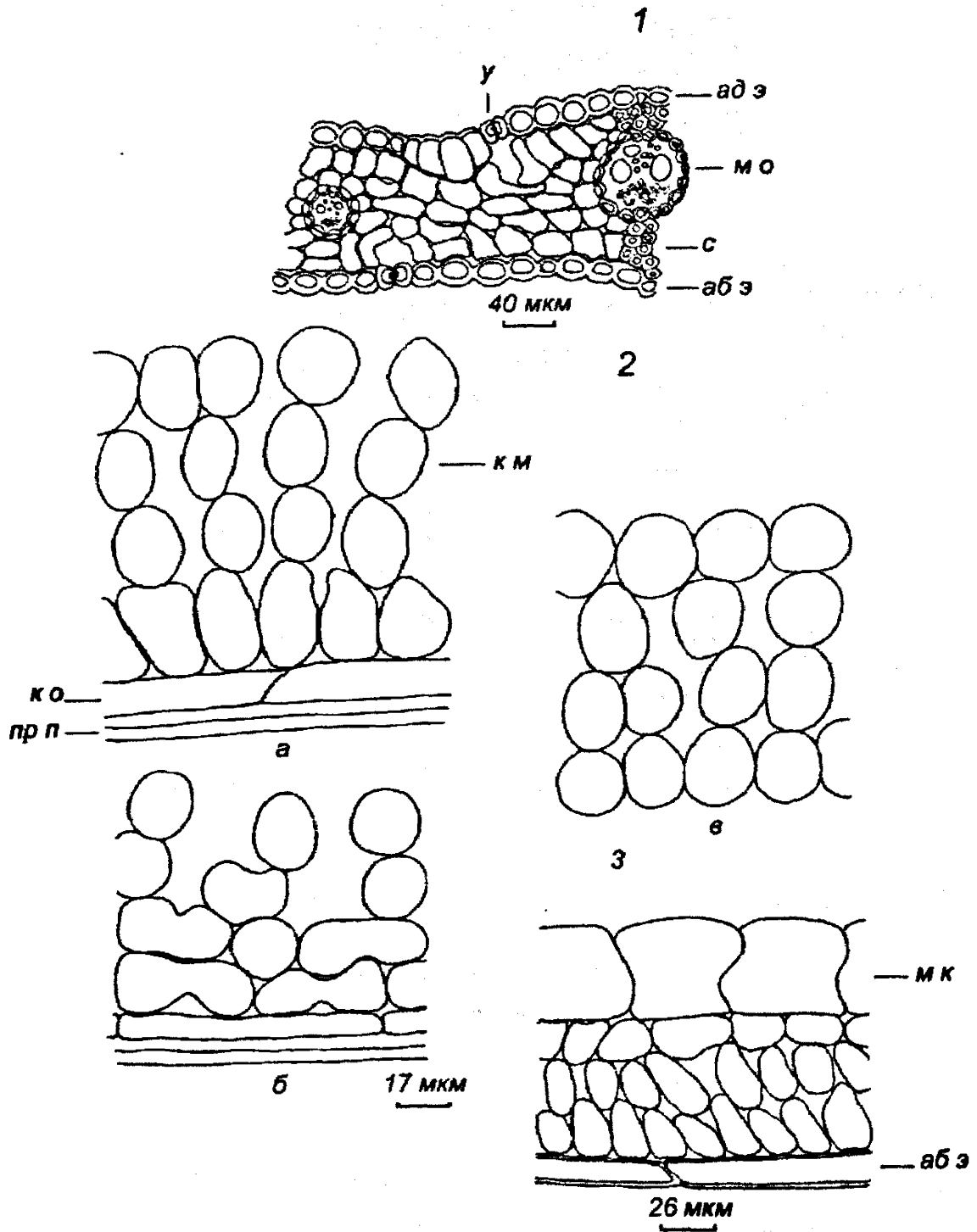


Рис. 39. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листовых пластинок *Phleum phleoides*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в глубине листа ближе к
адаксиальной эпидерме, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);

3 – продольный боковой в области моторных клеток.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

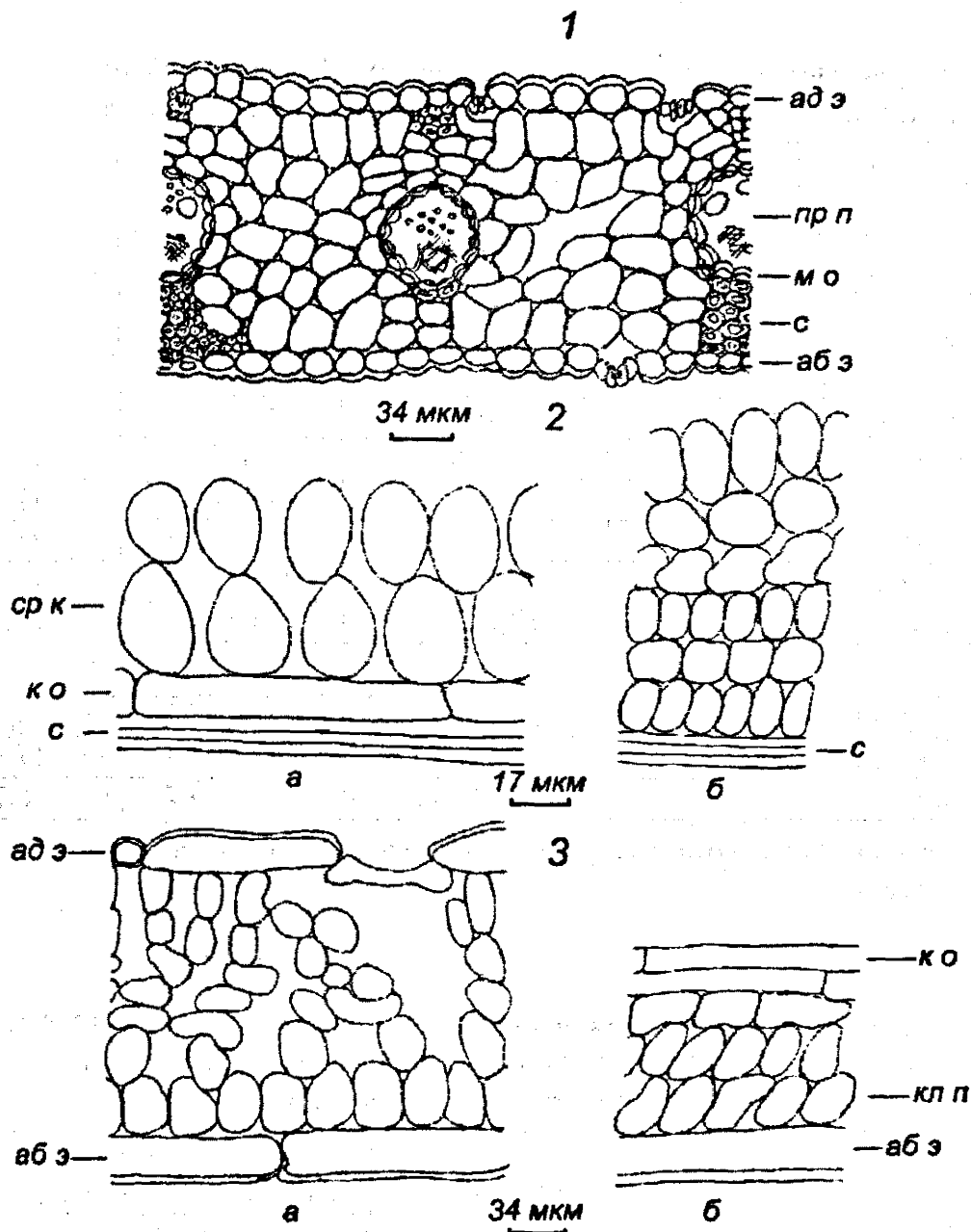


Рис. 40. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Poa angustifolia*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (а – между
 проводящими пучками, б – у абаксиальной эпидермы под проводящим пучком).
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

но-палисадного строения со слабо развитой палисадностью у проводящих пучков и ячеисто-вентродорсального типа в области моторных клеток.

На обеих эпидермах листьев *Elymus sibiricus* прослеживалось сочетание рядов ячеистых клеток, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно листовой поверхности. Чередование ячеистых клеток первой и второй групп у абаксиальной эпидермы наблюдалось также у *Calamagrostis arundinacea*.

Таблица 15

Размеры клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы
в листовых пластинках мезофитных и ксеромезофитных злаков

Вид	Высота	Ширина	Толщина
<i>Мезофиты</i>			
<i>Agrostis gigantea</i>	19,0±0,70	18,4±0,80	20,8±0,33
<i>Brachypodium pinnatum</i>	16,9±0,42	15,2±0,33	11,9±0,38
<i>Bromopsis inermis</i>	22,6±1,15	15,8±0,88	14,7±0,30
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	24,4±1,25	19,4±0,70	22,9±1,96
<i>Dactylis glomerata</i>	29,7±1,24	24,2±1,18	18,7±1,04
<i>Elymus sibiricus</i>	23,0±0,75	17,4±0,55	17,7±0,87
<i>Elytrigia repens</i>	30,1±1,70	17,7±0,88	17,3±0,35
<i>Festuca pratensis</i>	26,9±0,89	22,0±0,94	21,7±1,50
<i>Helictotrichon pubescens</i>	36,6±1,17	23,9±0,58	19,7±1,05
<i>Hordeum jubatum</i>	17,1±0,35	17,0±0,47	15,0±0,33
<i>Ксеромезофиты</i>			
<i>Calamagrostis epigeios</i>	28,1±1,72	22,2±0,95	13,5±0,41
<i>Phleum phleoides</i>	28,6±0,90	19,3±0,63	17,3±0,40
<i>Poa angustifolia</i>	29,8±2,17	21,5±0,87	18,7±0,78

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе.

Таблица 16

Размеры клеток мезофилла первого ряда у адиаксиальной эпидермы
на поперечных срезах листовых пластинок мезофитных
и ксеромезофитных злаков, мкм

Вид	Клетки мезофилла			
	в области проводящих пучков		в области моторных клеток	
	высота	ширина	высота	ширина
<i>Мезофиты</i>				
<i>Agrostis gigantea</i>	23,4±1,29	19,2±1,27	14,7±1,07	19,2±1,45
<i>Brachypodium pinnatum</i>	13,9±3,11	14,5±1,47	13,5±0,68	20,2±1,27
<i>Bromopsis inermis</i>	26,4±1,69	20,0±1,44	17,4±1,22	21,7±1,97
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	16,9±1,23	13,9±0,70	14,4±1,17	23,5±1,93
<i>Dactylis glomerata</i>	25,7±1,07	24,2±1,75	25,7±1,77	29,7±1,13
<i>Elymus sibiricus</i>	24,9±1,82	18,2±1,50	20,9±1,54	21,4±1,55
<i>Elytrigia repens</i>	28,4±1,88	17,5±1,24	35,1±2,17	21,7±1,19
<i>Festuca pratensis</i>	25,6±1,25	23,0±1,36	18,5±1,08	25,7±1,14
<i>Helictotrichon pubescens</i>	38,7±2,00	20,2±0,88	29,2±3,29	32,6±2,24
<i>Hordeum jubatum</i>	13,4±1,13	13,1±1,59	13,6±0,63	21,1±1,08
<i>Ксеромезофиты</i>				
<i>Calamagrostis epigeios</i>	22,4±1,15	17,7±0,94	18,5±1,34	40,1±2,39
<i>Phleum phleoides</i>	27,4±1,74	20,0±1,52	29,0±1,30	25,7±1,15
<i>Poa angustifolia</i>	29,7±1,80	19,0±1,00	14,0±0,85	30,4±1,10

Таблица 17

Размеры срединных клеток мезофилла в листовых пластинках мезофитных
и ксеромезофитных злаков, мкм

Вид	Длина	Ширина	Толщина
<i>Мезофиты</i>			
<i>Agrostis gigantea</i>	33,7±2,27	17,0±1,35	19,8±0,44
<i>Brachypodium pinnatum</i>	26,2±1,25	11,8±0,35	14,2±0,43
<i>Bromopsis inermis</i>	39,5±3,66	28,0±2,14	18,7±0,50
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	33,9±2,17	21,2±2,44	16,2±0,40
<i>Dactylis glomerata</i>	41,6±1,42	27,7±1,22	25,1±1,64
<i>Elymus sibiricus</i>	41,4±3,22	24,0±1,75	19,0±0,85
<i>Elytrigia repens</i>	34,7±1,57	30,9±1,77	17,7±0,45
<i>Festuca pratensis</i>	40,7±3,21	22,7±2,05	18,5±2,40
<i>Helictotrichon pubescens</i>	38,7±2,45	24,7±3,69	19,4±0,85
<i>Hordeum jubatum</i>	23,9±1,41	17,3±0,55	15,0±0,31
<i>Ксеромезофиты</i>			
<i>Calamagrostis epigeios</i>	36,7±2,05	27,2±3,76	17,5±1,45
<i>Phleum phleoides</i>	39,6±0,60	23,2±0,70	22,2±0,20
<i>Poa angustifolia</i>	31,4±0,93	23,5±1,27	18,7±0,63

Примечание: длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на тангентальном срезе.

Таблица 18

Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп мезофилла
листовых пластинок мезофитных и ксеромезофитных злаков, мкм

Вид	Размеры ячеек	
	Высота	Ширина
<i>Ячеистые клетки первой группы</i> (первый ряд у абаксиальной эпидермы, продольный боковой срез)		
<i>Agrostis gigantea</i>	33,3±1,77	15,9±0,84
<i>Bromopsis inermis</i>	20,4±1,34	12,2±0,80
<i>Calamagrostis epigeios</i>	27,1±1,24	11,0±0,52
<i>Dactylis glomerata</i>	15,0±1,08	11,3±0,44
<i>Elymus sibiricus</i>	23,0±0,42	16,9±0,58
<i>Elytrigia repens</i>	28,1±2,20	13,7±0,97
<i>Ячеистые клетки второй группы</i> (2-3 слой от абаксиальной эпидермы, тангентальный срез)		
<i>Bromopsis inermis</i>	22,1±1,18	18,8±0,91
<i>Calamagrostis epigeios</i>	26,7±1,10	12,2±0,40
<i>C. arundinacea</i>	19,8±1,45	13,4±0,88
<i>Elymus sibiricus</i>	35,2±1,87	14,5±0,68
<i>Elytrigia repens</i>	31,2±1,30	16,0±0,69
<i>Hordeum jubatum</i>	32,4±2,01	12,0±0,57

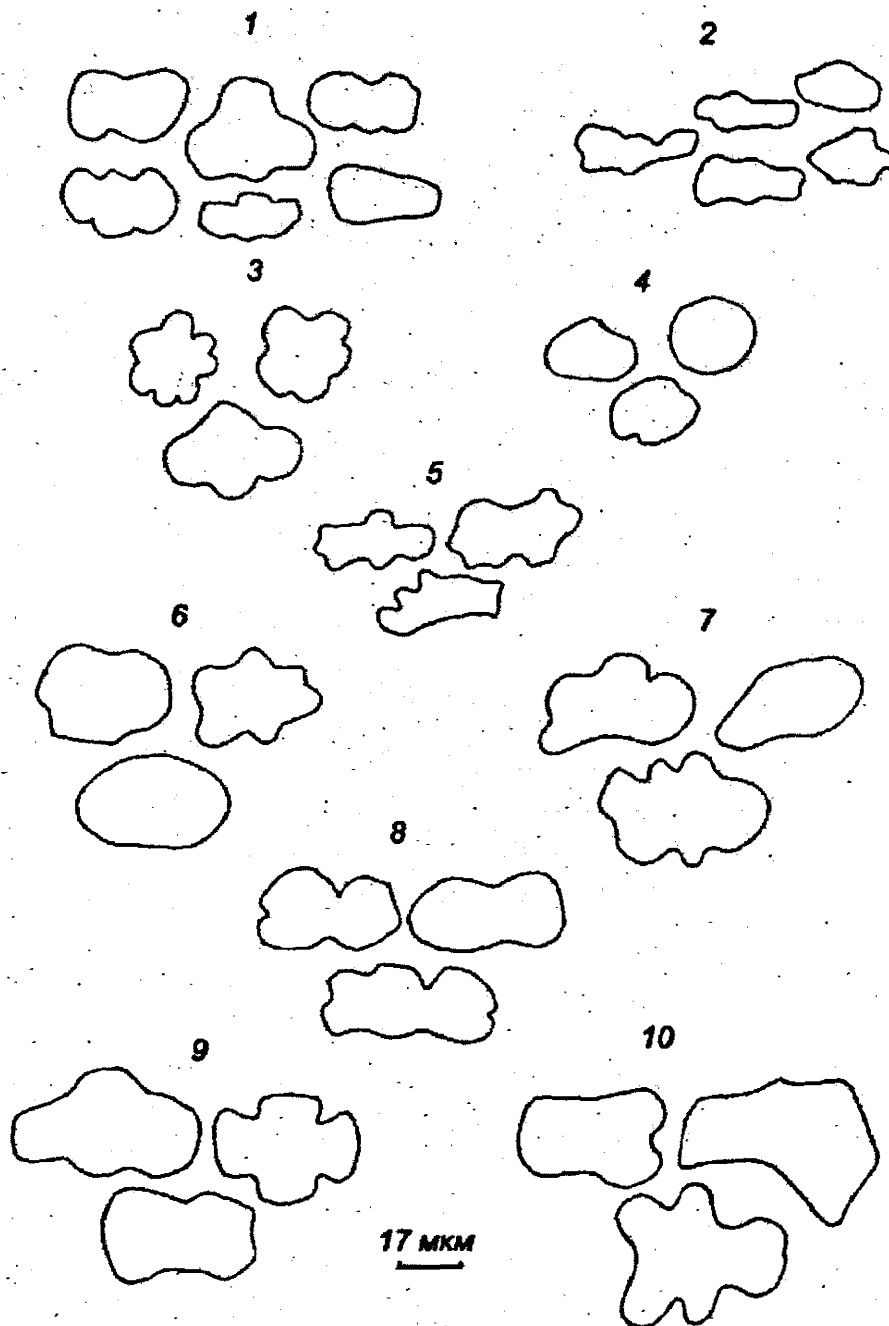


Рис. 41. Проекция срединных клеток на поперечных срезах листовых пластинок у фестукоидных злаков-мезофитов и ксеромезофитов
 Виды: 1 – *Calamagrostis arudinacea*; 2 – *Brachypodium pinnatum*; 3 – *Bromopsis inermis*; 4 – *Hordeum jubatum*; 5 – *Agrostis gigantea*; 6 – *Poa angustifolia*; 7 – *Phleum phleoides*; 8 – *Calamagrostis epigeios*; 9 – *Helictotrichon pubescens*; 10 – *Dactylis glomerata*.

В целом для большинства мезофитных злаков характерно более или менее рыхлое сложение мезофилла, тип которого приближается к изолатерально-палисадному в области сосудисто-волокнистых пучков и венTRODорсальному в зоне моторных клеток (*Agrostis gigantea*, *Phleum phleoides*, *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*, *Hordeum jubatum*). ВенTRODорсальное

строение мезофилла со слабо развитой палисадой у нижней поверхности листа наблюдается у *Brachypodium pinnatum*. Тип мезофилла, близкий к изолатерально-палисадному, отмечается у *Elytrigia repens*, а также у *Dactylis glomerata*, *Helictotrichon pubescens* и *Poa angustifolia* между краем листа и центральной жилкой. Мезофилл *Elymus sibiricus* и *Calamagrostis arundinacea* можно охарактеризовать как рыхлый, сочетающий изолатерально-палисадное и вендродорсальное строение в разных частях листа.

Насыщенность листьев мезоморфных злаков хлоропластами колеблется достаточно широко – от 14 до 33 млн/см², что обусловлено различиями в слоистости и плотности упаковки хлоренхимы, а также разным пластидным наполнением клетки (табл. 19).

Таблица 19

**Количественные показатели структуры пластидного аппарата
листовых пластинок мезофитных и ксеромезофитных злаков**

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Мезофиты</i>		
<i>Agrostis gigantea</i>	12,3±0,64	14,20
<i>Brachypodium pinnatum</i>	9,3±0,32	17,40
<i>Bromopsis inermis</i>	15,6±0,55	18,05
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	15,5±0,66	24,27
<i>Dactylis glomerata</i>	21,2±0,42	25,76
<i>Elymus sibiricus</i>	12,2±0,41	12,47
<i>Elytrigia repens</i>	17,2±0,61	21,72
<i>Festuca pratensis</i>	19,3±0,41	21,77
<i>Helictotrichon pubescens</i>	22,1±0,48	15,11
<i>Hordeum jubatum</i>	13,8±0,44	23,61
<i>Ксеромезофиты</i>		
<i>Calamagrostis epigeios</i>	13,9±0,65	33,51
<i>Phleum phleoides</i>	21,2±0,55	19,72
<i>Poa angustifolia</i>	20,0±0,64	28,70

Bromopsis inermis отличается достаточно широкой экологической амплитудой и возделывается в разных природно-климатических зонах Сибири (Бенц и др., 2001; Петрук, 2005; Осипова, 2006). Нами были сопоставлены размеры анатомических структур листьев *Bromopsis inermis* в луговой степи Центральной Тувы и на остепненном лугу Приобской лесостепи (табл. 20). В засушливых условиях формируются листья с более крупными сосудисто-волокнистыми пучками и чуть повышенной плотностью хлоропластов. С усилением аридности

и континентальности климата также возрастает удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ) и уменьшается их оводненность, диапазон изменчивости содержания хлорофилла и отдачи воды при завядании, напротив, увеличивается (табл. 21), что свидетельствует об адаптивных реакциях вида при сохранении мезоморфной структуры листьев.

Таблица 20

Сравнительная количественно-анатомическая характеристика листьев *Bromopsis inermis* из разных местобитаний

Местообитание	Толщина, мкм				Диаметр клетки (ячейки) мезофилла у абакс. эпидермы, мкм	Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн
	абаксиальной эпидермы	наруж. стенки абакс. эпидермы	листья в проводящих пучках			
			больших	малых		
Центральная Тува, луговая степь	18,3±0,48	4,3±0,19	194±6,0	165±3,3	15,2±0,48	20,9
Приобская лесостепь, остепненный луг	21,8±0,72	4,4±0,23	158±6,9	137±9,6	15,3±0,59	18,1

Таблица 21

Изменчивость некоторых эколого-физиологических показателей листьев у *Bromopsis inermis* в луговой степи Центральной Тувы (I) и на остепненном лугу Приобской лесостепи (II)

Показатель	Размах варьирования	Отношение максимального значения к минимальному
Содержание воды, % к сыр. массе	59,3–68,1 (I)	1,15
	59,6–77,2 (II)	1,29
Отдача воды срезанными листьями за 4 часа завядания, %	16,0–42,9	2,68
	18,8–38,3	2,04
Содержание хлорофилла, мг/г сыр. массы	1,62–3,72	2,30
	1,48–2,43	1,64
УППЛ, мг сух. массы/дм ²	563–690	1,23
	394–605	1,54

В целом невысокая поверхностная плотность пластид, крупные размеры клеток и клеточных ячеек, а также особенности их расположения определяют мезоморфность листьев рассмотренных злаков. Значительное разнообразие очертаний ассимиляционных клеток у видов со сложноорганизованным мезофиллом может способствовать повышению функциональной активности таких листьев в оптимальных условиях.

4.2.3 Хлебные злаки

Хлебные злаки с древнейших времен находятся в системе искусственного отбора на повышение урожайности и улучшение качества зерна, что оказывает влияние и на клеточную организацию мезофилла их листьев как основного фотосинтезирующего органа. При описании анатомического строения их листьев основное внимание уделялось особенностям расположения и степени развития основных тканей (Фляксбергер, 1938; Раздорский, 1949; Metcalfe, 1960; Берхин, 1963; Носатовский, 1965; Дорофеев, Градчанинова, 1971 и др.). При этом изучались возможности использования анатомических признаков для диагностики вида. После обнаружения в мезофилле листьев многих хлебных злаков клеток сложной ячеистой формы более подробно они были исследованы у видов рода *Triticum* (Tuan, 1962; Hsu Lin-ching, 1962; Chonan, 1965; Parker, Ford, 1982; Sasahara, 1982; Березина, Корчагин, 1987 и др.). Отмечалось, что в процессе селекции рода *Triticum* с увеличением степени ploидности ядра повышение продуктивности достигалось в основном путем увеличения размеров листьев, которое осуществлялось за счет ускорения деления и растяжения ассимиляционных клеток, суммарная внутренняя ассимиляционная поверхность при этом сокращалась (Храмцова, 2004). Выявлено также, что у аллоплоидных форм видов рода *Triticum* по сравнению с диплоидными уменьшается доля простых хлорофиллоносных клеток и увеличивается численность и разнообразие типов клеток сложной формы (Березина, 1989; Храмцова и др., 2003).

Структура мезофилла и многообразие форм клеток ассимиляционной ткани листьев изучено у *Triticum aestivum* (сорт Новосибирская 89), *Secale cereale* (сорт Крупнозерная), *Hordeum sativum* (сорт Новосибирский 80) (триба *Triticeae* Dum.) и *Avena sativa*, сорт СИР 4 (триба *Aveneae* Dum.), возделываемых в Приобской лесостепи Западной Сибири. Согласно производственному группированию сельскохозяйственных культур эти виды относятся к группе зерновых культур и подгруппе настоящих или типичных хлебов (Подгорный, 1957).

В строении листьев у всех изученных хлебных злаков наблюдаются хорошо выраженные мезоморфные признаки (рис. 42–44; прилож., рис. 9). Так, их листовые пластинки отличаются слабой ребристостью верхней поверхности, отношение толщины листа в сосудисто-волокнистых пучках к ширине в области моторных клеток находится в пределах 1,2–1,7. Клеточные стенки абаксиальной эпидермы у *Hordeum sativum* и *Avena sativa* тонкие и ровные, у *Triticum aestivum* и *Secale cereale* утолщены и слабо извилисты. На обеих сторонах листа эпидермальные клетки близки по высоте, утолщение наружной стенки абакси-

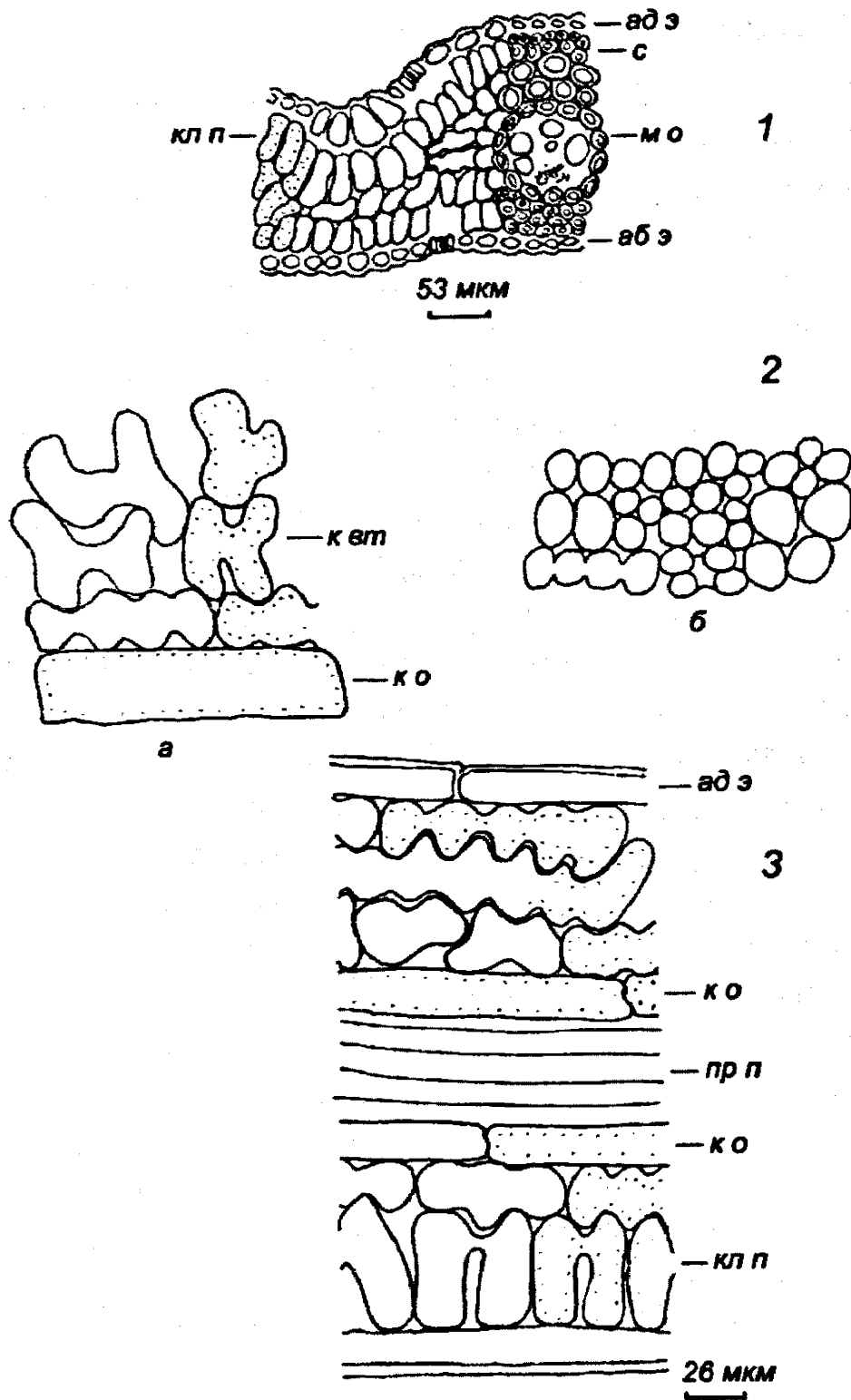


Рис. 42. Расположение клеток ассимиляционной ткани в листовых пластинках *Triticum aestivum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой через проводящий пучок.

мо – клетки механической, или склеренхимной, обкладки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

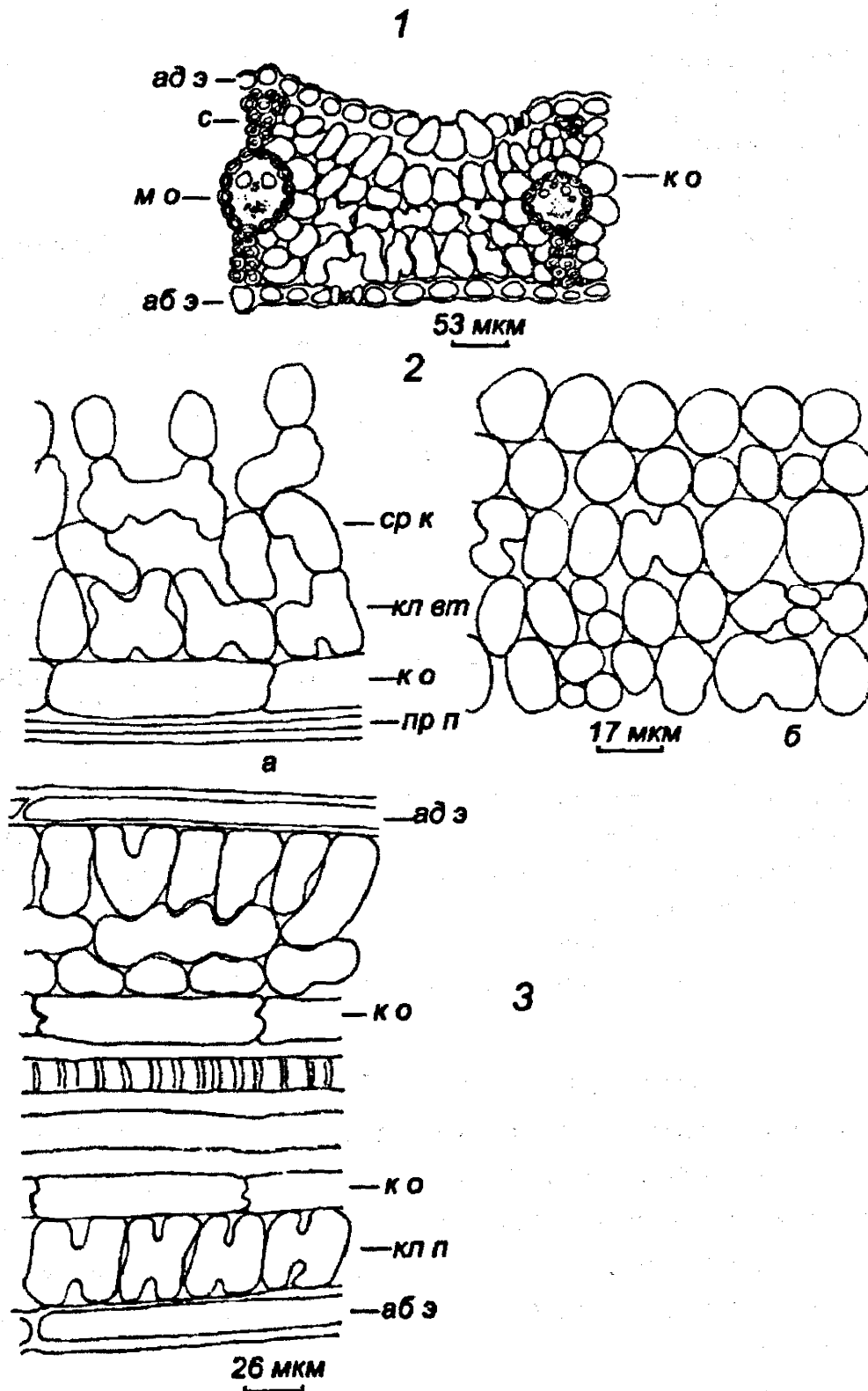


Рис. 43. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок

Hordeum sativum

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой через проводящий пучок.

мо – клетки механической, или склеренхимной, обкладки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

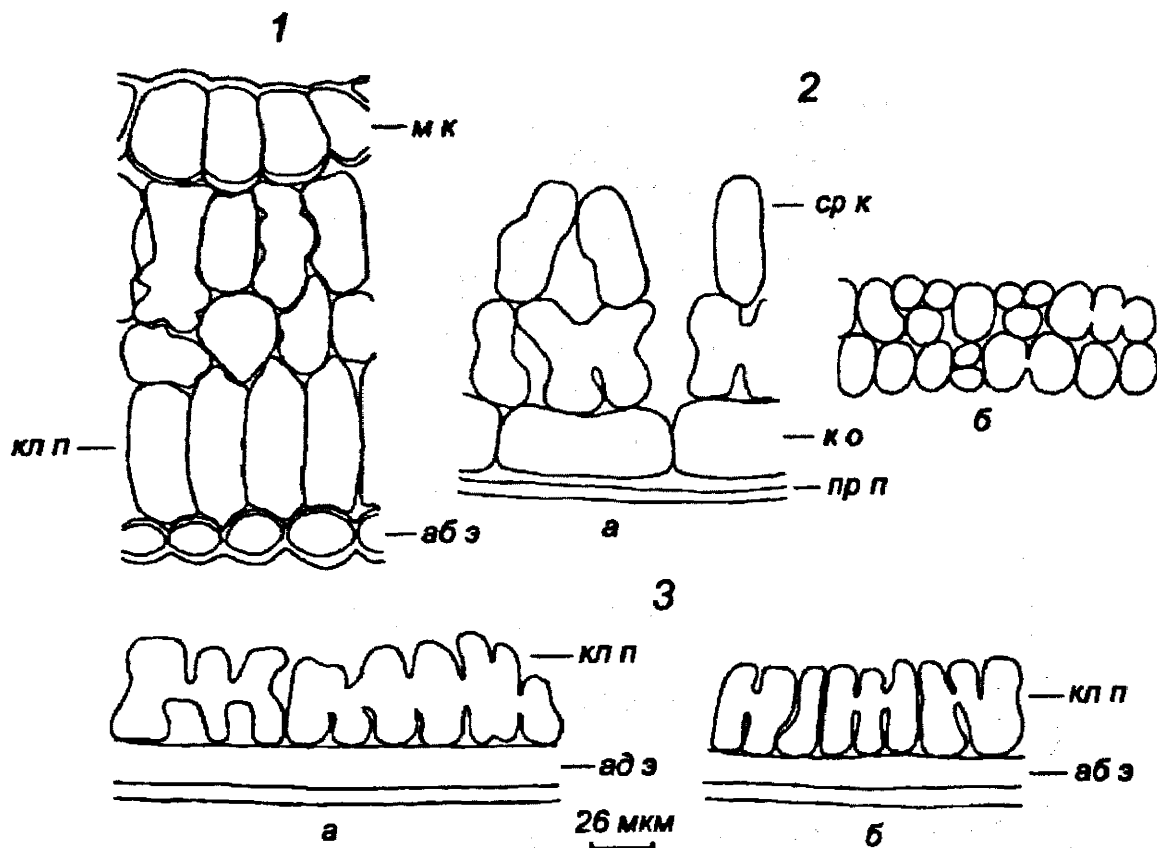


Рис. 44. Строение мезофилла листовых пластинок *Secale cereale*
 Срез: 1 – поперечный в области моторных клеток; 2 – парадермальный
 (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – расположение клеток
 мезофилла первого ряда у адаксиальной (а) и абаксиальной (б) эпидермы
 на продольном боковом срезе.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

альной эпидермы составляет 21–30% (табл. 22). Моторные, или двигательные, клетки достаточно хорошо развиты, их средняя высота колеблется от 38 до 47 мкм, при этом более мощные они у *Secale cereale*. На поперечных срезах в области моторных клеток мезофилл располагается в 3–4 слоя. Устьица крупные, расположены на обеих поверхностях листа, их число на 1 мм² адаксиальной эпидермы составляет в среднем 57–100, что в 1,2–1,8 раза больше по сравнению с нижней стороной.

Клетки паренхимной обкладки у всех культур хорошо выражены, с многочисленными хлоропластами, расположены вдоль проводящих пучков, при этом их длина изменяется более широко – от 52 до 182 мкм – по сравнению с шириной (15–29 мкм).

Мезофилл сосредоточен между сосудисто-волокнистыми пучками и у всех хлебных злаков состоит в подавляющем большинстве из клеток сложной формы. Среди хлорофиллоносных клеток хорошо выделяются три группы, ори-

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов культурных злаков

Вид	Толщина, мкм				Число ячеек и срединных клеток в 1 см ² листа, п·10 ⁵
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков	
	адаксиальной	абаксиальной			
<i>Triticum aestivum</i>	27,5±1,12	23,5±0,67	5,3±0,20	237,6±5,27	8,01
<i>Secale cereale</i>	25,4±0,54	24,6±0,50	7,4±0,40	238,1±8,40	8,67
<i>Hordeum sativum</i>	23,7±0,67	23,8±0,60	5,0±0,30	210,1±4,01	10,57
<i>Avena sativa</i>	22,4±0,65	21,3±1,18	5,1±0,18	191,4±6,03	9,30

ентированные своими наибольшими поверхностями в пространстве листа во взаимно перпендикулярных направлениях и создающих основу структуры ассимиляционной ткани.

Первая группа представлена преимущественно крупными ячеистыми клетками, секции которых расположены вдоль листа и перпендикулярно к обеим его эпидермам, в том числе и к моторным клеткам (табл. 23–24). Число ячеек в таких клетках колеблется от 2 до 13 и может быть больше, при этом более многочисленные секции наблюдаются в клетках *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, у *Avena sativa* чаще встречаются клетки с 2–4 ячейками, а у *Hordeum sativum* более всего клеток с двумя секциями. Отношение высоты ячейки к её ширине на поперечных срезах составляет 1,2–2,0, а к толщине, измеряемой на продольных срезах, – 1,2–3,2, при этом чуть более вытянуты ячейки у *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, менее развита палисадность секций у *Hordeum sativum*. На парадермальных срезах проекции ячеек имеют в основном округлую или овальную форму.

У культурных злаков секции многих ячеистых клеток под абаксиальной эпидермой продольными или поперечными выемками разделяются на полные и

Таблица 23

Размеры клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках хлебных злаков, мкм

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
<i>Triticum aestivum</i>	45,3±2,67	22,5±0,80	17,8±0,18
<i>Secale cereale</i>	48,8±1,87	27,3±1,05	19,7±0,87
<i>Hordeum sativum</i>	26,6±0,78	21,9±0,60	15,4±1,42
<i>Avena sativa</i>	30,6±1,49	19,4±0,65	18,0±0,32

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе.

Размеры клеток мезофилла первого ряда у адаксиальной эпидермы на поперечных срезах листовых пластинок хлебных злаков, мкм

Вид	Клетки мезофилла			
	в области проводящих пучков		в области моторных клеток	
	высота	ширина	высота	ширина
<i>Triticum aestivum</i>	38,9±2,37	19,2±1,15	46,3±1,87	28,6±2,34
<i>Secale cereale</i>	45,4±2,41	24,0±1,55	51,9±2,79	26,8±1,70
<i>Hordeum sativum</i>	25,6±1,82	16,7±1,04	33,8±2,45	19,9±0,70
<i>Avena sativa</i>	29,9±2,41	19,3±0,94	36,1±1,42	22,7±1,50

неполные субъячейки. Наличие вертикальных складок в нижней или верхней частях секций чаще встречалось у *Triticum aestivum* и *Secale cereale*, более разнообразным строением отличались ячейки у *Hordeum sativum*, у которых наряду с секциями с продольными выемками имелись секции и с боковыми складками (рис. 45).

У адаксиальной эпидермы ячеистые клетки характеризуются более округлыми формами, нередко их секции имеют извилистые оболочки, особенно на нижней части, обращенной внутрь листа. Наряду с хорошо выраженными ячеистыми клетками здесь заметно присутствие более разнообразных форм, которые можно описать как ячеисто-губчатые.

Для сравнения укажем, что практически у всех рассмотренных нами дикорастущих видов злаков триб *Aveneae* (*Helictotrichon desertorum*) и особенно *Triticeae* (*Agropyron cristatum*, *Elymus sibiricus*, *Elytrigia repens*, *Hordeum brevisubulatum*, *H. jubatum*, *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea*) в мезофилле листовых пластинок имеются многочисленные, хорошо развитые, часто весьма разнообразные, но в основном менее крупные ячеистые клетки, при этом наличие субъячеек у них практически не наблюдается (рис. 46). Сопоставление проекций на парадермальных срезах у абаксиальной эпидермы также свидетельствует о том, что у хлебных злаков уменьшается упорядоченность в расположении ячеистых клеток и значительно чаще среди них встречаются клетки более сложного строения.

Клеточная популяция второй группы состоит из ячеистых, ячеисто-губчатых и в ряде случаев губчатых клеток, расположенных в срединной части листа и ориентированных своей наибольшей поверхностью параллельно его нижней стороне. Ячеистые клетки этой группы достаточно хорошо выражены и различаются по размерам, но крупноячеистые среди них встречаются чаще, чем

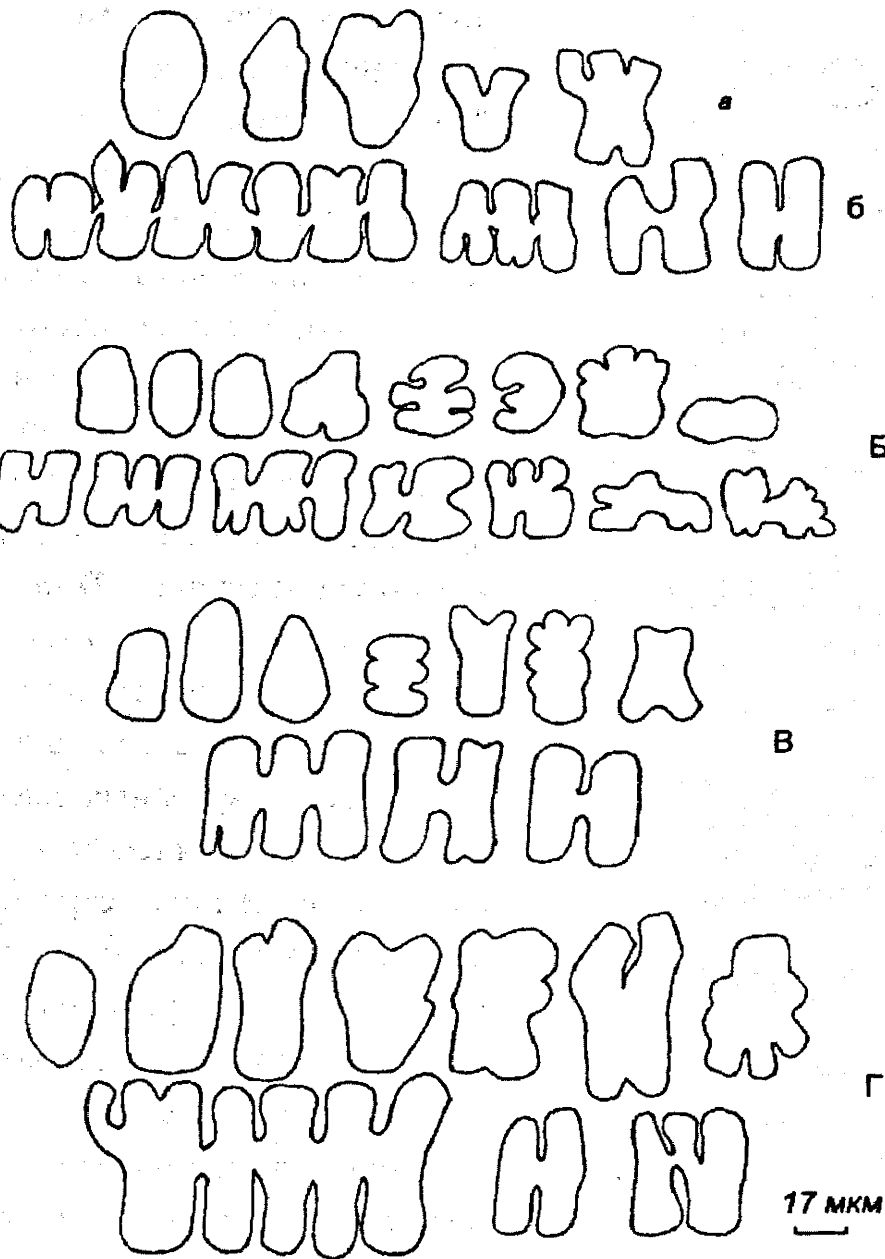


Рис. 45. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках культурных злаков

Виды: А – *Triticum aestivum*; Б – *Hordeum sativum*; В – *Avena sativa*; Г – *Secale cereale*.

Срез: а – поперечный; б – продольный боковой.

мелкоячеистые. Отношение длины секции к её ширине в среднем здесь чуть выше – 2,3–2,8 (табл. 25). Более многочисленные секции характерны для клеток *Triticum aestivum* и *Secale cereale*.

На поперечных срезах листьев хлебных злаков своими крупными размерами и извилистыми оболочками выделяются срединные клетки, составляющие третью группу мезофильных клеток (рис. 47). При этом у *Hordeum sativum* и *Avena sativa* довольно часто они имеют хорошо выраженные лопастные формы, у *Secale cereale* наряду с лопастными можно отметить присутствие и дольчато-

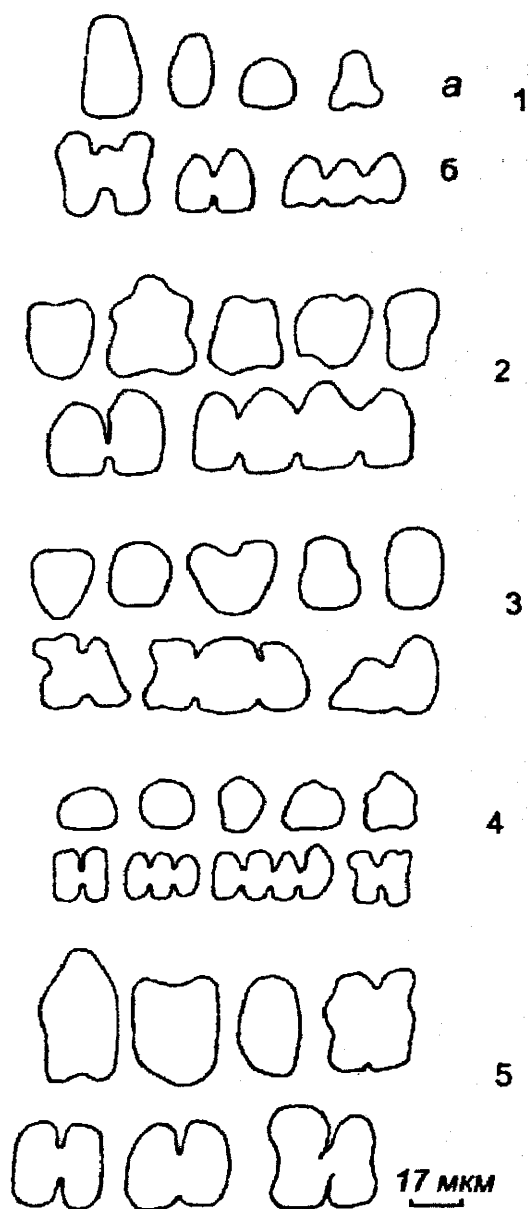


Рис. 46. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках дикорастущих злаков триб *Triticeae* и *Aveneae*
 Виды: 1 – *Agropyron cristatum*;
 2 – *Elymus sibiricus*; 3 – *Hordeum brevisubulatum*; 4 – *H. jubatum*;
 5 – *Psathyrostachys juncea*.
 Срез: а – поперечный; б – продольный боковой.

что разветвленность мезофилльных клеток приводит к увеличению отношения их поверхности к объему (Chonan, 1965; Parker, Ford, 1982 и др.), а возрастание внутрелистовой поверхности усиливает газообмен и интенсивность фотосинтеза (Мокронос, 1978 и др.). В нашем случае наибольшее разнообразие конфигурации клеток мезофилла листьев отмечается у *Triticum aestivum* и *Hordeum*

лопастных клеток, менее извилисты очертания оболочек срединных клеток у *Triticum aestivum*. На продольных срезах у всех видов эти клетки характеризуются палочкообразной или овальной формой со средней шириной 16–27 мкм.

Сопоставление клеток последних двух групп показало, что в глубине мезофилла и особенно у сосудисто-волокнистых пучков у всех хлебных злаков преобладают клетки второй группы, более ярко это проявляется у *Triticum aestivum*.

