

## СТРОЕНИЕ ХЛОРЕНХИМЫ КОЛОСКОВЫХ ЧЕШУЙ У ДИКОРАСТУЩИХ ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ (POACEAE)

Г.К. Зверева

Новосибирский государственный педагогический университет,  
630126, Новосибирск, ул. Вилюйская, 28, e-mail: [labsp@ngs.ru](mailto:labsp@ngs.ru)

Исследована пространственная организация хлоренхимы в колосковых чешуях фестукоидных злаков на примере 12 видов дикорастущих растений. Рассмотрены основные формы ассимиляционных клеток и их расположение в пространстве чешуи. Показано, что ассимиляционные клетки листовых пластинок отличаются от соответствующих клеток колосковых чешуй в основном более мелкими размерами и усложненными пространственными конфигурациями, вплоть до формирования форм, имеющих сложные проекции в двух направлениях. При этом прослеживается тенденция к усилению теневых черт в структурной организации хлорофиллоносной паренхимы, что обусловлено увеличением доли клеток, выполняющих роль губчатой ткани.

**Ключевые слова:** *Poaceae*, фестукоидные злаки, анатомия, колосковая чешуя, хлоренхима, ячеистые клетки, дольчатые клетки.

## STRUCTURE OF THE GLUMES CHLORENCHYMA AT WILD-GROWING FESTUCOID GRASSES (POACEAE)

G.K. Zvereva

Novosibirsk State Pedagogical University,  
630126, Novosibirsk, Viljujsky str., 28, e-mail: [labsp@ngs.ru](mailto:labsp@ngs.ru)

The spatial organization of the assimilative tissue in the glumes at festucoid grasses on the example of 12 species of wild-growing plants is investigated. The basic form of assimilative cells and their location in space of glumes are considered. It is shown that the assimilative cells of leaf blades differ from the corresponding cells of glumes differ mainly in smaller sizes and complicated spatial configurations, up to formation of the forms having complex projections in two directions. The tendency to strengthening of shadow features in the structural organisation of chlorophyll-containing parenchyma is traced, that is caused by increase in a share of the cells which are carrying out a role of a spongy tissue.

**Key words:** *Poaceae*, festucoid grasses, anatomy, glume, chlorenchyma, cellular cells, lobate cells.

### ВВЕДЕНИЕ

Колосковые чешуи располагаются на основании оси колоска злаков и в разной степени охватывают колосок, являясь чешуевидными верхушечными листьями, в их пазухах цветки не формируются (Цвелёв, 1976). Анатомические показатели колосковых чешуй исследовались преимущественно на поперечных срезах, при этом основное внимание обращалось на признаки, которые можно использовать в таксономических целях (Трофимовская, Гудкова, 1979; Barkworth, 1978; Safaeipour, 2001, Szczepaniak, 2009; и др.).

Колосковые чешуи принимают участие в формировании завязи и созревании зерновки, выполняя такие важные функции, как фотосинтез и транспирация, поэтому значительную часть их пространства занимает хлорофиллоносная паренхима (Александров, Александрова, 1940а; Сыбанбеков,

1966а,б). Часто она более развита в верхней части чешуи по сравнению с нижней. В немногочисленных работах, преимущественно на примере хлебных злаков, ассимиляционную ткань колосковых чешуй описывали как рыхлую губчатую (Bonnett, 1961; Сыбанбеков, 1965) или как складчатую паренхиму в средней части и губчатую астероидную ткань в нижней части чешуи (Александров, Александрова, 1940б). Структурная организация хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков во многом напоминает таковую в листьях, но нередко с более сложными объемными формами клеток (Зверева, 2012).