Подобное расположение клеток мезофилла позволяет охарактеризовать тип структуры мезофилла листовых пластинок всех изученных хлебных злаков как рыхлый ячеисто-изолатерально-палисадный. В таком строении мезофилла сочетаются признаки устойчивости к неблагоприятным условиям среды с возможностью интенсивного метаболизма.

Хлебные злаки близки по насыщенности клетками мезофилла листовой пластинки, при этом их более плотное расположение отмечается у эпидерм, тогда как в срединной части имеются хорошо развитые межклетники. Плотность хлоропластов в листе близка к таковой для злаков-мезофитов (табл. 26).

Структурные показатели мезофилла во многом определяют их функциональные характеристики. Обнаружено,

Размеры срединных и ячеистых клеток второй группы мезофилла
листьевых пластинок хлебных злаков, мкм

Вид	Секции ячеистых клеток		Срединные клетки		
	Длина	Ширина	Длина	Ширина	Толщина
<i>Triticum aestivum</i>	40,2±8,35	17,7±0,42	39,5±7,20	28,6±2,29	16,3±0,50
<i>Secale cereale</i>	50,6±3,51	21,7±0,87	51,8±3,80	33,0±2,91	24,9±1,40
<i>Hordeum sativum</i>	42,8±0,90	15,0±1,69	39,8±3,19	23,6±1,39	17,5±1,01
<i>Avena sativa</i>	41,4±1,27	16,4±0,73	40,9±1,44	23,5±1,43	20,6±1,08

Примечание: для ячеистых клеток приведены данные тангентальных срезов, для срединных клеток – поперечных (длина и ширина) и тангентальных (толщина) срезов.

Количественные показатели структуры пластидного аппарата
листьевых пластинок хлебных злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Triticum aestivum</i>	22,8±0,31	18,14
<i>Secale cereale</i>	15,4±0,90	13,35
<i>Hordeum sativum</i>	16,6±0,75	17,51
<i>Avena sativa</i>	20,0±0,76	18,60

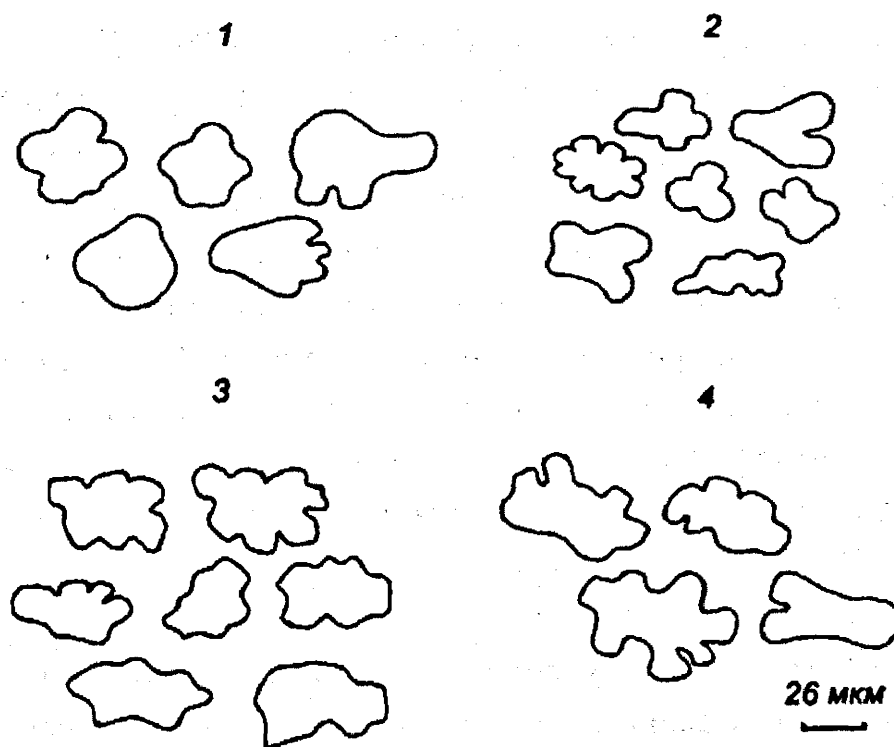


Рис. 47. Форма проекций срединных клеток на поперечных срезах
листьевых пластинок хлебных злаков

Виды: 1 – *Triticum aestivum*; 2 – *Hordeum sativum*; 3 – *Avena sativa*;
4 – *Secale cereale*.

sativum по сравнению с *Secale cereale* и *Avena sativa*. Это может быть следствием более длительного искусственного отбора у пшеницы и ячменя, как основных древних возделываемых растений, или первичных культур по характеристике И.И. Вавилова (1966).

Укрупнение клеток мезофилла у хлебных фестукоидных злаков, вероятно, во многом сопряжено с селекционным процессом и сопровождается интенсивным формированием сложных клеточных форм, в том числе и ячеистых, на основе секций которых у современных сортов наблюдается развитие полных и неполных субъячеек, что позволяет оптимизировать соотношение между их поверхностью и объемом.

4.2.4 Злаки засушливых и засоленных местообитаний

Анализ клеточного строения мезофилла листьев представляет большой интерес для понимания адаптационных процессов фотосинтеза у растений разных экологических групп. Злаки широко распространены и часто доминируют в степных сообществах, при этом их структурные приспособления к гелио- и ксеротермическим условиям среды очень разнообразны (Николаевский, 1970, 1972 а; Николаевский, Николаевская, 1972). Строение листьев злаков степей отличается мелкоклеточностью, сопровождающейся исключительно сильным развитием процессов склерификации (Василевская, 1954). Усиление защитной функции против засухи здесь также достигается за счет толстостенной абаксильной эпидермы, наличия ребер и бороздок, куда погружены устьица, способности листовой пластинки к сворачиванию. Важным признаком ксероморфной организации листьев злаков является развитая ребристость верхней поверхности, позволяющая сочетать возможности свертывания листа в жаркую погоду и увеличения слойности хлорофиллоносной паренхимы (Абдрашитова, Мурзаматиева, 1962). Считается, что листья злаков-ксерофитов отличаются плотногомогенным типом мезофилла, при этом у ряда видов растений отмечается дифференциация клеток ассимиляционной ткани на палисадные и губчатые (Николаевский, 1970; Шийрэвдамба, 1990).

Аридными территориям также свойственно засоление почвы, которое создаёт крайне неблагоприятные условия для произрастания растений, обусловленные, прежде всего, высоким осмотическим давлением почвенного раствора и токсичностью солей. У злаков, обитающих на засоленных почвах, наблюдается сочетание ксероморфных и галоморфных признаков. Наиболее существенной особенностью галоморфной организации их листьев считается присутствие

в них больших объёмов водоносной ткани как проявление суккулентности, отмечаемой и у двудольных растений (Келлер, 1940 а; Лейсле, 1949; Рожановский, 1952 а, б и др.). При этом функцию запасаания воды у факультативных галофитов выполняют моторные клетки, а у облигатных фестукоидных злаков – сильно развитая «полусклеренхима» (своеобразная механическая ткань из крупных тонкостенных, но сильно склерофицированных клеток), образующая мощные балки между сосудисто-волокнистыми пучками и субэпидермальными тяжами типичной склеренхимы (Нагалеvский, Николаевский, 1975; Нагалеvский В.Я., 1975, 2003). К признакам галоморфной структуры листьев злаков В.Я. Нагалеvский (2001) относит также большое содержание флоэмы и значительное развитие паренхимных обкладок в проводящих пучках. В отношении мезофилла для фестукоидных злаков указывается на его гомогенность и плотность сложения.

Ксероморфная структура листьев характерна и для злаков-псаммофитов, но по сравнению с родственными им степными видами она отличается более слабым утолщением оболочек абаксиальной эпидермы, меньшим числом устьиц на верхней листовой поверхности, менее интенсивным развитием склеренхимы и проводящих тканей (Николаевская, 1968). При описании анатомического строения их листьев также обращают внимание на плотность и гомогенность мезофилла (Нагалеvский М. В., 2004).

Рассматриваемые нами *Calamagrostis salina*, *Leymus chinensis*, виды рода *Puccinellia* произрастают на солонцовых и солончаковых почвах и относятся к галофитам, принадлежащим к эколого-физиологической группе соленепроницаемых галофитов (Шахов, 1956). Так, местообитание *Calamagrostis salina* в Загустайской низменности Западного Забайкалья М.Г. Буиновой и Н.К. Бадмаевой (2004) охарактеризовано как гипергалофильное сообщество на пересыхающих солончаках. Значительной солеустойчивостью отличается *Psathyrostachys juncea*. На засоленных почвах произрастает также *Achnatherum splendens*, у которого благодаря питанию грунтовыми водами наблюдается мощное развитие листьев (Лавренко, 1940; Келлер, 1940 б).

Листовые пластинки изученных видов растений – преимущественно узкие, постоянно сложенные или сворачивающиеся во время засухи. У всех видов, кроме *Poa attenuata*, хорошо выражена ребристость верхней поверхности листа, на которой нередко имеются выросты в виде волосков или небольших шипиков. Толщина листьев в области сосудисто-волокнистых пучков наибольшая у крупнодерновинных злаков (215–520 мкм), наименьшая – у овсяниц (125–149 мкм) (табл. 27). Толщина листа в области больших проводящих пучков

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок
генеративных побегов злаков засушливых местообитаний

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков
	адакси- альной	абакси- альной		
<i>Achnatherum splendens</i>	10,8±0,21	18,9±0,53	6,4±0,25	520,0±18,64
<i>Agropyron cristatum</i>	19,2±0,55	23,0±0,63	11,0±1,24	240,4±2,04
<i>Calamagrostis salina</i>	14,2±0,54	18,0±0,63	5,4±0,30	248,6±7,69
<i>Festuca pseudosulcata</i>	11,1±0,29	19,3±0,50	8,4±0,28	128,3±3,98
<i>F. pseudovina</i>	11,9±0,38	17,9±0,42	7,2±0,22	148,7±3,60
<i>F. valesiaca</i>	10,8±0,25	18,2±0,49	8,4±0,41	125,1±4,11
<i>Helictotrichon desertorum</i>	9,2±0,22	11,5±0,33	4,0±0,20	268,0±11,12
<i>Koeleria cristata</i>	12,5±0,62	17,8±1,20	3,7±0,35	281,5±11,50
<i>Leymus chinensis</i>	20,2±0,90	26,2±0,70	6,7±0,35	251,9±5,15
<i>Poa attenuata</i>	14,6±0,45	12,9±0,32	4,0±0,16	125,0±4,44
<i>Psathyrostachys juncea</i>	21,8±0,87	24,9±0,45	7,7±0,28	466,9±16,39
<i>Puccinellia Hauptiana</i>	30,9±0,95	22,4±0,80	3,8±0,20	290,0±6,21
<i>P. macranthera</i>	17,2±0,67	19,7±0,47	4,6±0,18	232,7±3,07
<i>P. tenuissima</i>	14,2±0,35	13,0±0,28	5,2±0,20	139,8±3,45
<i>Stipa krylovii</i>	10,7±0,38	18,7±0,49	6,9±0,31	228,2±4,50
<i>Stipa pennata</i>	9,2±0,30	11,4±0,43	4,7±0,27	215,9±6,33
<i>S. zalesskii</i>	10,7±0,33	14,5±0,52	7,6±0,36	287,0±3,92

Примечание: для листьев с выраженным чередованием больших и малых проводящих пучков приводятся данные по высоте больших сосудисто-волокнистых пучков.

превышает толщину в зоне моторных клеток у овсяниц в 1,1–1,3 раза, у злаков-галофитов – в 1,3–2,2 раза, у крупнодерновинных степных видов – в 2,1–3,2 раза, достигая до 3,6–4,4 раза у *Achnatherum splendens*.

Эпидерма представлена в основном сравнительно мелкими клетками, их высота на поперечном срезе – 9–26 мкм. Утолщение наружных стенок адаксиальной эпидермы более слабое и изменяется от 8 до 35%, а абаксиальной эпидермы – от 17 до 52%, при этом более высокие значения наблюдались у плотнокустовых крупнодерновинных злаков (31–52%) и у степных овсяниц (40–46%).

Клетки нижней эпидермы у большинства злаков-ксерофитов отличаются сильно извилистыми боковыми стенками, незначительная их волнистость имеет место у бескильниц, *Poa attenuata* и *Koeleria cristata*.

На верхней стороне листа на дне бороздок находятся моторные клетки, более мелкие они у ковылей, типчаков и *Helictotrichon desertorum*, их высота на поперечных срезах листьев составляет 15–27 мкм. Наиболее многочисленные и

крупные пузыревидные клетки у галофитных злаков – от 44 до 70 мкм у видов *Puccinellia*, до 90–130 мкм – у *Leymus chinensis* и *Calamagrostis salina*. Хорошо развитые моторные клетки, высотой 35–58 мкм, наблюдаются у *Koeleria cristata*, *Psathyrostachys juncea*, *Achnatherum splendens* и *Agropyron cristatum*.

В листьях ковылей, *Festuca pseudosulcata*, *F. valesiaca*, *Helictotrichon desertorum* и *Achnatherum splendens* устьица находятся только на верхней, обращенной внутрь, стороне листа, у остальных видов они встречаются на обеих листовых поверхностях. Устьица преимущественно мелкие, чуть погруженные или расположенные вровень с эпидермой. Их число на 1 мм² абаксиальной эпидермы у *Calamagrostis salina* достигает до 290–450, у остальных видов колеблется от 30 до 110.

Для степных злаков характерно сильное развитие склеренхимы. Так, в листьях *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* механическая ткань образует мощные тяжи у проводящих пучков, а в листьях ковылей, *Helictotrichon desertorum* и *Achnatherum splendens*, кроме того, она проходит сплошной или прерывистой полосой под нижней эпидермой, тем самым усиливая её защитную функцию. Механические и проводящие ткани занимают у *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* 30–40% объёма листа, у остальных крупнодерновинных злаков – 45–50%. У типчаков склеренхима протягивается полосой или располагается отдельными тяжами под абаксиальной эпидермой. У *Koeleria cristata* механической ткани относительно немного, она расположена, главным образом, пучками под нижней и верхней эпидермой. Листья *Poa attenuata* вегетируют недолго, в конце июня они засыхают, с чем, по-видимому, отчасти связано слабое развитие в них склеренхимы.

Механическая ткань листьев галофитных злаков представлена как типичной склеренхимой, так и крупноклетной «полусклеренхимой», особенно хорошо развитой у *Calamagrostis salina*.

Ширина клеток паренхимной обкладки в листовых пластинках *Calamagrostis salina*, *Puccinellia hauptiana*, *Leymus chinensis* и *Psathyrostachys juncea* составляет в среднем 22–35 мкм, значительно уже она у ковылей, степных овсяниц, *Helictotrichon desertorum*, *Achnatherum splendens* и *Koeleria cristata* – 10–13 мкм.

Мезофилл листовых пластинок *Achnatherum splendens*, *Festuca pseudosulcata*, *F. pseudovina*, *F. valesiaca*, *Poa attenuata*, *Puccinellia hauptiana*, *P. macranthera*, *P. tenuissima* и *Koeleria cristata* в подавляющем большинстве состоит из простых клеток. В хлоренхиме овсяниц, бескильниц и *Koeleria cristata* очень редко, но встречаются сложные клетки, напоминающие ячеистые.

В ассимиляционной ткани листьев *Agropyron cristatum*, *Calamagrostis salina*, *Helictotrichon desertorum*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa krylovii*, *S. pennata*, *S. zalesskii* и *Leymus chinensis* имеются хорошо выраженные ячеистые клетки – крупные сложные клетки, состоящие из 2–9 и более секций. Они располагаются рядами вдоль листа.

Схемы анатомического строения листовых пластинок у отдельных видов ксероморфных злаков показаны на рисунках 48–59, для некоторых растений имеются микрофотографии (прилож., рис. 10–12).

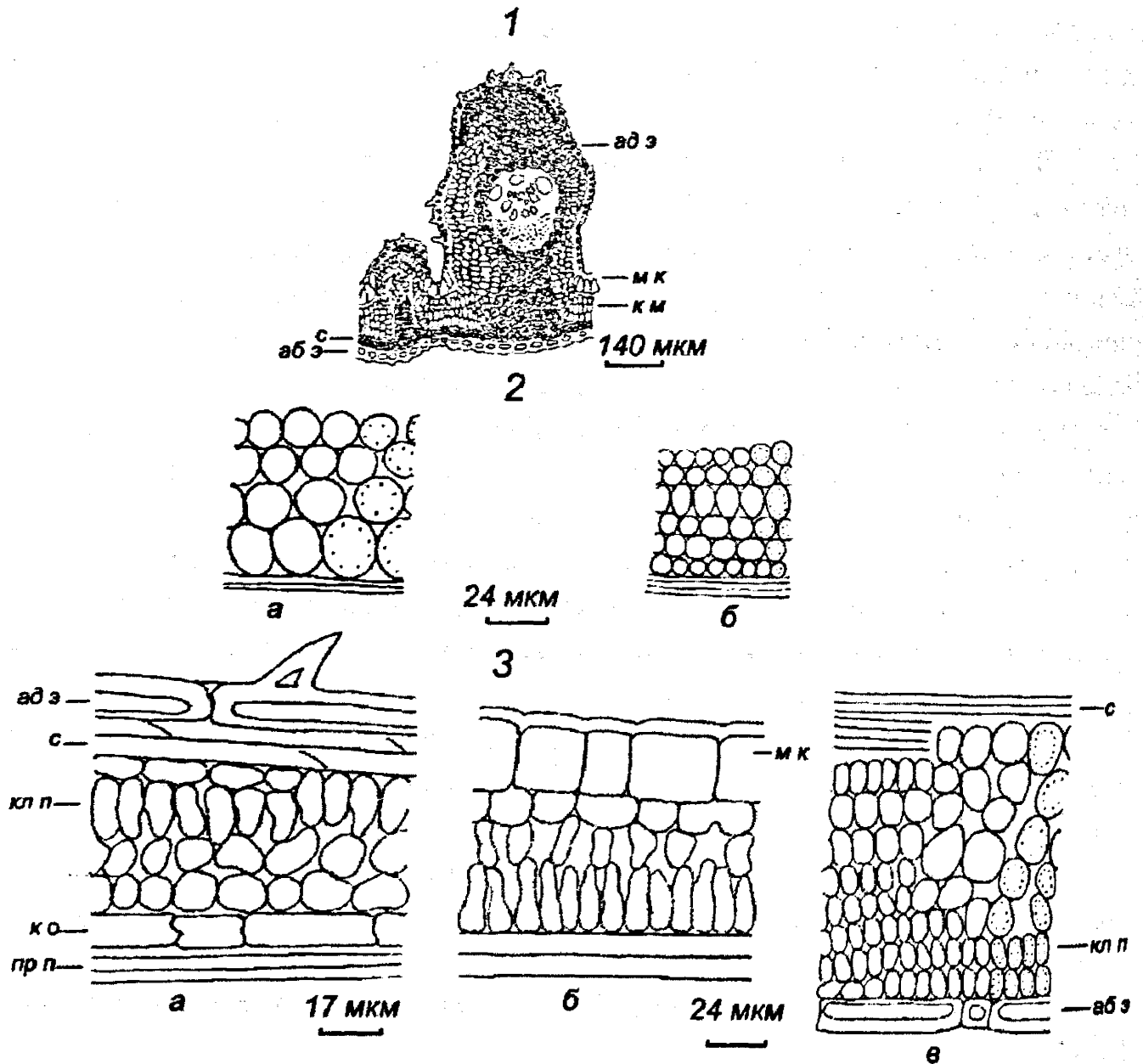


Рис. 48. Строение листовых пластинок *Achnatherum splendens*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой у адаксиальной эпидермы в области проводящего пучка (а), моторных клеток (б) и под абаксиальной эпидермой (в).
Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

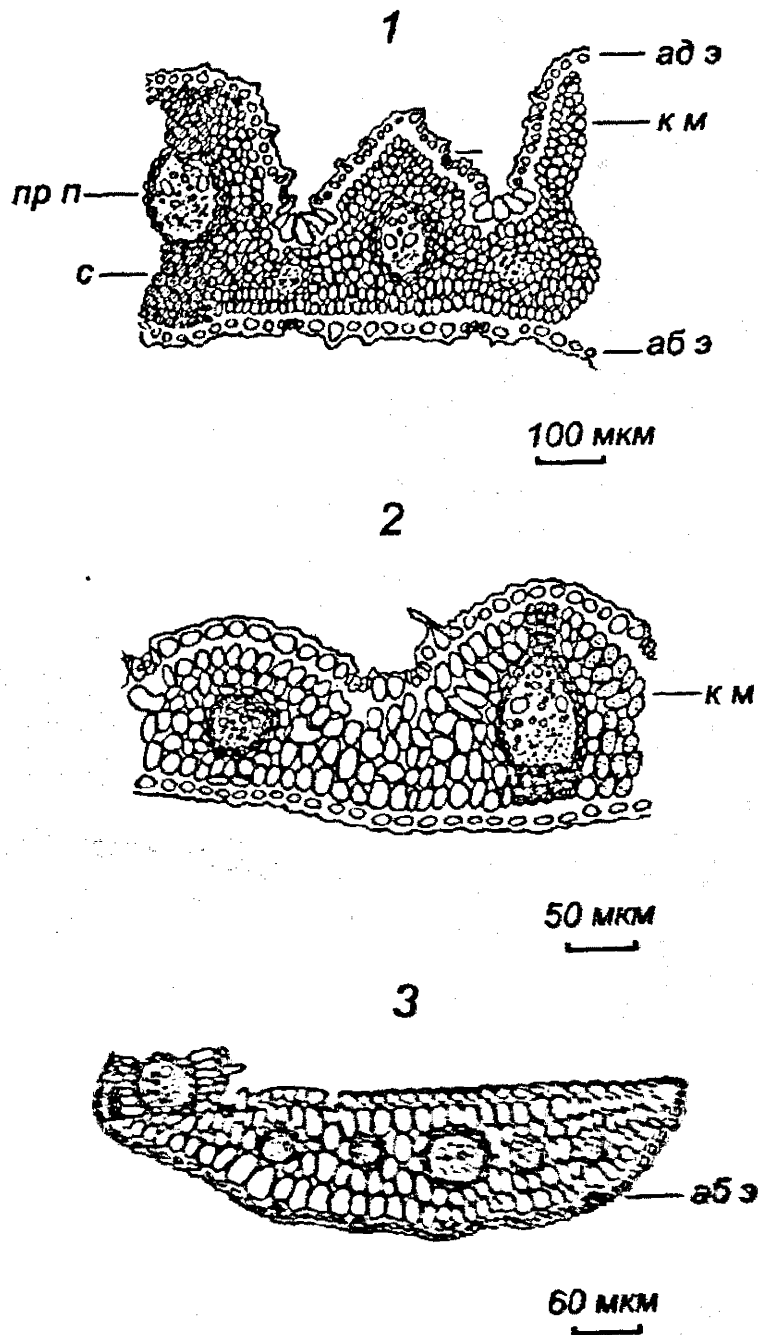


Рис. 49. Анатомическое строение листовых пластинок *Psathyrostachys juncea* (1), *Agropyron cristatum* (2) и *Poa attenuata* (3) на поперечных срезах. Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

Под абаксиальной эпидермой у рассматриваемых видов клетки и клеточные ячейки своей наибольшей осью ориентированы преимущественно перпендикулярно нижней поверхности листа и выполняют функцию палисадной паренхимы (табл. 28). Отношение высоты клетки (ячейки) к ширине и к её толщине находится в пределах от 1,3 до 2,3. Наиболее крупные они в листьях *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea* и *Puccinellia haughtiana*, а наиболее мелкие – в

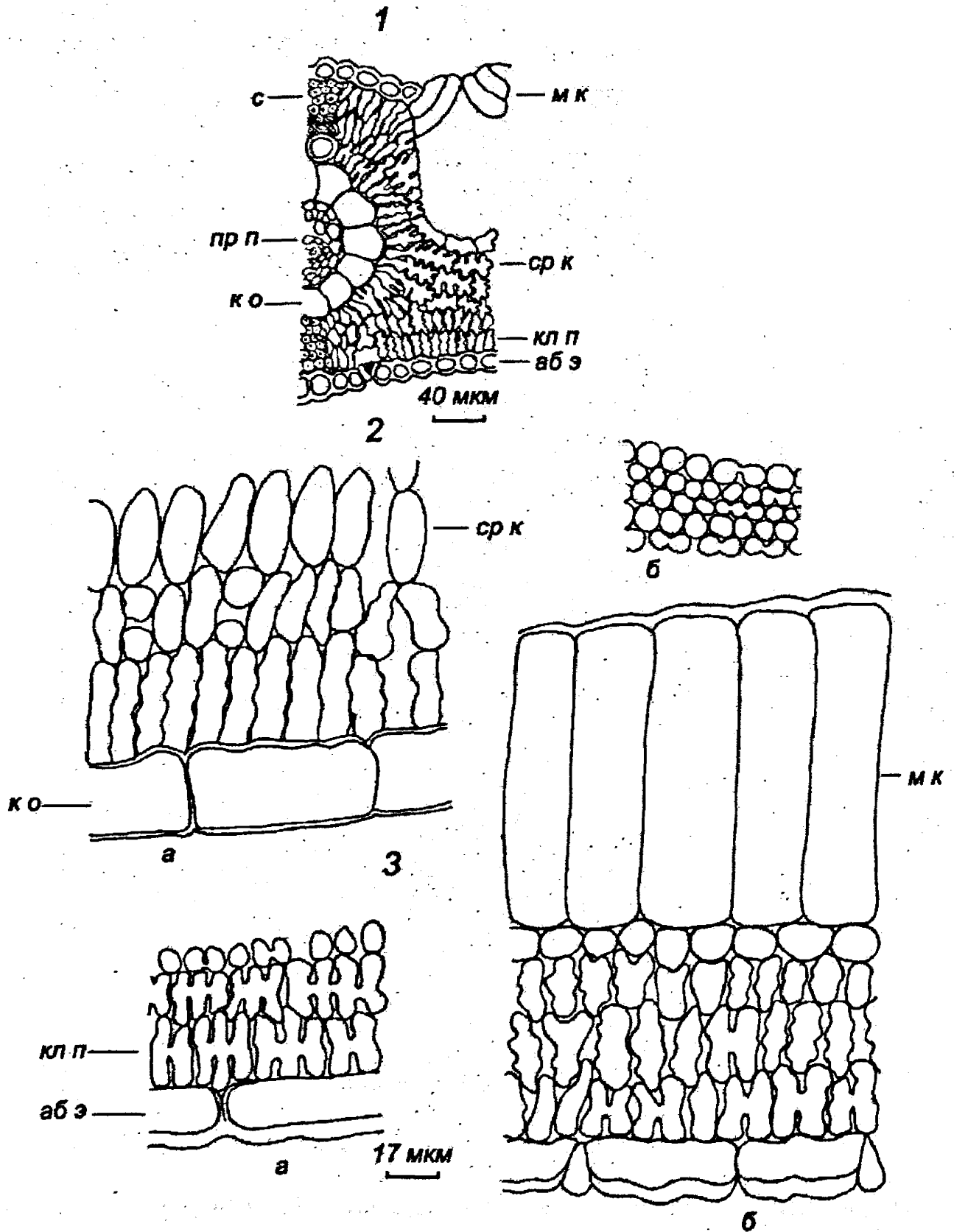


Рис. 50. Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Calamagrostis salina*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой у абаксиальной эпидермы в области проводящего пучка (а) и через моторные клетки (б).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

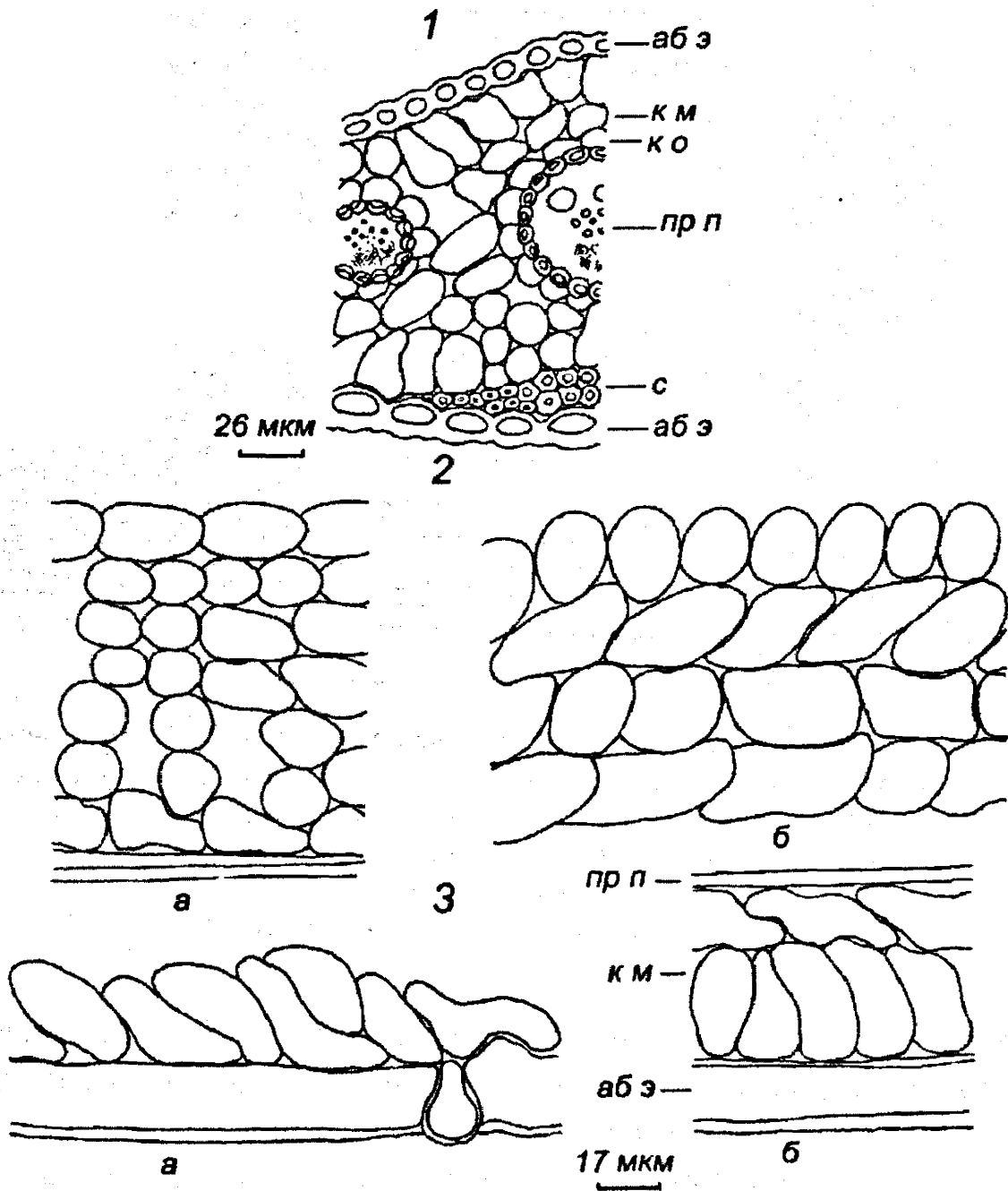


Рис. 51. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок *Festuca pseudovina* Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы между проводящими пучками (а) и под проводящим пучком (б)).
Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

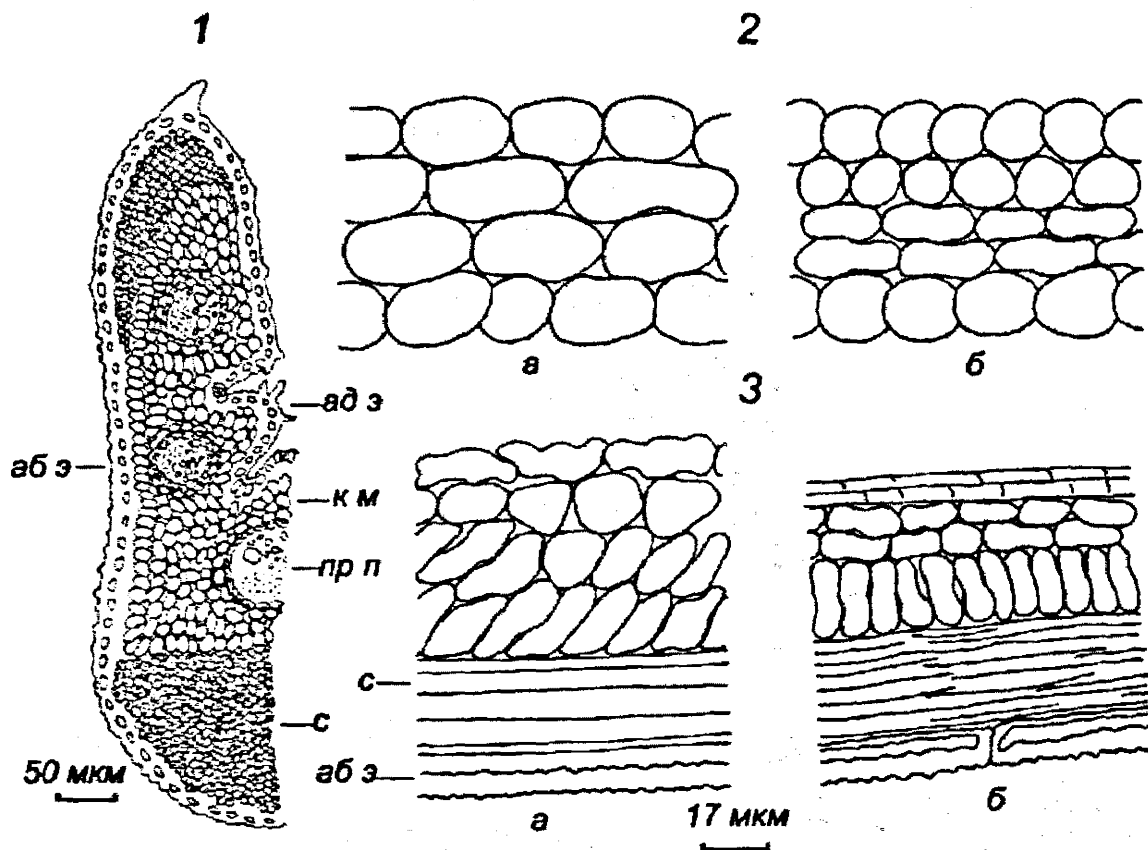


Рис. 52. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Festuca valesiaca*. Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы между проводящими пучками (а) и под проводящим пучком (б)).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

листьях ковылей, *Helictotrichon desertorum* и *Calamagrostis salina*. Выделим, что у типчаков, реже у *Puccinellia Hauptiana* под нижней эпидермой наблюдается чередование рядов клеток первой и второй групп.

Расположение ассимиляционных клеток и клеточных ячеек в области проводящих пучков у адаксиальной эпидермы в листьях злаков-ксерофитов также аналогично палисадной паренхиме. В этом случае высота клеток превышает ширину в 1,1–2,1 раза (табл. 29). Ассимиляционные клетки, примыкающие к моторным, обращены к ним или своим основанием, или вытянутой стороной, что часто взаимосвязано с мощностью последних и развитием ребристости листа. Наибольшими размерами хлоренхимных клеток в области верхней эпидермы выделяются *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea* и *Puccinellia Hauptiana*.

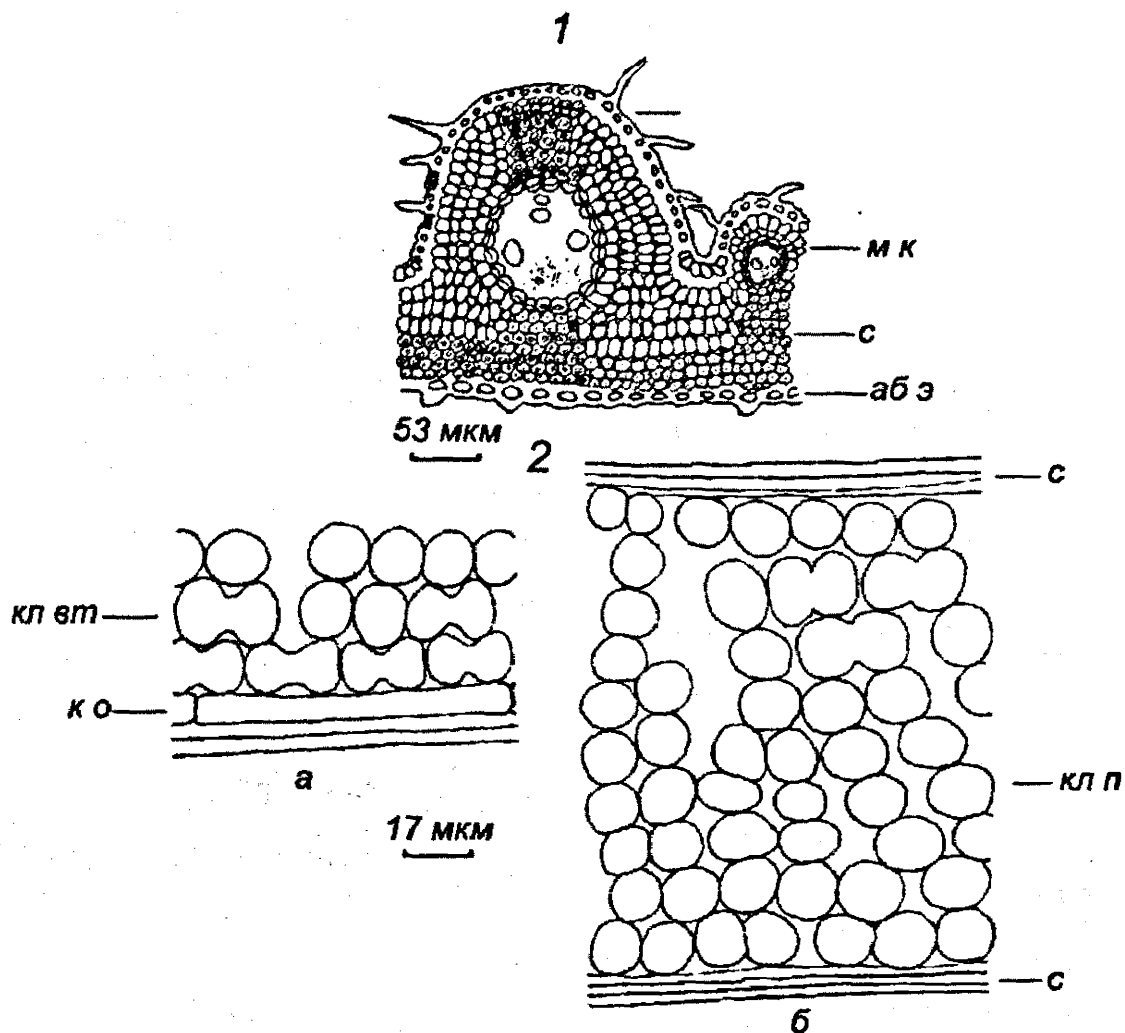


Рис. 53. Строение мезофилла листовых пластинок *Helictotrichon desertorum*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
б – у абаксиальной эпидермы).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

Отметим, что между высотой клеток у нижней и верхней поверхностей листа у ксерофитных злаков обнаружена достоверная положительная корреляция ($r = 0,53 - 0,90$ при $P = 0,05$).

У видов со сложноорганизованным мезофиллом ячеистые клетки первой группы у эпидерм расположены в основном в 1–2 ряда, число ячеек в таких клетках колеблется от 2 до 9 и может быть больше. В глубине листа встречаются ячеистые клетки второй группы, они отличаются более крупными размерами (табл. 30), имеют преимущественно 2–4 секции и часто ячеисто-губчатые очертания. Сопоставление клеток первой группы у абаксиальной эпидермы на продольных боковых срезах листьев у злаков, различающихся по строению мезофилла, показало, что секции ячеистых клеток в целом уступают простым клеткам как по высоте, так и по ширине (табл. 30–31).

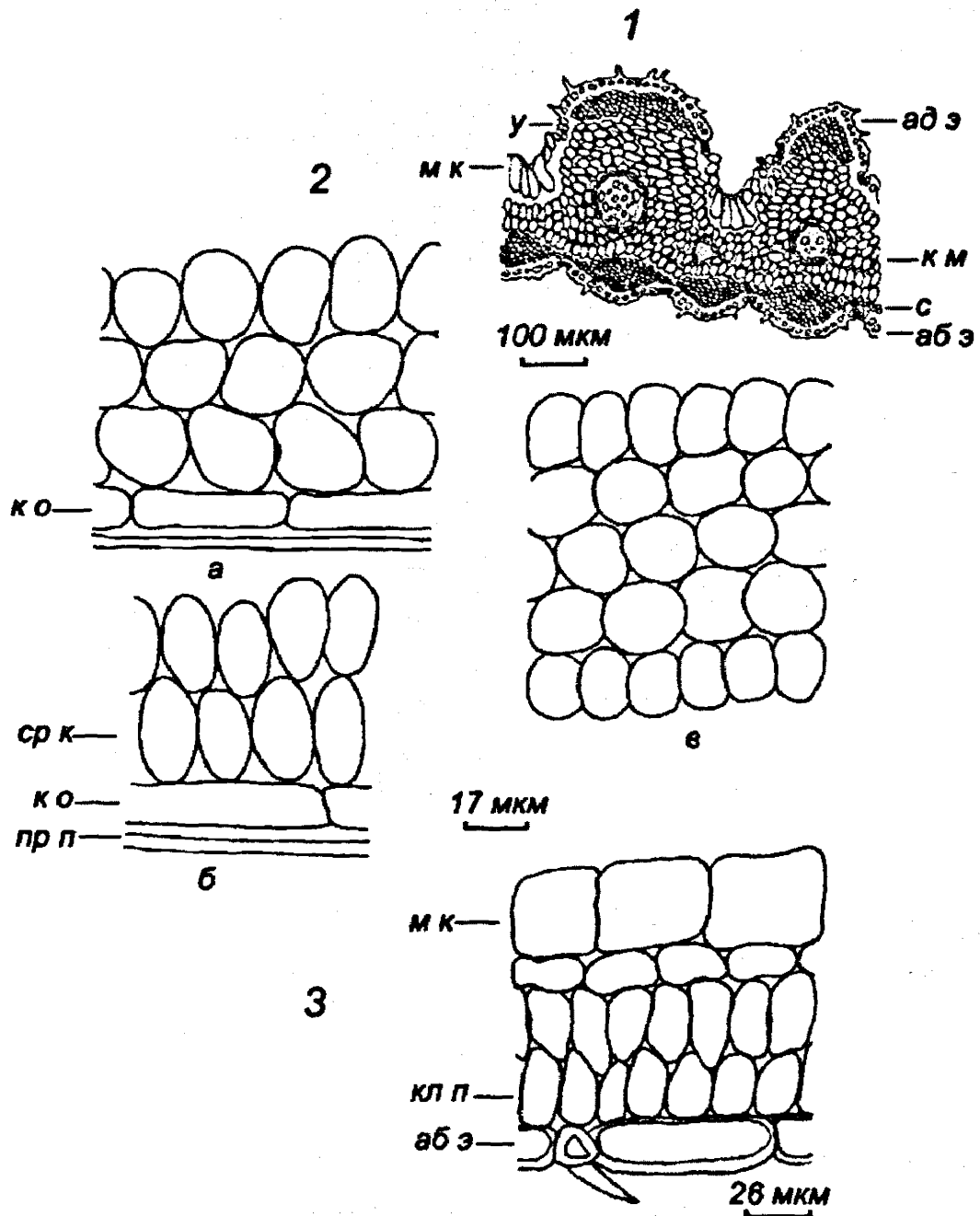


Рис. 54. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Koeleria cristata*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а, б – в середине листа,
 в – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой
 в зоне моторных клеток.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

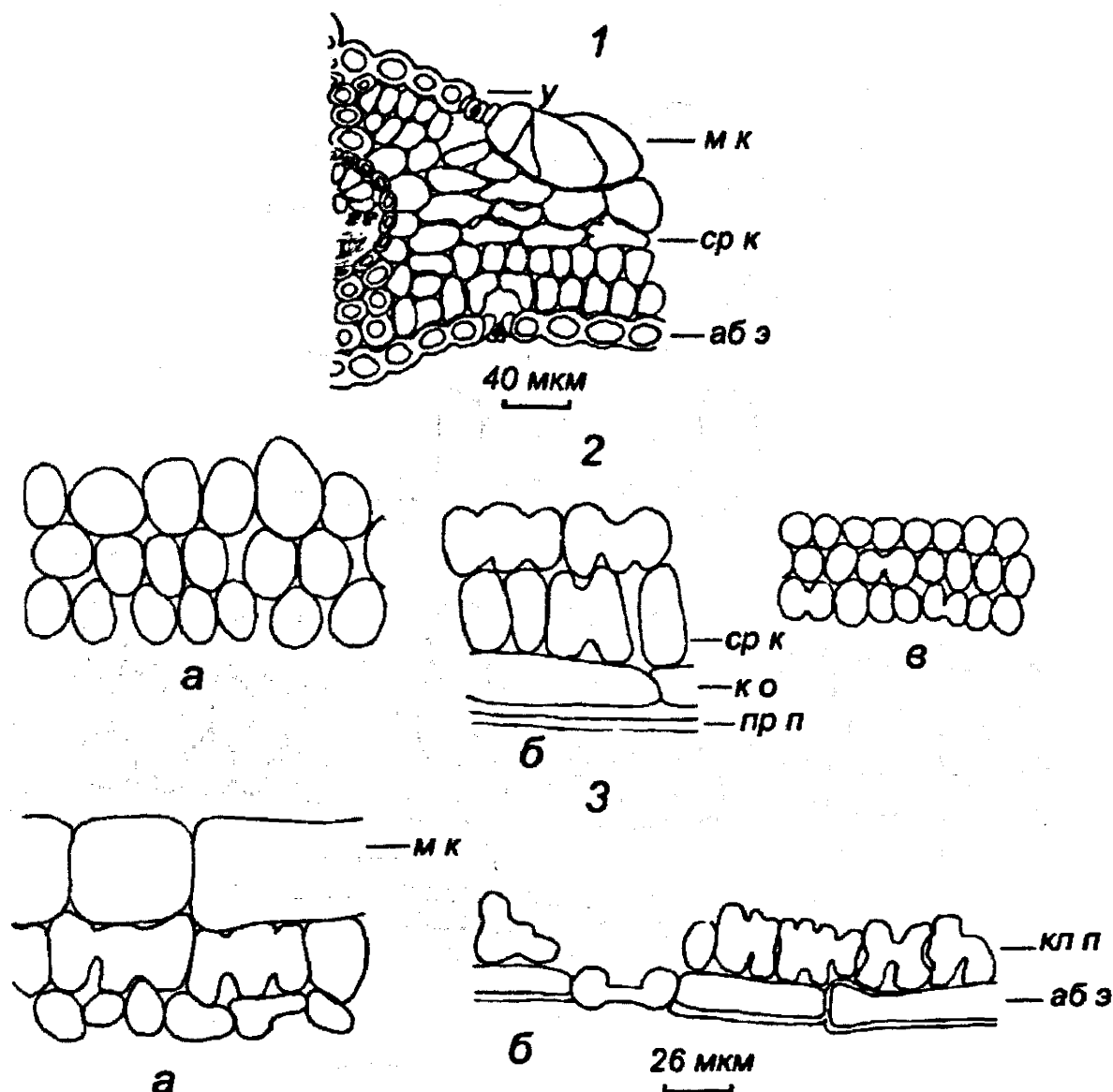


Рис. 55. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листовых пластинок *Leymus chinensis*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа
около проводящего пучка, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);

3 – расположение клеток мезофилла под моторными клетками (а) и
у абаксиальной эпидермы (б) на продольном боковом срезе.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

Срединные клетки мезофилла листовых пластинок ксерофитных злаков значительно различаются по форме и размерам, что свидетельствует о разнообразных путях приспособленности к высокой инсоляции и недостатку воды (рис. 60, табл. 32). Так, у ковылей и *Helictotrichon desertorum* они имеют простую форму и весьма немногочисленны, у типчаков, бескильниц, *Achnatherum splendens* и *Koeleria cristata* они также простые, иногда с чуть извилистыми стенками. У *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea* и *Agropyron cristatum* срединные

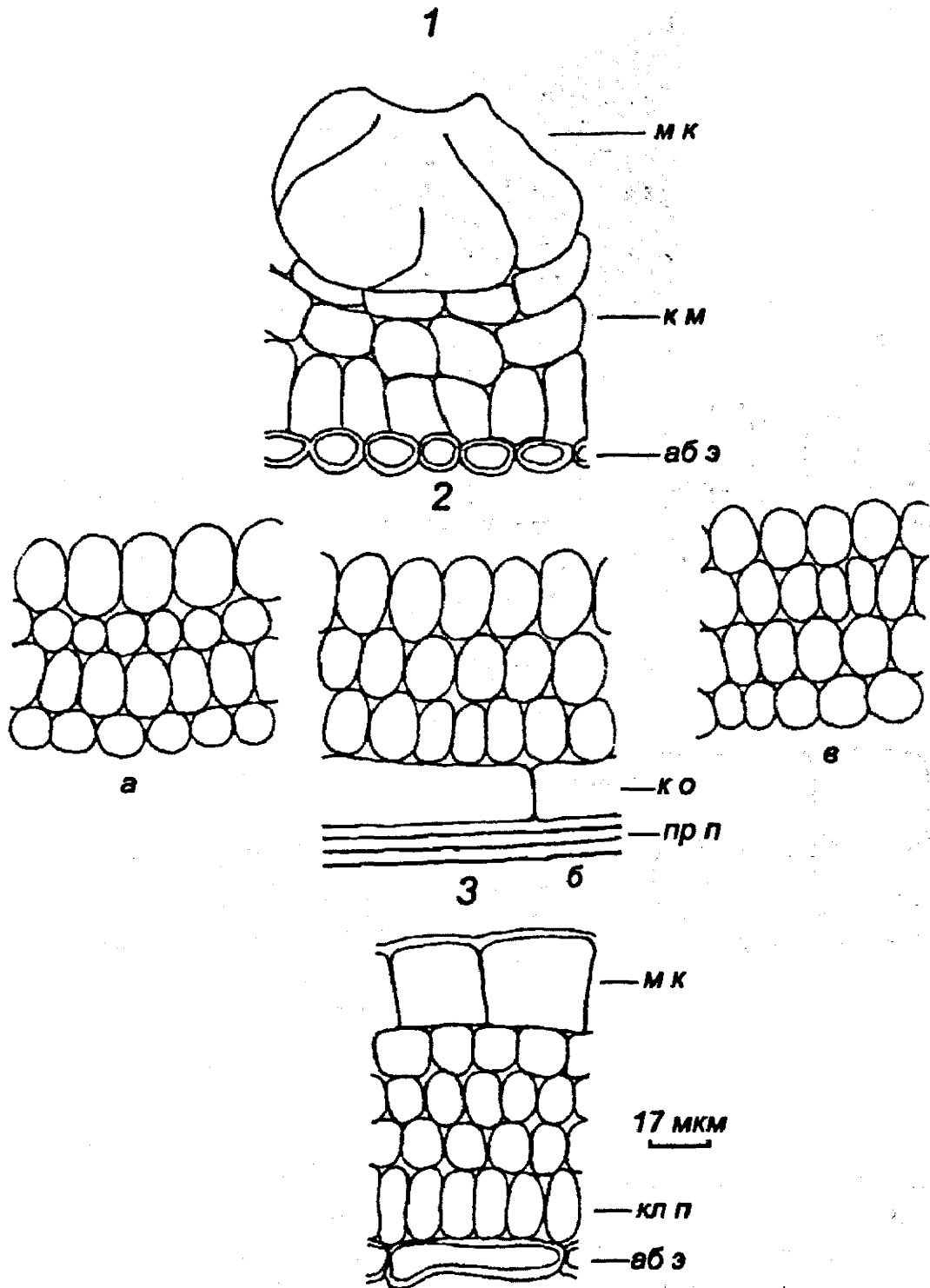


Рис. 56. Анатомическое строение хлоренхимы
 листовых пластинок *Puccinellia macranthera*

Срез: 1 – поперечный в области моторных клеток; 2 – парадермальный
 (а – в верхней части листа около проводящего пучка, б – в середине листа,
 в – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой в зоне моторных клеток.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

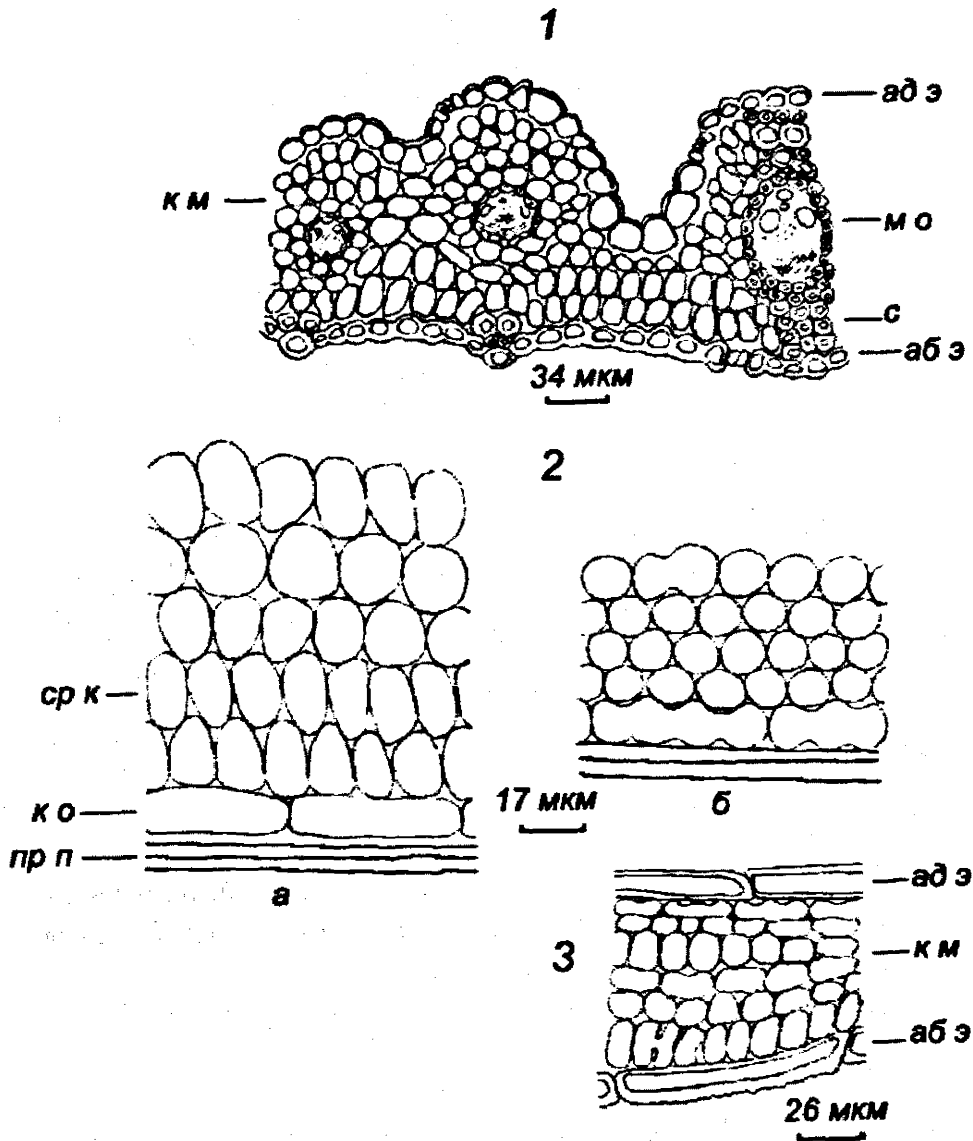


Рис. 57. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок *Puccinellia tenuissima*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

клетки более разнообразных конфигураций – от губчатых до лопастных. Особенно много этих клеток у *Calamagrostis salina*, где они отличаются сильной рассеченностью оболочек, их преобладающие формы – дольчатые и дольчато-лопастные.

На примере описания строения хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок у отдельных видов злаков-ксерофитов выделим основные типы их мезофилла и некоторые особенности адаптации к условиям среды. Так, ассими-

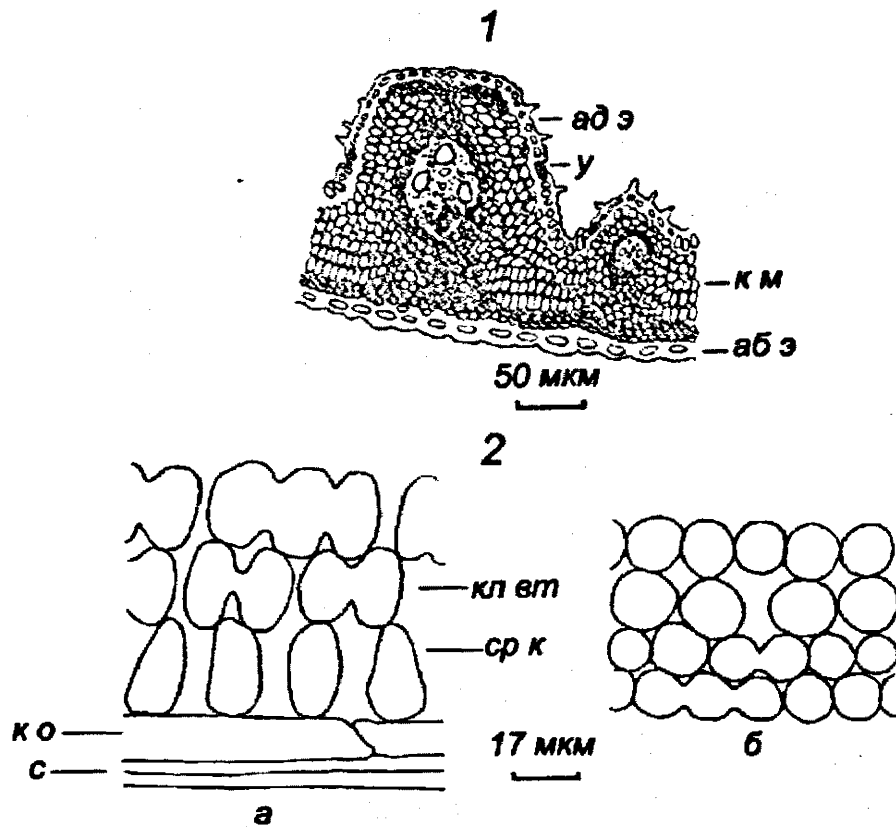


Рис. 58. Строение мезофилла листовых пластинок *Stipa pennata*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
б – у абаксиальной эпидермы).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21.

ляционная ткань листьев *Achnatherum splendens* представлена простыми клетками, преимущественно удлиненной формы (см. рис. 48). Они плотно упакованы и ориентированы у абаксиальной эпидермы перпендикулярно поверхности листа, а к моторным клеткам примыкают своей вытянутой стороной. В центре листа клетки мезофилла крупнее, более округлые и расположены реже. Подобное расположение клеток может свидетельствовать о сочетании изолатерально-палисадного типа мезофилла в области проводящих пучков и вентродорсального – в области моторных клеток.

У *Festuca pseudovina* и *F. valesiaca* так же, как и у мезофитных видов овсяниц, многие ряды клеток мезофилла своей наибольшей поверхностью обращены к внешней стороне листа, при этом с усилением аридности местообитаний наблюдается уменьшение размеров ассимиляционных клеток (см. рис. 51–52). Наличие разных проекций клеток у абаксиальной эпидермы также подтверждается высокими значениями коэффициентов вариации их размеров ($CV = 30-33\%$). Срединные клетки типчаков отличаются слабой волнистостью стенок. В целом, на основе расположения хлорофиллоносных клеток у поверхностей

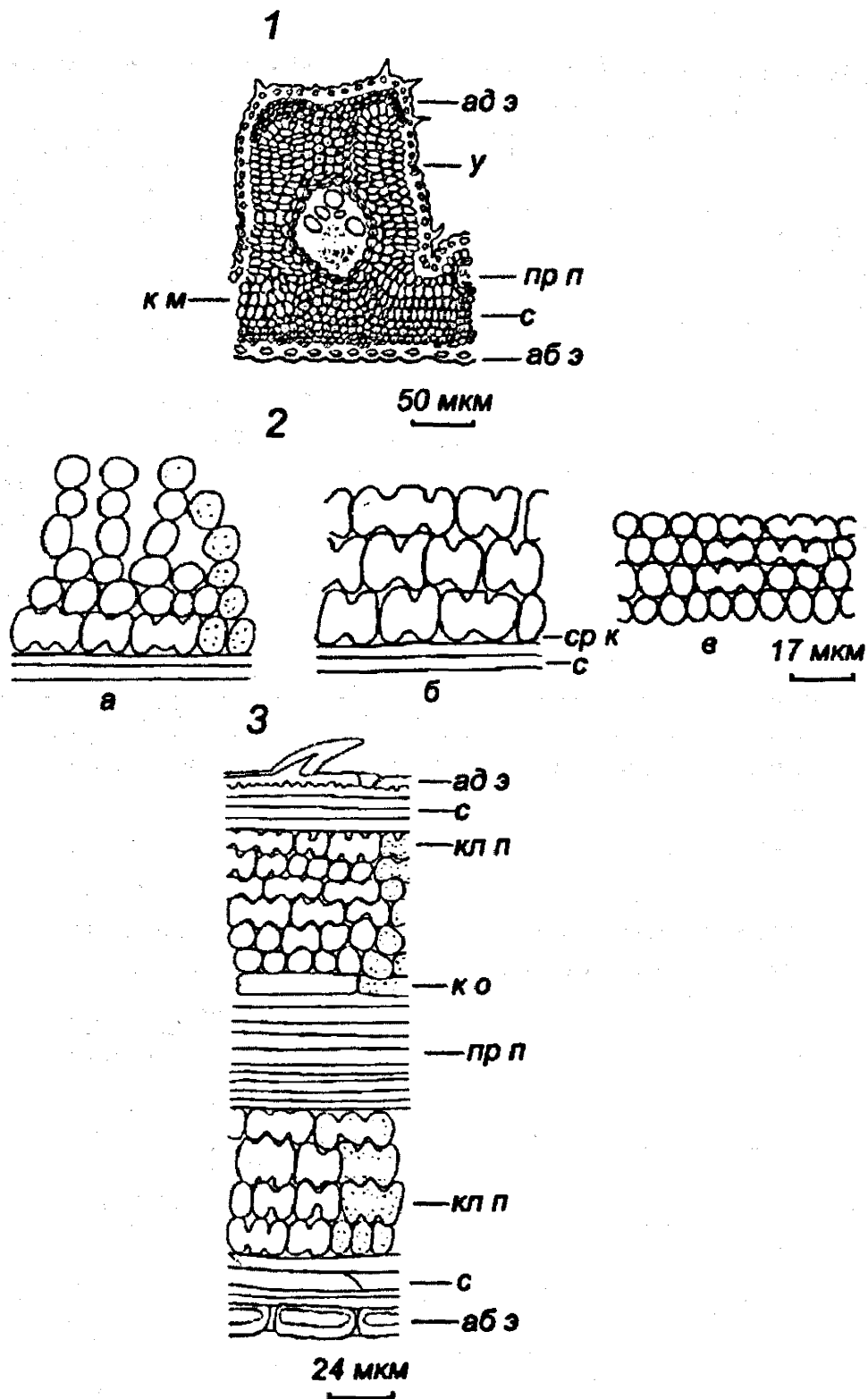


Рис. 59. Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Stipa zalesskii*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в верхней части листа около проводящего пучка, б – в середине листа, в – у абаксиальной эпидермы);
 3 – продольный боковой через проводящий пучок.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

Размеры клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы
в листовых пластинках ксерофитных злаков

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
<i>Achnatherum splendens</i>	25,7±1,05	11,4±0,35	12,7±0,40
<i>Agropyron cristatum</i>	23,0±1,49	14,7±0,50	13,9±0,55
<i>Calamagrostis salina</i>	18,2±0,45	9,5±0,30	9,9±0,25
<i>Festuca pseudovina</i>	25,3±1,24	18,6±0,67	29,6±2,25
<i>F. valesiaca</i>	23,5±0,87	15,9±0,77	18,5±1,18
<i>Helictotrichon desertorum</i>	15,9±0,55	10,3±0,22	9,9±0,33
<i>Koeleria cristata</i>	20,9±0,67	14,4±0,62	15,0±0,65
<i>Leymus chinensis</i>	33,7±1,37	22,0±0,60	14,9±0,65
<i>Psathyrostachys juncea</i>	32,4±1,49	21,7±0,82	18,7±0,84
<i>Puccinellia hauptiana</i>	35,6±2,30	23,0±1,40	21,5±0,77
<i>P. macranthera</i>	19,0±0,66	14,7±0,41	14,7±0,55
<i>P. tenuissima</i>	22,5±0,67	14,2±0,62	10,7±0,52
<i>Stipa pennata</i>	17,4±0,42	10,5±0,32	9,2±0,15
<i>S. zaleskii</i>	18,0±0,63	10,6±0,29	9,3±0,11

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе.

Размеры клеток мезофилла первого ряда у адаксиальной эпидермы
на поперечных срезах листовых пластинок злаков засушливых местообитаний, мкм

Вид	Клетки мезофилла			
	в области проводящих пучков		в области моторных клеток	
	высота	ширина	высота	ширина
<i>Achnatherum splendens</i>	25,1±1,79	12,1±0,95	15,6±1,00	21,0±1,20
<i>Agropyron cristatum</i>	19,7±1,27	14,0±0,90	21,7±1,49	19,0±0,80
<i>Calamagrostis salina</i>	20,2±0,78	8,4±0,28	14,5±0,95	25,8±1,40
<i>Festuca pseudovina</i>	19,4±1,13	18,4±0,77	25,9±1,45	23,8±1,85
<i>F. valesiaca</i>	17,0±0,65	16,2±0,57	21,3±0,94	19,1±1,11
<i>Helictotrichon desertorum</i>	14,5±1,04	11,2±0,87	13,7±1,07	11,9±0,52
<i>Koeleria cristata</i>	17,7±1,64	14,3±1,19	11,9±0,38	18,4±1,12
<i>Leymus chinensis</i>	26,6±1,44	18,5±0,71	28,1±1,25	32,1±1,55
<i>Psathyrostachys juncea</i>	30,1±2,32	22,7±1,74	51,6±4,42	37,2±2,19
<i>Puccinellia hauptiana</i>	27,9±1,22	22,7±1,02	25,0±1,67	27,3±1,92
<i>P. macranthera</i>	17,7±0,82	13,7±0,38	11,4±0,37	19,8±1,12
<i>P. tenuissima</i>	19,5±0,82	14,7±0,68	14,4±0,73	19,4±1,09
<i>Stipa pennata</i>	13,5±0,80	10,9±0,57	14,2±0,28	11,6±0,45
<i>S. zaleskii</i>	12,7±0,57	9,3±0,34	13,2±0,60	10,8±0,48

Таблица 30

Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп мезофилла
в листовых пластинках злаков-ксерофитов, мкм

Вид	Размеры ячеек	
	Высота	Ширина
<i>Ячеистые клетки первой группы</i> (первый ряд у абаксиальной эпидермы, продольный боковой срез)		
<i>Stipa zalesskii</i>	13,9±0,55	8,7±0,28
<i>Leymus chinensis</i>	23,0±1,10	9,5±0,57
<i>Agropyron cristatum</i>	16,2±1,47	11,2±0,55
<i>Psathyrostachys juncea</i>	25,2±1,02	12,8±1,02
<i>Calamagrostis salina</i>	17,2±0,40	6,0±0,14
<i>Ячеистые клетки второй группы</i> (2-3 слой от абаксиальной эпидермы, тангентальный срез)		
<i>Stipa zalesskii</i>	12,7±0,30	7,2±0,32
<i>Leymus chinensis</i>	33,9±2,02	14,5±0,68
<i>Agropyron cristatum</i>	26,6±1,02	13,2±0,41
<i>Psathyrostachys juncea</i>	44,6±1,70	21,5±1,28
<i>Calamagrostis salina</i>	24,0±1,12	8,8±0,38

Таблица 31

Размеры клеток мезофилла простой формы на продольных боковых срезах
листных пластинок злаков-ксерофитов, первый ряд у абаксиальной эпидермы

Вид	Размеры, мкм	
	Высота	Ширина
<i>Achnatherum splendens</i>	26,7±0,80	12,0±0,37
<i>Festuca pseudovina</i>	33,7±1,89	17,2±0,91
<i>Koeleria cristata</i>	23,3±0,81	13,1±0,43
<i>Puccinellia hauptiana</i>	34,9±2,09	18,7±1,35
<i>P. macranthera</i>	23,2±1,13	12,8±0,84
<i>P. tenuissima</i>	18,6±0,40	10,7±0,28

листа можно заключить, что в мезофилле степных овсяниц отмечается сочетание вентродорсального типа с элементами изолатерально-губчатого.

Ксероморфизм *Festuca pseudovina* и *F. valesiaca* определяется, прежде всего, очень узкими и небольшими листьями и развитием под абаксиальной эпидермой механической ткани, которая наряду с усилением прочности листа также до некоторой степени снижает воздействие избыточного освещения на хлоренхиму. Структура мезофилла листьев типчаков в целом имеет мезофильный облик, и, вероятно, в результате своей слабой конкурентной способности они приобрели черты «вынужденных» ксерофитов в ходе эволюции.

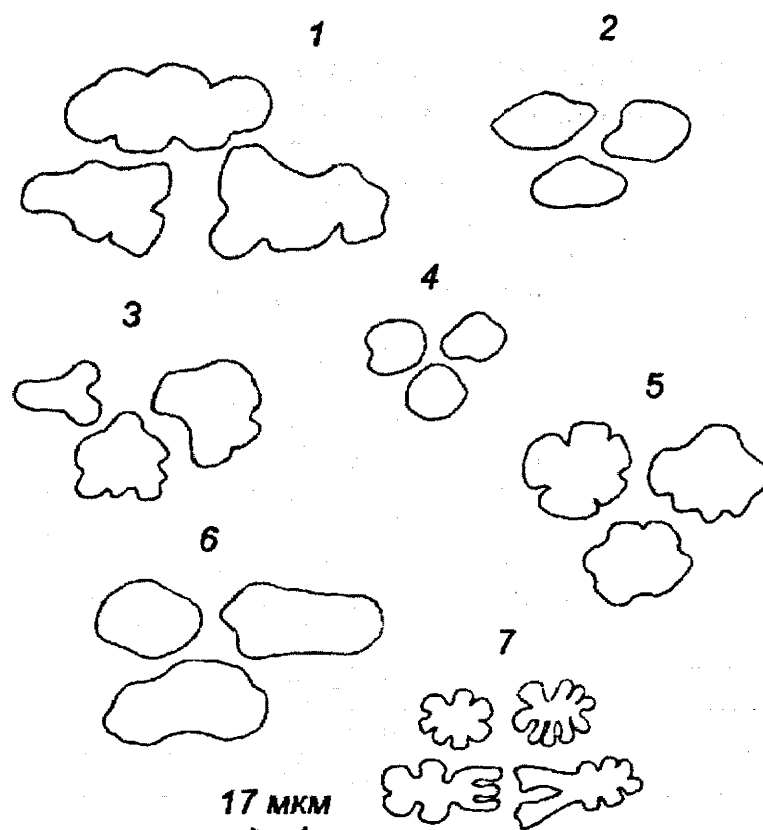


Рис. 60. Форма проекций срединных клеток на поперечных срезах листовых пластинок ксероморфных злаков
 Виды: 1 – *Psathyrostachys juncea*; 2 – *Koeleria cristata*; 3 – *Agropyron cristatum*;
 4 – *Stipa pennata*; 5 – *Leymus chinensis*; 6 – *Puccinellia hauptiana*;
 7 – *Calamagrostis salina*.

Таблица 32

Размеры срединных клеток мезофилла в листовых пластинках злаков-ксерофитов, мкм

Вид	Размеры		
	Длина	Ширина	Толщина
<i>Achnatherum splendens</i>	22,2±0,80	16,2±0,62	15,4±0,57
<i>Agropyron cristatum</i>	27,1±1,85	19,4±1,03	17,4±0,58
<i>Calamagrostis salina</i>	31,6±2,57	20,7±1,29	12,0±0,50
<i>Festuca pseudovina</i>	31,1±1,03	24,9±0,89	26,7±1,42
<i>F. valesiaca</i>	28,3±1,14	22,1±0,76	25,0±1,33
<i>Helictotrichon desertorum</i>	18,7±0,65	13,7±0,92	14,4±0,62
<i>Koeleria cristata</i>	25,6±1,40	16,5±1,21	15,0±0,57
<i>Leymus chinensis</i>	37,6±2,64	24,5±1,02	18,0±0,74
<i>Psathyrostachys juncea</i>	50,8±3,14	31,6±2,59	24,4±1,98
<i>Puccinellia hauptiana</i>	42,6±2,57	24,7±1,13	20,8±1,79
<i>P. macranthera</i>	25,2±0,75	16,2±0,58	14,3±0,73
<i>P. tenuissima</i>	19,7±0,67	16,9±0,88	11,7±0,26
<i>Stipa pennata</i>	20,0±1,50	13,7±0,62	13,4±0,51
<i>S. zaleskii</i>	16,5±0,83	14,4±0,87	13,7±0,40

Примечание: длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на тангентальном срезе.

У *Koeleria cristata* достаточно плотное расположение клеток мезофилла, они более разнообразной формы у абаксиальной эпидермы, в глубине листа и у моторных клеток чаще ориентированы своей наибольшей стороной параллельно поверхности листа, что может характеризовать мезофилл как переходный от изолатерально-палисадного к вентродорсальному (см. рис. 54).

Плотное расположение простых клеток хлорофиллоносной паренхимы в узких листьях *Puccinellia macranthera* и *P. tenuissima* сочетается с наличием хорошо развитых моторных клеток и «полусклеренхимы» как галофитных признаков (см. рис. 56–57). В листовых пластинках *Puccinellia hauptiana* мезофилл рыхлый, с более крупными клетками, с небольшой извилистостью стенок у срединных клеток. Тем не менее особенности упаковки ассимиляционных клеток в листьях этих видов свидетельствуют о сочетании изолатерально-палисадного типа мезофилла в области проводящих пучков и вентродорсального – в зоне моторных клеток.

У *Helictotrichon desertorum* и представителей рода *Stipa* мезофилл состоит из нескольких слоев достаточно однородных плотно сомкнутых мелких ячеистых клеток, расположенных перпендикулярно поверхностям листа, лишь в его центре можно выделить 1–2 ряда клеток, развернутых своими секциями параллельно нижней стороне (см. рис. 53, 58–59). Такой тип мезофилла можно охарактеризовать как более близкий к ячеисто-изолатерально-палисадному.

Подобное, но более рыхлое строение мезофилла наблюдается и в листовых пластинках *Leymus chinensis*, которое совмещается с широкими клетками паренхимной обкладки и крупными пузыревидными клетками, часто расположенными в два слоя, и хорошим развитием крупноклеточной «полусклеренхимы» (см. рис. 55). Ассимиляционная ткань *Leymus chinensis* состоит из очень разнообразных по форме ячеистых клеток с 2–9 и более секциями, а также менее многочисленных лопатных и губчато-лопатных срединных клеток.

У *Psathyrostachys juncea* и *Agropyron cristatum* звенья ячеистых клеток своей продольной осью относительно листовой поверхности ориентированы перпендикулярно у абаксиальной эпидермы и параллельно – в центре и у моторных клеток, что свидетельствует о сочетании ячеисто-изолатерально-палисадного и ячеисто-вентродорсального типов мезофилла в разных частях листа. В глубине листа имеются межклетники, более выраженные у первого вида по сравнению со вторым. Отметим, что у нижней поверхности листьев *Agropyron cristatum* часто выделяется первый ряд очень мелких ячеистых клеток, последующие слои образованы более крупными клетками, что, возможно, является адаптацией хлоренхимы к сильной инсоляции.

Для листьев *Calamagrostis salina*, вероятно, облигатного галофита характерны сильное развитие проводящих пучков, большое число устьиц (290–450 на 1 мм^2 абаксиальной эпидермы), крупные моторные клетки и широкие клетки паренхимной обкладки с небольшим пластидным наполнением – до 15–20 хлоропластов (см. рис. 50).

В сложении ассимиляционной ткани мезофилла листьев *Calamagrostis salina* наблюдается особенно ярко выраженное многообразие клеток сложной формы. У нижней и верхней листовых поверхностей в 1–2 ряда расположены мелкие, плотно сомкнутые ячеистые клетки первой группы, состоящие в основном из 2–5 секций, иногда их число достигает до 8–9. В глубине листа и под моторными клетками наблюдается сочетание более крупных ячеистых клеток второй группы с двумя-тремя звеньями и очень многочисленных и разнообразных по форме срединных клеток. Подобный мезофилл можно описать как ячеисто-изолатерально-палисадный в зоне проводящих пучков и ячеисто-вентродорсальный – в области моторных клеток. На поперечных срезах листовых пластинок *Calamagrostis salina* часто прослеживается радиальность в расположении ассимиляционных клеток относительно сосудисто-волокнистых пучков.

Среднее число хлоропластов в клетке мезофилла у ксерофитных злаков изменяется от 10 до 24. Насыщенность зелеными пластидами их листьев колеблется в широких пределах – от 18 до 86 млн/см², что свидетельствует о разных путях адаптации к засолению почвы, а также к гелио- и ксеротермическим условиям среды (табл. 33). Наибольшие значения поверхностной плотности пластид характерны для плотнокустовых крупнодерновинных степных злаков – 39–86 млн/см², так как развитие ребристости листа способствует увеличению хлорофиллоносного мезофилла. Менее густо заполнены хлоропластами листья типчаков, бескильниц, *Koeleria cristata* и *Leymus chinensis*. Между толщиной листа в области сосудисто-волокнистых пучков и содержанием хлоропластов в единице листовой поверхности у ксерофитных злаков имеется достоверная положительная взаимосвязь ($r = 0,49$ при $P = 0,05$). Отметим, что подавляющий вклад в пластидное наполнение листа осуществляется за счет ассимиляционных клеток мезофилла, доля паренхимных клеток-обкладок невелика – 2–4%.

Таким образом, в листьях злаков засушливых местообитаний клеточную основу мезофилла также составляют три группы клеток, расположенных в пространстве листа во взаимно перпендикулярных плоскостях. Структурные особенности хлоренхимы у отдельных видов проявляются, прежде всего, в размерах, разнообразии формы и плотности упаковки ассимиляционных клеток. В целом для листьев злаков засушливых местообитаний преимущественное стро-

Количественные показатели структуры пластидного аппарата
листовых пластинок злаков засушливых местообитаний

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Achnatherum splendens</i>	13,7±0,29	79,05
<i>Agropyron cristatum</i>	16,6±1,14	38,62
<i>Calamagrostis salina</i>	9,9±0,39	61,73
<i>Festuca pseudosulcata</i>	19,5±0,42	38,81
<i>F. pseudovina</i>	23,5±0,91	29,71
<i>F. valesiaca</i>	19,9±0,53	30,15
<i>Helictotrichon desertorum</i>	11,1±0,43	79,43
<i>Koeleria cristata</i>	15,6±0,60	31,20
<i>Leymus chinensis</i>	14,0±0,24	20,12
<i>Poa attenuata</i>	13,7±0,35	39,05
<i>Psathyrostachys juncea</i>	23,2±1,80	81,20
<i>Puccinellia Hauptiana</i>	22,7±1,01	18,40
<i>P. macranthera</i>	11,8±0,28	25,44
<i>P. tenuissima</i>	11,9±0,30	32,25
<i>Stipa krylovii</i>	12,1±0,41	85,11
<i>Stipa pennata</i>	14,3±0,44	77,36
<i>S. zalesskii</i>	12,4±0,49	86,18

ение мезофилла представляет сочетание изолатерально-палисадного в области проводящих пучков с элементами вендродорсальности в зоне моторных клеток.

На примере *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* в Центральной Туве нами рассмотрены некоторые анатомические и эколого-физиологические аспекты их адаптации к условиям среды. Устойчивость *Stipa pennata* к неблагоприятному увлажнению обусловлена преимущественно быстрым реагированием на изменение погодных условий (Колпиков, 1957; Лавренко, Свешникова, 1965 и др.). Для приспособленности *Achnatherum splendens* большое значение имеет мощная корневая система, достигающая грунтовых вод и обеспечивающая бесперебойное снабжение растений влагой, в связи с чем этот вид некоторые авторы относят к гемиксерофитам (Генкель, Абдиева, 1971).

В строении листовых пластинок *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* наблюдаются хорошо выраженные ксероморфные черты, в частности, сильное развитие ребристости, ведущей к увеличению хлоренхимы. Вместе с тем, мезофилл листьев *Achnatherum splendens* представлен клетками простой формы, а для *Stipa pennata* характерно наличие сложных ячеистых клеток. Особенности расположения ассимиляционных клеток в пространстве листа свидетельствуют

о более выраженных чертах ксероморфности второго вида по сравнению с первым. У обоих злаков клетки мезофилла мелкие, плотно упакованы, и не смотря на различия в организации хлорофиллоносной паренхимы листья отличаются высокими и близкими значениями плотности пластид, характерными для степных двудольных ксерофитов (Зверева, 2000), что отчасти может свидетельствовать о конвергентности их адаптационных систем (табл. 34, см. табл. 33).

Таблица 34

Сравнительная характеристика структурных и эколого-физиологических показателей листьев *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* в Центральной Туве

Показатель	<i>Stipa pennata</i>	<i>Achnatherum splendens</i>
Диаметр клетки (клеточной ячейки), мкм	10,3±0,24	10,9±0,32
Число клеток (клеточных ячеек) в 1см ² листа, млн	7,23±0,41	6,10±0,30
Содержание хлорофилла: мг/г сыр. массы мг/хлоропласт · 10 ⁻⁹	1,38±0,09 0,36±0,06	1,54±0,08 0,69±0,04
Содержание воды, % к сыр. массе: среднее значение пределы изменения показателя	41,7±1,00 34–52	58,5±1,29 51–64
Потеря воды срезанными листьями за 4 часа завядания: % к первоначальной массе % к первоначальному содержанию влаги	16–41 29–81	26–39 20–51
Реальный водный дефицит, %: среднее значение пределы изменения показателя	11,7±1,43 4,5–32,4	8,9±0,60 5,7–11,5

Для *Stipa pennata* в отличие от *Achnatherum splendens* характерна ярко выраженная подвижность водного режима, о чем свидетельствуют широкие диапазоны варьирования оводненности листьев, скорости потери влаги при завядании и интенсивности транспирации. Листья *Achnatherum splendens* более оводнены и испытывают меньший водный дефицит. Из-за интенсивной инсоляции и неблагоприятного увлажнения почвы содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах рассматриваемых злаков небольшое, но в целом за годы исследований оно было выше у *Achnatherum splendens*.

Отличительные приспособительные особенности проявились у злаков и при изучении их в системе пастбищного использования. При этом на фоне общих структурно-функциональных изменений более устойчивым к низким периодическим укосам оказался *Achnatherum splendens* (Зверева, 1996, 2004).

Таким образом, сопоставление анатомических и эколого-физиологических признаков у крупнодерновинных плотнокустовых злаков *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens*, различающихся по клеточной организации мезофилла листьев, показало, что основные адаптации этих видов обусловлены преимущественно регулированием водного баланса. В то же время процессы водообмена во многом взаимосвязаны с особенностями расположения ассимиляционных клеток, в первую очередь, у эпидермы.

4.2.5 Внутривидовая лабильность структурных и функциональных показателей листьев у фестукоидных злаков

Способность растений приспосабливаться к условиям среды во многом связана с изменчивостью их параметров. Большая экологическая лабильность свойственна фотосинтетическому аппарату растений на разных уровнях его организации (Горышина, Заботина, 1977; Назаров, 1978; Горышина, 1989 и др.). Показатели водного режима также отличаются значительной пластичностью, у широко распространенных видов растений водный баланс в различных природных регионах складывается по-разному (Свешникова, 1963; Горшкова, 1966; Бобровская, 1988 и др.).

На примере степных злаков *Achnatherum splendens*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*, *Stipa pennata* и *Psathyrostachys juncea* нами прослежена внутривидовая лабильность структурных и некоторых функциональных показателей их листьев в естественных местообитаниях в связи с колебаниями метеорологических факторов и антропогенным воздействием. Исследования проводились в центральной части Улуг-Хемской котловины Республики Тува (1980–1992 гг.), в районе Уйбатской степи в Хакасии (1981–1984), на правом берегу Приобской лесостепи в Новосибирской области (1994–2001 гг.) и в Усть-Канской котловине Центрального Алтая (2003–2004 гг.).

Удлинение листовой пластинки злаков происходит за счет деятельности интеркалярной меристемы, расположенной в основании листа, что, по мнению А.Т. Мокроносова (1981), создает градиент клеток и тканей с возрастанием уровня дифференцировки. На примере проростков ячменя им была показана значительная гетерогенность первого листа по структуре фотосинтетического аппарата. Рассматриваемые степные злаки *Festuca valesiaca* и *Stipa pennata* отличаются узкими листовыми пластинками с наиболее протяженной и постоянной по ширине средней частью. У обоих видов в пределах листовой пластинки

практически отсутствуют различия по высоте эпидермальных клеток, но отмечается снижение толщины их наружных стенок от основания к верхушке. От нижней части листа к верхней толщина сосудисто-волокнистых пучков уменьшается: в 1,5–1,7 раза у *Stipa pennata* и в 1,2 раза у *Festuca valesiaca* (табл. 35). Проекция клеточных ячеек у абаксиальной эпидермы менее изменчивы у *Stipa pennata*, у *Festuca valesiaca* диаметры клеток мезофилла крупнее в основании листа. От основания листовой пластинки к её верхушке у обоих видов сокращается расстояние и число клеток мезофилла между соседними проводящими пучками, что в целом приводит к незначительной изменчивости насыщенности листа хлоренхимными клетками по всей его длине. В клетках мезофилла нижней и средней частей листовой пластинки содержится чуть больше хлоропластов по

Таблица 35

Изменчивость количественно-анатомических характеристик у степных злаков в пределах листовой пластинки, Центральная Тува, 1988 г.

Показатель	<i>Festuca valesiaca</i>		<i>Stipa pennata</i>	
	Размах варьирования	Макс. Мин.	Размах варьирования	Макс. Мин.
Толщина абаксиальной эпидермы, мкм	10,8–11,8	1,09	10,0–10,5	1,05
Толщина абаксиальной эпидермы, мкм	18,2–19,8	1,09	13,8–15,4	1,12
Утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы, мкм	5,9–8,4	1,42	6,0–8,0	1,33
Толщина листа в больших сосудисто-волокнистых пучках, мкм	114–135*	1,18	206–346	1,68
Толщина листа в малых сосудисто-волокнистых пучках, мкм	—	—	104–152	1,46
Диаметр клетки (ячейки) мезофилла у абаксиальной эпидермы, мкм	13,3–15,2	1,14	10,7–11,2	1,05
Число клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	1,32–1,40	1,06	6,44–7,19	1,12
Число хлоропластов в клетке (ячейке)	16,4–19,9	1,21	11,0–14,4	1,31
Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн	22,89–26,27	1,15	70,84–97,78	1,38
Содержание воды в листьях, % к сыр. массе	Нет	Нет	41,3–43,5	1,05
Отдача воды срезанными листьями за 4 часа завядания, %	Нет	Нет	19,1–21,4	1,12
Реальный водный дефицит, %	Нет	Нет	14,2–23,0	1,62

Примечания: *для *Festuca valesiaca* приведены данные больших боковых проводящих пучков; нет – нет данных; макс./мин. – отношение максимального значения к минимальному.

сравнению с верхушкой. Более высокая концентрация зеленых пластид отмечалась также в средней части листа.

В пределах завершивших рост листовых пластинок *Stipa pennata* сохраняется дифференциация показателей водного режима. Так, от основания к верхушке немного снижалась влажность и увеличивался дневной водный дефицит, при этом потери воды при завядании были выше в нижней и средней частях листа.

Обилие солнечного света и слабо выраженная ярусность травостоя степей Центральной Тувы не создают глубокой тени, поэтому вертикальный профиль по количественным показателям здесь не столь выражен как у растений других, более затененных местообитаний (Зверева, 1991). Сопоставление разных ярусов листьев степных злаков также выявило слабую изменчивость структурных признаков, можно лишь отметить более крупные сосудисто-волокнистые пучки у нижних листьев (табл. 36).

Таблица 36

Варьирование количественно-анатомических признаков
в листьях разных ярусов степных злаков, Центральная Тува, 1988 г.

Показатель	<i>Festuca valesiaca</i>		<i>Stipa pennata</i>	
	Размах варьирования	Макс. Мин.	Размах варьирования	Макс. Мин.
Толщина абаксиальной эпидермы, мкм	16,5–17,1	1,04	14,1–14,6	1,03
Утолщение наружной стенки абаксиальной эпидермы, мкм	5,8–6,1	1,05	7,2–7,4	1,03
Толщина листа в больших сосудисто-волокнистых пучках, мкм	116–127	1,09	320–348	1,09
Толщина листа в малых сосудисто-волокнистых пучках, мкм	—	—	150–155	1,03
Диаметр клетки (ячейки) мезофилла у абаксиальной эпидермы, мкм	17,0–17,4	1,02	9,1–9,3	1,02
Число клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	1,21–1,42	1,17	8,5–8,7	1,02

Примечание: для *Festuca valesiaca* приведены данные второго и четвертого листа, для *Stipa pennata* – второго и третьего. Обознач. см. табл. 35.

Существенное воздействие на количественно-анатомические и эколого-физиологические признаки оказывают погодные условия отдельных лет. Известно, что при засухе изменения в анатомическом строении касаются, главным образом, размеров клеток, межклетников и толщины эпидермы (Василевская, 1941, 1954 и др.). Мелкоклеточность тканей приводит к возрастанию густоты клеток и хлоропластов в листе (Федосеева, 1978; Мокроносков, 1981; Зверева, 1985

ва, 1985 и др.). Уровень содержания зеленых пигментов зависит от степени и характера действия засухи.

В центральной части Улуг-Хемской котловины Республики Тува нами прослежены количественные изменения структурных и функциональных признаков у *Achnatherum splendens* и *Stipa pennata* в течение шести, а у *Festuca valesiaca* – в течение трех вегетационных сезонов (табл. 37–38).

Таблица 37

Фенотипическое варьирование количественно-анатомических признаков листьев у неповрежденных растений и отрастающих после срезания надземной массы, Центральная Тува, 1980–1992 гг.

Показатель	<i>Achnatherum splendens</i>		<i>Festuca valesiaca</i>		<i>Stipa pennata</i>	
	Размах варьирования	Макс. Мин.	Размах варьирования	Макс. Мин.	Размах варьирования	Макс. Мин.
Толщина абаксиальной эпидермы, мкм	9,1–11,8	1,30	9,7–10,9	1,12	9,1–10,3	1,13
	8,9–12,0	1,35	9,2–11,1	1,21	8,9–11,9	1,33
Толщина абаксиальной эпидермы, мкм	18,1–20,2	1,12	16,5–20,4	1,24	13,8–20,0	1,45
	15,2–20,0	1,32	16,9–20,9	1,24	11,5–16,0	1,39
Утолщение наружной стенки абакс. эпидермы, мкм	6,5–7,4	1,14	5,8–8,4	1,45	5,9–9,6	1,63
	5,0–8,9	1,78	5,7–8,8	1,54	3,2–7,7	2,40
Толщина листа в больших проводящих пучках, мкм	477–662	1,39	121–135	1,12	312–344	1,10
	309–551	1,78	123–141	1,15	212–325	1,53
Толщина листа в малых провод. пучках, мкм	189–243	1,29	–	–	142–153	1,08
	152–190	1,25			112–169	1,51
Диаметр клетки (ячейки) мезофилла у абакс. эпидермы, мкм	8,5–11,9	1,40	13,3–17,3	1,30	9,5–10,9	1,15
	7,8–12,3	1,58	10,3–16,6	1,61	8,5–12,8	1,51

Примечание: в числителе данные для неповрежденных растений, в знаменателе – для отрастающих после срезания надземной массы. Остальные обознач. те же, что и в табл. 35.

В более благоприятные годы концентрация хлоропластов в листьях степных злаков немного снижается, главным образом за счет небольшого увеличения размеров клеток мезофилла и межклеточного пространства, а также сокращения толщины листа в сосудисто-волокнистых пучках. В сухие сезоны, напротив, насыщенность листьев пластидами возрастает. Более резкие изменения размеров анатомических структур происходят под действием весенне-ранне-летних засух. При сочетании повышенной влажности и пониженного температурного режима укрупнения клеток мезофилла не наблюдалось.

**Фенотипическое варьирование эколого-физиологических признаков
у неповрежденных растений и отрастающих после срезания надземной массы,
Центральная Тува, 1980–1992 гг.**

Показатель	<i>Achnatherum splendens</i>		<i>Festuca valesiaca</i>		<i>Stipa pennata</i>	
	Размах варьиро- вания	Макс. Мин.	Размах варьиро- вания	Макс. Мин.	Размах варьи- рования	Макс. Мин.
Число хлоропластов в клетке (ячейке)	<u>13,0–13,9</u>	<u>1,07</u>	<u>19,4–20,6</u>	<u>1,06</u>	<u>11,9–14,2</u>	<u>1,19</u>
	11,5–13,7	1,19	17,1–19,9	1,16	10,1–14,5	1,44
Число клеток мезофилла в 1 см ² листа, млн	<u>4,8–7,4</u>	<u>1,54</u>	<u>1,2–1,9</u>	<u>1,58</u>	<u>5,5–9,4</u>	<u>1,71</u>
	4,1–11,4	2,78	1,4–2,3	1,64	5,2–10,0	1,92
Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн	<u>67–102</u>	<u>1,52</u>	<u>22,9–30,1</u>	<u>1,31</u>	<u>77–112</u>	<u>1,46</u>
	49–144	2,94	23,8–42,9	1,80	63–130	2,08
Содержание хлорофилла в листе, мг/г сыр. массы	<u>0,93–1,96</u>	<u>2,11</u>	<u>1,01–2,00</u>	<u>1,98</u>	<u>0,91–2,20</u>	<u>2,42</u>
	0,67–2,09	3,12	1,24–2,88	2,32	0,85–2,70	3,18
Содержание хлорофилла в хлоропласте, мг · 10 ⁻⁹	<u>0,49–0,84</u>	<u>1,71</u>	Нет	Нет	<u>0,29–0,57</u>	<u>1,97</u>
	0,34–0,88	2,59			0,24–0,55	2,29
Содержание воды в листьях, % к сыр. массе	<u>50,8–63,8</u>	<u>1,26</u>	<u>30,5–51,2</u>	<u>1,68</u>	<u>33,9–56,7</u>	<u>1,67</u>
	49,5–62,2	1,27	27,8–54,2	1,95	28,6–64,1	2,24
Реальный водный дефицит, %	<u>2,0–11,5</u>	<u>5,75</u>	<u>9,4–47,4</u>	<u>5,04</u>	<u>1,6–32,4</u>	<u>20,25</u>
	2,3–16,4	7,13	13,9–50,0	3,60	4,3–46,5	10,81
Отдача воды листьями за 4 часа завядания, %	<u>21,6–38,9</u>	<u>1,80</u>	<u>30,9–36,4</u>	<u>1,18</u>	<u>19,6–41,1</u>	<u>2,10</u>
	25,2–40,5	1,61	44,6–53,4	1,20	13,8–53,7	3,89
Дневная интенсивность транспирации, г/г · час	Нет	Нет	<u>0,18–1,36</u>	<u>7,56</u>	<u>0,13–1,77</u>	<u>13,62</u>
			0,15–2,98	19,86	0,13–2,14	16,46
УППЛ, мг сух. массы/дм ²	<u>1113–1473</u>	<u>1,32</u>	Нет	Нет	<u>1060–1480</u>	<u>1,40</u>
	790–1447	1,83			660–1334	2,02

Примечание: обозначения те же, что и в табл. 35.

В целом, под влиянием метеорологических условий отдельных лет среди анатомических признаков более изменчивы были толщина наружной стенки абаксиальной эпидермы (коэффициент вариации CV = 6–20%) и высота больших сосудисто-волокнистых пучков (CV = 8–13%), слабо вариабельны по годам диаметр клетки мезофилла (CV = 2–11%) и содержание хлоропластов в клетке (CV = 3–6%). Коэффициент вариации плотности заполнения листа клетками мезофилла и зелёными пластидами находился в пределах от 8 до 19%. Более широки колебания таких показателей, как содержание хлорофилла в листьях и хлоропластах (CV = 18–28%), среднедневная интенсивность транспирации (CV = 25–31%).

Надземная фитомасса степных сообществ Тувы под воздействием засух снижается в 2–4 раза (Горшкова, 1990), низкое периодическое срезание злаков на высоте 1,0–2,5 см приводит к более резкому уменьшению массы отав, что способствует усилению фенотипического варьирования количественных признаков. При этом у повторно отрастающих растений наблюдаются повышенные максимальные и пониженные минимальные значения анатомических характеристик листьев, их оводненности и структуры фотосинтетического аппарата. Для отавы также характерны более высокие наибольшие и наименьшие величины реального водного дефицита и интенсивности завядания побегов. Вариабельность признаков выше у отавы по сравнению с неповрежденными особями, при этом более резко возрастает изменчивость диаметра клеток мезофилла ($CV = 14–16\%$), концентрации клеток и хлоропластов в листе ($CV = 17–34\%$), интенсивности транспирации ($CV = 34–40\%$). Так, низкое периодическое срезание *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* 2–3 раза за сезон в течение пяти летних периодов приводило к резкому уменьшению надземной массы отав (до 0,2–0,3% от массы основного укоса), в основном за счет снижения числа и высоты отрастающих побегов, а также за счет возрастающей гибели отдельных особей. При этом с ростом числа укосов в отрастающих листьях злаков постепенно уменьшаются размеры клеток и тканей. Наибольшее сокращение толщины абаксиальной эпидермы достигло 15% у *Stipa pennata* и 9% – у *Achnatherum splendens*. Клетки мезофилла к концу третьего – началу четвертого сезона исследований уменьшились в диаметре у первого вида на 10–18%, у второго – на 5–10%. Длительное воздействие укосов вызывает снижение ребристости листьев злаков. К началу четвертого сезона наблюдений толщина листа в сечении через большие проводящие пучки в опыте была у *Stipa pennata* на 35%, а у *Achnatherum splendens* – почти в 2 раза меньше, чем у контрольных особей. Таким образом, у растений отавы формируются более тонкие листья с низкими значениями УПЛ и мелкими, плотно сомкнутыми клетками мезофилла, в которых уменьшено число пластид (до 20–23%). В результате плотность клеток хлоренхимы снижается у *Stipa pennata* на 10–14%, у *Achnatherum splendens* – на 17–35%, а насыщенность хлоропластами единицы листовой поверхности у обоих видов сокращается на 30–35% (Зверева, 2005).

Сопоставление количественных характеристик для злаков из разных географических районов показало, что в более засушливых местообитаниях их листья отличаются, главным образом, утолщенными наружными стенками абаксиальной эпидермы, более крупными сосудисто-волокнистыми пучками и повышенной плотностью хлоропластов (табл. 39).

Сравнительная количественно-анатомическая характеристика
листьев злаков из разных местообитаний

Местообитание	Толщина, мкм				Диаметр клетки (ячейки) мезофилла у абакс. эпидермы, мкм	Число хлоропла- стов в 1 см ² листа, млн
	абакси- альной эпидермы	наруж. стенки абакс. эпидер- мы	листа в провод. пучках			
			больших	малых		
<i>Agropyron cristatum</i>						
Центральная Тува, петрофитная степь	20,8±0,69	8,2±0,39	228±5,3	169±6,1	13,6±0,44	47,6
Западное Забайкалье, настоящая степь	23,1±0,63	11,0±1,24	240±2,04	180±7,8	14,3±0,53	38,6
<i>Psathyrostachys juncea</i>						
Центральная Тува, опустыненная степь	21,9±0,60	8,1±0,27	485±14,4	363±7,4	12,8±0,39	81,6
Центральный Алтай, настоящая степь	24,9±0,45	7,7±0,28	467±16,4	324±6,7	19,6±0,87	81,2
<i>Stipa pennata</i>						
Центральная Тува, настоящая степь	13,8±0,74	6,9±0,49	312±4,3	153±6,4	10,7±0,18	97,8
Приобская лесостепь, остепнённый луг	11,4±0,43	4,7±0,27	216±6,3	116±3,6	9,8±0,23	77,4
<i>Achnatherum splendens</i>						
Центральная Тува, настоящая солонце- ватая степь	18,9±0,53	6,4±0,25	520±18,7	199±8,8	12,8±0,32	79,1
Хакасия, комплекс- ная солонцеватая степь	18,1±0,44	6,9±0,28	Нет	Нет	11,6±0,29	82,9

Таким образом, для степных злаков характерна достаточно высокая внутривидовая лабильность количественных анатомических и функциональных признаков, что способствует их адаптации к условиям среды и антропогенным воздействиям. Небольшая гетерогенность показателей наблюдается у степных злаков в пределах листовых пластинок и ярусов листьев. Более заметное влияние на структурные и функциональные признаки оказывают климатические особенности местообитаний и метеорологические условия отдельных лет, особенно действие весенне-раннелетних засух. Наиболее резкие изменения, направленные на ослабление фотосинтетической мощности растений, происходят при антропогенном стрессе (имитация пастбищного режима).

5. ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ АРУНДИНОИДНЫХ И БАМБУЗОИДНЫХ ЗЛАКОВ

Арундиноидный тип листовой анатомии, для которого характерно наличие крупноклетной паренхимной обкладки пучков без хлоропластов и относительно слабое развитие внутренней обкладки, наблюдается у видов подсемейства *Arundinoideae*. Нами рассмотрена структура мезофилла листовых пластинок *Phragmites australis* и *Molinia caerulea*, принадлежащих соответственно трибам *Arundineae* и *Molinieae*.

Phragmites australis относится к влаголюбивым растениям с широкой экологической амплитудой, отличается многоузловыми стеблями, на которых развиваются широкие, но жесткие и достаточно ксероморфные листья. *Molinia caerulea* также влаголюбива и встречается в разреженных хвойных и смешанных лесах, а также на торфянистых и болотистых лугах.

У обоих видов злаков листовые пластинки со слабой ребристостью верхней поверхности и хорошо выраженными моторными клетками, их толщина на поперечных срезах составляет у *Molinia caerulea* 40–60 мкм, а у *Phragmites australis* – 100–150 мкм. Устьица достаточно крупные, расположены на обеих сторонах листа, преимущественно вровень с эпидермой, на абаксиальной эпидерме *Phragmites australis* они часто чуть погружены. Их число в 1 мм² нижней листовой поверхности достигает у *Molinia caerulea* до 230, а у *Phragmites australis* – до 680–700. У *Molinia caerulea* более тонкие листовые пластинки с меньшим утолщением наружных стенок абаксиальной эпидермы (табл. 40).

Таблица 40

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов арундиноидных злаков

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков
	адаксиальной	абаксиальной		
<i>Phragmites australis</i>	12,8±0,40	13,8±0,57	4,9±0,35	249,3±5,40
<i>Molinia caerulea</i>	11,4±0,38	14,1±0,58	3,2±0,22	132,1±4,24

Многочисленные устьица и мощное развитие проводящей системы, способствующие высокой интенсивности транспирации листьев, сочетаются у *Phragmites australis* с плотным сложением мезофилла, состоящего из вытянутых клеток, образующих палисадную ткань (Вознесенская, 1974; Нагалецкий, Николаевский, 1981), в то же время в его листьях отмечается широкое присут-

ствие лопастных клеток (Watson, Dallwitz, 2008). Более подробное изучение организации ассимиляционной ткани показало, что в мезофилле листовых пластинок *Phragmites australis* также можно выделить три группы клеток. Ячеистые клетки первой группы расположены в 1–2 ряда у эпидермы, они состоят из 2–6 секций, отличающихся мелкими размерами и часто чуть волнистыми стенками (табл. 41, рис. 61). В глубине листа имеются небольшие по размерам ячеистые клетки второй группы, состоящие в основном из 2–3 звеньев. Срединные клетки занимают внутреннее пространство мезофилла между проводящими пучками и подходят к моторным клеткам. Они очень многочисленны и разнообразны по конфигурации, но преимущественно имеют дольчато-лопастные и губчато-лопастные очертания на поперечных срезах, а на тангентальных сечениях выглядят как узкие овалы (табл. 42). По расположению ассимиляционных клеток такой мезофилл можно охарактеризовать как плотный, ячеисто-изолатерально-палисадный в области проводящих пучков и ячеисто-вентродорсальный в зоне моторных клеток с большим участием узких срединных клеток сложной формы.

Таблица 41

Размеры секций ячеистых клеток в листовых пластинках *Phragmites australis*

Расположение клеток	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
<i>Ячеистые клетки первой группы</i>			
Первый ряд у абаксиальной эпидермы	21,7±0,90	10,3±0,55	9,0±0,23
Первый ряд у адаксиальной эпидермы	21,1±1,73	9,6±0,40	8,4±0,41
<i>Ячеистые клетки второй группы</i>			
2–4 ряды от абаксиальной эпидермы	18,4±0,76	8,4±0,32	8,0±0,50

Примечание: для ячеистых клеток первой группы высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на парадермальных; для ячеистых клеток второй группы высота и ширина измерялись на тангентальных срезах, толщина – на продольных боковых.

Хлорофиллоносная паренхима листовой пластинки *Molinia caerulea* практически полностью представлена ячеистыми клетками, состоящими из очень мелких и довольно многочисленных секций (табл. 43, рис. 62, прилож., рис. 13). При этом ячеистых клеток первой группы немного и расположены они редкими отдельными рядами у нижней поверхности листа и у адаксиальной эпидермы в области проводящих пучков. Остальную массу клеток можно описать как ячеистые клетки второй группы, которые на поперечных срезах расходятся несколько радиально от проводящих пучков, их соединение друг с другом через вершины клеточных ячеек создаёт систему межклетников. У эпидермы наблюдается чере-

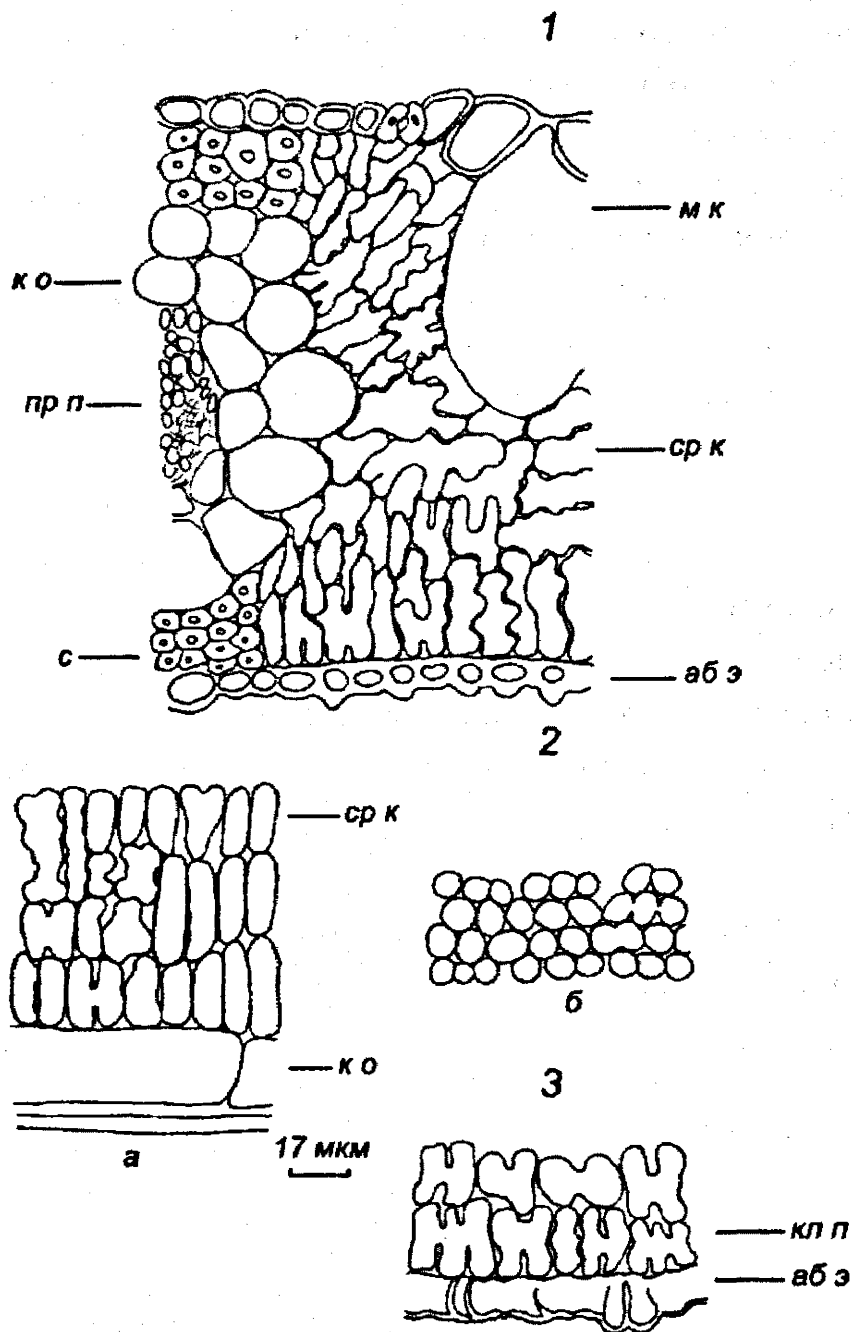


Рис. 61. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок *Phragmites australis*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.
Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

дование рядов ячеистых клеток второй группы с немногочисленными рядами ячеистых клеток первой группы. В целом мезофилл листьев *Molinia caerulea* плотный, его строение приближается к ячеисто-изолатерально-губчатому с небольшим присутствием ячеистых клеток первой группы.

Размеры срединных клеток мезофилла в листовых пластинках
Phragmites australis

Расположение клеток	Размеры, мкм		
	Длина	Ширина	Толщина
2-3 ряды от абаксиальной эпидермы	28,1±1,35	19,0±0,60	12,4±0,75
Под моторными клетками	31,4±1,78	14,9±0,75	10,7±0,67

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

Размеры секций ячеистых клеток мезофилла
в листовых пластинках *Molinia caerulea*

Расположение клеток мезофилла	Размеры ячеек, мкм		Число ячеек в клетке
	Высота	Диаметр	
<i>Ячеистые клетки первой группы, продольный боковой срез</i>			
Первый ряд у абаксиальной эпидермы	11,9±0,51	6,5±0,33	2-7
Первый ряд у адаксиальной эпидермы	12,8±0,70	7,5±0,37	2-8
<i>Ячеистые клетки второй группы, тангентальный срез</i>			
Первый ряд у абаксиальной эпидермы	11,4±0,43	7,2±0,22	3-5
Первый ряд у адаксиальной эпидермы	11,0±0,72	7,8±0,47	2-8
Под моторными клетками	16,9±0,50	12,5±0,58	2-11
2-3 ряды от абаксиальной эпидермы	16,4±0,68	9,7±0,55	3-7

Ввиду сомкнутости клеток мезофилла листа *Molinia caerulea* и *Phragmites australis* весьма густо заполнены хлоропластами (табл. 44). Отметим, что полученные нами данные по насыщенности листьев зелёными пластидами для *Phragmites australis* из Приобской лесостепи оказались близки к показателям для растений, произрастающих в условиях зоны сухих субтропиков (Пьянков, 1991).

Очень близкое строение мезофилла листьев прослеживается у *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina*, сочетающих черты гигро-, ксеро- и галоморфизма. У обоих злаков наряду с ячеистыми клетками первой группы у абаксиальной эпидермы в верхней части листа наблюдается сильное развитие узких срединных клеток, отличающихся огромным разнообразием лопатных и дольчатых форм. Выделим, что по расположению наименьшими проекциями к листовым поверхностям эти группы клеток аналогичны палисадной ткани. В глубине мезофилла их листьев ячеистые клетки второй группы весьма редки, и, вероятно, многие из них можно рассматривать как утолщенные срединные, то есть состоящие из нескольких плоских звеньев разнообразных очертаний, соединенных небольшими цитоплазматическими мостиками. В.Г. Николаевским

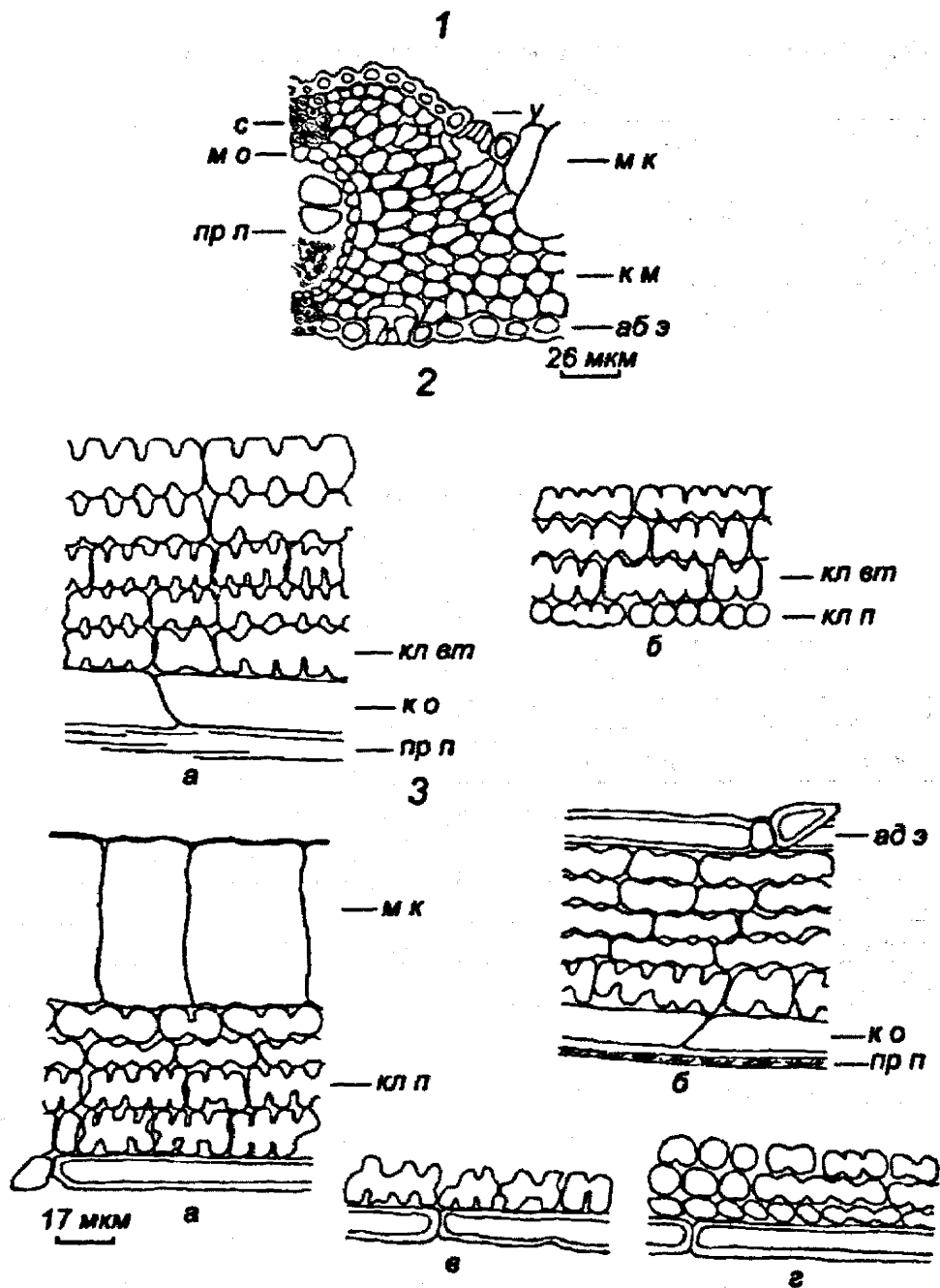


Рис. 62. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок *Molinia caerulea*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (а – в зоне моторных клеток, б – между адаксиальной эпидермой и проводящим пучком, в – первый ряд клеток мезофилла у адаксиальной эпидермы, г – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23.

(1972 а) отмечалось, что у некоторых видов *Calamagrostis* в клетках-обкладках не содержатся зеленые пластиды, что сближает арундиноидный и фестукоидный типы мезофилла злаков. В нашем случае у *Calamagrostis salina* в большинстве клеток паренхимной обкладки проводящих пучков хлоропластов не наблюдалось, иногда их насчитывалось до 15–20.

Количественные показатели структуры пластидного аппарата
листовых пластинок арундиноидных злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Phragmites australis</i>	11,6±0,58	50,19
<i>Molinia caerulea</i>	6,6±0,51	51,98

Считается, что листья видов п/сем. *Bambusoideae* имеют очень характерный тип мезофилла, несколько обособленный от других злаков ввиду наличия специализированных клеток (fusoid cells) и плоских, с многочисленными узкими и длинными выростами хлорофиллоносных клеток (arm cells), расположенных рядами параллельно эпидерме. При этом разные виды бамбуков различаются по числу слоев ассимиляционных клеток у верхней и нижней поверхностей листа, по степени выраженности у них складок (Calderon, Soderstrom, 1973; Soderstrom et al., 1987; Vieira et al., 2002 и др.).

У рассмотренных нами *Phyllostachis bambusoides* и *Pseudosasa japonica* плоские, тонкие и жесткие листовые пластинки с крупными устьицами на абаксиальной эпидерме, при этом они немного толще у первого вида по сравнению со вторым (табл. 45). У обоих бамбуков на адаксиальной эпидерме достаточно четко выделяются моторные клетки, их высота у *Phyllostachis bambusoides* составляет 40–55 мкм, у *Pseudosasa japonica* – 30–40 мкм.

Таблица 45

Количественно-анатомическая характеристика
листовых пластинок злаков бамбузоидного типа

Вид	Толщина, мкм				листа в области проводящих пучков
	эпидермы		наруж. 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

Клетки хлорофиллоносной паренхимы плотно сомкнуты, расположены преимущественно тремя параллельными рядами и отличаются сильной рассеченностью стенок на поперечных срезах (табл. 46, рис. 63–64; прилож., рис. 14). Для ассимиляционных клеток первого ряда у адаксиальной эпидермы свойственна характерная «рукообразная» форма (arm cells), состоящая в основном из 3–5 узких

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.

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 степени выраженности, иногда здесь можно наблюдать «рукообразные» клетки, но с укороченными выростами, обращенными внутрь листа.

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 рисунке 65. 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 фестокоидных злаков столь разнообразные по своим очертаниям на поперечных срезах хлоренхимные клетки бамбуков мы относим к срединным, которые, в свою очередь, подразделяем на плоские и утолщенные, последние

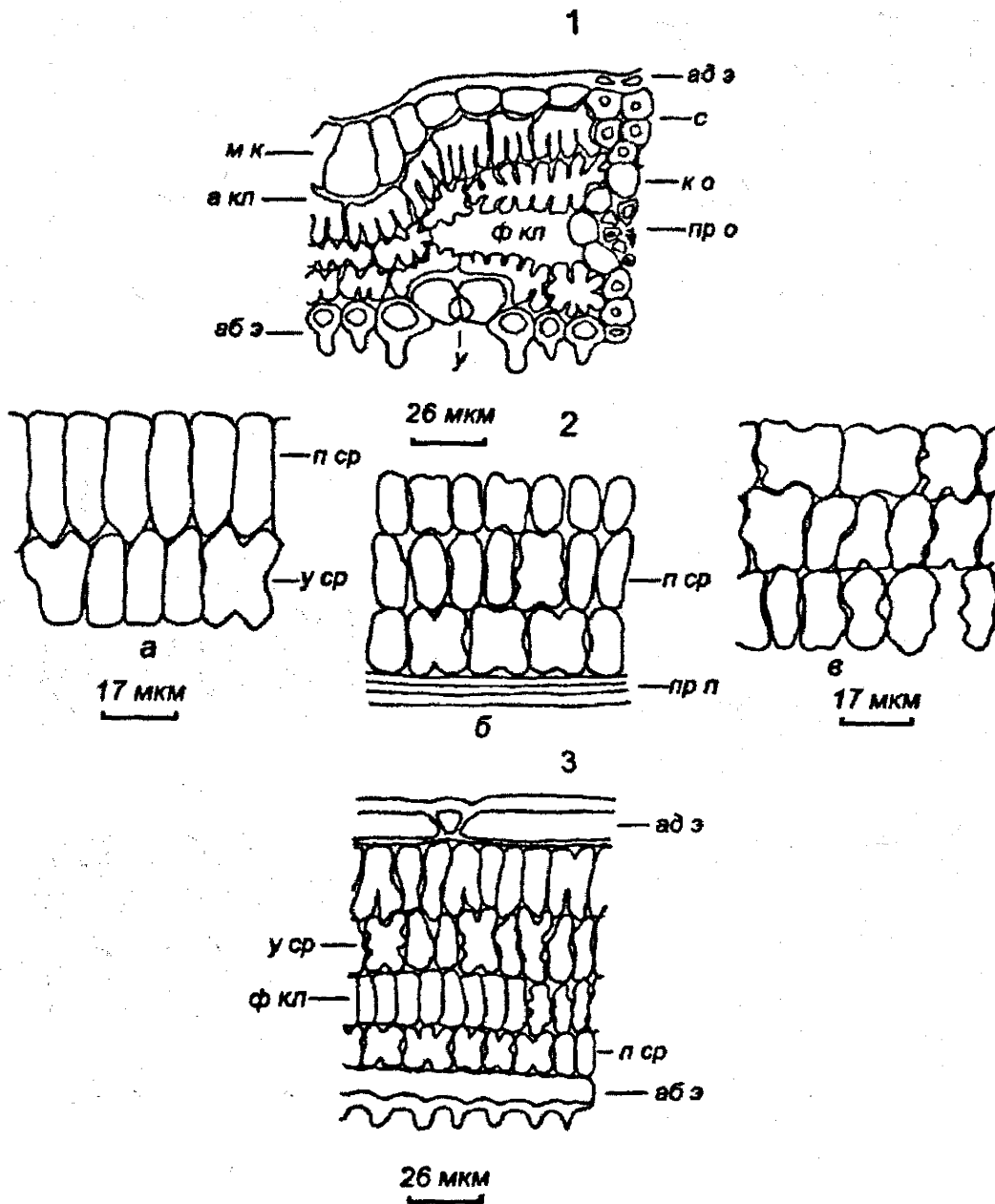


Рис. 63. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых пластинок *Phyllostachis bambusoides*

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).
а кл – «рукообразные» клетки (arm cells); ф кл – «веретеновидные», или
«фузоидные» клетки (fusoid cells); п ср – плоские срединные клетки;
у ср – утолщенные срединные клетки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20.

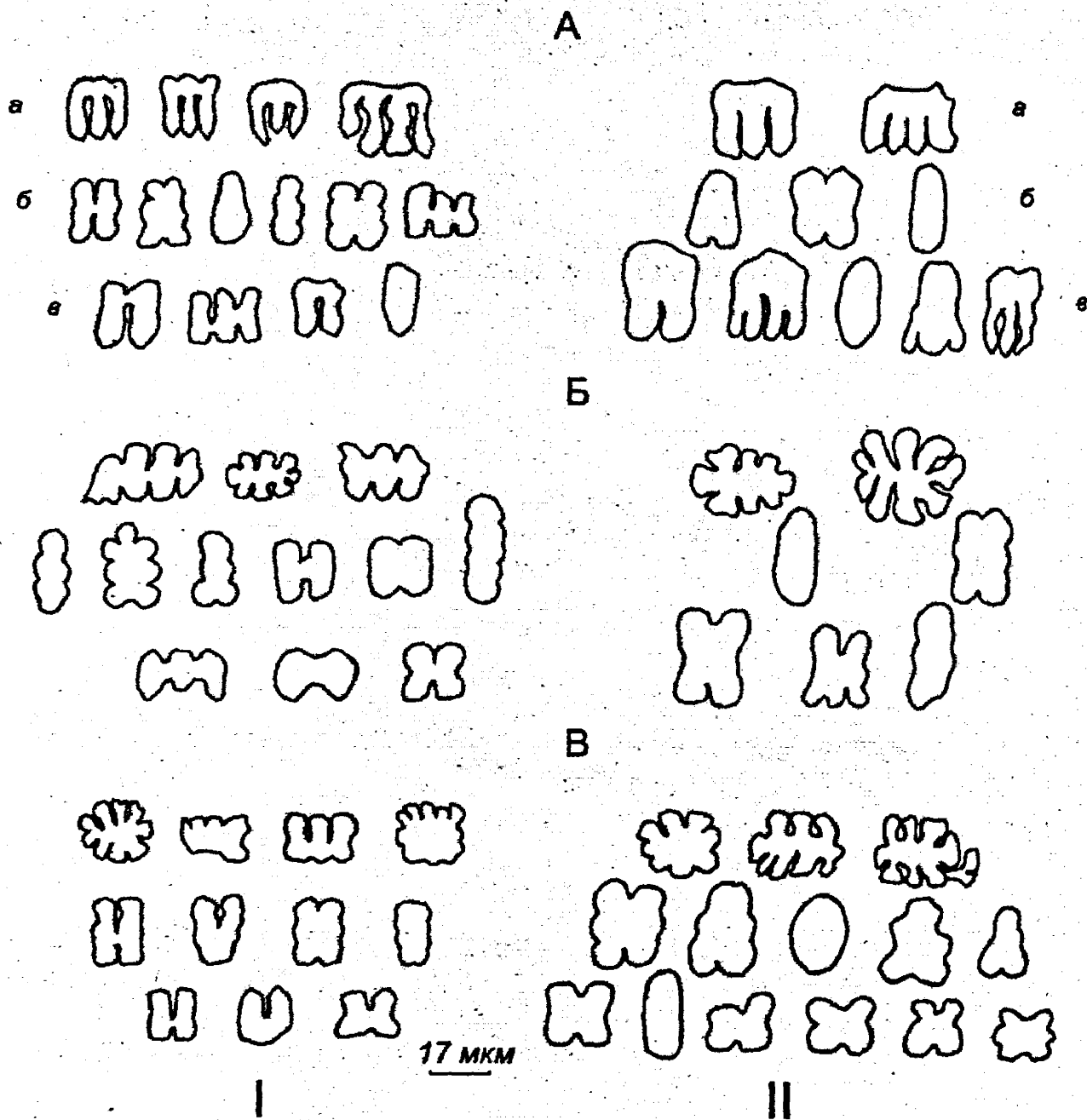


Рис. 64. Проекция клеток мезофилла в листовых пластинках *Pseudosasa japonica* (I) и *Phyllostachis bambusoides* (II)
 Ассимиляционные клетки: А – первого ряда от адаксиальной эпидермы; Б – второго ряда от адаксиальной эпидермы; В – первого ряда от абаксиальной эпидермы.
 Срез: а – поперечный; б – парадермальный; в – продольный боковой.

отличаются сложными проекциями не только на поперечных, но и продольных сечениях листьев.

Таким образом, при изучении структуры мезофилла листьев арундиноидного и бамбузоидного типов можно использовать основные подходы, предложенные для фестукоидных злаков. При этом у *Phragmites australis* в мезофилле

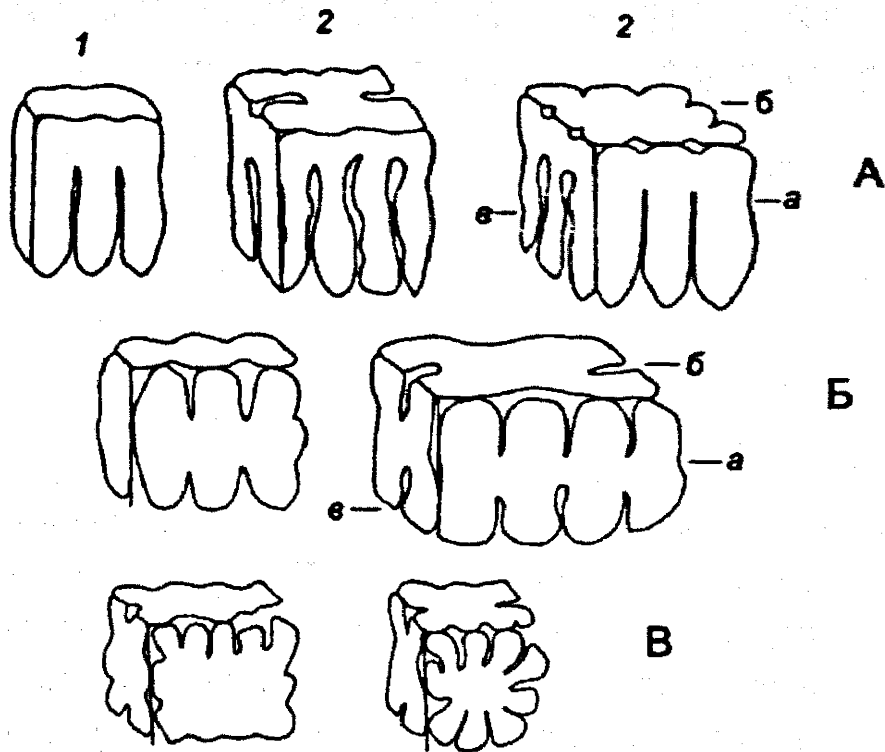


Рис. 65. Основные проекции плоских (1) и утолщенных (2) срединных клеток в листовых пластинках *Pseudosasa japonica* и *Phyllostachis bambusoides*. Обозначения см.: рис. 64.

листьев выделяются три группы клеток, а у *Molinia caerulea* – только две: ячеистые клетки первой и второй групп. Отметим, что сильное преобладание последних групп клеток среди фестукоидных злаков имело место у *Helictotrichon desertorum*, *Triticum aestivum* и видов рода *Stipa*.

Исходя из предложенной нами схемы строения ассимиляционной ткани 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 – ещё и тонкие, многочисленные выросты, что в целом характеризует ксероморфный облик ассимиляционной ткани исследованных видов бамбуков.

Утолщенные срединные клетки, но менее разветвленные наблюдались также в листовых пластинках *Phragmites australis*, *Calamagrostis salina* и *Elytrigia repens*, что свидетельствует об общих принципах структурной организации мезофилла листьев злаков.

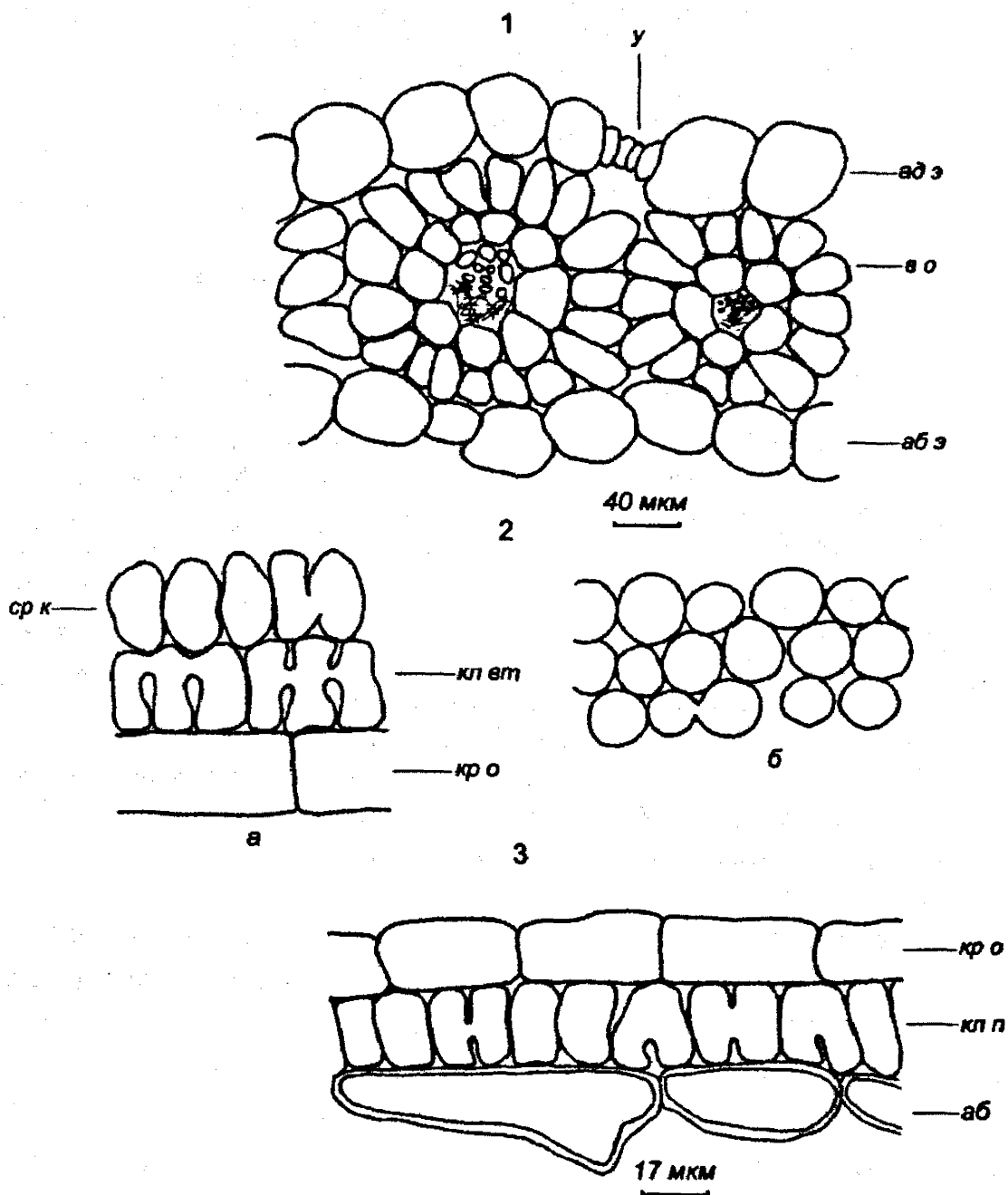
6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ ПАНИКОИДНЫХ И ХЛОРИДОИДНЫХ ЗЛАКОВ

У C_4 -злаков наблюдается дифференциация хлоренхимы на две ткани: внутреннюю специализированную обкладку проводящих пучков и наружную палисаду. Клетки хлорофиллоносной обкладки, или кранц-клетки, отличаются большими размерами, высоким содержанием органелл и часто утолщенными оболочками. Содержащиеся в них темно-зеленые хлоропласты обычно крупнее, чем хлоропласты мезофилла (Эзау, 1980). Вокруг кранц-клеток в один слой, нередко прерываемый склеренхимой, расположены радиально ориентированные узкие ассимиляционные клетки, которые относят к палисадному мезофиллу (Гамалей, 1984; Вознесенская, Гамалей, 1986; Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). По соотношению гранальности хлоропластов палисады и обкладки, особенностям расположения органелл, наличию или отсутствию признаков специализации митохондрий в кранц-клетках среди C_4 -злаков выделяют 3 структурно-биохимические группы: малатную с НАДФ-МЭ декарбоксилированием малата, аспартатную с НАД-МЭ декарбоксилированием оксалацетата, аспартатную с ФЕП-КК декарбоксилированием оксалацетата (Gutierrez et al., 1974; Hatch et al., 1975; Гамалей, Вознесенская, 1986). Подавляющее большинство паникоидных злаков-мезофитов имеет малатный вариант C_4 -синдрома (НАДФ-МЭ группа), для хлоридоидных злаков характерен аспартатный C_4 -синдром (НАД-МЭ или ФЕП-КК) (Гамалей и др., 1992; Пьянков и др., 1992 и др.).

Строение мезофилла листовых пластинок паникоидного типа рассмотрено на примере кормовых и зерновых культур (*Pennisetum americanum*, *Sorghum sudanense*, *Zea mays*), сорных растений (*Echinochloa crusgalli*, *Panicum miliaceum* subsp. *runderale*, *Setaria viridis*) и вида-интродуцента (*Miscanthus sacchariflorus*). Для этих злаков характерно наличие кранц-обкладки и радиального расположения клеток мезофилла вокруг проводящих пучков, при этом склеренхимная обкладка отсутствует или же имеется только у части пучков. Все виды относятся к мезофитам и характеризуются крупными листьями, особенно культурные злаки.

У степного ксерофита *Cleistogenes squarrosa* – хлоридоидный тип мезофилла листьев, который отличается хорошим развитием склеренхимной и коронарной обкладок пучков, а также венцовым расположением хлоренхимы, состоящей из одного ряда удлиненных плотно расположенных клеток.

У изученных паникоидных злаков широкие листовые пластинки со слабо выраженной или вовсе отсутствующей ребристостью верхней поверхности, схемы строения некоторых из них представлены на рисунках 66–69 и микрофотогра-



*Рис. 66. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок
Echinochloa crusgalli*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа;
б – у абаксиальной эпидермы); 3 – расположение клеток мезофилла
у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.

в о – ассимиляционные клетки «венцовой» обкладки;

к р о – клетки краенц-обкладки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23.

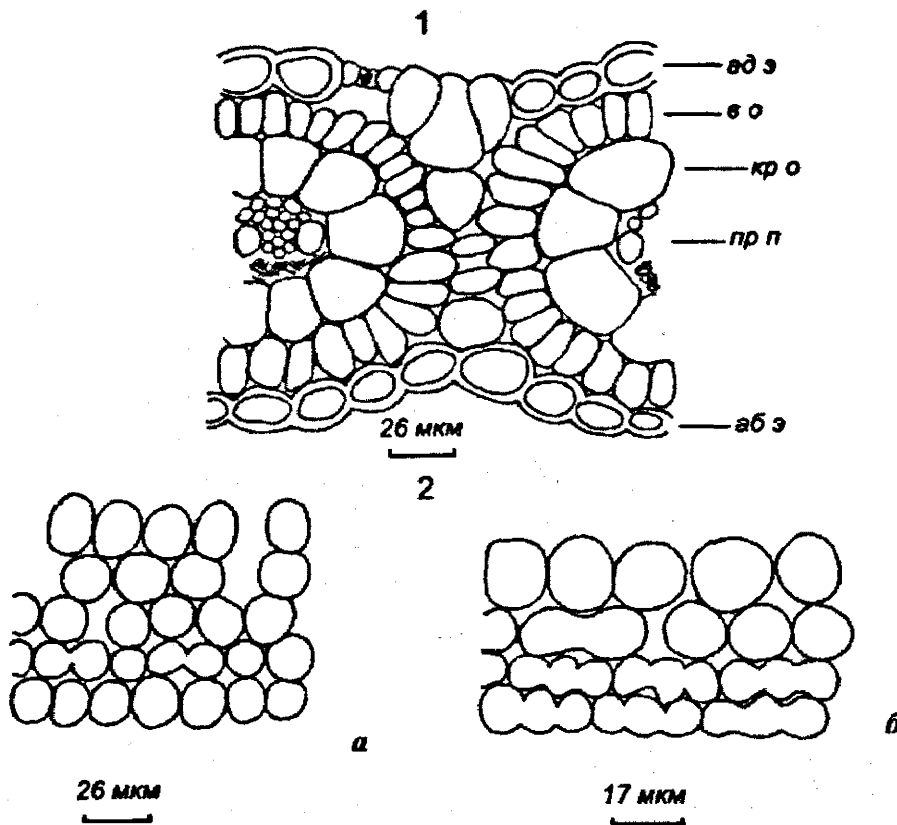


Рис. 67. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листных пластинок *Panicum miliaceum*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – у адаксиальной
эпидермы, б – у абаксиальной эпидермы).
Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 66.

фиях (прилож., рис. 15). У большинства видов толщина адаксиальной эпидермы близка к толщине абаксиальной, утолщение наружной стенки которой составляет 18–28% (табл. 47). Эпидермальные клетки с ровными или немного волнистыми краями. Пузыревидные клетки на поперечных срезах широкие, их высота колеблется от 30 до 85 мкм. Устьица расположены на обеих сторонах листа, преимущественно вровень с эпидермой. Их число на 1 мм² абаксиальной эпидермы варьирует от 90 до 240, наиболее многочисленны они у *Miscanthus sacchariflorus*. Механическая ткань слабо развита, имеются лишь небольшие склеренхимные тяжи, расположенные под эпидермой.

Для *Cleistogenes squarrosa* характерны мелкие и тонкие листовые пластинки со слабой ребристостью верхней поверхности и хорошо развитой склеренхимой, особенно у нижней стороны (рис. 70, прилож., рис. 16). Эпидермальные клетки с немного извилистыми краями, утолщение их наружных стенок на поперечных срезах составляет 33–40%. Пузыревидные клетки крупные, глубоко вдающиеся внутрь листа, их высота изменяется от 30 до 60 мкм. Устьица небольшие, расположенные на обеих сторонах листа, преимущественно вровень с эпи-

дермой, их 200–225 на 1 мм² верхней и нижней листовых поверхностей.

Мезофилл листьев С₄-злаков представлен клетками «венцовой» обкладки и клетками, находящимися между коронарными структурами соседних проводящих пучков, число которых используется в качестве отличительного признака: у С₄-видов их 2–4, а у С₃-растений – более четырех (Hattersley, Watson, 1975). У многих злаков с коронарной анатомией листа клетки, заполняющие пространство между радиально ориентированным мезофиллом, содержат немногочисленные хлоропласты или вовсе их лишены. Бесцветные клетки мезофилла называют шарнирными (Эзау, 1980), совместно с пузыревидными клетками они могут образовывать шарнирную ткань, протягивающуюся от адаксиальной до абаксиальной эпидермы. Считается, что, помимо скручивания листа, эта ткань может выполнять функцию водозапасающая, что аналогично водоносной паренхиме суккулентных листьев (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). В целом в листьях С₄-злаков по сравнению с С₃-видами понижено содержание ассимиляционной ткани, при этом наблюдается тенденция к выравниванию мезофилла и хлоренхимной обкладки по объему тканей и суммарному содержанию в них пластид (Гамалей, 1985).

В центре межпучковой зоны листовых пластинок рассматриваемых паникоидных злаков имеется в основном 1–2 клетки, у эпидерм их число возрастает до 3–5, при этом у *Setaria viridis*, *Pennisetum americanum*, *Sorghum sudanense* и

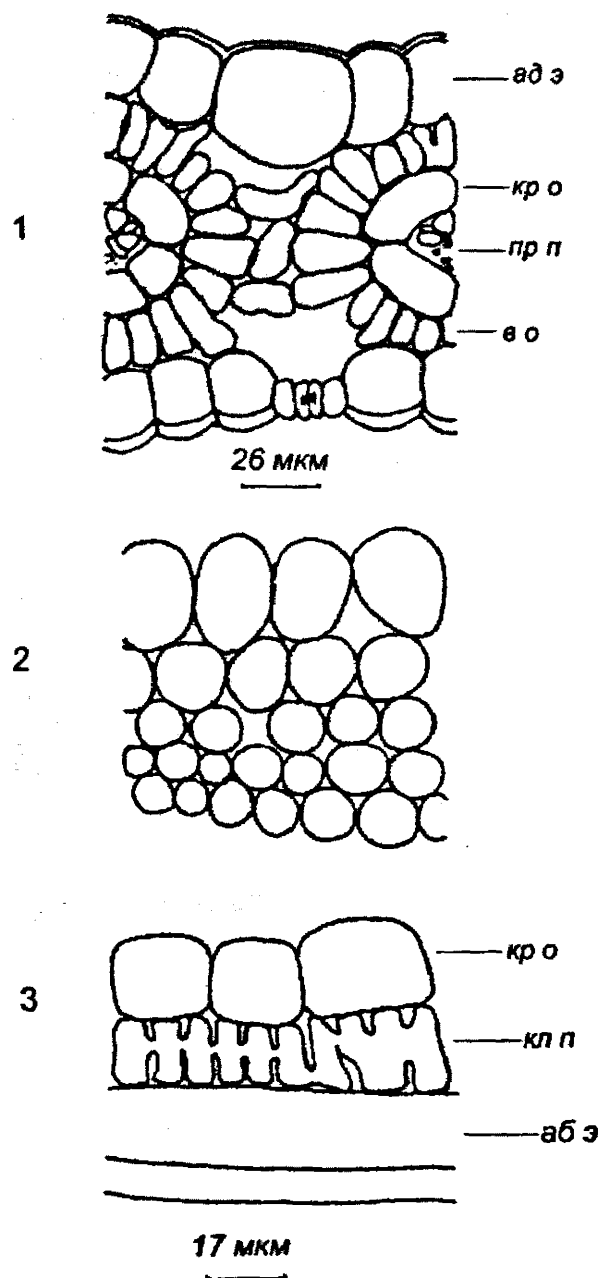


Рис. 68. Строение хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок *Pennisetum americanum*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы; 3 – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе. Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23, 66.

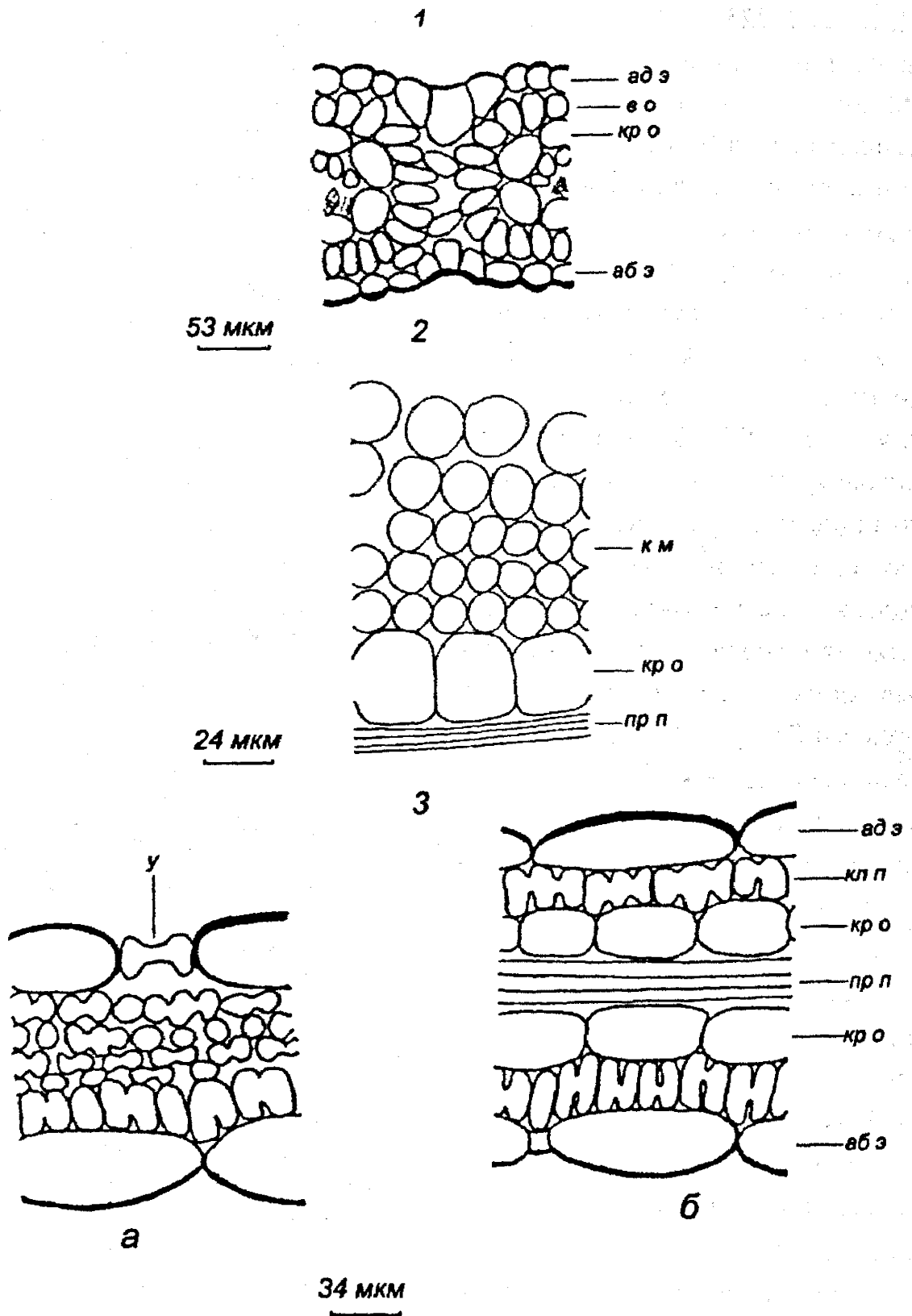


Рис. 69. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок *Sorghum sudanense*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы;
 3 – продольный боковой (а – между проводящими пучками, б – через проводящий пучок).
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20–21, 23, 66.

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов паникоидных и хлоридоидных злаков

Вид	Толщина, мкм			
	эпидермы		наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящих пучков
	адаксиальной	абаксиальной		
<i>Паникоидный тип листа</i>				
<i>Echinochloa crusgalli</i>	31,4±1,37	25,7±0,97	4,7±0,33	163,6±4,12
<i>Panicum miliaceum</i>	18,6±0,47	18,7±0,40	4,6±0,30	131,6±1,41
<i>Setaria viridis</i>	30,2±1,41	24,4±0,84	4,8±0,64	130,9±4,25
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	15,5±0,60	18,9±0,50	4,4±0,37	130,8±5,31
<i>Pennisetum americanum</i>	25,6±0,82	25,4±0,73	5,8±0,55	137,0±2,16
<i>Sorghum sudanense</i>	18,7±0,60	19,8±0,40	5,6±0,20	148,1±2,55
<i>Zea mays</i>	34,3±1,27	31,8±0,70	5,8±0,20	219,4±9,34
<i>Хлоридоидный тип листа</i>				
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	11,0±0,42	12,8±0,65	4,3±0,17	123,6±1,97

Zea mays центральные клетки «венцовых» обкладок нередко смыкаются. У *Cleistogenes squarrosa* таких клеток в области эпидерм от 1 до 4, в середине листа их в основном 1–2. Часть этих клеток не содержит хлоропластов и образует более или менее развитую шарнирную ткань, которая чаще отмечается у *Miscanthus sacchariflorus* и *Sorghum sudanense*. В листьях *Zea mays* крупноклетчатая бесцветная паренхима занимает верхнюю часть, а проводящие пучки с окружающей их ассимиляционной тканью смещены к нижней листовой поверхности.