Нами показано разнообразие клеточных конфигураций в мезофилле листьев фестукоидных злаков, при этом отмечалось, что частота встречаемости и степень выраженности клеток сложной формы у разных видов неодинаковы, а у некоторых

видов разветвленные клеточные проекции вовсе не обнаружены или встречаются крайне редко (Зверева, 2009, 2011). Задачей настоящей работы

было выявить особенности строения ассимиляционной ткани колосковых чешуй у дикорастущих фестукоидных злаков.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структура хлоренхимы и разнообразие форм ассимиляционных клеток колосковых чешуй изучены на примере 12 видов фестукоидных злаков, различающихся по экологическим особенностям и строению мезофилла листьев. У *Alopecurus aequalis* Sobol., *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Hierochloë odorata* (L.) Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Lolium perenne* L., *Phleum phleoides* (L.) Karsten, *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski, *Stipa pennata* L. рассматривалось строение нижних колосковых чешуй, у *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub и *Festuca pratensis* Hudson изучена структура хлоренхимы верхних колосковых чешуй.

Исследовалось анатомическое строение средней части колосковых чешуй из средней части колоса или метелки злаков, находящихся в состоянии колошения – начала цветения. Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973). Продольные срезы осуществлялись параллельно поверхности колосковой чешуи (парадермальный срез) и в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной наружной эпидерме (продольный боковой срез). При характеристике ассимиляционной ткани будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы клеток хлоренхимы и схему их расположения в пространстве листа злаков (Зверева, 2009, 2011, 2015). Выделяли простые (округлые или вы-

тянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок) проекции ассимиляционных клеток. Сложные формы подразделялись на ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки, и лопастные, имеющие многочисленные округлые или овальные выросты. При этом возможны промежуточные формы, сочетающие ячеистые или лопастные очертания с элементами губчатости (ячеисто-губчатые, губчато-лопастные, дольчато-лопастные и др.). Лопастные проекции клеток проявляются на поперечных срезах, ячеистые клетки расположены вдоль листа и образуют две группы. Клетки первой группы ориентированы своими звеньями перпендикулярно поверхности органа и по аналогии с мезофиллом двудольных растений соответствуют палисадной ткани. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными секциями располагаются параллельно эпидерме и по своей роли приближаются к губчатой паренхиме. Клетки сложных форм могут быть плоскими, если сложные контуры имеются только в одном направлении, и пространственно сложными, если они обнаруживаются в двух или даже трех направлениях, основными среди последних являются дважды сложные ячеисто-лопастные и дважды сложные ячеистые.

Для определения плотности хлоропластов на единицу поверхности колосковых чешуй использовались подходы, предложенные Т.К. Горышиной (1989).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Колосковые чешуи рассматриваемых видов злаков имеют мощное развитие наружной эпидермы. На парадермальных срезах антиклинальные стенки эпидермальных клеток отличаются разной степенью волнистости, особенно сильная и равномерная извилистость стенок наблюдается у *Agropyron cristatum*, *Lolium perenne* и *Psathyrostachys juncea*. Утолщение наружной стенки эпидермы на поперечных срезах составило 23–50 %, при этом наибольшие значения отмечены у ксероморфных злаков (табл. 1). У большинства видов под наружной эпидермой в виде островков или прерывистой полосой в 1–2 слоя протягивается гидроцитная ткань, состоящая из склерофицированных клеток. Особенно мощно, до 3–4 слоев, она развита у *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea*, в то же время у *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne* и *Phleum phleoides* ее практически нет. Считается,

что гидроцитная ткань совместно со склерофицированной эпидермой осуществляют регулирование водоснабжения колоса (Александров, Александрова, 1940а), вероятно, поэтому более заметно ее присутствие у ксероморфных видов.