У всех изученных C_4 -видов радиально расположенные клетки «венцовой» обкладки представляют сочетание сложных ячеистых и нередко простых клеточных форм. Ячеистые клетки хорошо выражены, имеют преимущественно 2–4 секции, но нередко их число достигает 9 и может быть больше, что часто отмечается у *Miscanthus sacchariflorus* и *Pennisetum americanum* (рис. 71). По сравнению с C_3 -злаками ячеистые клетки четче упорядочены, при этом наблюдается постепенное изменение их ориентации относительно поверхности листа от перпендикулярной (клетки первой группы) у эпидерм до параллельной в центре (клетки второй группы). На поперечных срезах секции характеризуются в основном палисадообразной формой, их высота превосходит ширину в 1,3–2,6 раза (табл. 48). В центре листа проекции крупнее и у некоторых видов (*Pennisetum americanum*, *Sorghum sudanense*, *Miscanthus sacchariflorus*) отличаются губчатыми или слаболопастными очертаниями.

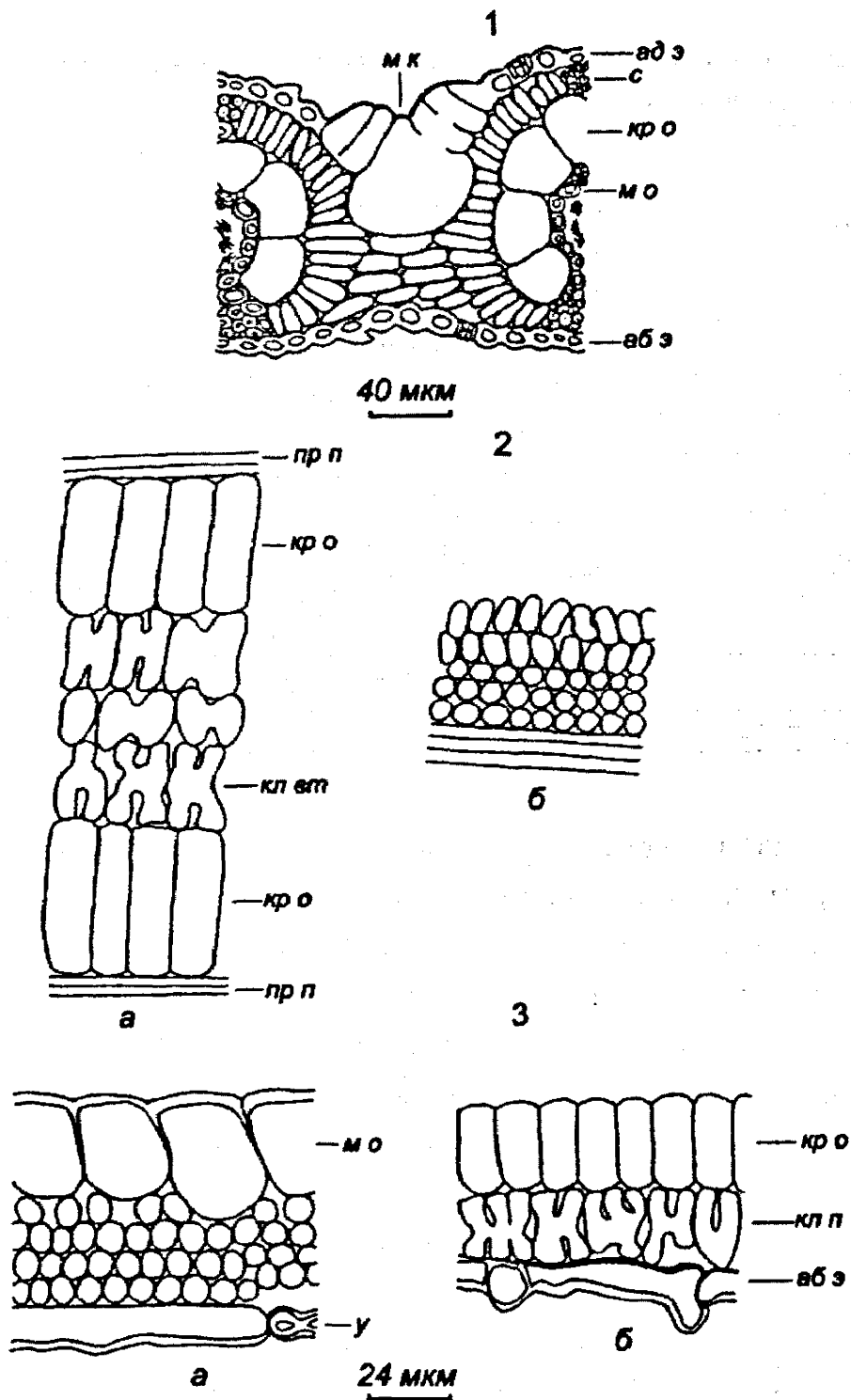


Рис. 70. Строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Cleistogenes squarrosa*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа между проводящими пучками, б – у абаксиальной эпидермы около склеренхимы); 3 – продольный боковой (а – в области моторных клеток, б – часть среза у проводящего пучка у абаксиальной эпидермы).
Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23, 66.

Наряду со сложными клетками в «венцовой» обкладке можно выделить клетки простой формы, имеющие удлиненные овальные конфигурации как на поперечных, так и продольных срезах, поэтому их можно рассматривать как плоские срединные.

Клетки мезофилла межвенцового пространства крупные, рыхло расположенные, слабо или вовсе не заполненные хлоропластами, без радиальной ориентации относительно проводящих пучков, но они также представляют совокупность ячеистых и простых форм (рис. 72). Округлыми или чуть овальными очертаниями, иногда с небольшой извилистостью, отличаются простые клетки на поперечных срезах. На продольных сечениях они имеют преимущественно вытянутые формы, что позволяет отнести их к срединным клеткам. Более крупные они в листовых пластинках *Zea mays*, *Sorghum sudanense* и *Pennisetum americanum*, а более мелкие и узкие — у *Setaria viridis* и *Miscanthus sacchariflorus* (табл. 49).

Ячеистые клетки межпучковой зоны у всех паникоидных злаков представлены клетками второй группы. Они состоят преимущественно из 2–3, реже 4–6 более или менее выраженных секций. По своим размерам они могут быть как больше, так и немного меньше ячеек «венцовой» обкладки (табл. 50). У эпидерм наблюдается сочетание срединных и ячеистых клеток второй группы, последние обращены к ним своими наибольшими поверхностями, что свидетельствует о мезоморфности изученных видов паникоидных злаков.

Мезофилл степного ксерофита *Cleistogenes squarrosa* состоит из мелких плотно сомкнутых клеток. Удлиненные клетки «венцовой» обкладки представлены в основном хорошо выраженными ячеистыми клетками с 2–5 звеньями. В межпучковой зоне под крупными моторными клетками в 3–4 слоя располагаются вытянутые срединные и ячеистые клетки второй группы. У абаксиальной

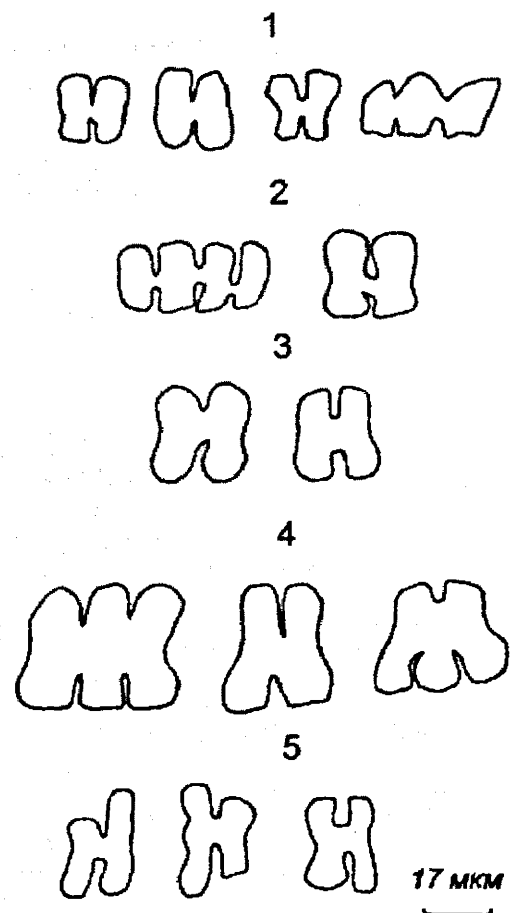


Рис. 71. Форма проекций ячеистых клеток «венцового» круга в листовых пластинках паникоидных и хлоридоидных злаков
1 — *Miscanthus sacchariflorus*;
2 — *Pennisetum americanum*;
3 — *Panicum miliaceum*; 4 — *Zea mays*; 5 — *Cleistogenes squarrosa*

Размеры секций ячеистых клеток «венцовой обкладки»
в листовых пластинках С₄-злаков, мкм

Вид	Расположение клеток					
	у абаксиальной эпидермы			в центре листа		
	Высота	Ширина	Толщина	Длина	Ширина	Толщина
<i>Паникоидный тип листа</i>						
<i>Echinochloa crusgalli</i>	20,4± 0,53	14,4± 0,85	14,6± 0,58	22,2± 1,14	17,4± 0,88	13,4± 0,42
<i>Panicum miliaceum</i>	20,2± 0,58	13,2± 0,73	13,9± 0,33	26,4± 1,39	14,5± 1,75	11,7± 0,68
<i>Setaria viridis</i>	20,0± 1,67	11,2± 0,55	9,6± 0,25	21,3± 1,82	12,5± 0,67	10,8± 1,06
<i>Miscanthus acchariflorus</i>	13,1± 0,77	10,4± 0,40	6,9± 0,27	19,5± 2,94	11,5± 2,24	7,5± 0,35
<i>Pennisetum americanum</i>	20,4± 1,90	11,3± 0,90	9,6± 0,42	21,5± 1,15	12,9± 0,83	9,4± 0,62
<i>Sorghum sudanense</i>	30,9± 1,99	12,0± 0,33	10,0± 0,40	33,4± 1,67	13,1± 0,90	12,7± 0,37
<i>Zea mays</i>	23,9± 1,07	15,3± 0,67	12,8± 0,47	24,5± 1,54	17,5± 1,27	10,0± 0,53
<i>Хлоридоидный тип листа</i>						
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	13,8± 0,75	7,7± 0,43	7,5± 0,25	21,4± 1,17	9,3± 0,48	8,11± 0,43

Примечание: высота, длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на тангентальных срезах.

эпидермы преобладают ячеистые клетки второй группы, среди которых можно выделить отдельные ряды очень маленьких ячеистых клеток первой группы. Так как своей наибольшей площадью сечения большинство ячеистых клеток развернуто параллельно нижней стороне листа, их совокупность можно рассматривать как аналог плотно упакованной губчатой ткани.

Среди С₄-злаков нами выделены следующие типы мезофилла.

Для листьев паникоидных злаков характерно сочетание *ячеисто-венцового строения* в области проводящих пучков и *изолатерально-губчатого* в межпучковой зоне. При этом рыхлое и умеренно-рыхлое расположение клеток с незначительным присутствием слабоячеистых клеток второй группы в межвенцовом пространстве прослеживалось у *Echinochloa crusgalli*, *Setaria viridis*, *Zea mays*, *Pennisetum americanum*, *Panicum miliaceum* и *Sorghum sudanense* (см. рис. 66–69). Умеренно-плотное строение мезофилла с широким участием ячеистых клеток второй группы отмечалось у *Miscanthus sacchariflorus*.

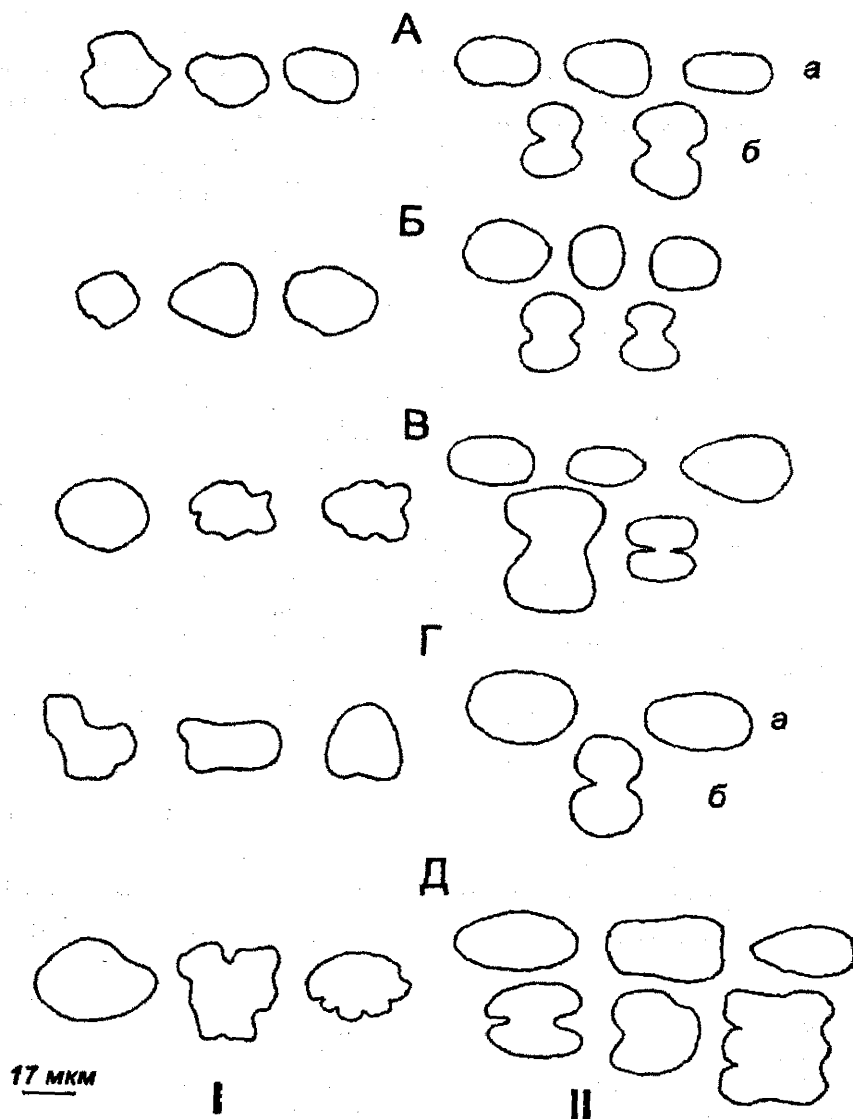


Рис. 72. Основные проекции срединных клеток и клеток второй группы в межпучковой зоне у паникоидных злаков
Срез: I – поперечный; II – тангентальный.
Проекции: а – срединных клеток, б – ячеистых второй группы.
А – *Echinochloa crusgalli*; Б – *Panicum miliaceum*;
В – *Miscanthus sacchariflorus*; Г – *Pennisetum americanum*;
Д – *Zea mays*.

У *Cleistogenes squarrosa* наблюдалось сочетание ячеисто-венцового строения в области проводящих пучков и ячеисто-плотноизолатерально-губчатого типа мезофилла с небольшим присутствием мелких ячеистых клеток первой группы в межпучковой зоне (см. рис. 70).

По насыщенности хлоропластами мезофилла листовых пластинок C_4 -злаки приближаются к C_3 -мезофитам (табл. 51). Число краенц-клеток, расположенных в 1 см^2 их листьев, составляет 130–380 тысяч, а содержание в них зеленых пластид варьирует от 1,3 млн/см² у *Miscanthus sacchariflorus* до 4,8–5,5 млн/см² у *Zea mays*, *Setaria viridis* и *Echinochloa crusgalli*.

Размеры срединных клеток в «межвенцовом» пространстве мезофилла
листовых пластинок C₄-злаков (2–3 слой от абаксиальной эпидермы)

Вид	Размеры, мкм		
	Длина	Ширина	Толщина
<i>Паникоидный тип листа</i>			
<i>Echinochloa crusgalli</i>	25,7±1,37	21,7±2,15	16,4±0,80
<i>Panicum miliaceum</i>	25,7±2,32	22,4±1,54	18,7±1,44
<i>Setaria viridis</i>	18,8±1,58	15,4±1,94	15,9±0,84
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	23,7±1,10	21,2±1,03	11,8±0,42
<i>Pennisetum americanum</i>	28,2±1,17	22,4±2,00	19,0±0,70
<i>Sorghum sudanense</i>	29,9±1,79	19,9±1,74	16,7±1,35
<i>Zea mays</i>	33,7±1,68	26,6±1,47	18,8±0,93
<i>Хлоридоидный тип листа</i>			
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	21,2±0,50	11,7±0,40	11,4±0,37

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

Размеры секций ячеистых клеток второй группы в «межвенцовом» пространстве
мезофилла листовых пластинок C₄-злаков на тангентальных срезах

Вид	Размеры ячеек, мкм	
	Длина	Ширина
<i>2-3 слой от абаксиальной эпидермы</i>		
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	24,7±2,20	15,5±1,25
<i>Pennisetum americanum</i>	18,5±0,84	14,5±0,91
<i>Sorghum sudanense</i>	18,4±0,97	13,9±0,55
<i>Zea mays</i>	29,1±1,55	14,0±0,85
<i>Первый ряд у абаксиальной эпидермы</i>		
<i>Echinochloa crusgalli</i>	17,2±0,77	11,7±0,63
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	14,3±0,88	8,2±0,68
<i>Zea mays</i>	27,8±1,47	16,4±1,49
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	14,0±0,90	8,2±0,52

Полученные нами данные для гибрида *Zea mays* Обской 150 СВ были близки к показателям для гибридов интенсивного типа по сравнению с малопродуктивными сортами (Борзенкова, 1982; Кошкин и др., 1987). Сорный подвид *Panicum miliaceum* отличался более густым наполнением листа хлоропластами по сравнению с сортами культурного подвида (Жанабекова, 1999).

Таким образом, выделенные ранее группы ассимиляционных клеток в мезофилле фестукоидных злаков характерны и для злаков с паникоидным и хло-

Количественные показатели структуры пластидного аппарата мезофилла
листовых пластинок C₄-злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке мезофилла (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
<i>Паникоидный тип листа</i>		
<i>Echinochloa crusgalli</i>	10,3±0,28	14,07
<i>Panicum miliaceum</i>	9,9±0,40	14,08
<i>Setaria viridis</i>	11,4±0,45	16,96
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	8,9±0,62	25,45
<i>Pennisetum americanum</i>	10,3±0,53	21,68
<i>Sorghum sudanense</i>	12,2±0,50	13,26
<i>Zea mays</i>	15,6±0,51	17,41
<i>Хлоридоидный тип листа</i>		
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	4,6±0,24	18,60

ридоидным строением листьев. У C₄-злаков наблюдается сочетание упорядоченности ячеистых и срединных клеток вокруг проводящих пучков и свойственного C₃-видам их расположения в межпучковой области. Это, вероятно, связано с усилением фотосинтетической функции «венцовой» обкладки, но в целом принципиальных различий в пространственной организации клеток мезофилла у C₃- и C₄-злаков не отмечается.

7. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ВЛАГАЛИЩ ЗЛАКОВ

Листья злаков состоят из пластинки и влагалища, охватывающего стебель на некотором протяжении. Листовое влагалище представляет базальную часть листа и во многом обеспечивает прочность стебля и междоузлий за счет мощного развития склеренхимы, при этом в нем имеются воздухоносные полости (Раздорский, 1949). Клетки ассимиляционной ткани влагалищ обычно описывают как типично паренхимные (Эзау, 1980).

Изучение формы клеток и пространственной организации хлоренхимы в листовых влагалищах проведено на примере 25 видов злаков, различающихся по строению и экологическим особенностям (табл. 52).

Таблица 52

Список видов злаков, у которых изучен мезофилл листовых влагалищ

Экологическая группа	Виды
<i>Фестукоидный тип листа</i>	
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i>
Гигромезофиты	<i>Festuca gigantea, Melica nutans, Trisetum sibiricum</i>
Мезофиты	<i>Brachypodium pinnatum, Bromopsis inermis, Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Hordeum jubatum, Avena sativa</i> (сорт СИР 4), <i>Hordeum sativum</i> (сорт Новосибирский 80), <i>Secale cereale</i> (сорт Крупнозерная), <i>Triticum aestivum</i> (сорт Новосибирская 89)
Ксеромезофиты	<i>Phleum phleoides, Poa angustifolia</i>
Ксерофиты	<i>Achnatherum splendens, Agropyron cristatum, Calamagrostis salina, Psathyrostachys juncea, Puccinellia tenuissima, Stipa pennata</i>
<i>Арундиноидный тип листа</i>	
Гигрофиты	<i>Phragmites australis</i>
<i>Паникоидный тип листа</i>	
Мезофиты	<i>Pennisetum americanum</i> (сорт Кормовое 151), <i>Sorghum sudanense</i> (сорт Новосибирская 84)
<i>Хлоридоидный тип листа</i>	
Ксерофиты	<i>Cleistogenes squarrosa</i>

У исследованных видов растений достаточно хорошее развитие анатомических тканей, в том числе и склеренхимы, отмечается в нижней части листовых влагалищ, образующих внешнюю поверхность побега, в верхней же части, обращенной к стеблю, широко представлены бесцветные паренхимные клетки и воздухоносные полости.

Анатомическое строение листовых влагалищ у некоторых видов фестукоидных злаков представлено на рисунках 73–85 и микрофотографиях (прилож., рис. 17–20).

Во влагалищной части листа по сравнению с листовой пластинкой у C_3 -злаков клетки абаксиальной эпидермы имеют более извилистые антиклинальные стенки и более толстые наружные оболочки (табл. 53). Число устьиц на 1 мм^2 нижней поверхности изменяется от 40 до 200. Наибольшие значения – 1100–1200 устьиц/ мм^2 – наблюдались у *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis*, эпидермальные клетки которых короче по сравнению с остальными видами, при этом устьица первого вида на 15% длиннее, чем второго. В целом на внешней стороне влагалищ у большинства растений увлажненных и затененных местообитаний устьица встречаются в 1,1–1,9 раза реже, а у ксерофитов в 1,1–2,9 раза чаще, чем в их листовых пластинках. Отметим, что у *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* на 1 мм^2 наружной поверхности влагалищной части листьев содержится 80–200 устьиц, что отличается от абаксиальной эпидермы пластинок, на которой они практически отсутствуют. Устьица расположены в основном вровень с эпидермой. Чуть погруженные они преимущественно у степных и солеустойчивых видов: *Stipa pennata*, *Agropyron cristatum*, *Achnatherum splendens*, *Psathyrostachys juncea*, *Calamagrostis salina*, *Phragmites australis*, а также у мезофита *Dactylis glomerata*. Небольшая их приподнятость по отношению к окружающим эпидермальным клеткам отмечается у *Alopecurus aequalis*, *Bromopsis inermis* и *Festuca pratensis*.

На адаксиальной эпидерме, представленной тонкостенными бесцветными клетками, у большинства видов устьица также встречаются, но расположены они более редко и часто немного углублены.

Влагалищная часть листа ксероморфных злаков ввиду отсутствия ребристости верхней поверхности тоньше листовой пластинки, более толстая она в основном у обитателей увлажненных и умеренно влажных мест.

Ассимиляционная ткань листового влагалища C_3 -злаков представлена клетками мезофилла и клетками паренхимной обкладки. Последние более развиты в нижней части поперечного сечения листа и имеют вытянутую вдоль проводящего пучка форму длиной 40–120 мкм. Хлоренхима расположена преимущественно в 1–3 слоя, около проводящих пучков их чаще 3–4, более многослойная – до 5–6 рядов – она у *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis*. Как и в листовых пластинках, в мезофилле можно выделить три группы клеток, которые своими основными проекциями расположены во взаимно перпендикулярных плоскостях.

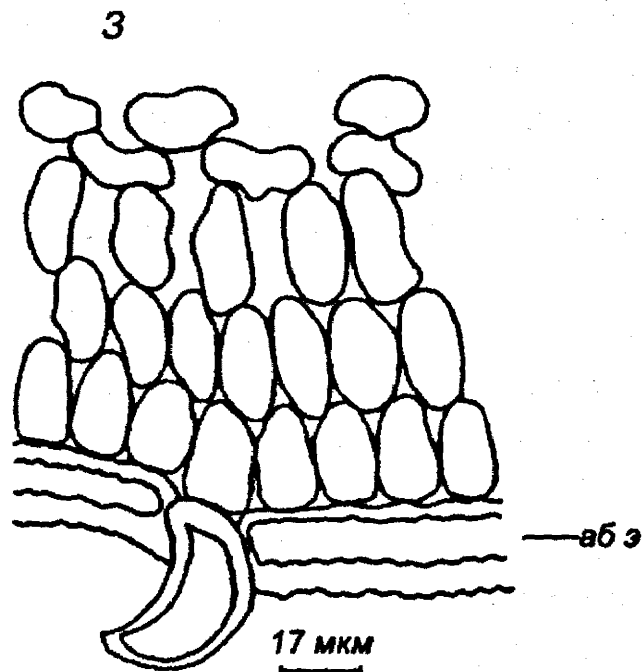
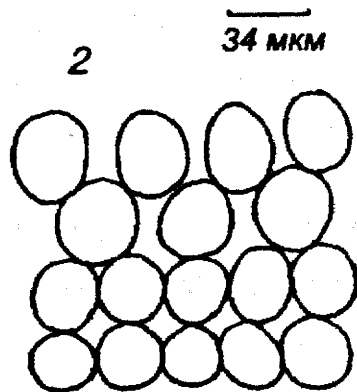
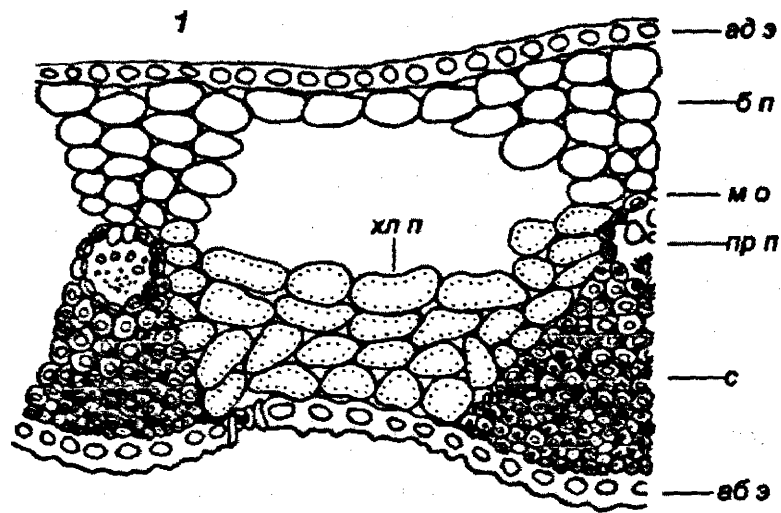


Рис. 73. Анатомическое строение хлоренхимы листовых влагалищ
Achnatherum splendens

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы;

3 – продольный боковой у абаксиальной эпидермы;

бп – бесцветная паренхима; хлп – хлорофиллоносная паренхима;

мо – механическая обкладка.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20.

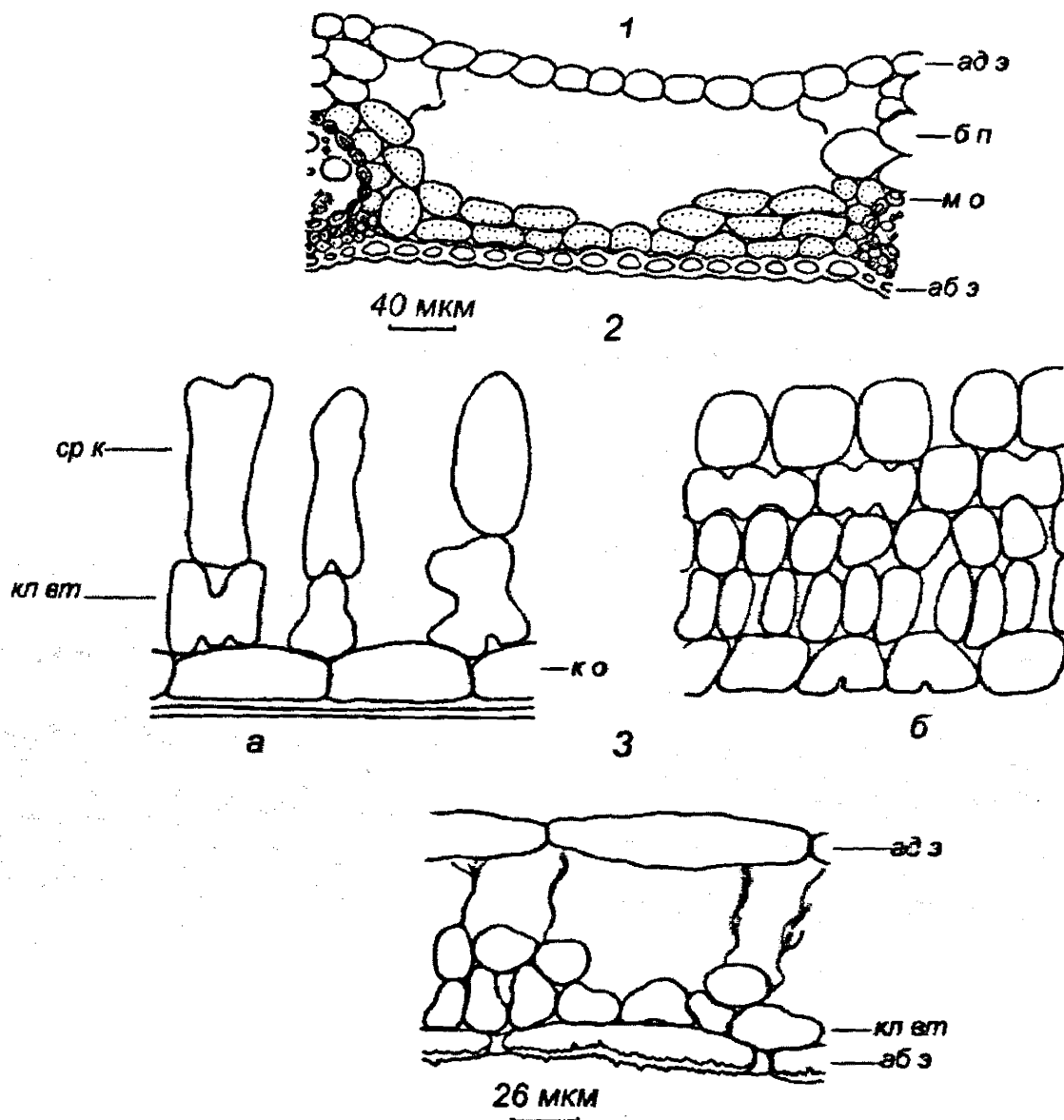


Рис. 74. Строение хлоренхимы листовых влагалищ *Alopecurus aequalis*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
б – у абаксальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

У злаков, листовые пластинки которых состоят преимущественно из простых клеток, влагалищная часть листа также представлена в основном клетками округлой или вытянутой формы, но часто со слабым присутствием ячеистых клеток второй группы. Так, у *Achnatherum splendens*, *Puccinellia tenuissima*, *Phleum phleoides* и *Poa angustifolia* встречаются лишь единичные ячеистые клетки, у *Alopecurus aequalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca pratensis*, *F. gigantea*, *Trisetum sibiricum* и *Melica nutans* на тангентальных срезах в глубине листа нередко наблюдаются губчатые, губчато-ячеистые или крупные слабо-

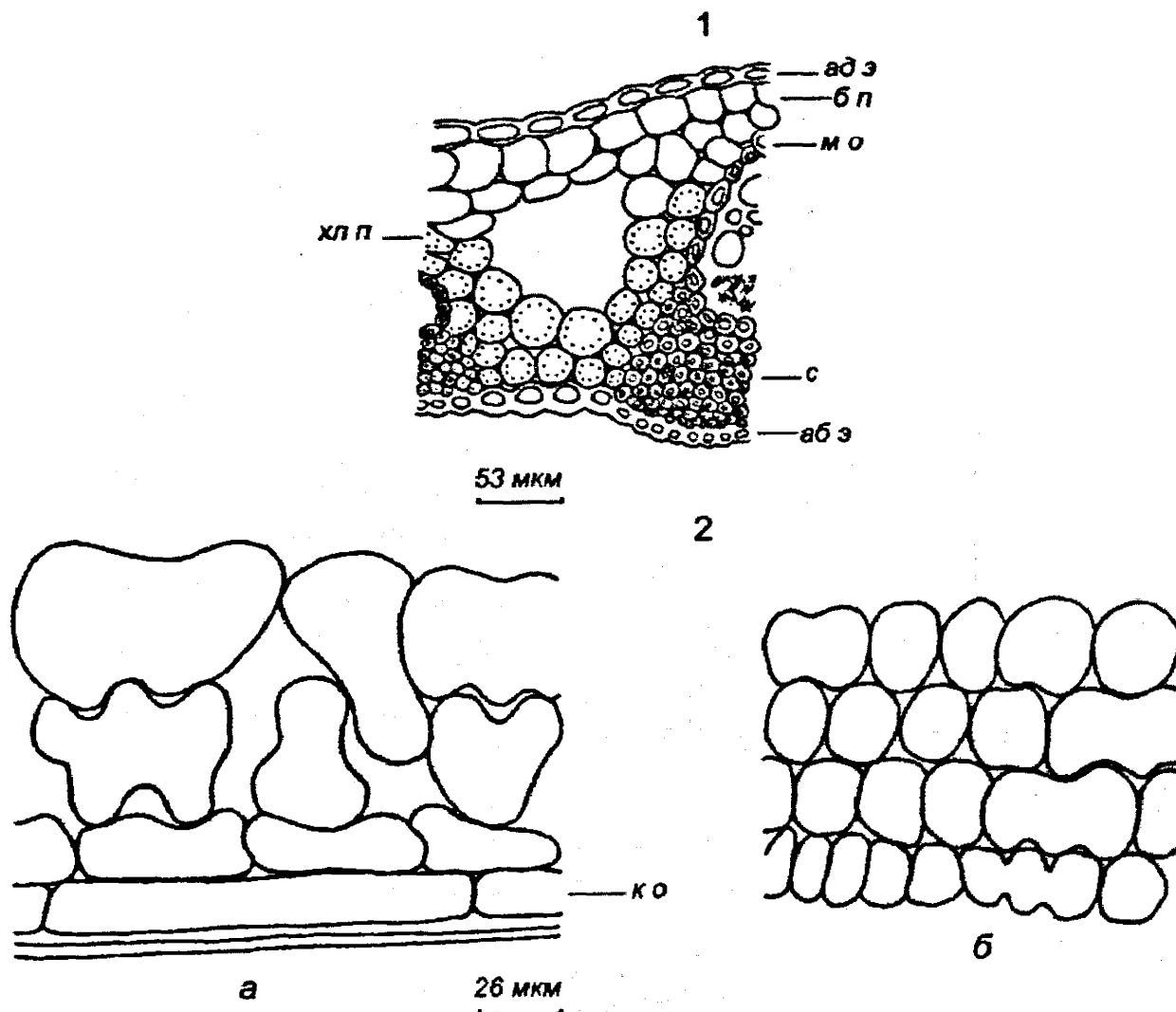


Рис. 75. Анатомическое строение мезофилла листовых влагалейц
Bromopsis inermis

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
б – у абаксиальной эпидермы).

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

ячеистые клетки, состоящие из 2–3 секций. Срединные клетки также в основном овальные или округлые, иногда с чуть волнистыми краями, лишь у *Alopecurus aequalis* и *Festuca gigantea* встречаются более сложные конфигурации: губчато-лопастные и лопастные.

Мезофилл *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis salina*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum jubatum*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa pennata*, а также хлебных злаков и *Phragmites australis* представлен простыми и ячеистыми клетками. Ячеистые клетки первой группы характеризуются более многочисленными секциями – от 2 до 14 и больше, число ячеек в клетках второй группы меньше – 2–4. При этом у *Hordeum jubatum*, *Stipa pennata* и *Triticum aes-*

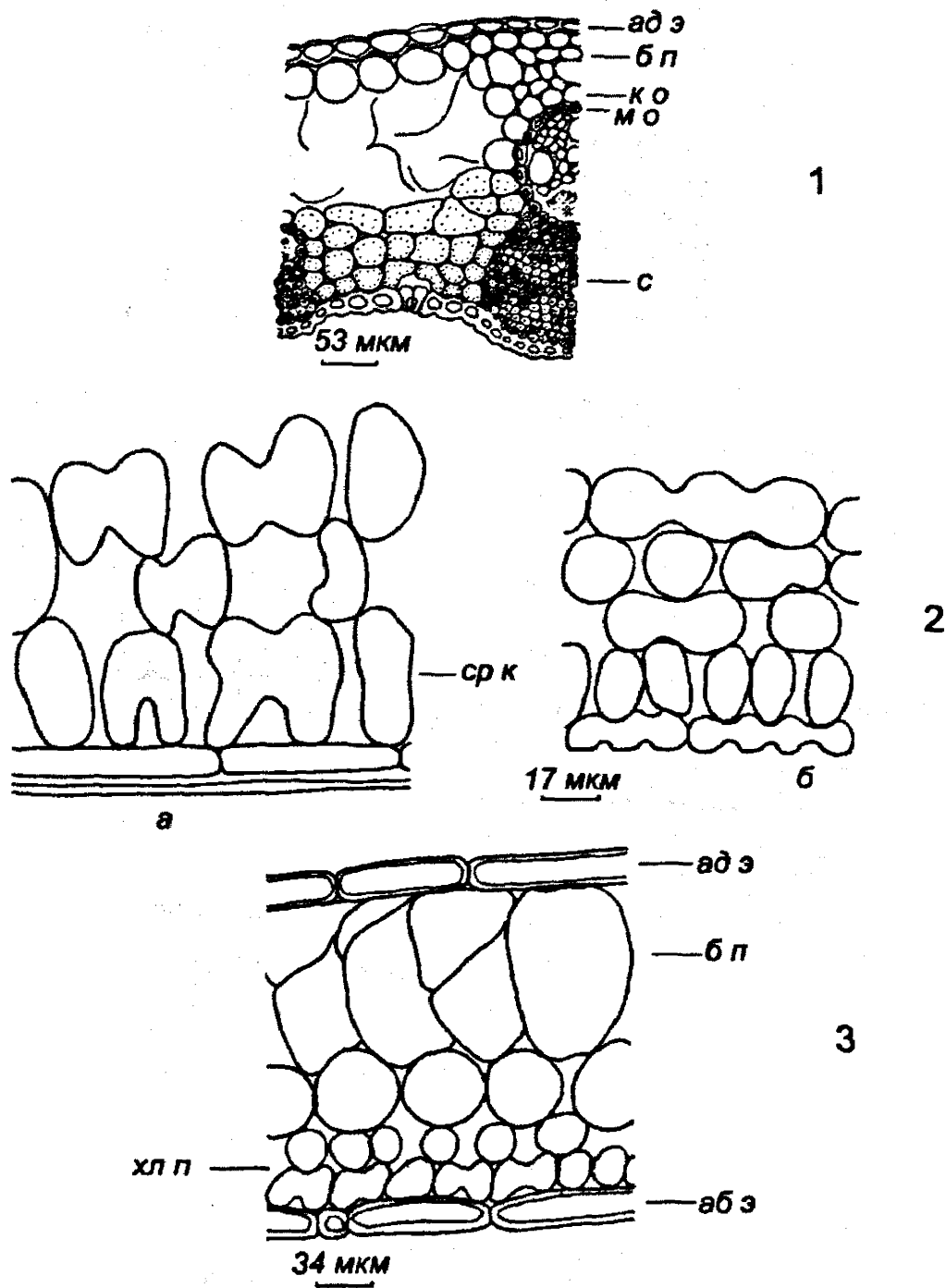


Рис. 76. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
 листовых влагалищ *Dactylis glomerata*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
 проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

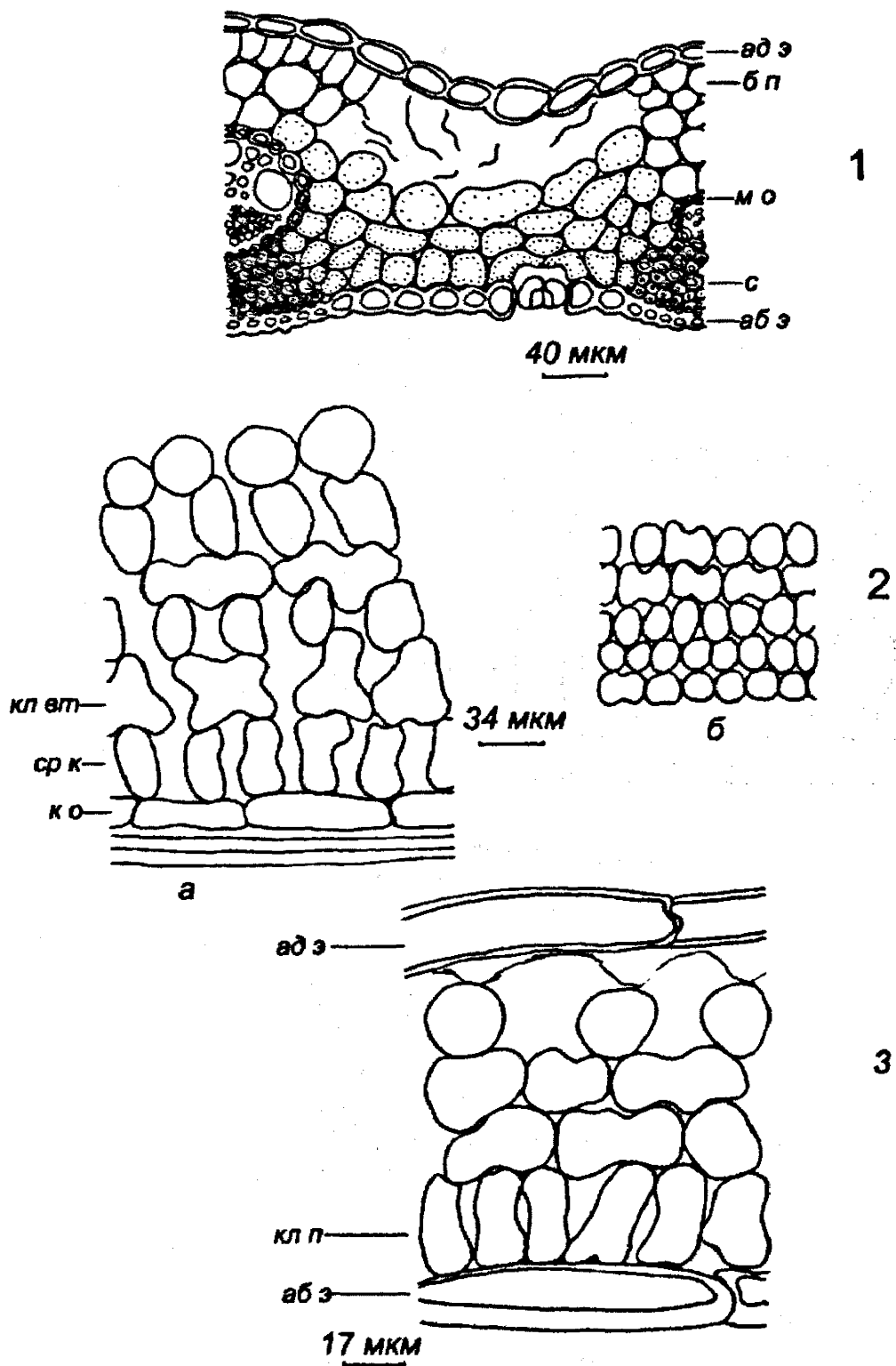


Рис. 77. Строение ассимиляционной ткани
 листовых влагалищ *Festuca pratensis*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
 проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23, 73.

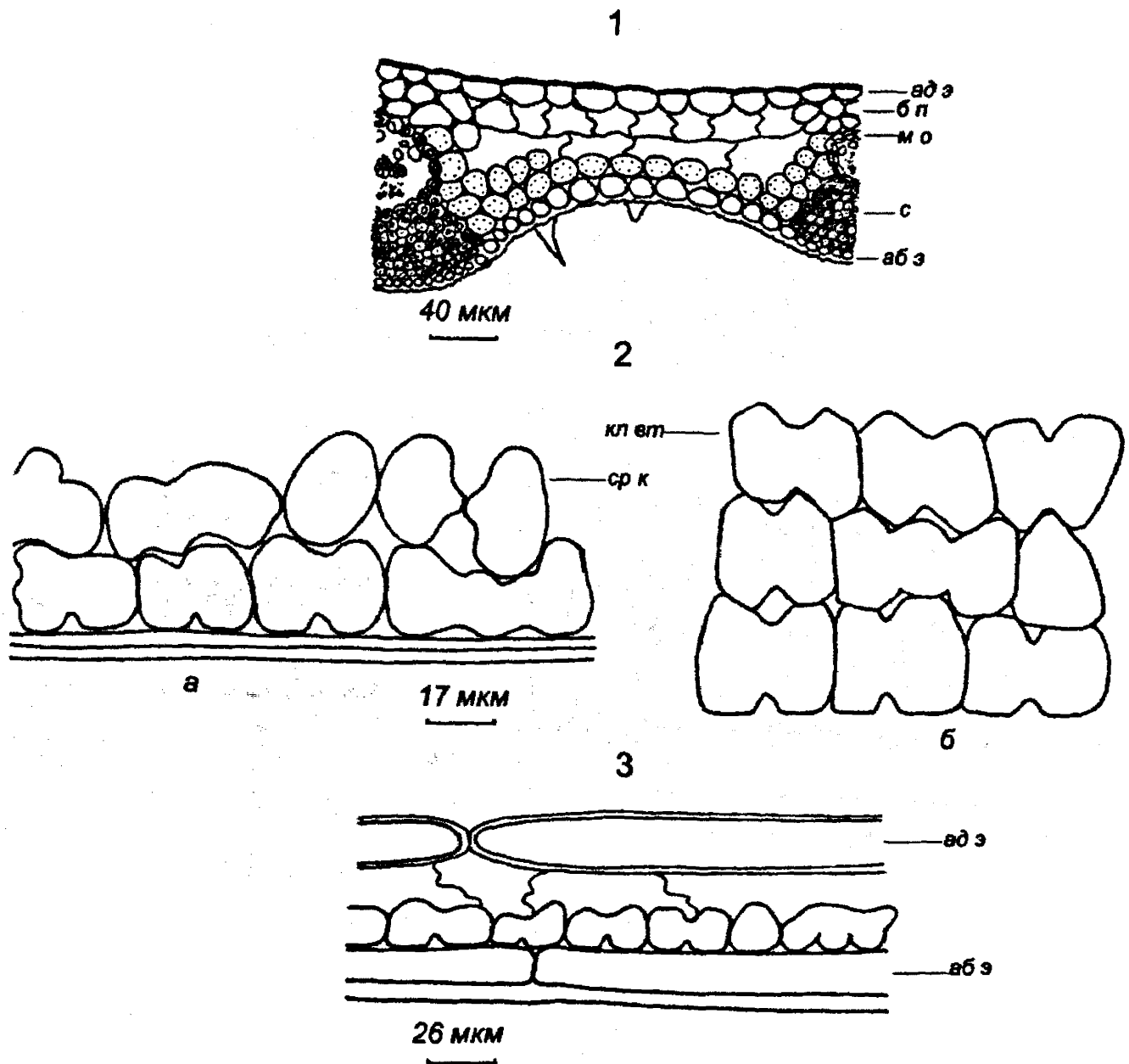


Рис. 78. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых влагалищ *Melica nutans*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
проводящими пучками.

Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

livum срединные клетки на поперечных срезах имеют округлые или губчатые очертания, у остальных видов отмечается наличие губчато-лопастных, лопастных и дольчатых форм, последних особенно много у *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis*.

У абаксиальной эпидермы влагалищ ассимиляционные клетки нередко более крупные, в первую очередь за счет увеличения их ширины, так что соот-

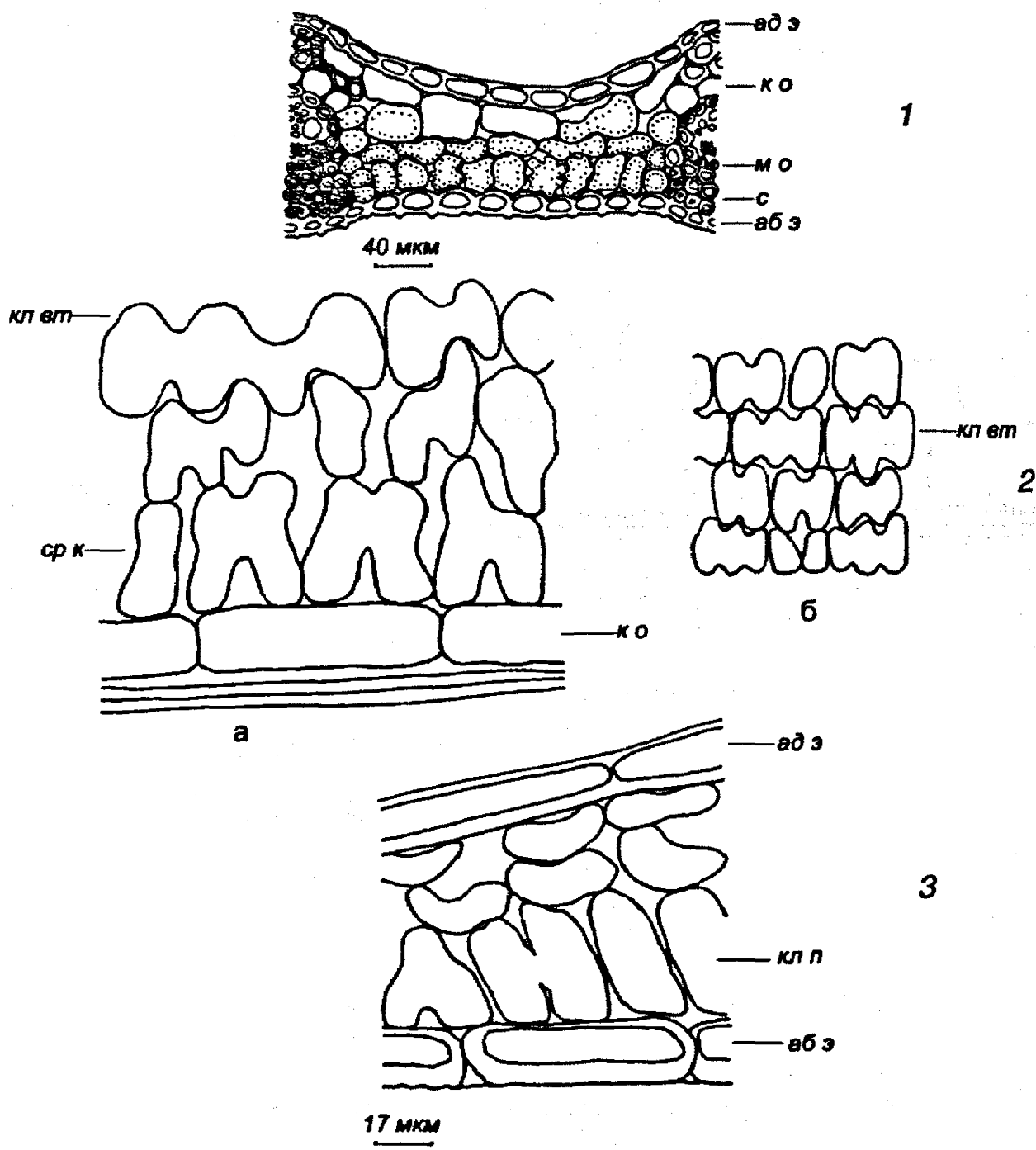


Рис. 79. Анатомическое строение ассимиляционной паренхимы листовых влагалищ *Hordeum jubatum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23, 73.

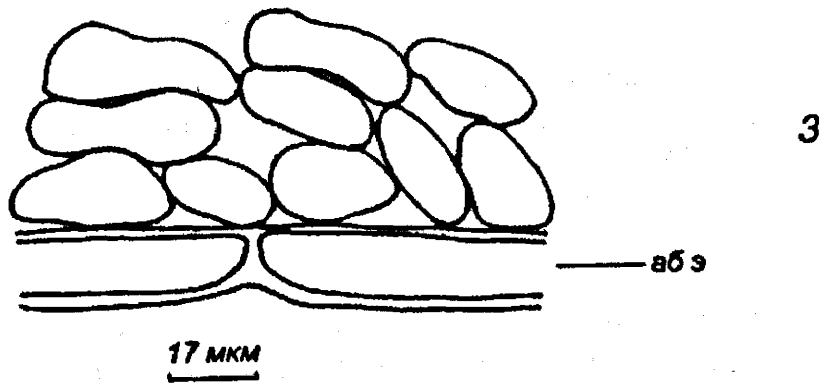
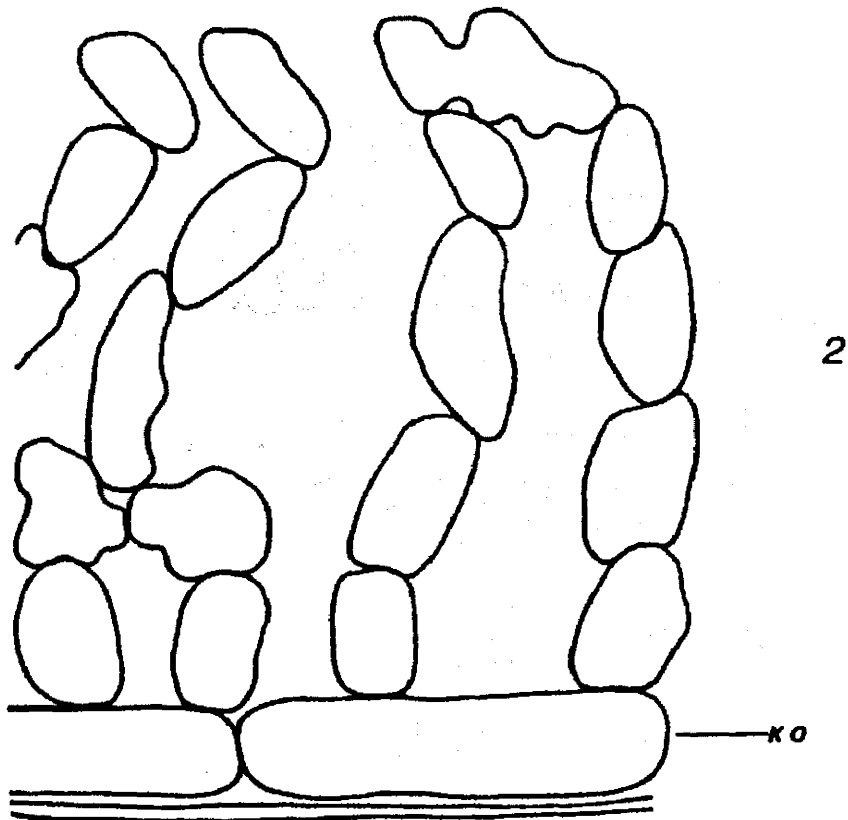
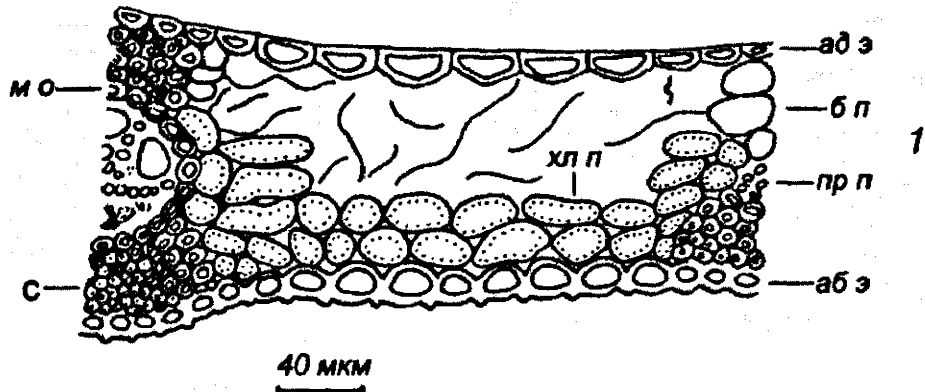


Рис. 80. Строение мезофилла листовых влагалищ *Poa angustifolia*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в середине листа;
 3 – продольный боковой у абаксиальной эпидермы.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

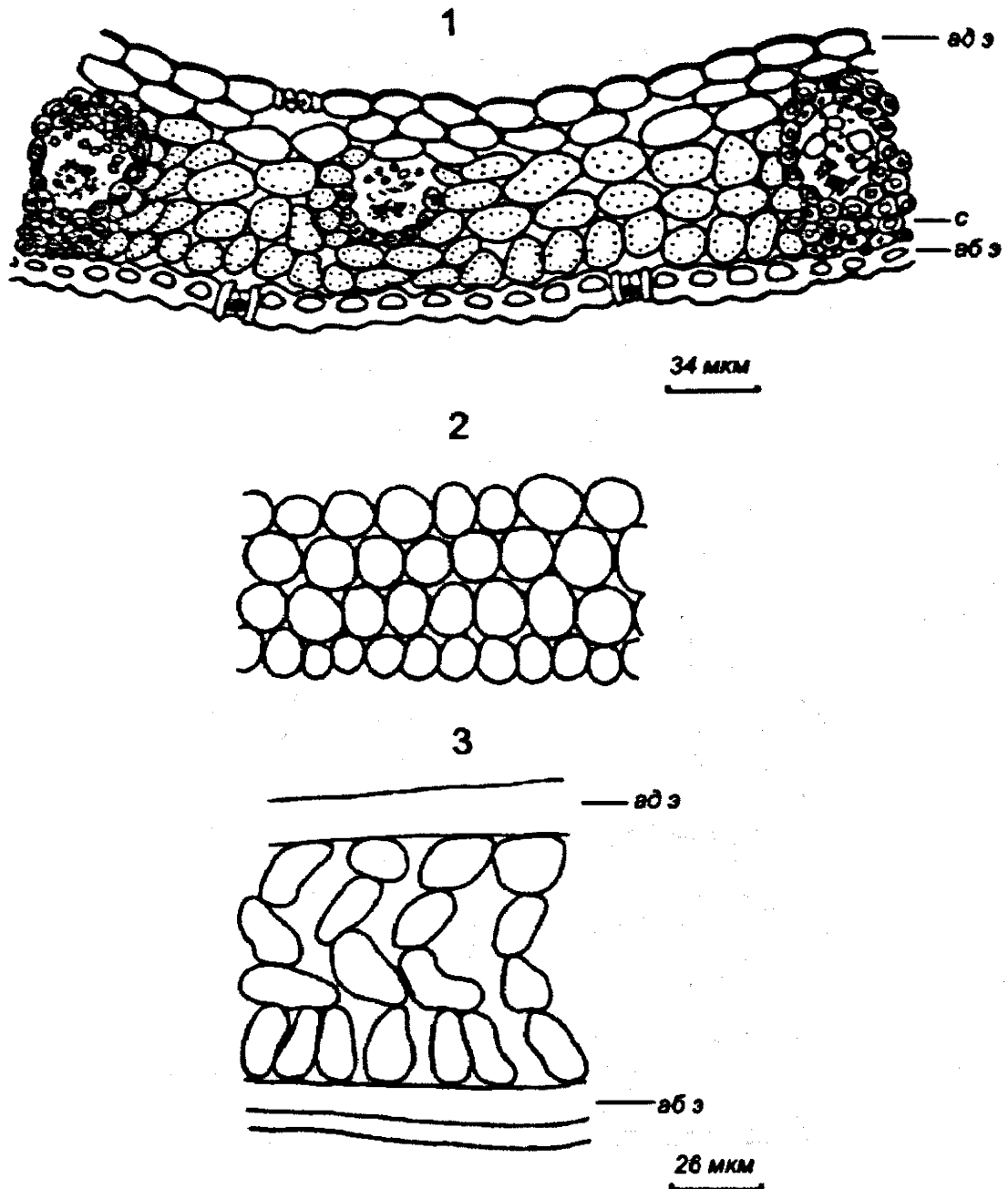


Рис. 81. Анатомическое строение хлоренхимы
 листовых влагалищ *Puccinellia tenuissima*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы;
 3 – продольный боковой между проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20.

ношение высоты и ширины, составляющее 0,7–1,6, в целом меньше по сравнению с таковым для листовых пластинок (табл. 54). Так, на поперечных сечениях влагалищ ксерофитов они часто выглядят как изодиаметрические, но в основном сохраняют палисадообразную форму на продольных боковых срезах, о чем, в частности, свидетельствуют размеры секций ячеистых клеток (табл. 55). У *Agropyron cristatum*, *Calamagrostis salina* и *Phragmites australis* имеется два ряда ячеистых клеток, при этом клетки первого ряда более мелкие и менее выра-

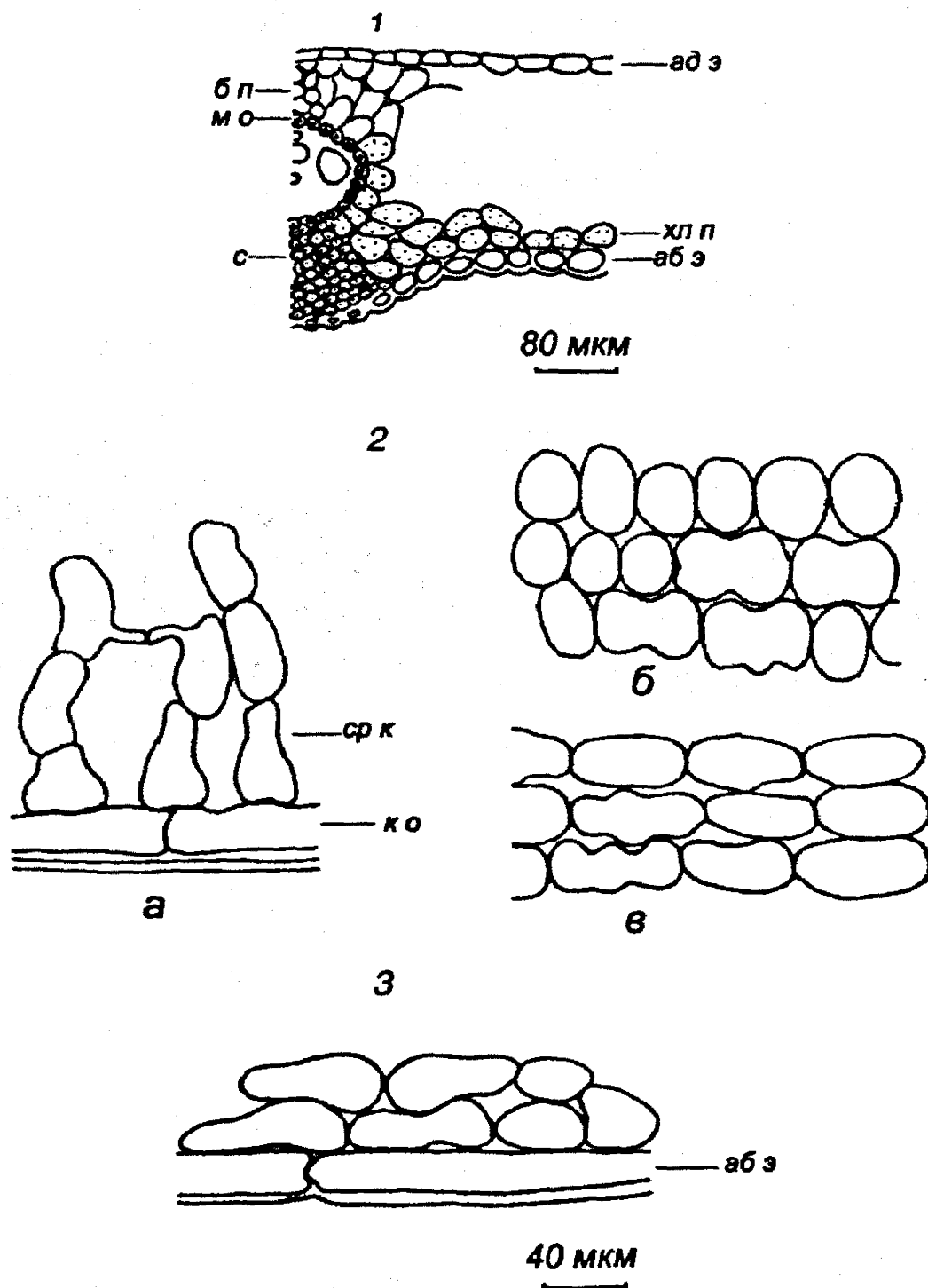


Рис. 82. Строение ассимиляционной паренхимы
 листовых влагалищ *Trisetum sibiricum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б, в – в разных местах у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный
 боковой у абаксиальной эпидермы.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

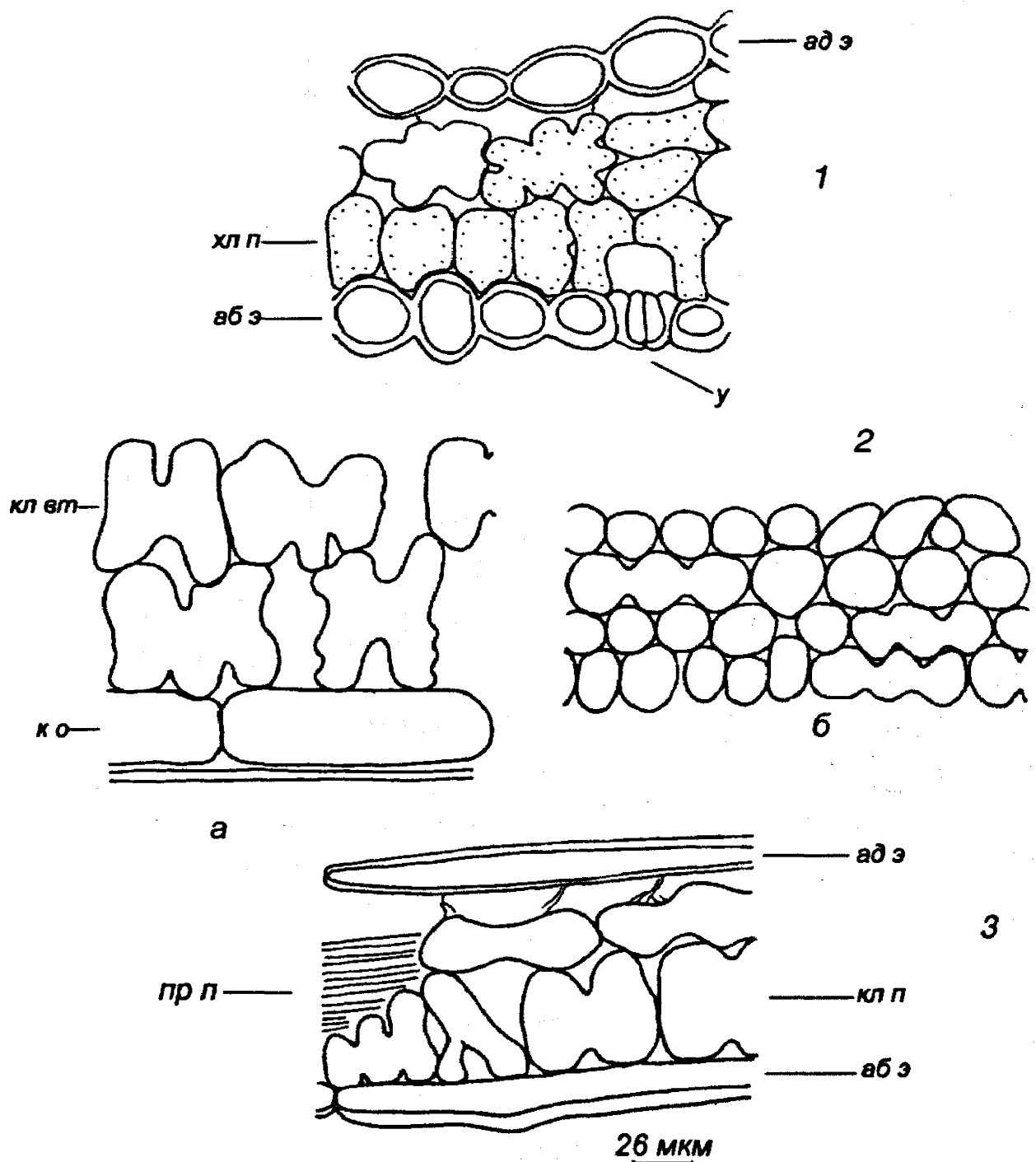


Рис. 83. Анатомическое строение ассимиляционной паренхимы листовых влагалищ *Avena sativa*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа, б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой у проводящего пучка.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 23, 73.

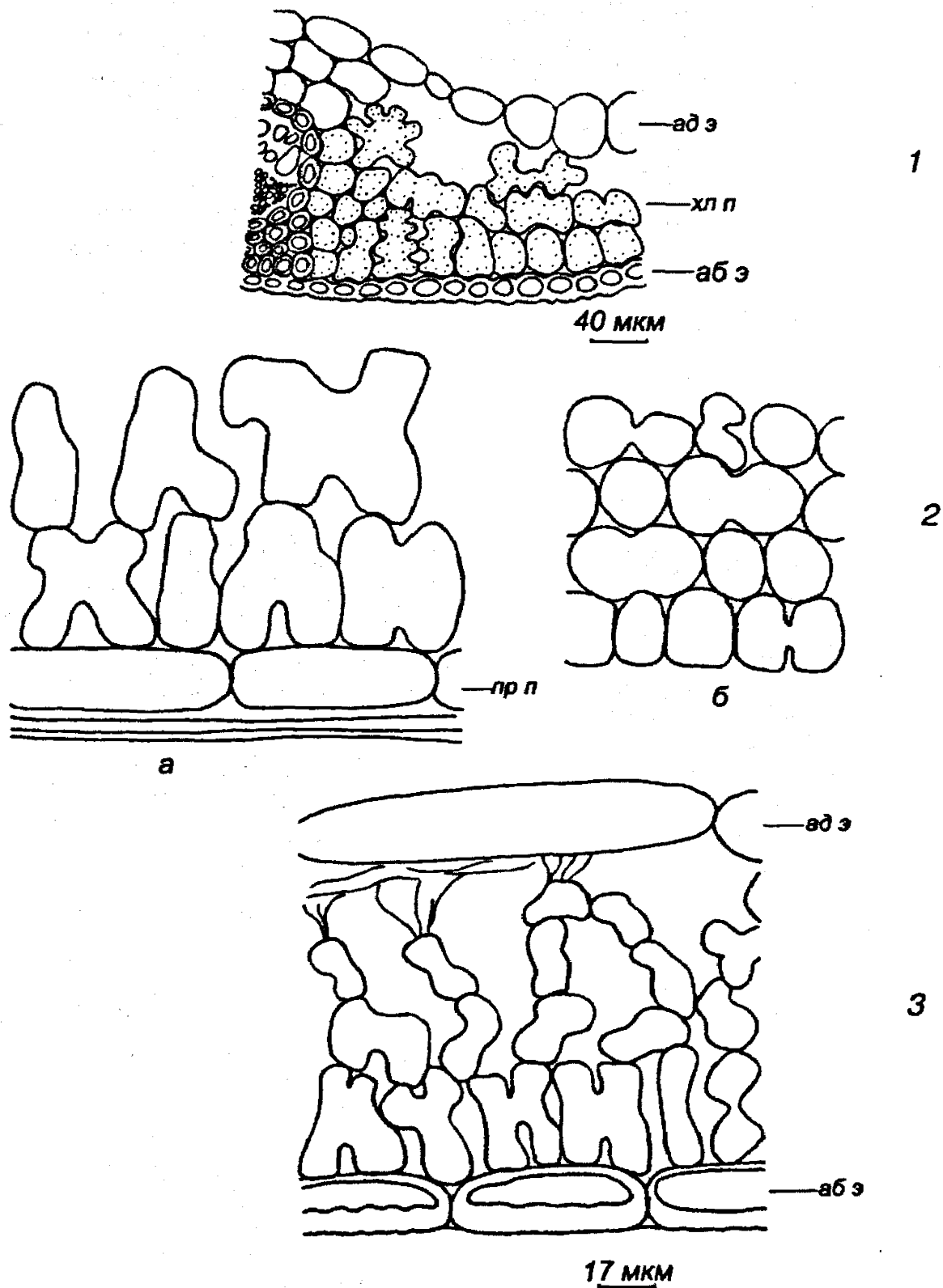


Рис. 84. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
 листовых влагалищ *Hordeum sativum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
 проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

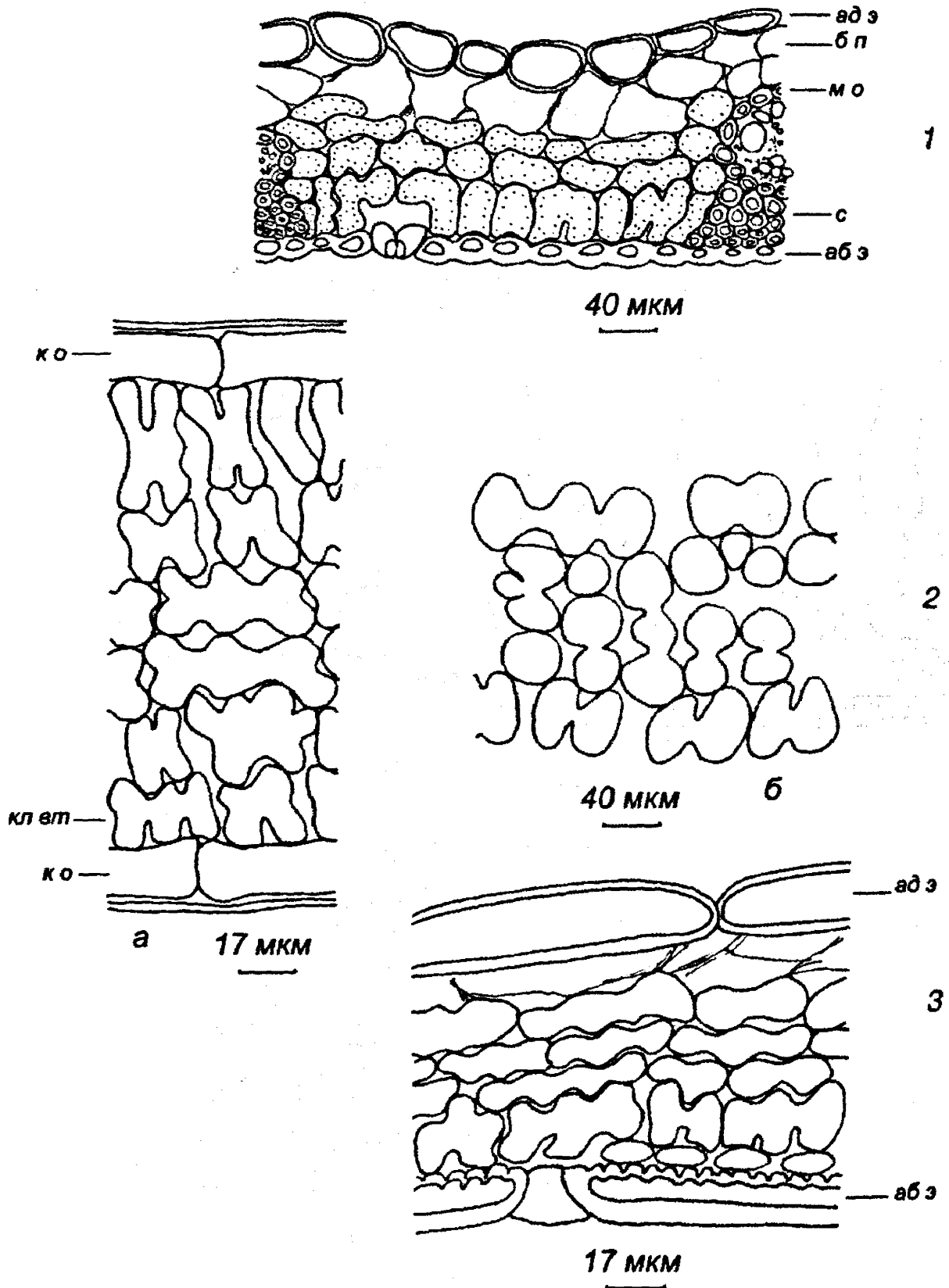


Рис. 85. Анатомическое строение мезофилла
 листовых влагалищ *Triticum aestivum*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
 проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 73.

Количественно-анатомическая характеристика листовых влагалищ
фестукоидных и арундиноидных злаков

Вид	Толщина, мкм		
	абаксиальной эпидермы	наруж. стенки абакс. эпидермы	листа в области проводящ. пучков
Фестукоидный тип листа			
Дикорастущие виды			
<i>Achnatherum splendens</i>	16,4±0,28	6,8±0,23	215,7±13,46
<i>Agropyron cristatum</i>	21,4±0,52	10,2±0,32	138,1±1,80
<i>Alopecurus aequalis</i>	16,2±0,35	4,0±0,20	126,4±3,12
<i>Brachypodium pinnatum</i>	14,9±0,42	6,3±0,18	160,3±6,80
<i>Bromopsis inermis</i>	26,6±1,54	6,7±0,34	279,3±9,81
<i>Calamagrostis salina</i>	22,4±0,65	13,0±0,35	251,1±11,51
<i>Dactylis glomerata</i>	21,2±0,43	6,9±0,23	292,5±10,87
<i>Festuca gigantea</i>	37,9±7,68	4,5±0,81	309,7±11,55
<i>F. pratensis</i>	17,9±0,45	6,2±0,23	170,1±6,13
<i>Melica nutans</i>	16,9±0,45	4,7±0,27	108,9±4,56
<i>Hordeum jubatum</i>	19,2±0,35	4,4±0,16	120,3±3,18
<i>Phleum phleoides</i>	16,7±0,37	6,6±0,25	312,2±3,44
<i>Poa angustifolia</i>	15,8±0,32	4,2±0,13	143,7±5,61
<i>Psathyrostachys juncea</i>	26,7±0,80	10,0±0,38	265,3±3,22
<i>Puccinellia tenuissima</i>	14,7±0,28	7,2±1,34	88,5±2,68
<i>Stipa permocca</i>	17,7±0,45	7,3±0,33	103,9±2,57
<i>Deschampsia striocarpa</i>	28,6±1,12	5,4±0,18	223,4±6,78
Культурные злаки			
<i>Avena sativa</i>	23,5±2,64	7,7±0,40	196,1±4,72
<i>Hordeum sativum</i>	20,9±0,58	6,6±2,10	166,3±5,70
<i>Secale cereale</i>	26,6±0,55	7,9±0,38	218,6±7,65
<i>Triticum aestivum</i>	21,2±0,40	8,9±0,32	205,5±9,80
Арундиноидный тип листа			
<i>Phragmites australis</i>	18,2±0,45	7,7±0,28	316,8±5,23

раженные. У *Agropyron cristatum* возможно чередование очень маленьких ячеистых клеток второй группы с более крупными ячеистообразными клетками первой группы, опирающимися на эпидерму расширенными основаниями.

У внешней стороны листовых влагалищ луговых мезофитов хлорофиллоносные клетки также в основном приближаются к палисадным, наличие рядов клеток первой и второй групп отмечено у *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis* и *Poa angustifolia*. Для культурных злаков характерно повышенное разнообразие форм и числа секций у ячеистых клеток первой группы. Наряду с волнистыми их очертаниями наблюдается более широкое по сравнению с листовыми пластин-

Размеры клеток мезофилла первого ряда у абаксальной эпидермы
в листовых влагалищах фестукоидных и арундиноидных злаков

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
<i>Фестукоидный тип листа</i>			
Дикорастущие виды			
<i>Achnatherum splendens</i>	19,0±0,60	18,0±0,70	15,4±0,37
<i>Agropyron cristatum</i>	20,4±1,07	17,3±0,60	12,2±0,72
<i>Alopecurus aequalis</i>	17,2±0,70	23,9±1,17	27,9±1,62
<i>Brachypodium pinnatum</i>	16,5±0,70	18,4±0,87	13,9±1,05
<i>Bromopsis inermis</i>	28,7±1,15	22,3±0,72	25,6±1,59
<i>Calamagrostis salina</i>	13,9±0,73	12,0±0,77	9,9±0,40
<i>Dactylis glomerata</i>	23,0±1,05	23,9±1,05	20,2±2,19
<i>Festuca gigantea</i>	32,7±1,60	31,1±2,19	61,7±3,40
<i>F. pratensis</i>	27,4±1,37	20,5±1,05	14,1±0,52
<i>Melica nutans</i>	17,7±0,47	21,9±0,84	28,9±1,50
<i>Hordeum jubatum</i>	22,7±1,03	21,7±1,08	12,5±1,37
<i>Phleum phleoides</i>	28,7±0,80	21,2±0,95	16,9±0,69
<i>Poa angustifolia</i>	23,2±0,78	22,9±1,47	28,7±2,59
<i>Psathyrostachys juncea</i>	33,6±1,97	24,5±0,65	20,4±0,34
<i>Puccinellia tenuissima</i>	15,5±0,52	15,9±0,84	13,1±0,23
<i>Stipa pennata</i>	20,0±0,87	18,5±0,90	12,7±1,20
<i>Trisetum sibiricum</i>	24,0±0,80	32,2±0,78	32,9±1,62
Культурные виды			
<i>Avena sativa</i>	33,9±1,35	25,7±0,78	24,2±1,12
<i>Hordeum sativum</i>	36,6±1,52	22,7±1,07	20,9±0,60
<i>Secale cereale</i>	47,6±3,67	31,7±1,30	21,1±1,89
<i>Triticum aestivum</i>	30,2±0,87	26,4±1,39	17,3±0,38
<i>Арундиноидный тип листа</i>			
<i>Phragmites australis</i>	18,0±0,72	13,2±0,42	9,4±0,33

Примечание: высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе.

ками развитие субъячеек за счет глубоких складок в продольном и поперечном направлениях, что увеличивает их поверхность (рис. 86). Кроме того, нередко ячейстые клетки могут быть развернуты своими звеньями на поперечных срезах, что также снижает упорядоченность их расположения в пространстве листа. Отметим, что подобные изменения чаще встречались у *Hordeum sativum* и *Triticum aestivum*.

У лесных и прибрежно-болотных злаков ассимиляционные клетки первого ряда обращены к наружной поверхности своими наибольшими проекциями,

Таблица 55

Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп мезофилла
листовых влагалищ фестукоидных и арундиноидных злаков, мкм

Вид	Размеры ячеек	
	Высота	Ширина
<i>Ячеистые клетки первой группы</i> (первый ряд у абаксиальной эпидермы, продольный боковой срез)		
<i>Фестукоидный тип листа</i> Дикорастущие виды		
<i>Agropyron cristatum</i>	22,7±1,70	10,0±0,70
<i>Calamagrostis salina</i>	11,4±0,55	8,0±0,35
<i>Dactylis glomerata</i>	24,3±1,25	14,8±1,14
<i>Psathyrostachys juncea</i>	31,2±1,18	17,5±0,63
<i>Stipa pennata</i>	18,9±0,65	12,9±0,30
Культурные виды		
<i>Avena sativa</i>	32,8±1,87	20,0±1,01
<i>Hordeum sativum</i>	26,1±2,29	13,8±0,75
<i>Secale cereale</i>	41,8±1,93	18,4±0,55
<i>Triticum aestivum</i>	24,6±1,62	13,4±0,73
<i>Арундиноидный тип листа</i>		
<i>Phragmites australis</i>	17,0±1,20	8,0±0,43
<i>Ячеистые клетки второй группы</i> (2-3-й слой от абаксиальной эпидермы, тангентальный срез)		
<i>Фестукоидный тип листа</i> Дикорастущие виды		
<i>Agropyron cristatum</i>	34,4±2,02	14,4±1,72
<i>Bromopsis inermis</i>	31,7±1,98	11,7±0,78
<i>Calamagrostis salina</i>	17,4±0,45	8,4±0,43
<i>Melica nutans</i>	30,6±1,42	17,2±0,80
<i>Hordeum jubatum</i>	34,1±1,75	12,3±0,62
<i>Poa angustifolia</i>	19,4±2,79	16,7±2,36
<i>Psathyrostachys juncea</i>	36,7±1,57	24,7±2,14
<i>Stipa pennata</i>	21,7±0,77	11,7±0,48
Культурные виды		
<i>Avena sativa</i>	57,8±4,13	24,0±1,91
<i>Secale cereale</i>	57,8±4,13	24,0±1,91
<i>Triticum aestivum</i>	51,6±2,86	15,9±0,77
<i>Арундиноидный тип листа</i>		
<i>Phragmites australis</i>	18,7±2,09	9,2±1,02

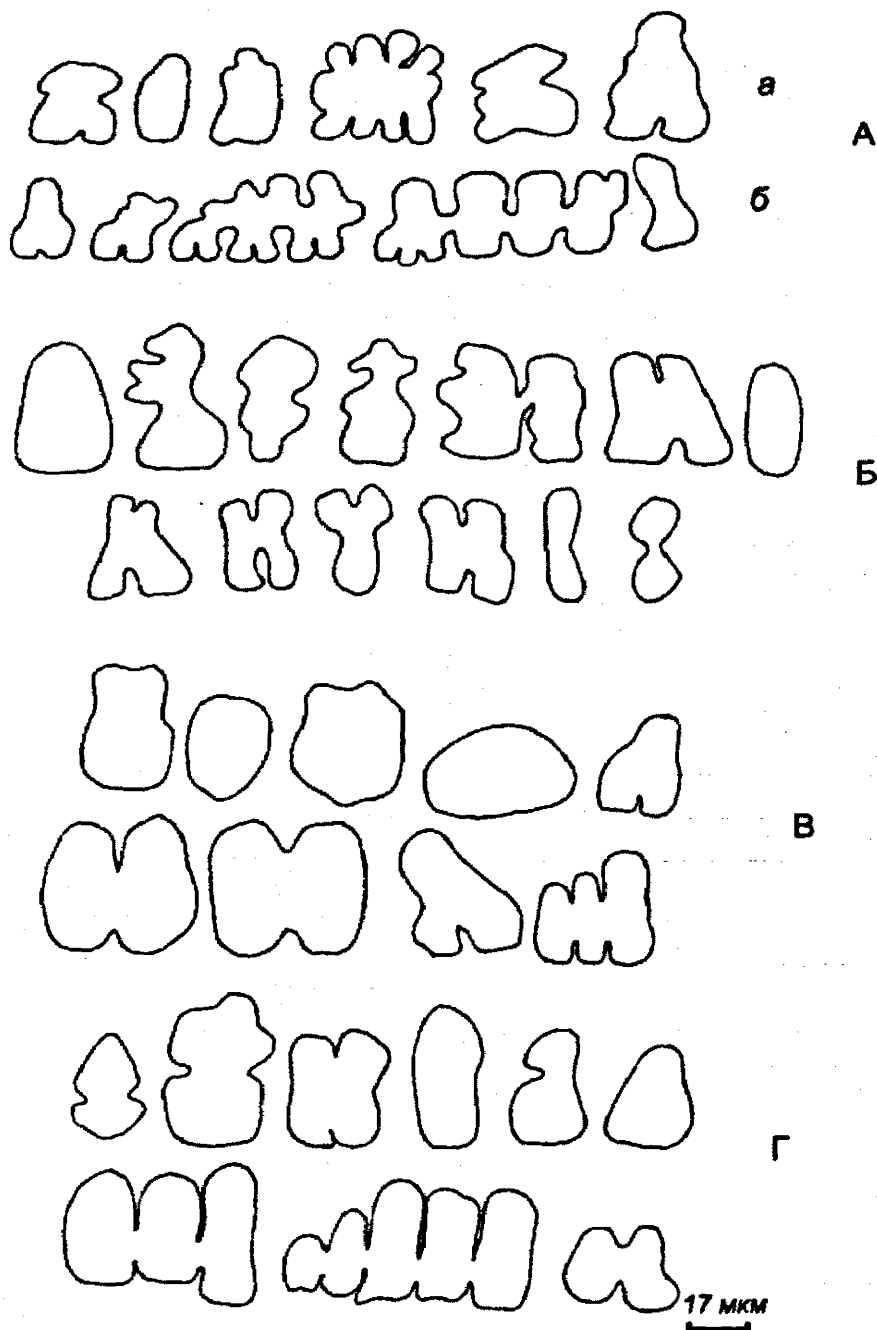


Рис. 86. Проекция клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых влагалищах культурных злаков
 Виды: А – *Triticum aestivum*; Б – *Hordeum sativum*; В – *Avena sativa*;
 Г – *Secale cereale*.

Срез: а – поперечный; б – продольный боковой.

при этом наблюдается чередование рядов овальных и иногда округлых сечений со слабоячеистыми и ячеистыми формами.

Глубокие слои хлорофиллоносной паренхимы листовых влагалищ состоят из срединных клеток, имеющих преимущественно вытянутые очертания (рис. 87), и клеток второй группы, характеризующихся многообразными контурами – от губчатых до хорошо выраженных ячеистых на тангентальных срезах.

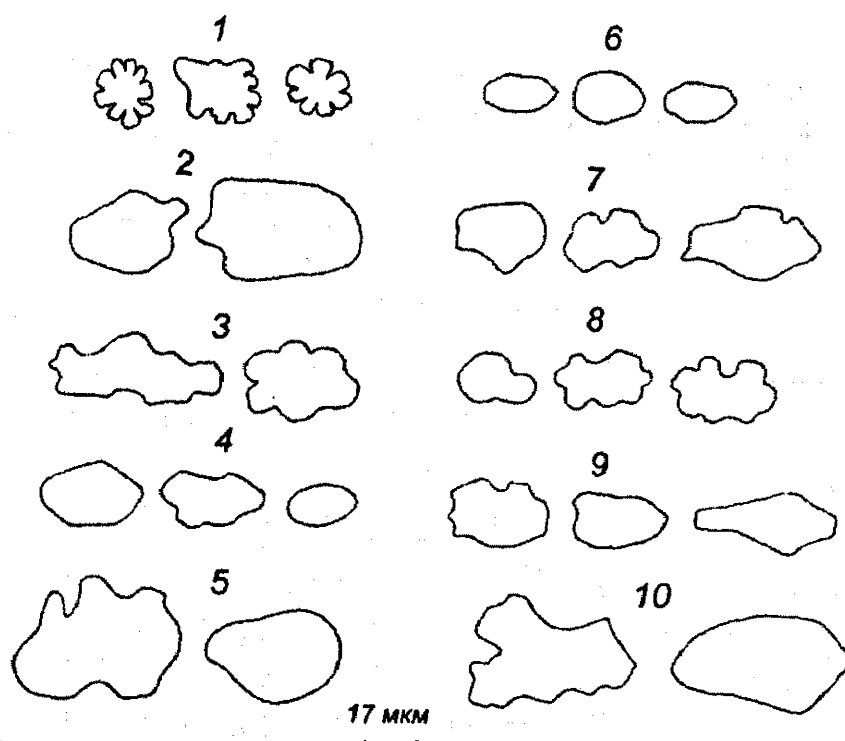


Рис. 87. Проекция срединных клеток на поперечных срезах влагалищной части листа у фестукоидных злаков
 Виды: 1 – *Calamagrostis salina*; 2 – *Dactylis glomerata*; 3 – *Alopecurus aequalis*; 4 – *Brachypodium pinnatum*; 5 – *Psathyrostachys juncea*; 6 – *Puccinellia tenuissima*; 7 – *Agropyron cristatum*; 8 – *Melica nutans*; 9 – *Stipa pennata*; 10 – *Festuca gigantea*.

По своим размерам срединные клетки и секции ячеистых клеток второй группы в основном крупнее таковых в листовых пластинках (табл. 56, см. табл. 55). У большинства злаков в глубине листа преобладают срединные клетки, у *Agropyron cristatum*, *Hordeum jubatum*, *Psathyrostachys juncea* и *Triticum aestivum* чаще встречаются ячеистые клетки второй группы, примерно в равной степени обе группы клеток развиты у *Bromopsis inermis*, *Festuca gigantea*, *Stipa pennata*, а также у *Avena sativa*, *Secale cereale* и *Hordeum sativum*.

Для листовых влагалищ C_3 -злаков характерно рыхлое расположение ассимиляционных клеток, особенно в более глубоких слоях. Вместе с тем крупные размеры клеток нередко сочетаются с достаточно плотной их упаковкой, что отмечается у *Achnatherum splendens*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis salina*, *Puccinellia tenuissima* и *Phragmites australis*.

Содержание хлоропластов в 1 см^2 верхней трети влагалищ, расположенных в средней части генеративных побегов C_3 -злаков, в 1,2–8,1 раза ниже по сравнению с их листовыми пластинками (табл. 57). Так, наибольшая концентрация зеленых пластид характерна для ксерофитов – 9,5–19,3 млн/ см^2 , что со-

Размеры срединных клеток мезофилла в листовых влагалищах
фестукоидных и арундиноидных злаков, мкм

Вид	Размеры		
	Длина	Ширина	Толщина
<i>Фестукоидный тип листа</i>			
Дикорастущие виды			
<i>Achnatherum splendens</i>	29,6±1,27	19,6±0,57	16,0±0,68
<i>Agropyron cristatum</i>	33,4±3,06	20,5±1,34	15,7±1,25
<i>Alopecurus aequalis</i>	42,8±2,09	23,9±1,15	20,4±1,32
<i>Brachypodium pinnatum</i>	29,6±1,79	16,9±0,88	14,7±0,83
<i>Bromopsis inermis</i>	33,6±2,56	34,4±1,97	18,9±1,12
<i>Calamagrostis salina</i>	35,6±2,47	26,7±1,55	17,4±1,52
<i>Dactylis glomerata</i>	45,9±3,19	27,4±1,69	20,4±0,53
<i>Festuca gigantea</i>	53,4±4,70	36,2±2,07	25,0±2,90
<i>F. pratensis</i>	43,1±2,34	23,6±2,17	17,4±0,52
<i>Melica nutans</i>	27,7±1,57	19,4±1,25	19,4±1,35
<i>Hordeum jubatum</i>	31,4±1,87	20,4±1,00	15,9±1,17
<i>Phleum phleoides</i>	43,3±2,59	26,4±0,72	22,4±0,77
<i>Poa angustifolia</i>	39,6±2,79	22,5±1,04	26,4±1,54
<i>Psathyrostachys juncea</i>	48,8±2,90	32,2±1,72	20,5±0,78
<i>Puccinellia tenuissima</i>	23,4±1,18	15,4±0,77	16,0±1,08
<i>Stipa pennata</i>	25,4±1,72	18,4±0,60	13,5±0,57
<i>Trisetum sibiricum</i>	54,4±0,93	30,2±1,77	27,7±1,30
Культурные виды			
<i>Avena sativa</i>	53,6±2,79	30,1±1,95	23,7±1,00
<i>Hordeum sativum</i>	49,4±2,87	31,4±2,10	18,2±0,55
<i>Secale cereale</i>	57,9±3,08	44,9±2,91	28,4±2,31
<i>Triticum aestivum</i>	39,1±0,62	22,4±0,85	18,9±1,49
<i>Арундиноидный тип листа</i>			
<i>Phragmites australis</i>	28,7±1,72	25,0±1,23	13,5±0,65

Примечание: длина и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на тангентальном срезе.

ставляет 12–37% от данных для пластинок. Наименьшие значения наблюдались у растений затененных и увлажненных мест – 3,0–4,7% от насыщенности хлоропластами пластинок соответствующих видов. В более широких пределах – от 5,3 до 15,7 млн/см² – колеблется наполненность пластидами влагалищ мезофитов, достигая у *Phleum phleoides*, *Hordeum sativum*, *Secale cereale* и *Triticum aestivum* до 60–90% от их плотности в листовых пластинках.

На клетки паренхимной обкладки влагалищ С₃-злаков приходится 0,5–1,2 млн/см² хлоропластов.

**Количественные показатели структуры пластидного аппарата
мезофилла листовых влагалищ злаков**

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² листа, млн
Фестукоидный тип листа		
Дикорастущие виды		
<i>Achnatherum splendens</i>	13,0±0,29	12,40
<i>Agropyron cristatum</i>	14,5±0,66	13,60
<i>Alopecurus aequalis</i>	17,0±0,69	3,67
<i>Brachypodium pinnatum</i>	10,4±0,42	7,66
<i>Bromopsis inermis</i>	13,2±0,91	5,26
<i>Calamagrostis salina</i>	8,0±0,37	19,31
<i>Dactylis glomerata</i>	15,1±0,53	7,32
<i>Festuca gigantea</i>	20,6±1,39	3,19
<i>F. pratensis</i>	21,9±0,92	10,73
<i>Melica nutans</i>	14,9±0,54	4,67
<i>Hordeum jubatum</i>	19,0±0,63	11,26
<i>Phleum phleoides</i>	22,5±0,64	12,20
<i>Poa angustifolia</i>	21,4±1,30	7,28
<i>Psathyrostachys juncea</i>	19,4±1,06	13,66
<i>Puccinellia tenuissima</i>	13,1±0,43	15,72
<i>Stipa pennata</i>	10,4±0,48	9,52
<i>Trisetum sibiricum</i>	19,4±0,89	3,01
Культурные виды		
<i>Avena sativa</i>	20,8±1,40	5,30
<i>Hordeum sativum</i>	18,4±0,69	15,74
<i>Secale cereale</i>	25,8±1,88	8,09
<i>Triticum aestivum</i>	22,3±0,78	12,26
Арундиноидный тип листа		
<i>Phragmites australis</i>	14,8±1,01	18,42
Паникоидный тип листа		
<i>Pennisetum americanum</i>	11,8±0,93	7,08
<i>Sorghum sudanense</i>	11,0±0,79	6,14
Хлоридоидный тип листа		
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	5,4±0,29	6,05

Во влагалищной части листьев рассмотренных C₄-злаков также более развита хлорофиллоносная паренхима, примыкающая к внешней стороне, которая представлена клетками коронарной и «венцовой» обкладок, а также клетками межпучковой зоны. Анатомическое строение листовых влагалищ показано на примере *Cleistogenes squarrosa* (рис. 88).

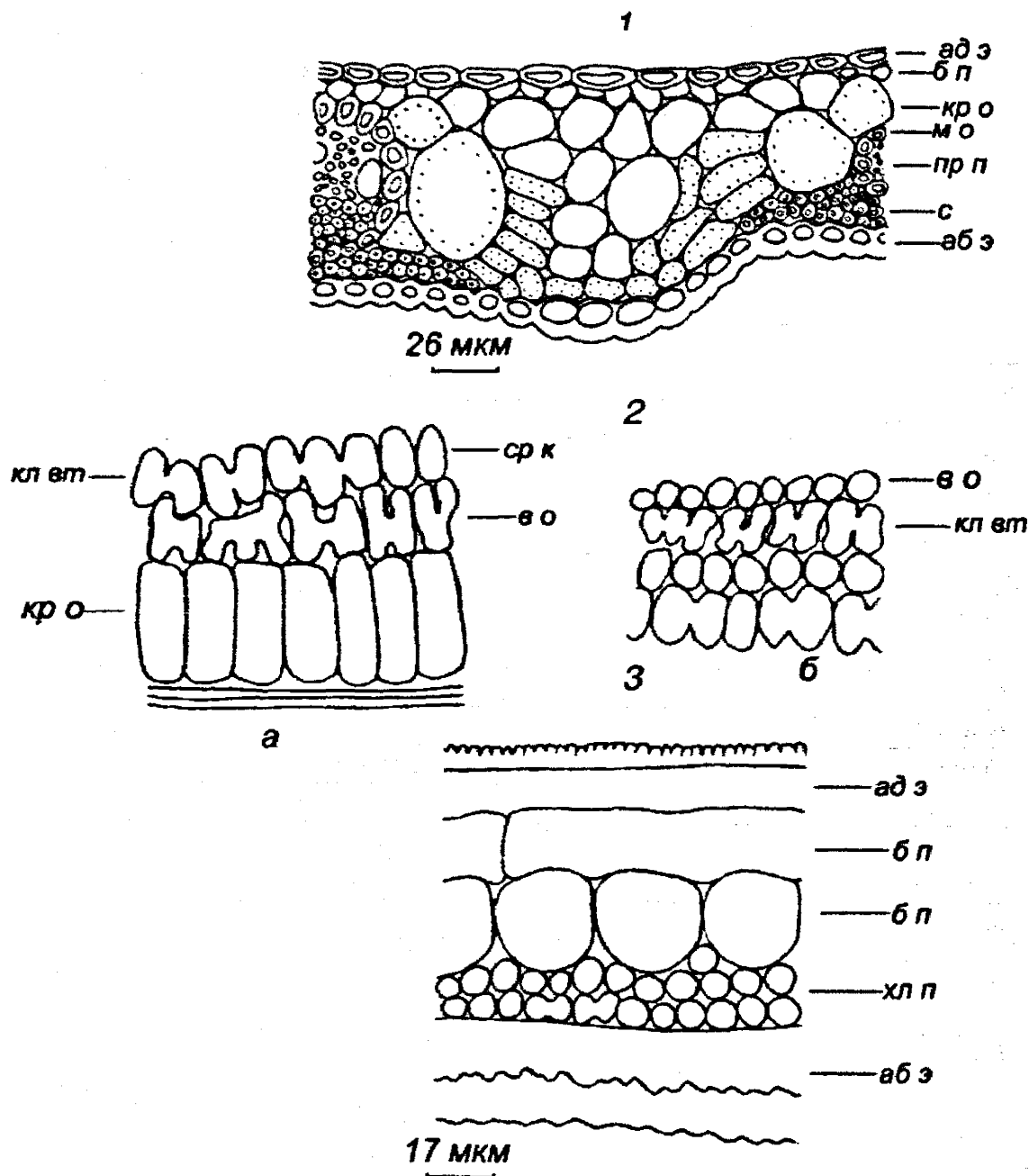


Рис. 88. Анатомическое строение хлоренхимы
 листовых влагалищ *Cleistogenes squarrosa*
 Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в середине листа,
 б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между
 проводящими пучками.
 Остальные обозначения те же, что на рис. 20, 66, 73.