Клетки внутренней эпидермы отличаются прямыми и более тонкими антиклинальными стенками, лишь у *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea* отмечается их небольшая волнистость. У большинства рассматриваемых злаков устьица располагаются на обеих сторонах чешуй. У *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne* и *Brachypodium pinnatum* они обнаружены только на наружной эпидерме, а у *Hierochloë odorata* и *Psathyrostachys juncea*, напротив, на внутренней эпидермальной поверхности. По отношению к эпидерме устьица в основном слегка погруженные или находятся на одном с ней уровне, лишь у *Bromopsis*

Количественно-анатомическая характеристика эпидермы колосковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Толщина, мкм				Число слоев хлоренхимы
	эпидермы		наружной стенки		
	наружной	внутренней	наружной эпидермы	внутренней эпидермы	
<i>Гигрофиты и гигромезофиты</i>					
<i>Alopecurus aequalis</i>	11.2 ± 0.90	17.0 ± 1.08	4.2 ± 0.37	2.1 ± 0.18	1–3
<i>Beckmannia syzigachne</i>	15.5 ± 0.62	16.9 ± 0.62	3.5 ± 0.28	2.5 ± 0.20	2–4
<i>Hierochloë odorata</i>	16.0 ± 0.50	16.8 ± 0.71	4.3 ± 0.20	2.5 ± 0.34	2–3
<i>Мезофиты</i>					
<i>Bromopsis inermis</i>	14.7 ± 0.58	25.9 ± 1.09	4.9 ± 0.22	3.6 ± 0.21	1–3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	12.5 ± 0.48	14.9 ± 0.68	5.2 ± 0.83	2.3 ± 0.16	1–4
<i>Elytrigia repens</i>	18.5 ± 0.57	23.9 ± 0.83	6.0 ± 0.22	4.8 ± 0.27	2–7
<i>Festuca pratensis</i>	15.2 ± 0.40	14.7 ± 0.85	6.2 ± 0.18	5.0 ± 0.28	2–6
<i>Ксеромезофиты</i>					
<i>Lolium perenne</i>	17.4 ± 0.25	16.9 ± 0.52	8.7 ± 0.15	6.0 ± 0.20	4–7
<i>Phleum phleoides</i>	18.0 ± 0.45	16.7 ± 1.04	9.0 ± 0.32	2.0 ± 0.25	2–5
<i>Ксерофиты</i>					
<i>Agropyron cristatum</i>	21.9 ± 0.61	16.5 ± 0.58	9.2 ± 0.48	5.3 ± 0.18	3–5
<i>Psathyrostachys juncea</i>	17.4 ± 0.58	17.4 ± 0.50	7.2 ± 0.37	6.8 ± 0.28	2–4
<i>Stipa pennata</i>	11.7 ± 0.21	10.7 ± 0.43	5.7 ± 0.42	2.4 ± 0.09	2–4

*inermis* они чуть приподнимающиеся. Длина устьиц на парадермальных срезах колебалась от 28 до 35 мкм, более крупные их размеры (до 40–50 мкм) наблюдались у *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens*.

Ассимиляционная паренхима занимает внутреннюю часть чешуи и более многослойна в области проводящих пучков, а в краевых частях часто располагается отдельными участками в 1–2 слоя. Менее всего она развита у *Alopecurus aequalis*, а наиболее мощно – у *Festuca pratensis*, *Elytrigia repens* и *Lolium perenne*.

На поперечных срезах чешуй *Alopecurus aequalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Hierochloë odorata*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata* хлоренхима состоит преимущественно из овальных клеток, обращенных к эпидерме большей стороной, изредка со слабой волнистостью стенок. Своими основными формами они раскрываются на парадермальных сечениях, при этом наблюдается сильная их дифференциация как по размерам, так и по конфигурации (рис. 1, табл. 2). Ряды удлиненных или более коротких клеток с прямыми или чуть волнистыми стенками чередуются с рядами слабо или хорошо выраженных ячеистых клеток второй группы. Так, у *Brachypodium pinnatum* наблюдается сочетание рядов из удлиненных клеток простой или слабо-ячеистой формы с более короткими проекциями с прямыми стенками (рис. 2). Немногочисленные ячеистые клетки первой группы выделяются у *Phleum phleoides*.

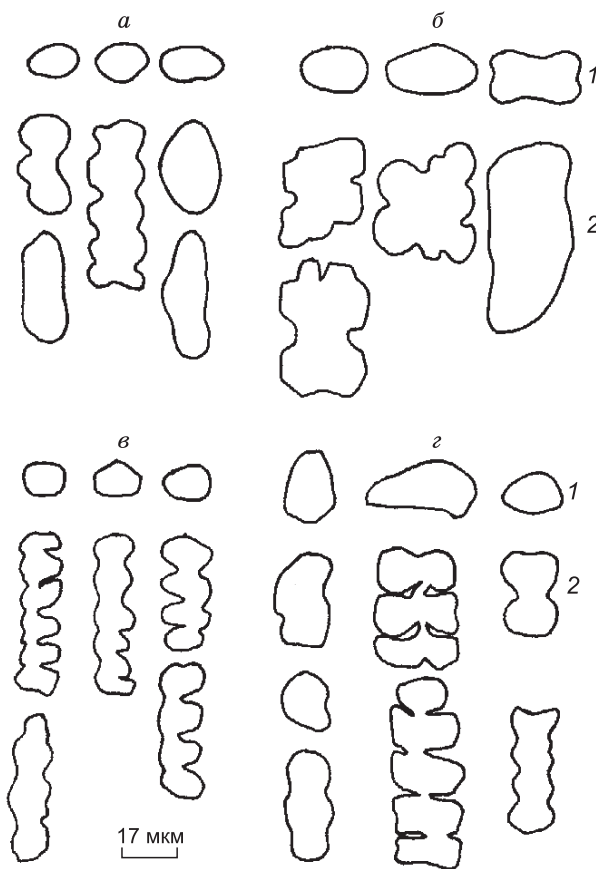


Рис. 1. Основные формы ассимиляционных клеток колосковых чешуй фестукоидных злаков с простыми проекциями на поперечных срезах.

Виды растений: а – *Alopecurus aequalis*; б – *Hierochloë odorata*; в – *Stipa pennata*; г – *Phleum phleoides*. Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный.

Таблица 2

Размеры клеток ассимиляционной ткани первого ряда у наружной (I) и внутренней (II) эпидермы колосковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Размеры клеток, мкм		
	Высота	Ширина	Толщина
<i>Гигрофиты и гигромезофиты</i>			
<i>Alopecurus aequalis</i>	10.8±0.48 (I)	14.5±0.36	41.6±3.02
	11.7±0.68 (II)	16.3±1.25	72.1±4.83
<i>Beckmannia syzigachne</i>	14.7±0.72	24.4±1.13	20.8±0.77
	12.7±1.07	30.4±1.56	27.4±1.08
<i>Hierochloë odorata</i>	12.6±0.47	24.9±1.52	47.3±2.62
	13.7±1.01	24.9±1.02	34.6±1.14
<i>Мезофиты</i>			
<i>Bromopsis inermis</i>	13.1±0.69	16.3±0.76	43.4±2.31
	13.7±0.41	21.5±0.65	58.8±3.77
<i>Brachypodium pinnatum</i>	11.7±0.35	14.3±0.70	22.3±1.08
	11.8±0.45	15.6±1.08	28.5±1.89
<i>Elytrigia repens</i>	19.5±0.76	18.0±0.58	51.3±4.55
	20.9±0.63	23.9±1.22	57.0±5.02
<i>Festuca pratensis</i>	15.2±0.80	15.5±0.72	42.9±3.64
	9.6±0.96	12.1±0.95	53.1±6.51
<i>Ксеромезофиты</i>			
<i>Lolium perenne</i>	28.6±1.34	15.2±0.62	31.7±0.96
	30.7±2.05	27.4±1.79	33.4±1.04
<i>Phleum phleoides</i>	17.6±0.75	17.2±0.98	48.8±4.06
	15.9±2.22	20.9±2.19	50.3±5.34
<i>Ксерофиты</i>			
<i>Agropyron cristatum</i>	28.9±1.40	17.2±1.03	63.2±2.84
	33.4±4.04	15.0±1.17	39.2±3.21
<i>Psathyrostachys juncea</i>	19.9±1.15	28.0±1.34	54.8±2.50
	21.4±1.67	22.7±1.66	68.7±2.82
<i>Stipa pennata</i>	8.5±0.48	10.8±0.31	53.6±4.06
	11.0±0.40	13.9±0.51	51.4±3.61

*Примечание.* Высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на продольном.