Кранц-клетки у изученных видов сильно различаются по ширине, их длина составляет 20–45 мкм. По сравнению с листовыми пластинками абаксиальная эпидерма отличается более волнистыми и толстыми стенками, утолщение которых составляет 39–45% по отношению к высоте эпидермальных клеток (табл. 58). Устьица расположены на обеих сторонах преимущественно вровень с эпидермой, их число на наружной поверхности колеблется от 80 до 200. Скле-

**Количественно-анатомическая характеристика
листовых влагалищ С₄-злаков**

Вид	Толщина, мкм		
	абаксиальной эпидермы	наружн. стенки абаксиальной эпидермы	листа в области проводящих пучков
<i>Паникоидный тип листа</i>			
<i>Pennisetum americanum</i>	26,1±1,50	8,4±0,53	274,0±11,81
<i>Sorghum sudanense</i>	22,5±0,63	7,8±0,28	289,3±18,35
<i>Хлоридоидный тип листа</i>			
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	13,5±0,27	6,1±0,18	127,3±3,77

ренхима более развита в листовых влагалищах *Cleistogenes squarrosa*, в которых она протягивается мощными тяжами под проводящими пучками, образуя на некотором протяжении подстилающий слой под эпидермой. Менее всего механической ткани у *Sorghum sudanense*.

У всех С₄-злаков «венцовая» обкладка состоит из клеток простой и сложной ячеистой формы, число секций в которых в основном 2–4 у *Sorghum sudanense* и *Pennisetum americanum* и до 9 и более у *Cleistogenes squarrosa*. По сравнению с листовыми пластинками они в 1,1–1,5 раза шире, поэтому отношение их высоты к ширине уменьшено и составляет 1,3–1,6 (табл. 59).

Таблица 59

**Размеры секций ячеистых клеток «венцовой обкладки»
в листовых пластинках С₄-злаков, мкм**

Вид	Расположение клеток					
	у абаксиальной эпидермы			в центре листа		
	Высота	Ширина	Толщина	Длина	Ширина	Толщина
<i>Паникоидный тип листа</i>						
<i>Pennisetum americanum</i>	17,9±0,95	13,0±1,00	11,4±0,52	28,9±1,56	20,4±1,34	13,2±0,99
<i>Sorghum sudanense</i>	17,4±0,67	13,1±0,62	11,7±0,65	25,8±2,02	18,9±1,27	11,5±0,37
<i>Хлоридоидный тип листа</i>						
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	14,0±1,00	10,0±0,75	7,4±0,18	21,0±1,49	13,2±0,89	8,4±0,45

Примечание: высота, длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на тангентальных срезах.

Между «венцовыми» обкладками двух соседних проводящих пучков в глубине влагалища располагаются 2–4 клетки, у абаксиальной эпидермы их до 5–6, что чуть больше, чем в листовых пластинках. Во внутреннем пространстве межпучковой области много крупных клеток, они бесцветны или содержат незначительное число зеленых пластид.

Клетки «межвенцовой» зоны у *Pennisetum americanum* удлинненной или овальной формы, с хлоропластами или без них, по особенностям проекций их можно рассматривать как срединные, большинство из которых выполняет функцию водозапасающей паренхимы. У *Sorghum sudanense* выделяются срединные и у абаксиальной эпидермы крупные, часто слабоячеистые и ячеистогубчатые клетки первой группы (табл. 60). На продольных срезах также просматриваются отдельные ряды клеток, имеющие контуры прямоугольников с закругленными краями или со слабой волнистостью стенок, которые можно охарактеризовать как клетки второй группы. У *Cleistogenes squarrosa* межпучковое пространство заполнено более или менее выраженными, очень разными по размерам, но достаточно плотно сомкнутыми ячеистыми клетками второй группы. Срединных клеток мало. У нижней эпидермы наряду с клетками второй группы различаются немногочисленные ряды мелких ячеистых клеток первой группы.

Таблица 60

Размеры секций ячеистых клеток в «межвенцовом» пространстве мезофилла листовых пластинок C_4 -злаков

Вид	Размеры ячеек, мкм	
	Длина	Ширина
<i>2-3-й слой от абаксиальной эпидермы</i>		
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (П срез)	23,4±1,97	13,9±1,09
<i>Первый ряд у абаксиальной эпидермы</i>		
<i>Sorghum sudanense</i> (первая группа, ПБ срез)	36,2±2,41	11,7±0,94
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (первая группа, ПБ срез)	11,8±0,63	8,4±0,28
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (вторая группа, П срез)	17,5±1,64	10,0±0,55

Примечание: срез: П – парадермальный; ПБ – продольный боковой.

На поперечных срезах влагалищ C_4 -злаков срединные клетки имеют простые вытянутые или округлые очертания, они сильно различаются по размерам, но в целом значительно крупнее таковых в листовых пластинках, особенно у *Pennisetum americanum* и *Sorghum sudanense* (табл. 61).

Листовые влагалища у C_4 -видов в 2,4–3,4 раза менее густо заполнены зелёными пластидами по сравнению с пластинками листьев. При этом основная

Размеры срединных клеток в «межвенцовом» пространстве мезофилла листовых пластинок С₄-злаков (2–3 слой от абаксиальной эпидермы)

Вид	Размеры, мкм		
	Длина	Ширина	Толщина
<i>Паникоидный тип листа</i>			
<i>Pennisetum americanum</i>	83,8±4,75	74,8±1,80	38,6±1,94
<i>Sorghum sudanense</i>	51,3±3,44	37,1±3,39	38,2±2,26
<i>Хлоридоидный тип листа</i>			
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	23,2±2,14	15,5±0,92	12,9±0,43

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

часть хлоропластов сосредоточена в мезофилле – 6,0–7,1 млн/см², в коронарной обкладке их 0,4–1,3 млн/см² (см. табл. 57).

Таким образом, во влагищной части листьев злаков сохраняются общие принципы пространственной организации хлорофиллоносной паренхимы. Вместе с тем увеличение извилистости антиклинальных стенок и утолщения наружных оболочек абаксиальной эпидермы, а также укрупнение клеток мезофилла, нередко снижение упорядоченности их расположения и более развитая сеть межклетников свидетельствуют о сочетании усиления ксероморфных признаков в покровной ткани и мезоморфных – в строении хлоренхимы. Отметим, что у паникоидных видов за счет возрастания доли простых клеточных форм наблюдается упрощение строения межпучковой зоны, часть клеток которых можно рассматривать как шарнирные, выполняющие роль водозапасающей паренхимы. У *Cleistogenes squarrosa* как бесцветные, так и хлорофиллоносные клетки в основном сохраняют более сложные ячеистые конфигурации.

Уменьшение слойности ассимиляционной ткани приводит к снижению плотности хлоропластов в открытых частях влагищ по сравнению с листовыми пластинками злаков.

Заключение

Изучение клеточной организации ассимиляционных тканей выявило сложное строение мезофилла листовых пластинок у видов сем. *Poaceae*. У большинства изученных злаков в хлоренхиме имеются клетки сложной формы, преимущественно это более или менее выраженные ячеистые клетки, вместе с тем у многих видов они единичны или вовсе отсутствуют. Интенсивное формирование лопастных и дольчатых клеток характерно для листьев бамбуков, а также для отдельных представителей фестукоидных и арундиноидных злаков.

В мезофилле листьев злаков можно выделить три группы клеток, ориентированных своими наибольшими поверхностями в пространстве листа во взаимно перпендикулярных направлениях и создающих основу структуры ассимиляционной ткани. Особенно четко это проявляется в листьях растений со сложно организованным мезофиллом.

Первая группа представлена простыми, напоминающими палисадные, и сложными ячеистыми клетками, расположенными своими секциями вдоль листа и перпендикулярно к абаксиальной эпидерме. Вторая группа клеток состоит из более разнообразных по форме простых и ячеистых клеток, расположенных своими ячейками также вдоль листовой пластинки, но ориентированными параллельно нижней поверхности листа. Третья группа клеток, названная нами срединными, отличается в основном крупными размерами и весьма разнообразными очертаниями на поперечных срезах — от округлых, овальных или губчатых конфигураций до хорошо выраженных сложных лопастных и дольчатых форм.

Экологические особенности злаков во многом обусловлены преобладанием клеток той или иной группы, их характерными формами, размерами и плотностью упаковки в листьях. При этом, по аналогии с двудольными растениями роль палисадной паренхимы могут выполнять клетки первой группы. Совокупность клеток второй группы можно рассматривать как приближение к губчатой ткани. Срединные клетки в ряде случаев могут усиливать столбчатую паренхиму или же совместно с клетками второй группы формировать губчатую ткань.

Среди фестукоидных злаков наиболее равномерное развитие всех групп ассимиляционных клеток наблюдается у луговых мезофитов, для листьев которых характерно достаточно рыхлое сложение мезофилла, тип которого приближается к изолатерально-палисадному в области проводящих пучков и венотродорсальному в зоне моторных клеток (табл. 62).

Мезофилл листовых пластинок злаков увлажненных местообитаний состоит из клеток простых и сложных форм, которые своей наибольшей поверхностью ориентированы преимущественно к эпидермам, что во многом опреде-

Основные типы мезофилла и плотность хлоропластов
в листьях фестукоидных злаков

Экологическая группа	Преобладающий тип строения мезофилла	Число хлоропластов в 1 см ² мезофилла листа, млн
Гигрофиты	Рыхлый, близкий к изолатерально-губчатому	$\frac{11,27}{9,72 - 12,82}$
Гигро-мезофиты	Рыхлый, изолатер.-губчатый или сочетание изолатерально-палисадного в обл. проводящих пучков и венродорсального в зоне моторных клеток	$\frac{15,75}{9,38 - 24,86}$
Мезофиты	Рыхлый, сочетание изолатерально-палисадного в обл. проводящих пучков и венродорсального в зоне моторных клеток	$\frac{19,44}{12,47 - 25,76}$
Ксеро-мезофиты	Умеренно-рыхлый, сочетание изолатерально-палисадного в обл. проводящих пучков и венродорсального в зоне моторных клеток	$\frac{27,31}{19,72 - 28,70}$
Ксерофиты	Плотный, близкий к изолатерально-палисадному	$\frac{50,85}{18,40 - 86,18}$

Примечание: в числителе – среднее значение, в знаменателе – размах значений.

ляет экологические возможности их произрастания. В листьях более светолюбивых растений наблюдается в той или иной степени развитие клеток, расположенных перпендикулярно эпидерме, плотность зелёных пластид в листе при этом возрастает.

Устойчивость мезофилла листьев ксерофитов к гелио- и ксеротермическим условиям среды во многом обусловлена мелкими и плотно упакованными ассимиляционными клетками, расположенными перпендикулярно эпидермам. В этом случае усиление ребристости листа способствует увеличению слойности хлоренхимы и повышению плотности хлоропластов в листьях.

Считается, что злаки с коронарным синдромом эволюционно более молодые, вероятнее всего, они произошли от фестукоидных злаков (Цвелев, 1974). Это в целом отражается и в структурной основе мезофилла их листьев, которая представляет сочетание основных черт строения C_3 -видов в межпучковой зоне и резко выраженной радиальности одного слоя ассимиляционных клеток вокруг клеток-обкладок.

У мезофитов с паникоидным типом листьев в основном умеренно рыхлый мезофилл, в котором сочетается ячеисто-венцовое строение в области проводящих пучков и изолатерально-губчатое с небольшим участием ячеистых клеток второй группы в межпучковой зоне. Насыщенность мезофилла хлоропластами находится в пределах от 14 до 29 млн/см², что близко к показателям для

фестукоидных злаков-мезофитов. По заполненности хлоропластами мезофилла мелкие и тонкие листья хлоридоидного типа *Cleistogenes squarrosa* приближаются к листьям степных мелкодерновинных фестукоидных злаков. У паникоидных злаков, как эволюционно более молодых по сравнению с хлоридоидным видом (Цвелев, 1982), за счет интенсивного развития шарнирной ткани несколько упрощается структура ассимиляционной паренхимы в межвенцовой области.

У злаков со сложноорганизованным мезофиллом с усилением аридности местообитаний отмечается тенденция к упрощению формы срединных клеток на поперечных срезах и увеличению встречаемости ячеистых клеток второй группы. У растений увлажненных мест срединные клетки более разнообразны по форме, но особенно чётко это проявляется у видов, сочетающих черты гигро-, ксеро- и галоморфизма. Так, у фестукоидного вида *Calamagrostis salina* и арундиноидного злака *Phragmites australis* клетки второй группы очень редки, но огромно разнообразие срединных клеток лопастных и дольчатых очертаний, которые на тангентальных срезах выглядят как палисадные. Подобные клетки можно рассматривать как плоские срединные. В мезофилле листьев бамбуков наряду с этими клетками нами выделены ещё и утолщенные срединные, которые отличаются сложными лопастными контурами в поперечнике и ячеистыми формами на парадермальных срезах.

У фестукоидных злаков срединные и ячеистые клетки второй группы также можно характеризовать как плоские и утолщенные срединные. Но ввиду наибольших проекций и характерных форм, проявляющихся на тангентальных срезах, для удобства их можно рассматривать как отдельную группу клеток. Схема строения плоских и утолщенных срединных клеток представлена на рисунке 89.

Несколько обособленно выглядят клетки первой группы, но и они могут быть представлены как плоские (простые) и утолщенные (ячеистые) срединные клетки, расположенные над и под проводящими пучками.

Таким образом, для злаков характерно большое разнообразие форм ассимиляционных клеток, но при этом по расположению в листе они объединяются в три группы (срединные, клетки первой и второй групп), а при большем обобщении можно рассматривать лишь одну группу клеток, но различающихся по наибольшим проекциям в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Отметим, что по конфигурациям и пространственному расположению ассимиляционные клетки листьев хвойных растений во многом напоминают таковые у злаков, что свидетельствует об общих основных принципах структурной организации их хлорофиллоносной паренхимы (Зверева, Урман, 2009, 2010).

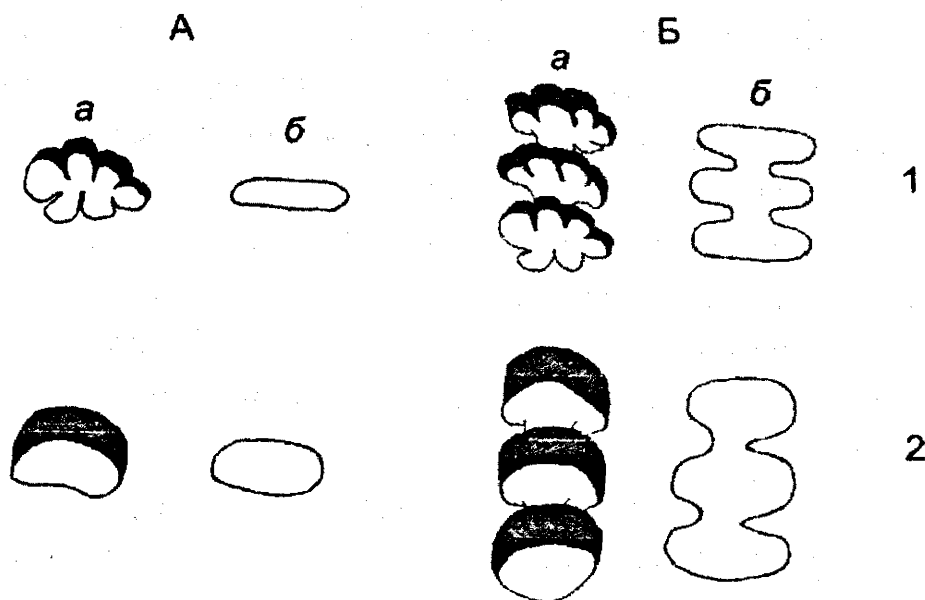


Рис. 89. Схема строения плоских (А) и утолщенных (Б) срединных клеток со сложными (1) и простыми (2) формами на поперечных срезах а – общая схема строения, б – проекции на тангентальных срезах.

Наряду с признаками общности клеточного строения мезофилла листьев злаков проявляются отличия, связанные как с филогенетическим своеобразием видов, так и со структурными адаптациями к условиям произрастания. Так, у всех рассмотренных нами дикорастущих и культурных видов триб *Aveneae* и особенно *Triticeae* в мезофилле листовых пластинок имеются многочисленные, хорошо развитые, часто весьма разнообразные, ячеистые клетки. Широкое присутствие сложных, прежде всего, ячеистых клеток наблюдается также у видов рода *Calamagrostis*, у *Agrostis* часты слабоячеистые формы, незначительное развитие таких клеток отмечается у исследованных представителей *Alopecurus*. Листья видов родов *Poa* и *Puccinellia*, напротив, в подавляющем большинстве состоят из простых ассимиляционных клеток.

Сравнительно-анатомическое изучение структуры мезофилла листовых пластинок у 4 видов злаков рода *Festuca* (*F. gigantea*, *F. pratensis*, *F. pseudovina* и *F. valesiaca*), произрастающих в различных природно-климатических условиях Сибири, показало, что резкое уменьшение листьев типчаков сопровождается сокращением размеров и возрастанием плотности клеток мезофилла. Вместе с тем, для листовых пластинок мезофитных и ксерофитных овсяниц характерны общие черты пространственной организации ассимиляционной ткани, при которой значительная часть клеток своей наибольшей поверхностью обращена к внешней стороне листа (Зверева, 2010).

В листьях двудольных растений различают палисадный и губчатый мезофилл, лишь у некоторых видов отмечают развитие субэпидермального слоя хлоренхимы из лопастных клеток, называемых дланевидными (Крашенинников, 1937; Лотова, 2001 и др.). В этом случае изменение соотношений в развитии столбчатой и губчатой тканей представляет собой структурный вариант адаптации фотосинтеза к затенению (Иванова, Пьянков, 2002 *а, б*). Экологические возможности произрастания злаков во многом связаны с особенностями расположения хлоренхимных клеток у эпидермы, особенно у абаксиальной. Так, у растений увлажненных местообитаний ассимиляционные клетки преимущественно вытянуты вдоль листа. У многих мезофитов, ксеромезофитов и ксерофитов они ориентированы перпендикулярно к эпидерме и напоминают палисадные. Клетки мезофилла могут располагаться наклонно к поверхности листа, несколько налагаясь друг на друга. Возможно чередование рядов клеток первой и второй групп. При этом большое значение имеют размеры и степень сомкнутости клеток. Отметим, что особенности расположения простых и сложных хлоренхимных клеток, в первую очередь, у эпидермы, позволили выделить и описать типы мезофилла листовых пластинок злаков.

В пространственной организации хлорофиллоносной паренхимы влажной части листьев злаков сохраняются общие принципы строения, характерные для листовых пластинок при некотором усилении черт мезоморфности.

Таким образом, изучение структурной организации мезофилла злаков свидетельствует об упорядоченности расположения ассимиляционных клеток в их листьях, отличной от таковой в листьях двудольных растений.

Список литературы

- Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. – Л., 1931. – 428 с.
- Алешин Е.П., Власов В.Г. Анатомия риса: методические указания. – Краснодар: Советская Кубань, 1982. – 112 с.
- Абдрашитова М.М., Мурзамадиева М.А. Сравнительная анатомическая характеристика листьев некоторых злаков // Труды Казахск. с.-х. ин-та. – 1962. – Т. 9. – С. 164–172.
- Бадмаева Н.К., Буинова М.Г. Морфолого-анатомическая структура *Leu-
tus racemosus* (Lam.) Tzvelev subsp. *crassinervius* (Kar. et Kir.) Tzvelev в онтоге-
незе // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века:
материалы Всероссийской конференции. Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбрио-
логия и репродуктивная биология. – Петрозаводск, 2008. – С. 5–6.
- Бенц В.А., Кашеваров Н.И., Демарчук Г.А. Полевое кормопроизводство в
Сибири. – Новосибирск: СибНИИ кормов, 2001. – 240 с.
- Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетиче-
ского аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивно-
стью: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 1989. – 26 с.
- Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. К методике оценки мезоструктуры листа
видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофил-
лоносных клеток // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – №4. – С. 535–541.
- Берхин Ю.И. Анатомия вегетативных органов двух тетраплоидных видов
пшениц // Ботанический журнал. – 1963. – Т. 48. – №9. – С. 1368–1373.
- Берхин Ю.И. Об анатомическом строении листа *Tr. timopheevi* Zjuk. // Труды Свердловского сельскохозяйственного ин-та, 1964. – Т. 11. – №6. – С. 189–195.
- Бобровская Н.И. Особенности водного режима доминантов // Пустыни
Заалтайского Гоби. Характеристика растений-доминантов. – Л.: Наука, 1988. – С. 107–134.
- Борзенкова Р.А. Фотосинтез и проявление пластомной наследственности
у гетерозисных гибридов кукурузы // Популяционно-генетические аспекты
продуктивности растений. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 126–136.
- Брандт А.Б., Тагеева С.В. Оптические параметры растительных организ-
мов. – М.: Наука, 1967. – 302 с.
- Буинова М.Г., Бадмаева Н.К. Структурно-функциональные особенности
листа растений житняково-ковыльных степей Западного Забайкалья // Экологи-

биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. – Улан-Удэ: БНЦ СО АН, 1989. – С. 28–42.

Буинова М.Г., Бадмаева Н.К. Содержание хлорофиллов у представителей галофитной флоры окрестностей озера Солёного (Западное Забайкалье) // Ботанический журнал. – 2004. – Т.89. – №5. – С. 829–838.

Бурковская Е.В., Бурундукова О.Л., Пробатова Н.С. Особенности структуры фотосинтетического аппарата галофитов морских побережий юга Российского Дальнего Востока // Труды II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб., 2002. – С. 265.

Бурундукова О.Л. Структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата сортов риса разного происхождения и морфотипа в условиях Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1993. – 20 с.

Бурундукова О.Л., Журавлев Ю.Н., Солопов Н.В., Пьянков В.И. Методика расчета объема и площади поверхности клеток мезофилла риса // Физиология растений – 2003. – Т.50. – №1. – С. 144–150.

Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (Учение об исходном материале в селекции) // Избранные сочинения. Генетика и селекция. – М.: Колос, 1966. – С. 176–225.

Василевская В.К. Анатомическое строение плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры // Советская ботаника. – 1941. – №1/2. – С. 108–126.

Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. – 183 с.

Василевская В.К. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – Сер.3: Геоботаника. – 1965. – Вып.17. – С.125–134.

Василевская В.К., Бутник А.А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Ботанический журнал. – 1981. – Т.66. – №7. – С. 992–1001.

Васильев А.В., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. – М.: Просвещение, 1978. – 480 с.

Васильева Л.Н. Морфофизиологические особенности сортов и линий яровой мягкой пшеницы разной продуктивности и адаптивности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2008. – 23 с.

Венжик Ю.В., Николаевская Т.С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (Poaceae) // Ботанический журнал. – 2001. – Т.86. – №10. – С.52-55.

Вознесенская Е.В. Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59. – №8. – С. 1176–1184.

Вознесенская Е.В., Гамалей Ю.В. Ультраструктурная характеристика листьев с крапц-анатомией // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71. – №10. – С.1291–1307.

Гамалей Ю.В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69. – №5. – С. 569–584.

Гамалей Ю.В. Вариации крапц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70. – №10. – С. 1302–1314.

Гамалей Ю.В. Травы холодных и жарких равнин // Ботанический журнал. – 2008. – Т.93. – №8. – С. 1161–1187.

Гамалей Ю.В., Вознесенская Е.В. Структурные и биохимические типы C_4 -растений // Физиология растений. – 1986. – Т. 33. – Вып. 4. – С. 802–819.

Гамалей Ю.В., Глаголева Т.А., Кальчешский К.Г., Чудновская М.В. Экология и эволюция типов C_4 -синдрома в связи с филогенезом семейств *Cheimolaceae* и *Roaceae* // Ботанический журнал. – 1992. – Т.77. – №2. – С. 1–11.

Гамалей Ю.В., Шайрзэдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. – Л.: Наука, 1988. – С. 45–66.

Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 278 с.

Генкель П.А., Абдиева Р.Г. О жароустойчивости гемиксерофитов // Физиология засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1971. – С. 228–246.

Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. – М.: Наука, 1966. – 274 с.

Горшкова А.А. Особенности формирования продуктивности степных сообществ Центральной Тувы // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. – Пушкино, 1990. – С.184–200.

Горшкова А.А., Зверева Г.К. Экология степных растений Тувы. – Новосибирск, 1988. – 116 с.

Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.

Горышина Т.К., Заботина Л.Н. Исследование ассимиляционного аппарата некоторых видов растений под пологом елового леса и на субальпийском лугу в Карпатах // Лесоведение. – 1977. – №2. – С. 20–28.

Горышина Т.К., Заботина Л.Н., Пружина Е.Г. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности // Экология. – 1975. – №5. – С. 15–22.

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

Даштоян Ю.В. Ярусная изменчивость структуры мезофилла пластинки листа яровой пшеницы // Наука. Образование. Молодежь: материалы IV Всероссийской научной конференции молодых ученых. – Майкоп: Изд-во АГУ, 2007 – Ч. I. – С. 20–22.

Даштоян Ю.В. Метамерные особенности развития мезофилла и содержания пигментов пластид листьев пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2009. – 23 с.

Дзюбенко О.А., Пьянков В.И. Типы строения мезофилла у растений Западного Памиро-Алтая // Труды II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб., 2002. – С. 274.

Дорофеев В.Ф., Градчанинова О.Д. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1971. – Т.44. – Вып.1. – С. 57–75. (Растительные ресурсы).

Жанабекова Е.И. Особенности строения клеток мезофилла верхнего листа, соломины и колосковых чешуй у сортов проса посевного (*Panicum miliaceum*) // Тезисы докладов II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб., 2002. – С. 229.

Жанабекова Е.И. Особенности мезоструктуры листа, соломины и колосковых чешуй проса посевного и их связь с фотосинтетической функцией: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1999. – 20 с.

Жуковский П. М. Ботаника. – М.: Высшая школа, 1964. – 668 с.

Зверева Г.К. Влияние засухи на анатомию листа и его пластидного аппарата у степных растений Центральной Тувы // Резервы лугопастбищного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1985. – С.136–147.

Зверева Г.К. Некоторые черты анатомического строения и структуры пластидного аппарата листьев разных ярусов степных растений Тувы // Сибирский биологический журнал. – 1991. – №3. – С. 30–35.

Зверева Г.К. Особенности структуры листьев степных злаков при низком срезании побегов // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – №3. – С.87–95.

Зверева Г.К. Биологические особенности и повторное отрастание растений степей Центральной Тувы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск, 1998. – 32 с.

Зверева Г.К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85. – №3. – С. 29–39.

Зверева Г.К. Эколого-биологические особенности степных растений Тувы при повторном отрастании // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – №2. – С.252–262.

Зверева Г.К. Биологические основы повторного отрастания растений степей (на примере Центральной Тывы). – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2005. – 187 с.

Зверева Г.К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Ботанический журнал. – 2007а. – Т.92. – №7. – С. 997–1011.

Зверева Г.К. Анатомическое исследование мезофилла листьев *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub // Биоморфологические исследования в современной ботанике: материалы Международной конференции. – Владивосток, 2007б. – С.190–193.

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

Зверева Г.К. Сравнительно-анатомическое исследование строения мезофилла листьев у видов рода *Festuca* L. // Растительный мир Азиатской России. – 2010. – №1(5). – С. 79–86.

Зверева Г.К., Урман С.А. Сравнительно-анатомическая характеристика мезофилла листьев фестукоидных злаков и некоторых хвойных // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – М.: Изд-во МГПУ. – 2009. – Т.1. – С. 193–196.

Зверева Г.К., Урман С.А. Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) // Вестник Томского гос. ун-та. – 2010 (апрель). – №333. – С. 164–168.

Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35. – №2. – С. 171–185.

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. – 2002а. – Т. 49. – Вып. 3. – С. 467–480.

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботанический журнал. – 2002 б. – Т. 87. – №12. – С. 17–28.

- Имс А.Д., Мак Даниэльс.* Введение в анатомию растений. – М.; Л., 1935. – 331 с.
- Кардашевская В.Е.* Злаки. – Якутск, 2003. – 180 с.
- Келлер Б.А.* Явления крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления // Растения и среда. – М.: Изд-во АН СССР, 1940 а. – Т. I. – С. 193–217.
- Келлер Б.А.* Растительность засоленных почв СССР // Растительность СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940 б. – Т. II. – С.481–521.
- Киселева Н.С., Шелухин Н.В.* Атлас по анатомии растений. – Минск: Высшая школа, 1969. – 288 с.
- Колтиков Д.И.* Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти акад. Н.А.Максимова. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С.57–68.
- Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. – Новосибирск, 2005. – 362 с.
- Константинова А.Г.* К анатомии ковылей Украинской ССР // Труды НИИ биологии и биол. факультета Харьковского гос. ун-та, 1963. – Т. 37. – С. 28–35.
- Копытова Л.Д., Горшкова А.А.* Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 53–95.
- Кошкин Е.И., Нестерова С.М., Третьяков Н.Н.* Мезоструктура листьев кукурузы при разной интенсивности света // Физиология и биохимия культурных растений. – 1987. – Т.19. – №5. – С. 479–485.
- Крашенинников Ф.Н.* Лекции по анатомии растений. – М.; Л.: Гос. изд-во биол. и мед. литературы, 1937. – 446 с.
- Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – Т. II. – С. 1–265.
- Лавренко Е.М., Свешникова В.М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере стелных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26. – №3. – С. 261–275.
- Лейсле Ф.Ф.* К экологии и анатомии галофитов и ксерофитов с редуцированными листьями // Ботанический журнал. – 1949. – Т. 34. – №3. – С. 253–266.
- Лотова Л.И.* Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- Можайская Л.О., Иванова М.А.* Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата листьев разных сортов яровой пшеницы // Биологические основы селекции. – Саратов, 1991. – С. 104–108.

Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. – С. 5–30.

Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.

Мокронос А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т.61. – Вып.3. – С. 113–133.

Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа. – Краснодар: Кубанск. гос. ун-т, 2001. – 246 с.

Нагалецкий В.Я. Галофиты Северного Кавказа (флористический, эколого-географический, фитоценотический и анатомический аспекты): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Воронеж, 2003. – 39 с.

Нагалецкий В.Я., Николаевский В.Г. К эколого-анатомической характеристике некоторых злаков-галофитов // Экология. – 1975. – №5. – С. 23–28.

Нагалецкий В.Я., Николаевский В.Г. Экологическая анатомия растений. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 1981. – 88 с.

Нагалецкий М.В. Злаки-псаммофиты Западного Предкавказья. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2004. – 118 с.

Назаров С.К. Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: Уральский ун-т, 1978. – С.108–111.

Николаевская Л.Д. Особенности анатомического строения злаков-псаммофитов Нижнеднепровских песков: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Орджоникидзе, 1968. – 23 с.

Николаевский В.Г. Анатомическое строение вегетативных органов тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin) в связи с условиями его произрастания: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Одесса, 1964. – 24 с.

Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55. – №10. – С. 1442–1449.

Николаевский В.Г. О типах структуры листа у злаков // Ботанический журнал. – 1972 а. – Т. 57. – №3. – С. 313–321.

Николаевский В.Г. Пути специализации структуры листа у злаков трибы *Triticeae* Dum. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1972 б. – №5. – С. 103–114.

Николаевский В.Г. Особенности анатомической структуры листьев злаков-сциофитов // Научные доклады Высшей школы: Биол. науки. – 1972 в. – №2. – С. 51–61.

Николаевский В.Г., Николаевская Л.Д. К эколого-анатомической характеристике ксероморфных злаков степей и прерий // Экология. – 1972. – №5. – С.43–51.

Ничипорович А.А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания // Опытная агрономия Юго-Востока. – 1926. – Т. 3. – Вып. 1. – С. 79–92.

Носатовский А.И. Пшеница. Биология. – М.: Колос, 1965. – 568 с.

Осипова Г.М. Кострец безостый (особенности биологии и селекция в условиях Сибири). – Новосибирск: СибНИИ кормов, 2006. – 220 с.

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

Петрук В.А. Многолетние сеяные травы Сибири (экологические особенности и продуктивность). – Новосибирск: Новосибирский гос. аграрн. ун-т, 2005. – 163 с.

Подгорный П.И. Растениеводство. – М.: Гос. изд-во с.-х. литературы, 1957. – 608 с.

Поздеев А.И. Мезоструктура и фотосинтетическая активность листьев яровой мягкой пшеницы в связи с внешними условиями в период их формирования и засухоустойчивостью сортов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1999. – 24 с.

Проскудин Ю.Н., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины. – Киев: Наукова думка, 1977. – 518 с.

Пьянков В. И. Влияние засоления на мезоструктуру фотосинтетического аппарата тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) в условиях аридной зоны // Экология. – 1991. – №4. – С. 81–83.

Пьянков В.И., Кузьмин А.Н., Демидов Э.Д., Маслов А.И. Разнообразие биохимических путей фиксации CO₂ у растений семейств *Poaceae* и *Chenopodiaceae* аридной зоны Средней Азии // Физиология растений. – 1992. – Т.39. – Вып.4. – С. 645–657.

Пьянков В.И., Мокронос А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. – 1993. – Т.40. – Вып.4. – С. 515–531.

Раздорский В.Ф. Анатомия растений. – М.: Советская наука, 1949. – 524 с.

Рожановский С.Ю. Сравнительная ксероморфность основных видов растений Устюрта // Труды Ин-та ботаники АН УЗССР. – 1952а. – Т. I. – С. 69–76.

Рожановский С.Ю. К вопросу о структуре растений Голодной степи в связи с обитанием на солончаках // Труды Ин-та ботаники АН УЗССР. – 1952 б. – Т. I. – С. 77–91.

Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63. – №11. – С. 1586–1592.

Свешникова В.М. Материалы по водному режиму полыней Казахстана // Труды БИН им. В.Л. Комарова. – 1963. – Сер. 3. – Вып.15. – С. 175–190.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.

Тарчевский И.А., Карпилов Ю.С. К вопросу о природе продуктов кратковременного фотосинтеза // Физиология растений. – 1963. – Т. 10. – Вып. 2. – С.229–233.

Тышкевич Г.Л. Влияние экологических условий на анатомическое строение листьев бука // Экология. – 1976. – №4. – С. 82–84.

Федосеева Г.П. Фенотипическая изменчивость мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: Уральский ун-т, 1978. – С.112–131.

Фляксбергер К.А. Пшеницы. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. – 296 с.

Храмцова Е.В. Преобразование внутренней структуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата листа у видов рода *Triticum* L. в процессе эволюции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2004. – 23 с.

Храмцова Е.В., Киселева И.С., Любомудрова Е.А., Малкова Н.В. Оптимизация структуры мезофилла листа аллоплоидных и диплоидных видов пшеницы // Физиология растений. – 2003. – Т.50. – Вып.1. – С. 24–33.

Цвелёв Н.Н. О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (*Poaceae*) // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59. – №9. – С. 1241–1253.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.

Цвелёв Н.Н. Порядок злаки (*Poales*) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1982. – Т.6. – С. 341–378.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995. – 992 с.

Шахов А.А. Солеустойчивость растений. – М., 1956. – 552 с.

Шийрэвдамба Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1990. – 19 с.

Эзау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 585 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. – М., 1980. – Кн. 2. – 558 с.

Apostolakos P., Galatis B., Panteris E. Microtubules in cell morphogenesis and intercellular space formation in *Zea mays* leaf mesophyll and *Pilea cadierei* epithem // Journal of Plant Physiology. – 1991. – Vol. 137. – P. 591–601.

Bassham J. A., Calvin M. The path of carbon in photosynthesis. – N.Y., 1957. – 104 p.

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.

Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. – 1958. – Vol. 119. – N.3. – P. 170–178.

Brown W.V. A cytological difference between the Eupanicoideae and the Chloridoideae (*Gramineae*). – Southwest. Nut. – 1960. – Vol. 5. – P. 7–11.

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.

Carolin R.C., Jacobs S.W. L., Vesik M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae* // Bot. J. Linn. Soc. – 1973. – Vol. 66. – N.4. – P. 259–275.

Čatsky I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plantarum. Praha. – 1962. – N.4. – P. 306–314.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. – 1965. – Vol. 16. – N.1. – P. 1–12.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot // Proc. Crop. Sci. Japan. – 1967. – Vol. 36. – P. 293–296.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // Proc. Crop. Sci. Japan. – 1970. – Vol. 39. – P. 418–425.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. VIII. Effect of soil moisture content on the mesophyll structure of the wheat leaves // Proc. Crop. Sci. Japan. – 1972. – Vol. 41. – P. 409–413.

Duval-Jouve J. Histotaxie des feuilles de Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. – 1875. – Ser. 6. – Bd. 1. – S. 294–371.

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.

Freier F. Las celulas chlorenchimaticas del mesofilo de las *Gramineas* // Rev. Argentina Agron. – 1959. – Vol. 26. – P. 1–16.

- Gutierrez M., Gracen V.E., Edwards G.E.* Biochemical and cytological relationships in C₄ plants. – *Planta*. – 1974. – Vol. 119. – N.4. – P. 279–300.
- Haberlandt G.* Physiological plant anatomy. – London, 1884. – 450 p.
- Haberlandt G.* Physiological plant anatomy. – London, 1928. – 777 p.
- Hatch M.D., Kagawa T., Craig S.* Subdivision of C₄-species based on differing C₄ acid decarboxylating systems and ultrastructural features // *Austral. J. Plant Physiol.* – 1975. – Vol. 2. – N.2. – P. 111–128.
- Hatch M.D., Slack C.R.* Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation // *Biochem. J.* – 1966. – Vol.101. – N.1. – P. 103–111.
- Hattersley P.W.* Variations in photosynthetic pathway // *Grass systematics and evolution*. – Washington: Smithsonian Institute. – 1987. – P. 49–64.
- Hattersley P.W., Watson L.* Anatomical parameters for predicting photosynthetic pathways of grass leaves: the ‘maximum lateral cell count’ and the ‘maximum cells distant count’ // *Phytomorphology*. – 1975. – Vol. 25. – N.3. – P. 325–333.
- Hellmann A., Wernicke W.* Changes in tubulin protein expression accompany reorganization of microtubular arrays during cell shaping in barley leaves // *Planta*. – 1998. – Vol. 204. – N.2. – P. 220–225.
- Hsu Lin-ching.* Studies on the leaf cells of wheat. II. Observations on the leaf cells of normal and weak seedlings of winter wheat // *Acta Bot. Sin.* – 1962. – Vol.10. – N.4. – P. 298–306.
- Jung G., Wernicke W.* Cell shaping and microtubules in developing mesophyll of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Protoplasma*. – 1990. – Vol. 153. – P. 141–148.
- Kaufman P.B.* Development of the shoot of *Oryza sativa* L. 2. Leaf histogenesis. – *Phytomorphology*. – 1959. – Vol. 9. – P. 277–311.
- Khan M.A., Tsunoda S.* Comparative leaf anatomy of cultivated wheats and wild relatives with reference to their leaf photosynthetic rates // *Japan J. Breed.* 1971. – Vol. 21. – N.3. – P. 143–150.
- Kojima M.* Arm cells and fusoid cells // *Bamboos*. – 2001. – <http://www.eeob.iastate.edu/research/bamboo/morphology/arm-fusoid-cells.html>
- 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.
- Metcalf C.R.* Some thoughts on the structure of bamboo leaves // *Botanical Magazine*. – 1956. – Vol. 69. – P. 391–400.
- Metcalf C.R.* Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. – Oxford, 1960. – 731 p.

- Page V.W.* Leaf anatomy of *Streptochaeta* and the relation of this genus to the bamboos // Bull. Torr. Bot. Club. – 1947. – Vol. 74. – N.3. – P. 232–239.
- Panteris E., Basil G.* The morphogenesis of lobed plant cells in the mesophyll and epidermis: organization and distinct roles of cortical microtubules and actin filaments // New Phytologist. – 2005. – Vol. 167. – N.3. – P. 721–731.
- Parker M.L., Ford M.A.* The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // Ann. Bot. – 1982. – Vol.49. – N.2. – P.165–176.
- 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.
- Prat H.* La systematique des Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. – 1936. – Ser. 10. – N.18. – P. 165–258.
- 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.
- Sanchez-Ken J.G., March R.H., Clark L.G.* Evolution of the mesophyll in the grasses (*Poaceae*) // Conference Abstracts «Plants and People». – Albuquerque, New Mexico, 2001. – Systematics Section. – P. 139.
- Sage T.L., Sage R.F.* The functional anatomy of rice leaves: implications for re-fixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice // Plant and Cell Physiology. – 2009. – Doi:10.1093/pcp/pcp033.
- Sasahara T.* Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* // Ann. Bot. – 1982. – Vol.50. – N.4. – P. 491–497.
- Schwendener S.* Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. – Sitzungber. preuss. Akad. Wiss. Phys-Math. Kl. – 1890. – Bd. 22. – S. 405–426.
- 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.
- Šestak Z.* Determination of chlorophylls a and b // Plant photosynthetic production. – The Hague, 1971. – P. 672–701.
- Soderstrom T. R., Ellis R. P.* The woody bamboos (*Poaceae: Bambusoideae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. – Smithsonian Cont. Bot. – 1988. – N.72. – 75 p.
- 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.
- Stebbins G. L.* Cytogenetics and evolution of the grass family // Americ. J. Bot. – 1956. – Vol. 43. – N.10. – P. 890–905.

Stocker O. Über die Höhe des Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte // *Erdiszeit Kisezletek.* – 1929. – Bd. 31. – S. 104–114.

Tateoka T. Notes on some grasses. XIII. Relationship between *Oryzae* and *Ehrharteae*, with special reference to leaf anatomy and histology // *Botanical Gazette.* – 1963. – Vol. 124. – N.4. – P. 264–270.

Tuan H.C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // *Acta Bot. Sin.* – 1962. – Vol. 10. – N.4. – P. 291–297.

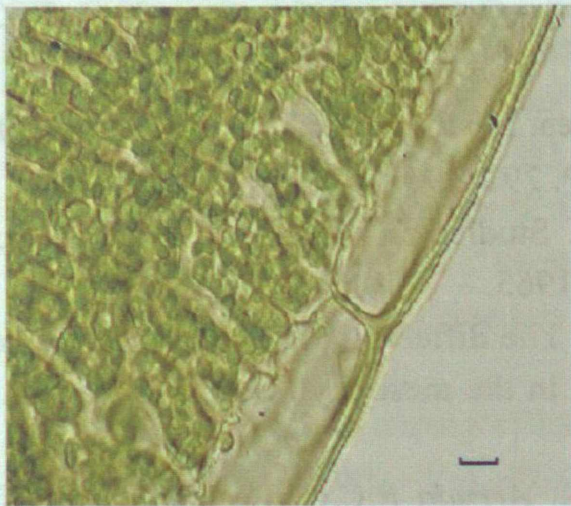
Tuan H.C., Hsu L.C., Hung W.L., Tso P.Y. Studies on the leaf cells of wheat: cell types and their organelles. – *Acta Bot. Sin.* – 1965. – Vol. 13. – P. 101–113.

Tuan H.C., Hung W.L., Tsu L.C., Tso P.Y. The differentiation of the leaf cells of wheat and the development of its chloroplasts in the mesophyll cells // *Acta Bot. Sin.* – 1966. – Vol. 14. – N.1. – P. 3–11.

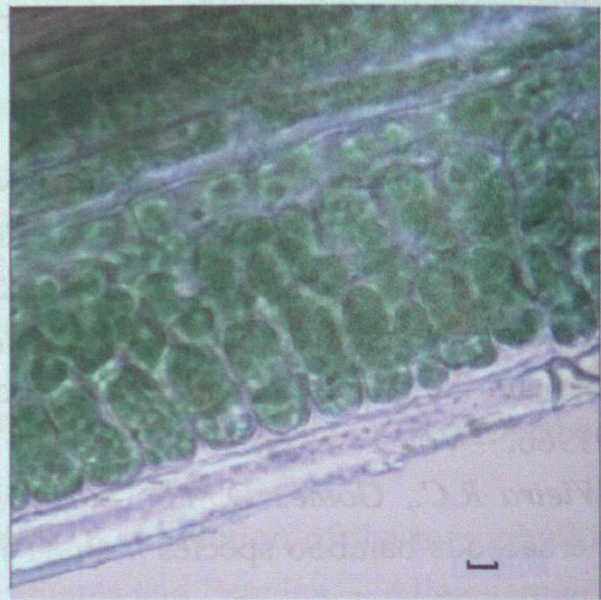
Vieira R.C., Gomes D.M.S., Sarahyba L.S., Arruda R.C.O. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species // *Braz. J. Biol.* – 2002. – Vol. 62. N.4b. – P. 907–922.

Watson L., Dallwitz M.J. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. – 1992 onwards. – Version: 25th November 2008. – <http://delta-intkey.com/>.

ПРИЛОЖЕНИЕ



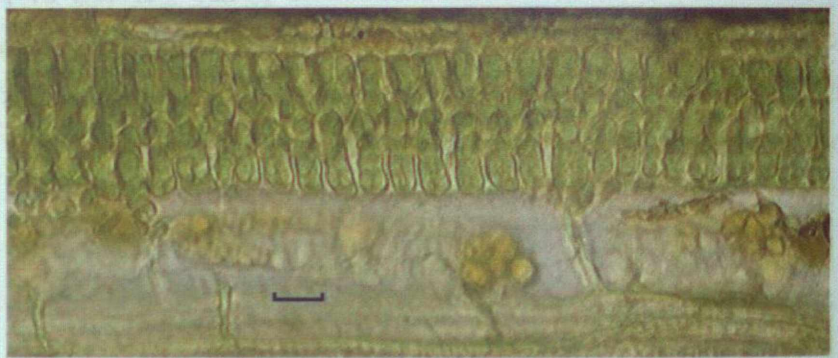
1



2



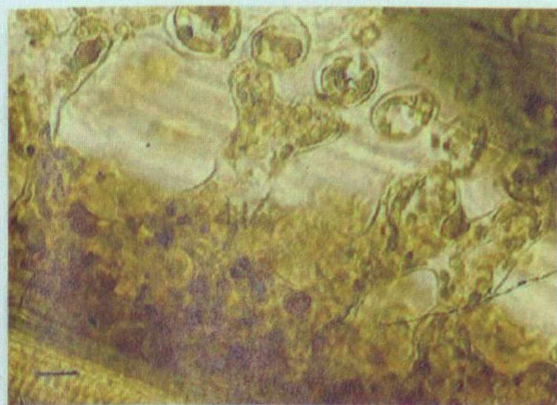
3



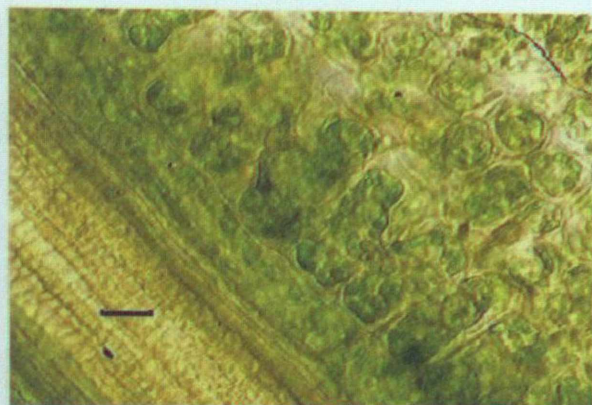
4

Рис. 1. Ячеистые клетки первой группы у эпидермы на продольных боковых срезах листовых пластинок фестукоидных злаков

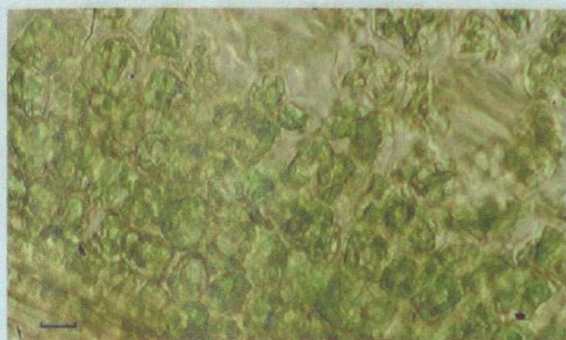
Виды: 1 – *Hordeum sativum*; 2 – *Triticum aestivum*; 3 – *Calamagrostis langsdorfii*; 4 – *Calamagrostis salina*. Здесь и далее масштабная линейка – 10 мкм.