У остальных рассмотренных видов злаков на поперечных сечениях колосковых чешуй наряду с простыми конфигурациями ассимиляционных клеток встречаются разные варианты сложных лопатных и дольчатых клеточных проекций (рис. 3). Основные их ячеистые формы выявляются на продольных сечениях. При этом часто наблюдается чередование рядов ячеистых клеток первой и второй групп, по-разному ориентированных своими секциями к эпидерме.

Ячеистые клетки первой группы, выполняющие функцию палисадной ткани, особенно широко представлены под обеими эпидермами у *Elytrigia repens*, *Lolium perenne*, *Agropyron cristatum* и *Psathyrostachys juncea*. Наряду с ясно выраженными ячеистыми формами с многочисленными (до 10–

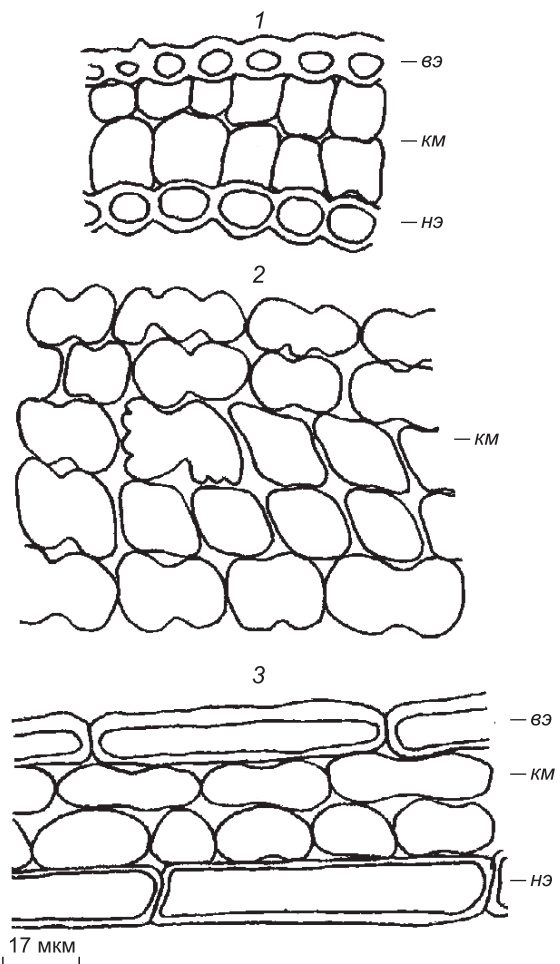


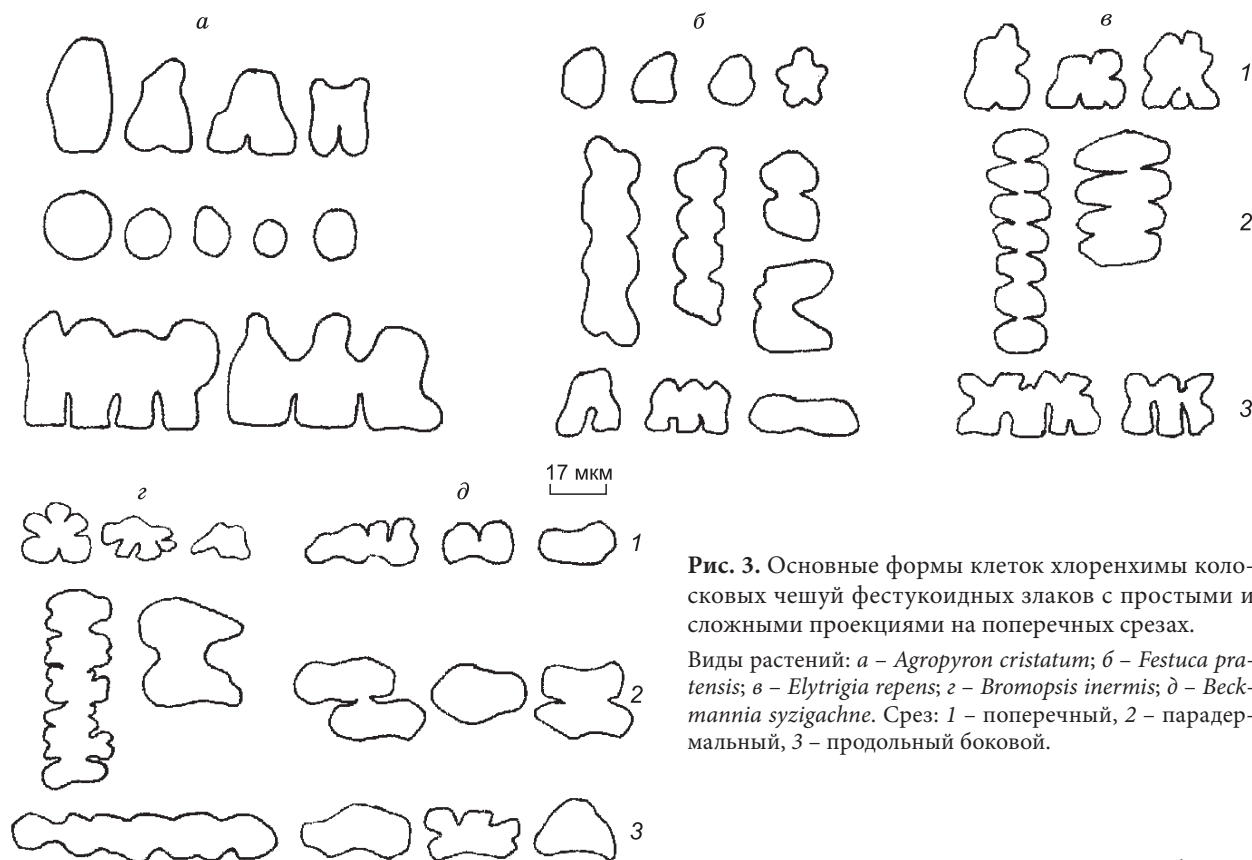
Рис. 2. Расположение клеток хлоренхимы в нижних колосковых чешуях *Brachypodium pinnatum*.

Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный у наружной эпидермы, 3 – продольный боковой. нэ – наружная эпидерма; вэ – внутренняя эпидерма; км – клетки хлоренхимы.