1



2



3



4

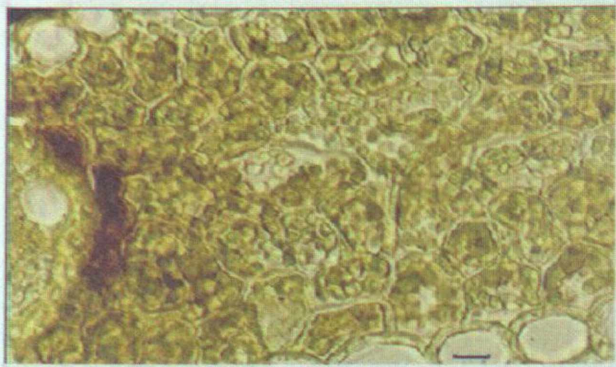


5

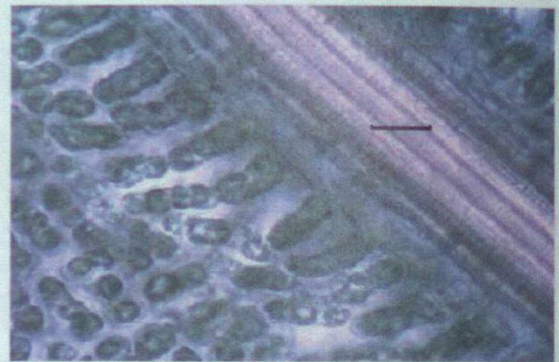
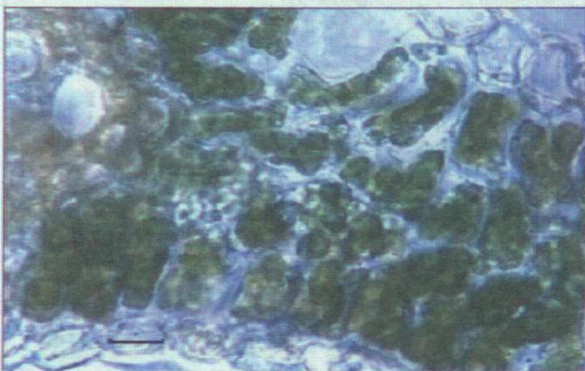


6

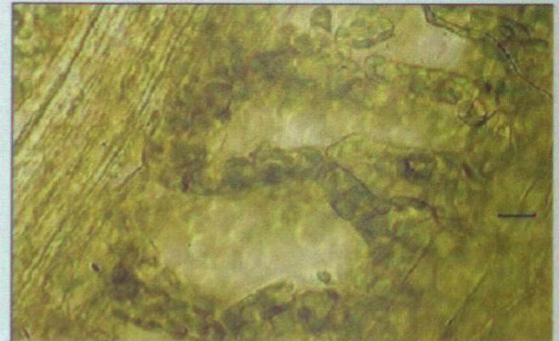
Рис. 2. Ячеистые клетки второй группы на продольных срезах в области проводящих пучков листовых пластинок фестукоидных злаков. Виды: 1 – *Elymus sibiricus*; 2 – *Triticum aestivum*; 3 – *Agropyron cristatum*; 4 – *Psathyrostachys juncea*; 5 – *Brachypodium pinnatum*; 6 – *Stipa zalesskii*.



A



Б

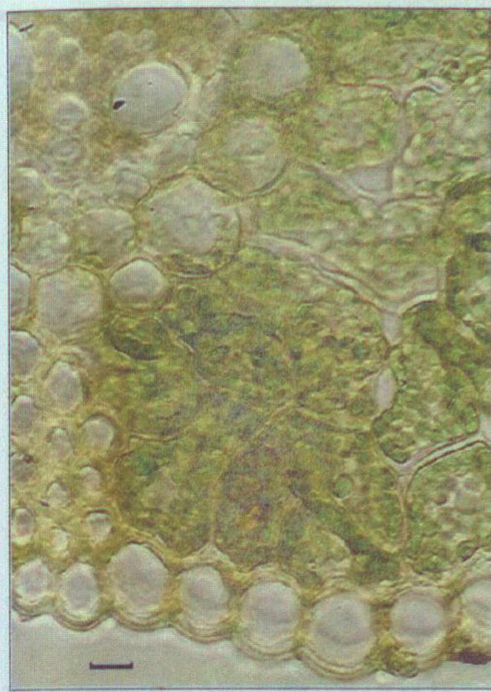


В

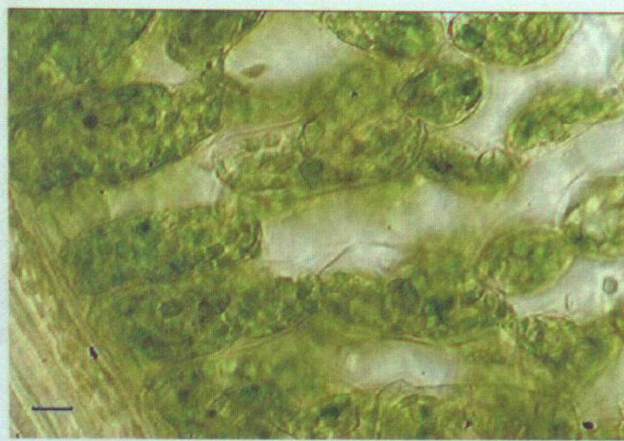
1

2

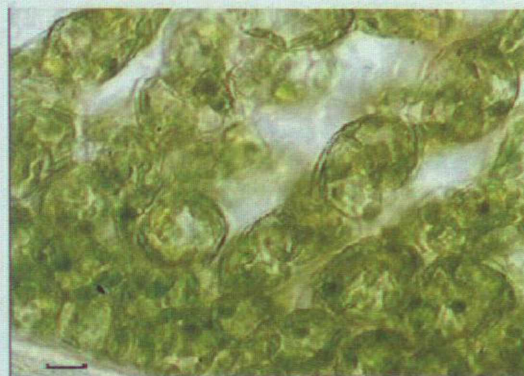
Рис. 3. Срединные клетки на поперечных срезах листовых пластинок
 фестукоидных злаков
 Виды: А – *Dactylis glomerata*; Б – *Hordeum sativum*; В – *Beckmannia syzigachne*.
 Срез: 1 – поперечный; 2 – тангентальный.



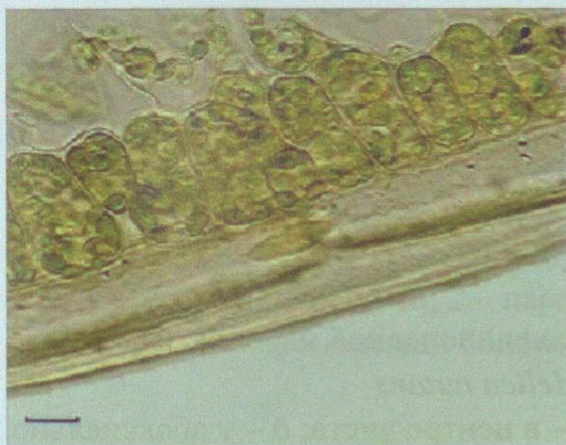
1



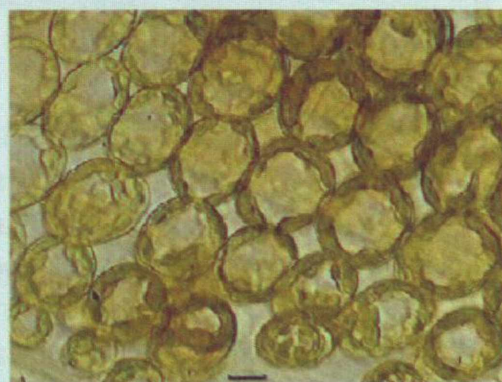
a



б



2



в

3

Рис. 4. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листных пластинок *Alopecurus pratensis*

1 – поперечный срез; 2 – расположение клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе; 3 – парадермальный срез (а – в центре листа; б – в области абаксиальной эпидермы около склеренхимы, в – у абаксиальной эпидермы).

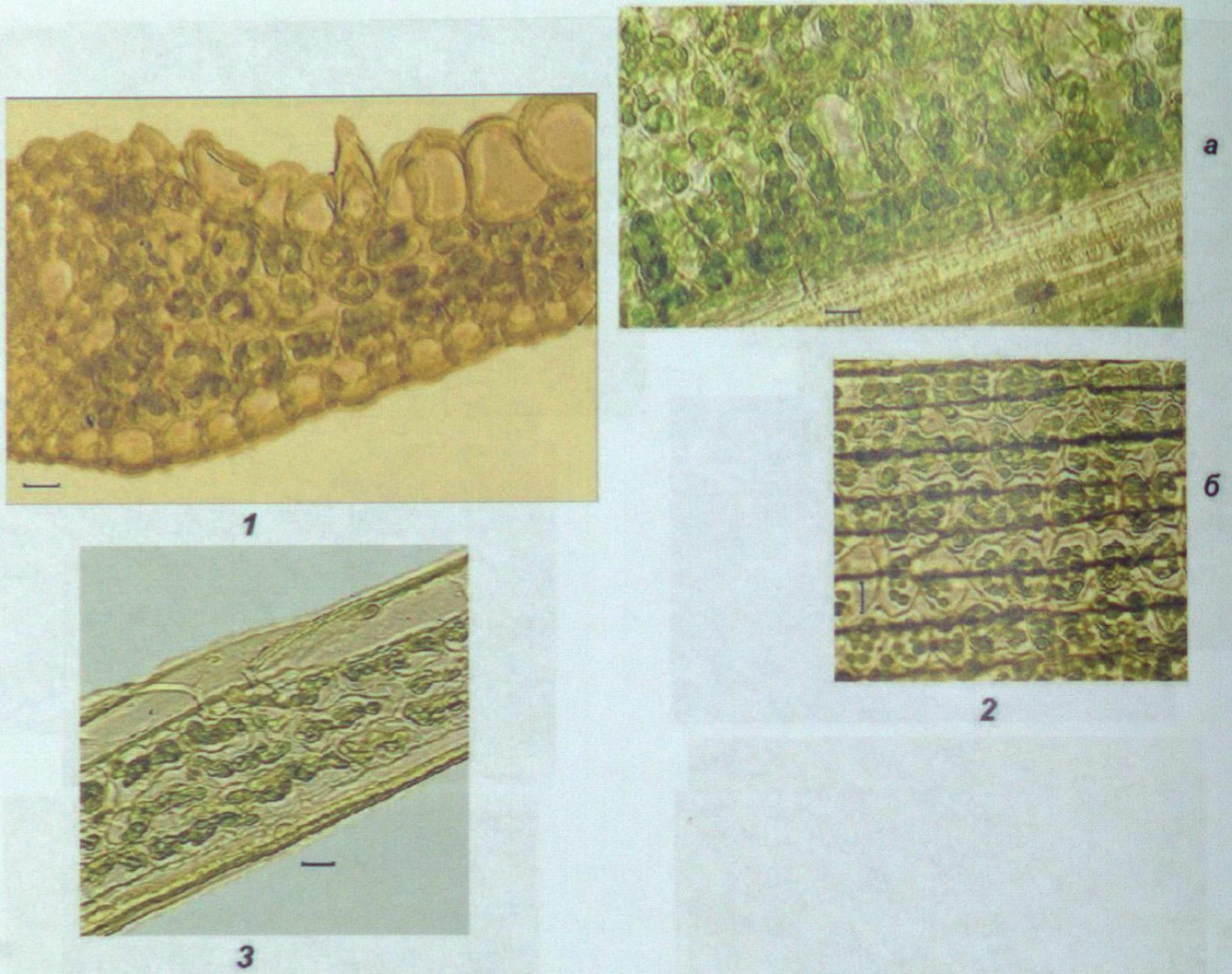
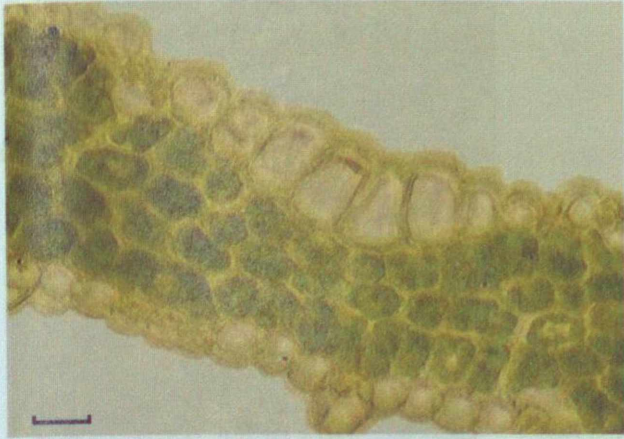
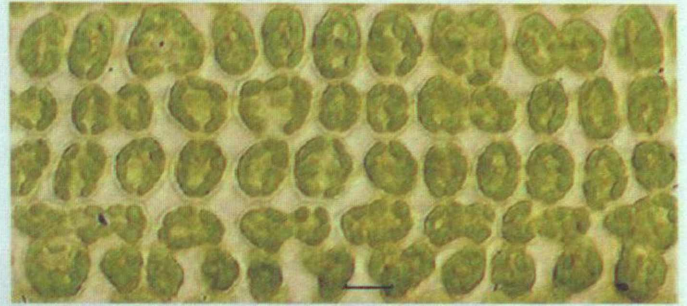


Рис. 5. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых пластинок *Melica nutans*

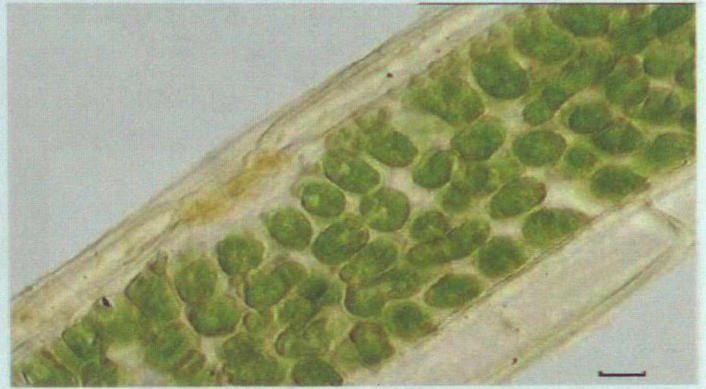
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (*а* – в центре листа; *б* – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.



1



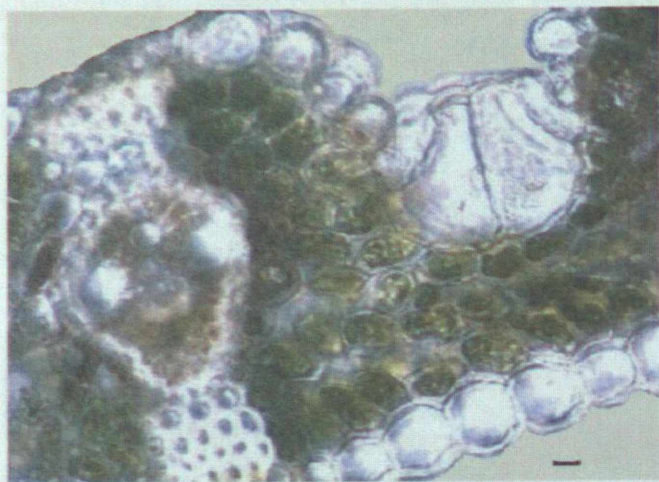
2



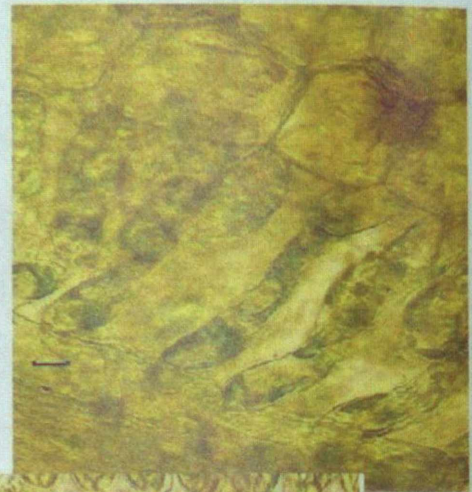
3

*Рис. 6. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок
Brachypodium pinnatum*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у адаксиальной эпидермы;
3 – продольный боковой между проводящими пучками.



1

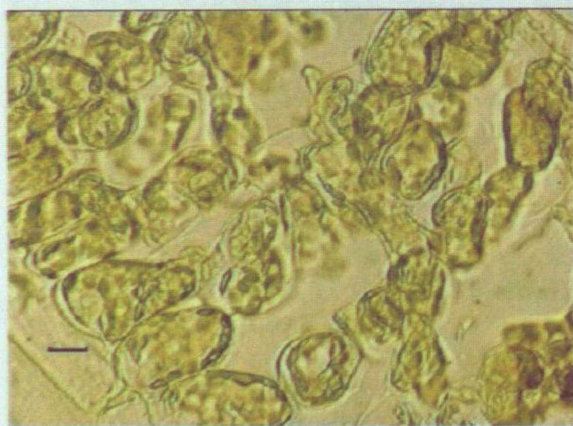


а



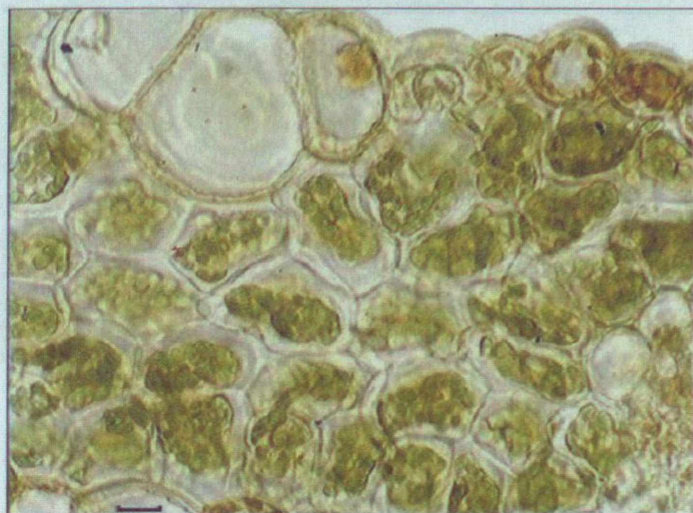
б

2

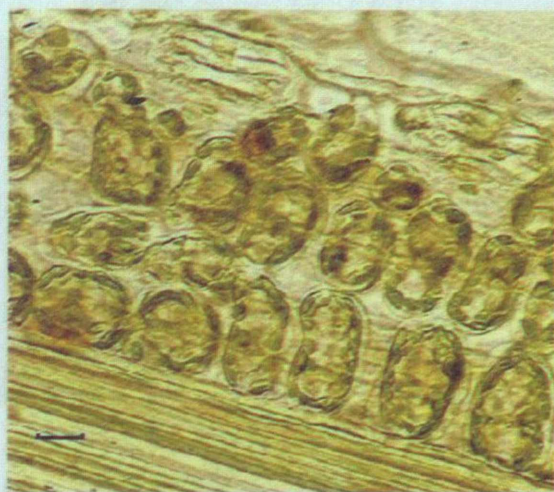


3

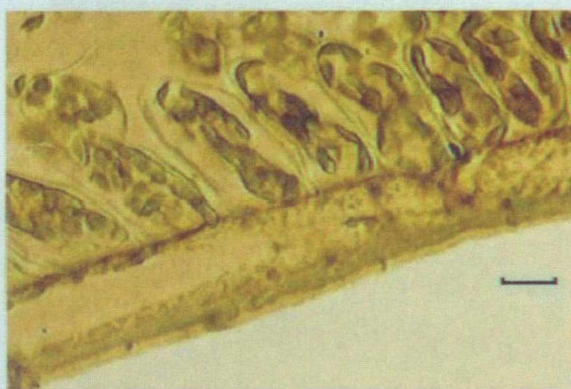
Рис. 7. Строение мезофилла листовых пластинок *Festuca pratensis*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа; б – в области абаксиальной эпидермы около склеренхимы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.



1



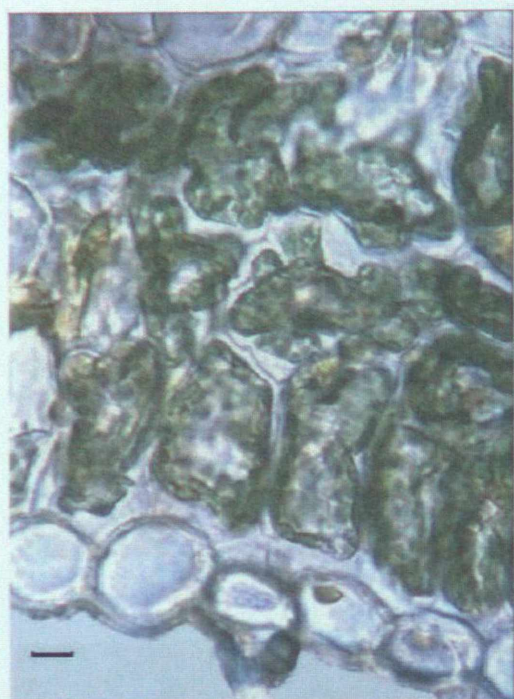
2



3

Рис. 8. Анатомическое строение ассимиляционной паренхимы
листных пластинок *Phleum phleoides*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в области абаксиальной эпидермы
около склеренхимы; 3 – расположение клеток мезофилла первого ряда
у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.



1



2



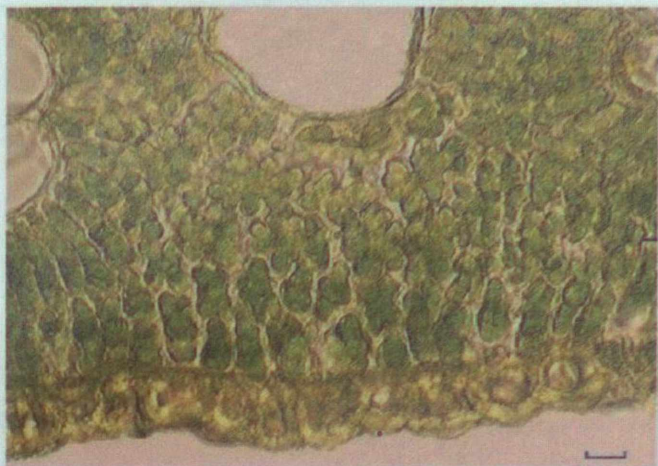
а



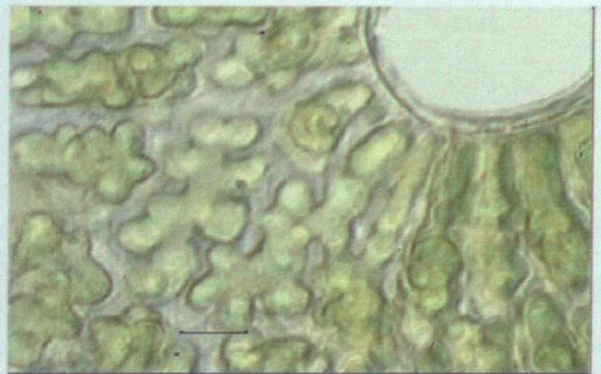
б

3

Рис. 9. Строение хлоренхимы листовых пластинок *Secale cereale*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа;
3 а, б – расположение клеток мезофилла первого ряда
у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.



a



б

1



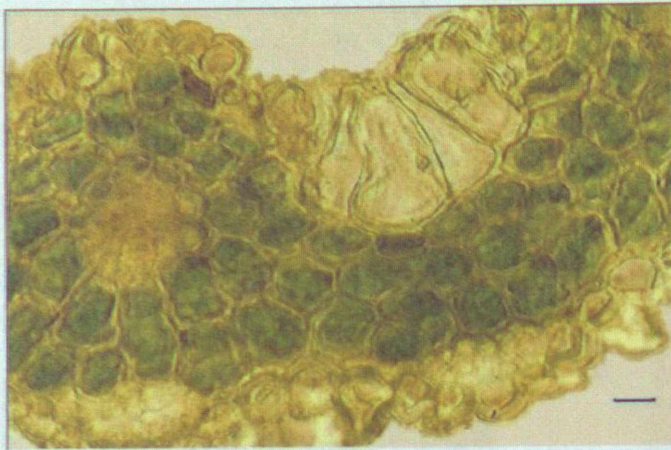
2



3

Рис. 10. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок
Calamagrostis salina

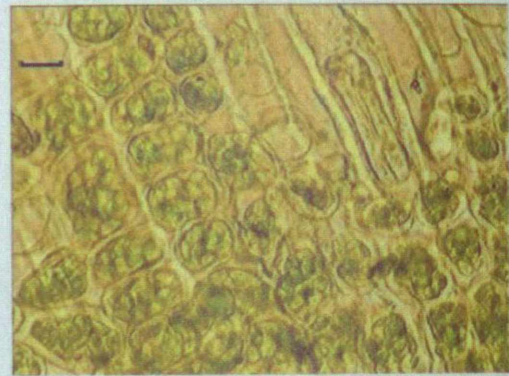
Срез: 1 – поперечный (*a* – общий вид; *б* – срединные клетки, расположенные у паренхимной обкладки); 2 – парадермальный в центре листа; 3 – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.



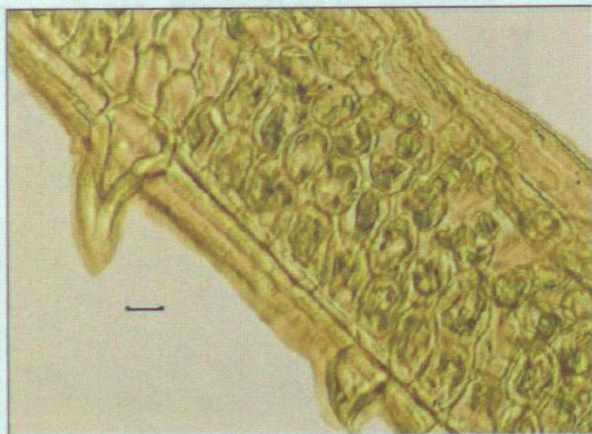
1



а

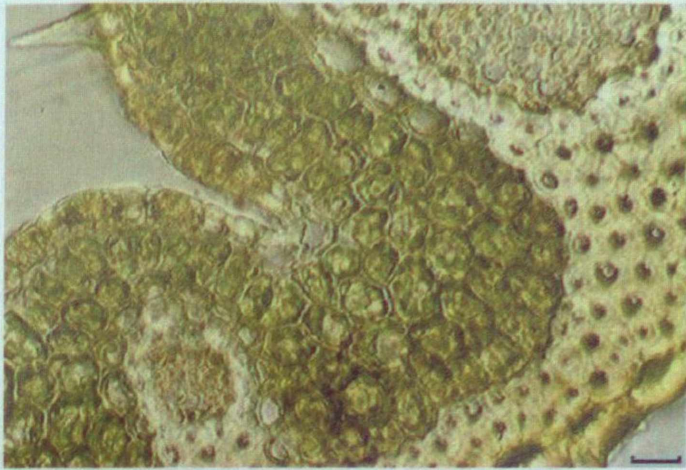


б

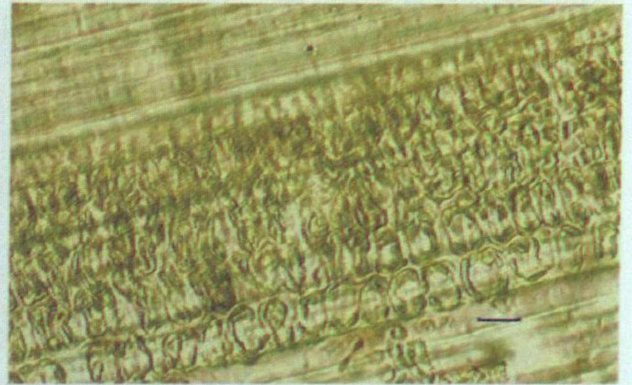


3

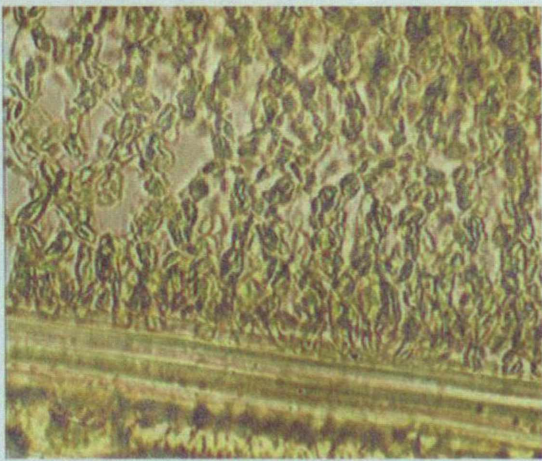
Рис. 11. Строение ассимиляционной паренхимы листовых пластинок *Koeleria cristata*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа; б – в области абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой между проводящими пучками.



1



2



3

Рис. 12. Анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок *Stipa zalesskii*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; 3 – продольный боковой
у абаксиальной эпидермы.

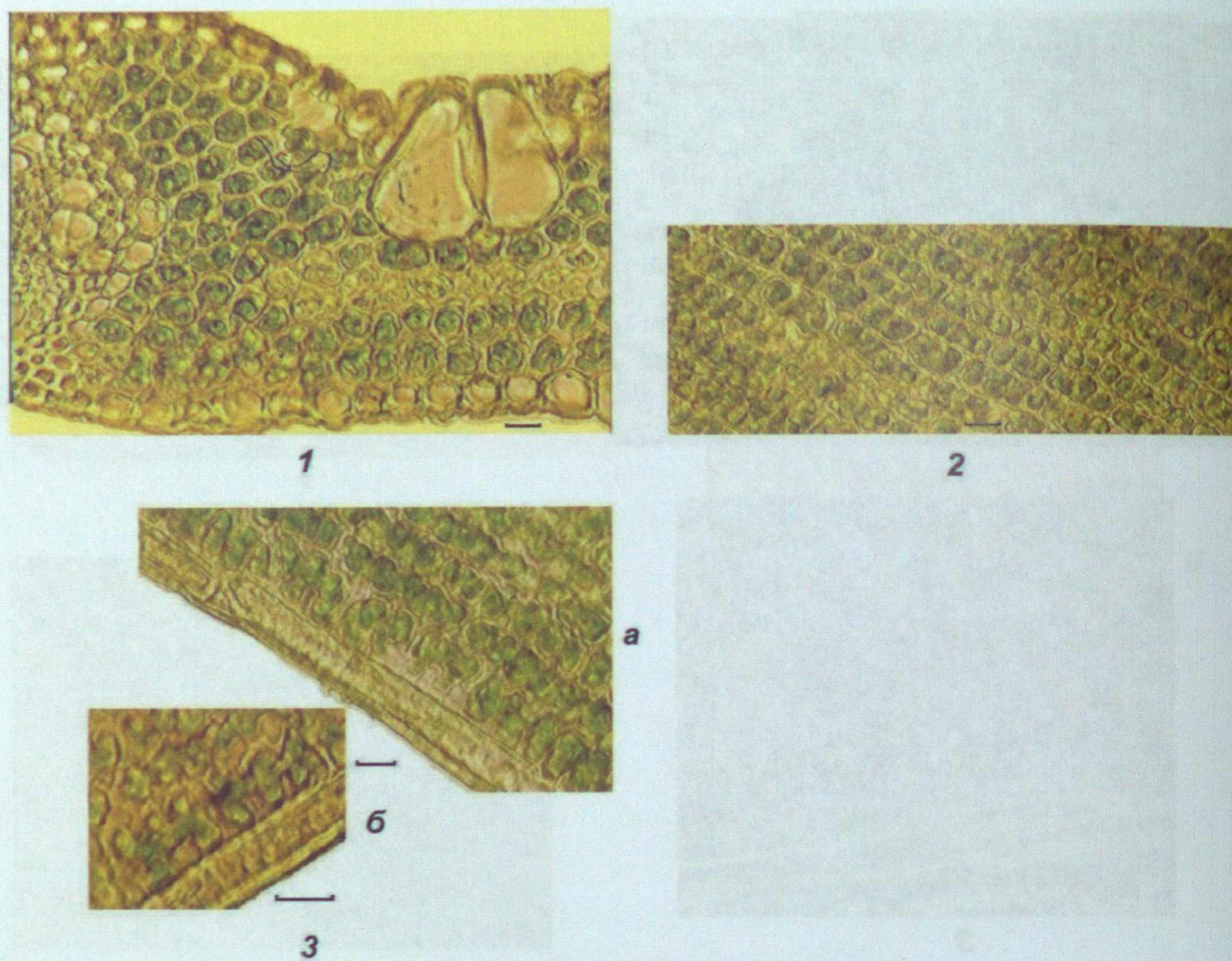
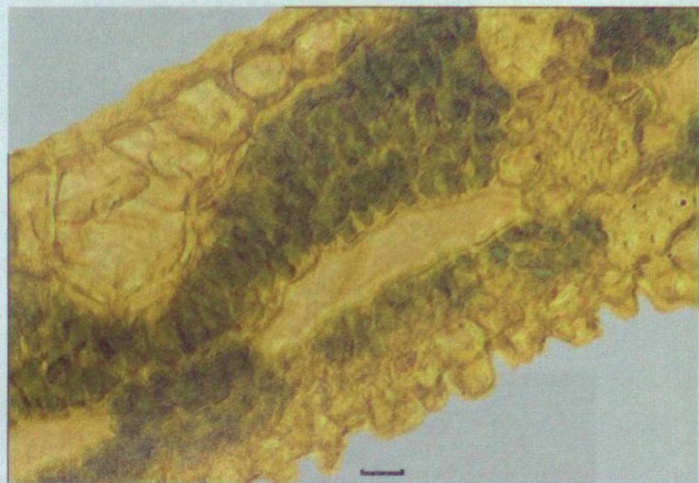
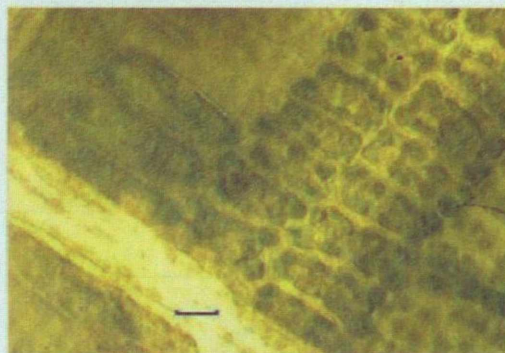
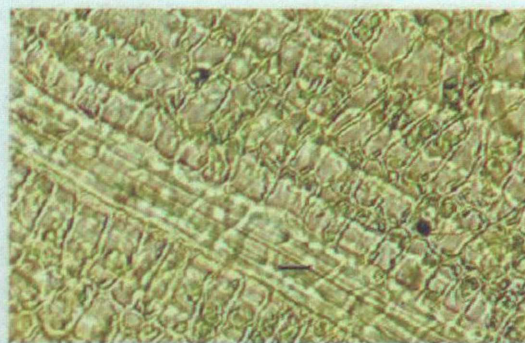


Рис. 13. Строение ассимиляционной паренхимы листовых пластинок
Molinia caerulea

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы;
3 а, б – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы
на продольном боковом срезе.

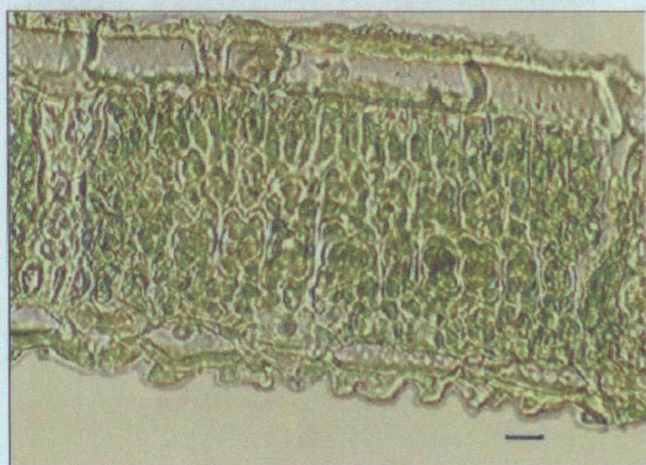


1



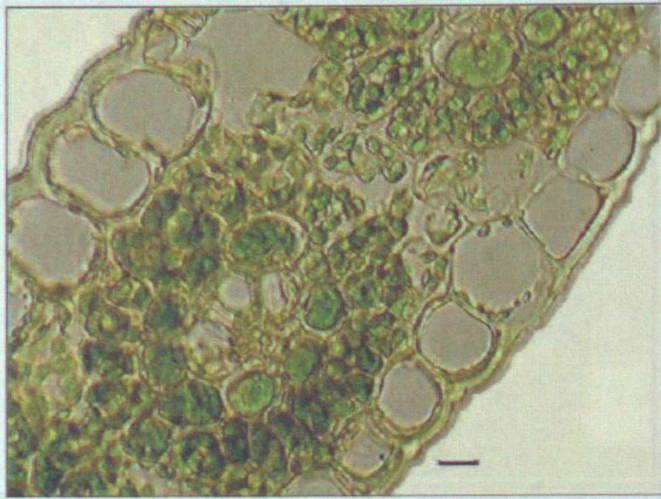
б

2

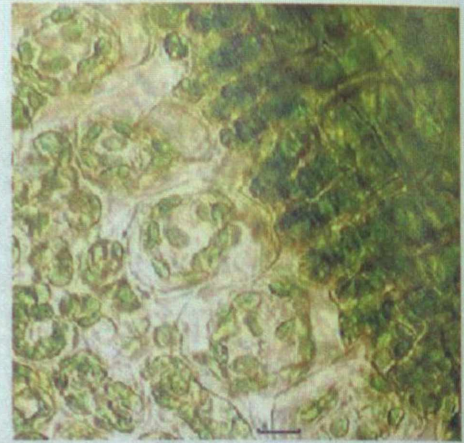


3

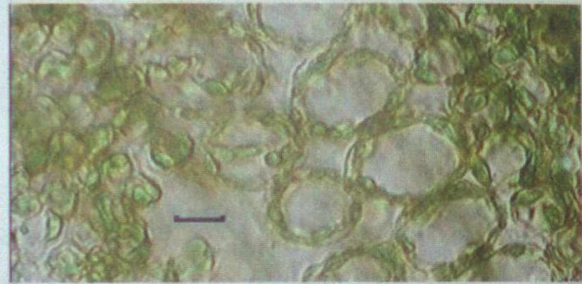
Рис. 14. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых пластинок *Phyllostachis bambusoides*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (*а* – у адаксиальной эпидермы;
б – в центре листа); 3 – продольный боковой.



1



a



b

2



3

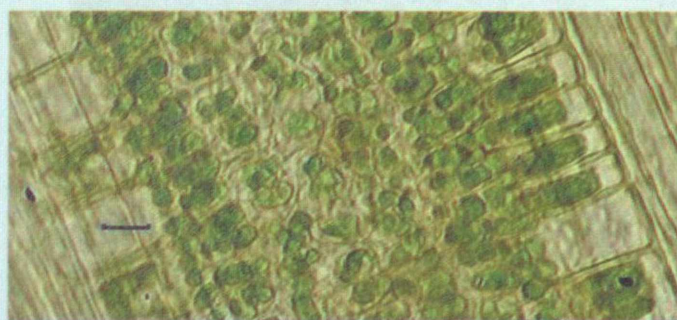
Рис. 15. Анатомическое строение мезофилла листовых пластинок

Pennisetum americanum

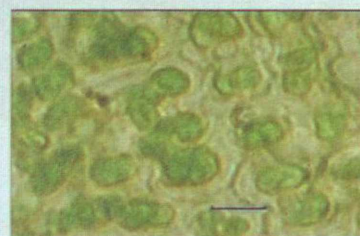
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (а – в центре листа; б – у абаксиальной эпидермы); 3 – расположение клеток мезофилла у адаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе.



1



a



б

2



a



б

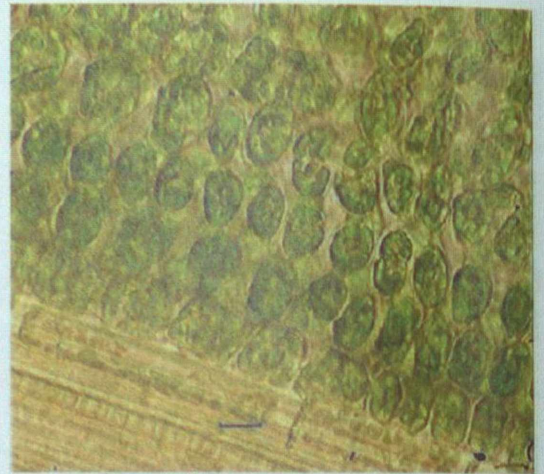
3

Рис. 16. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листовых пластинок *Cleistogenes squarrosa*

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа (а – общий вид;
б – клетки мезофилла межвенцового пространства); 3 – продольный боковой
(а – через проводящий пучок; б – между проводящими пучками).



1



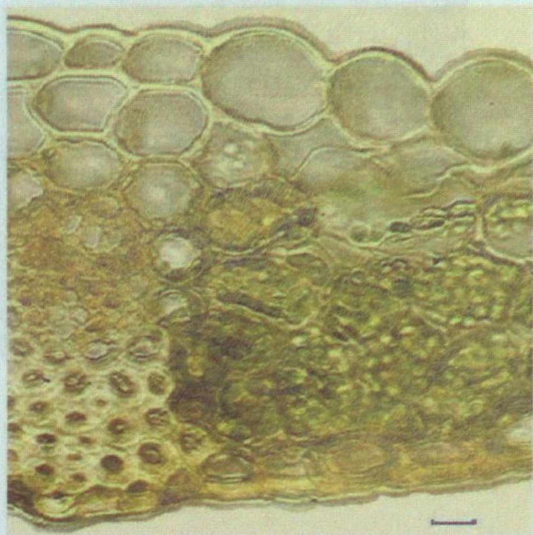
2



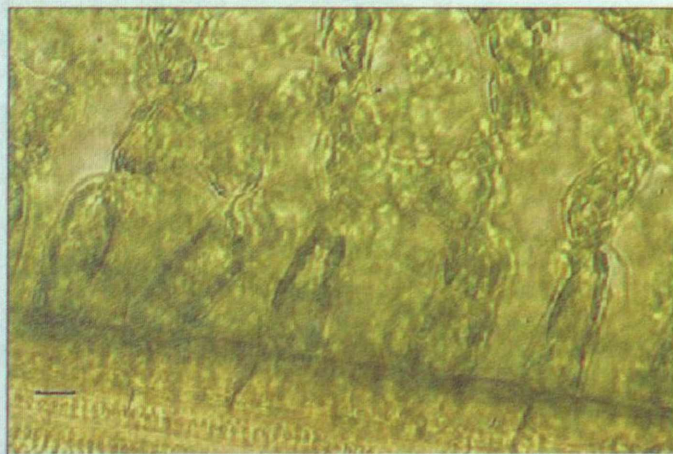
3

Рис. 17. Анатомическое строение мезофилла листовых влагалищ
Achnatherum splendens

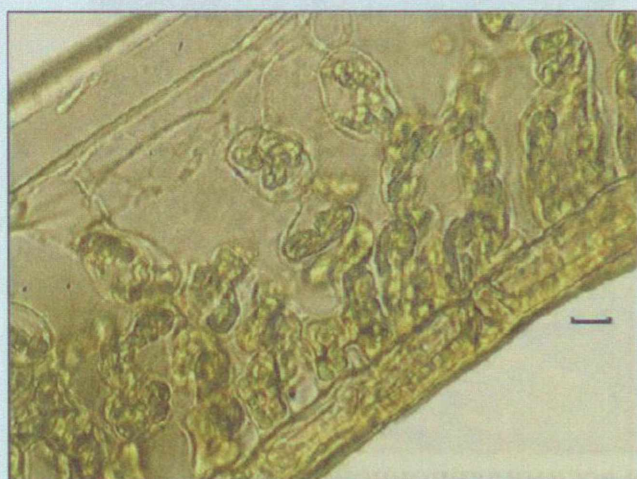
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа;
3 – продольный боковой между проводящими пучками.



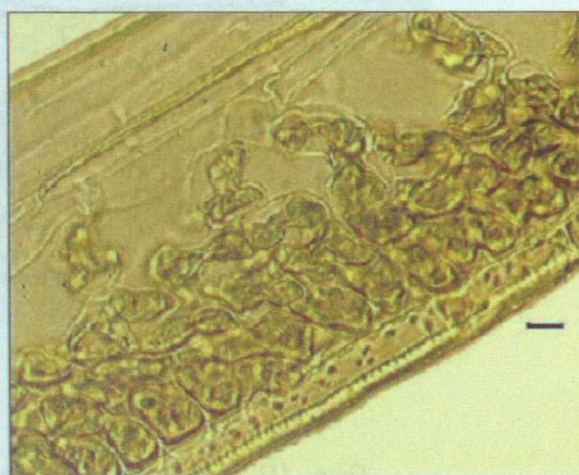
1



2



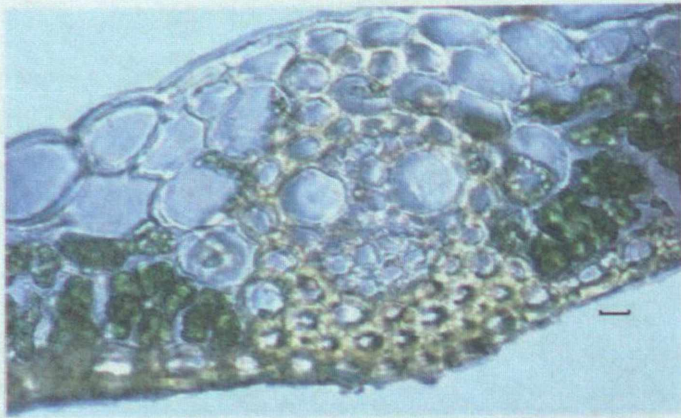
а



б

3

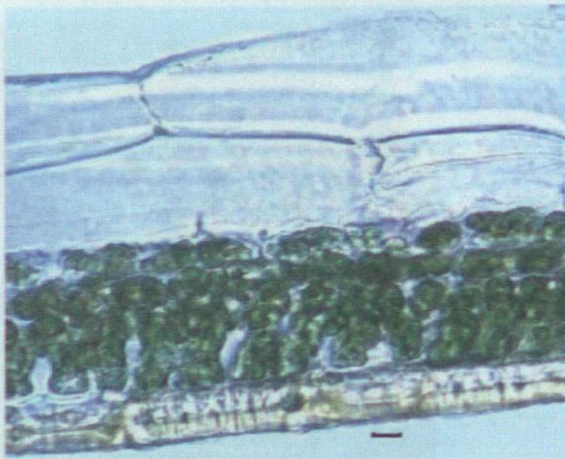
Рис. 18. Анатомическое строение хлоренхимы листовых влагалищ *Festuca pratensis*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа; 3 а, б – расположение
клеток мезофилла на продольном боковом срезе.



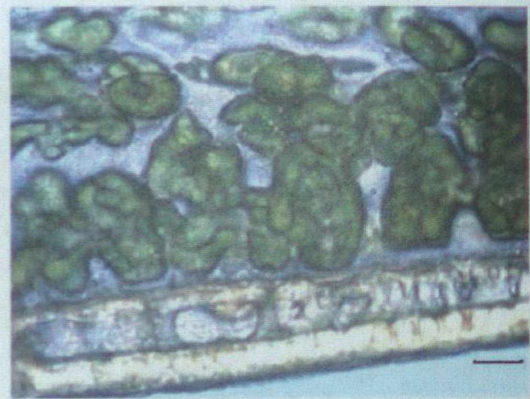
1



2



а

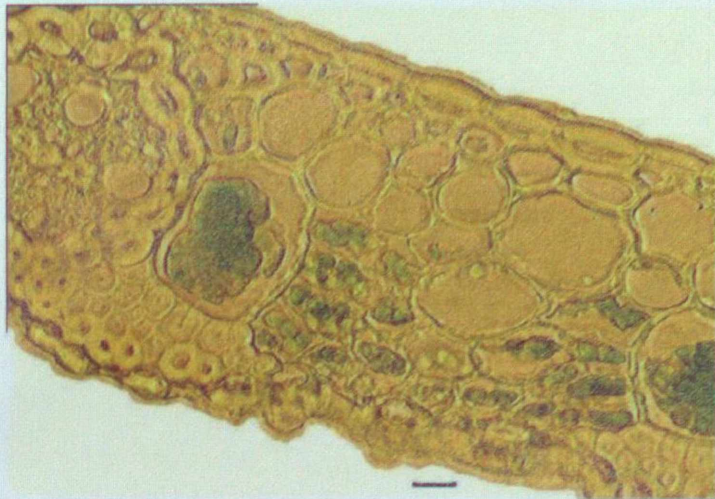


б

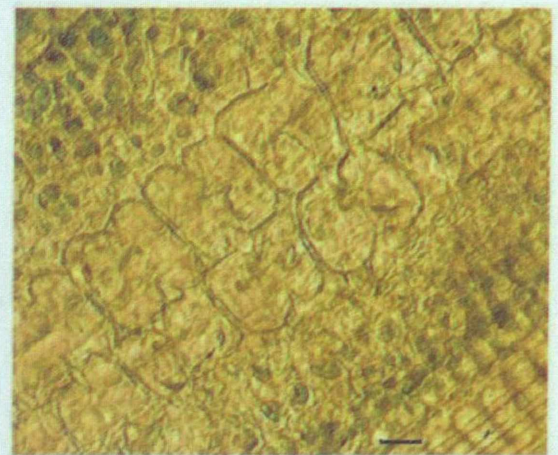
3

Рис. 19. Анатомическое строение ассимиляционной ткани
листных влагалищ *Triticum aestivum*

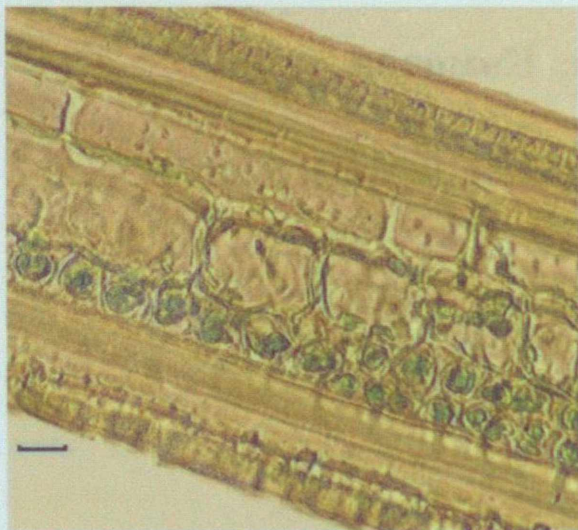
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа;
3 а, б – расположение клеток мезофилла на продольном боковом срезе.



1



2



3

Рис. 20. Анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы
листовых влагалищ *Cleistogenes squarrosa*
Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный в центре листа; 3 – продольный
боковой между проводящими пучками.

Научное издание

Зверева Галина Кимовна

**АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МЕЗОФИЛЛА
ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ (POACEAE)**

Монография

Редактор *В.В. Козлова*

Компьютерная верстка *Т.Ю. Новикова*

Дизайн обложки *Ю.Ю. Хабарова*

Подписано в печать 28.09.2011. Формат бумаги 60x84/8.
Печать RISO. Усл. печ. л. 25,13. Уч.-изд. л. 23,37. Тираж 100 экз.
Заказ № 100.

ФГБОУ ВПО «НГПУ», г. Новосибирск, 126, Вилюйская, 28