20) звеньями имеются также ряды проекций разнообразных ячеисто-губчатых очертаний с палисадообразными выростами, опирающимися на эпидерму. Ряды ячеистых клеток второй группы, среди которых также велика доля многоячеистых, более часты у *Psathyrostachys juncea* и *Elytrigia repens* по сравнению с *Agropyron cristatum* и *Lolium perenne*. Длина клеточных ячеек превышает ширину в 1.8–2.1 раза (табл. 3). Внутренние слои хлоренхимы состоят преимущественно из более крупных ячеистых и ячеисто-губчатых клеток второй группы, включающих в основном 2–4 секции, лишь у *Psathyrostachys juncea* их число достигает до 10–15 и может быть больше (рис. 4).

Сочетание сильной извилистости клеточных стенок в поперечнике со сложными ячеистыми конфигурациями в продольном направлении свидетельствует о том, что значительная часть клеток хлоренхимы у этих видов имеет дважды сложные ячеисто-лопастные формы с увеличенной поверх-





**Рис. 3.** Основные формы клеток хлоренхимы колосковых чешуй фестукоидных злаков с простыми и сложными проекциями на поперечных срезах.

Виды растений: а – *Agropyron cristatum*; б – *Festuca pratensis*; в – *Elytrigia repens*; г – *Bromopsis inermis*; д – *Beckmannia syzigachne*. Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный, 3 – продольный боковой.

Таблица 3

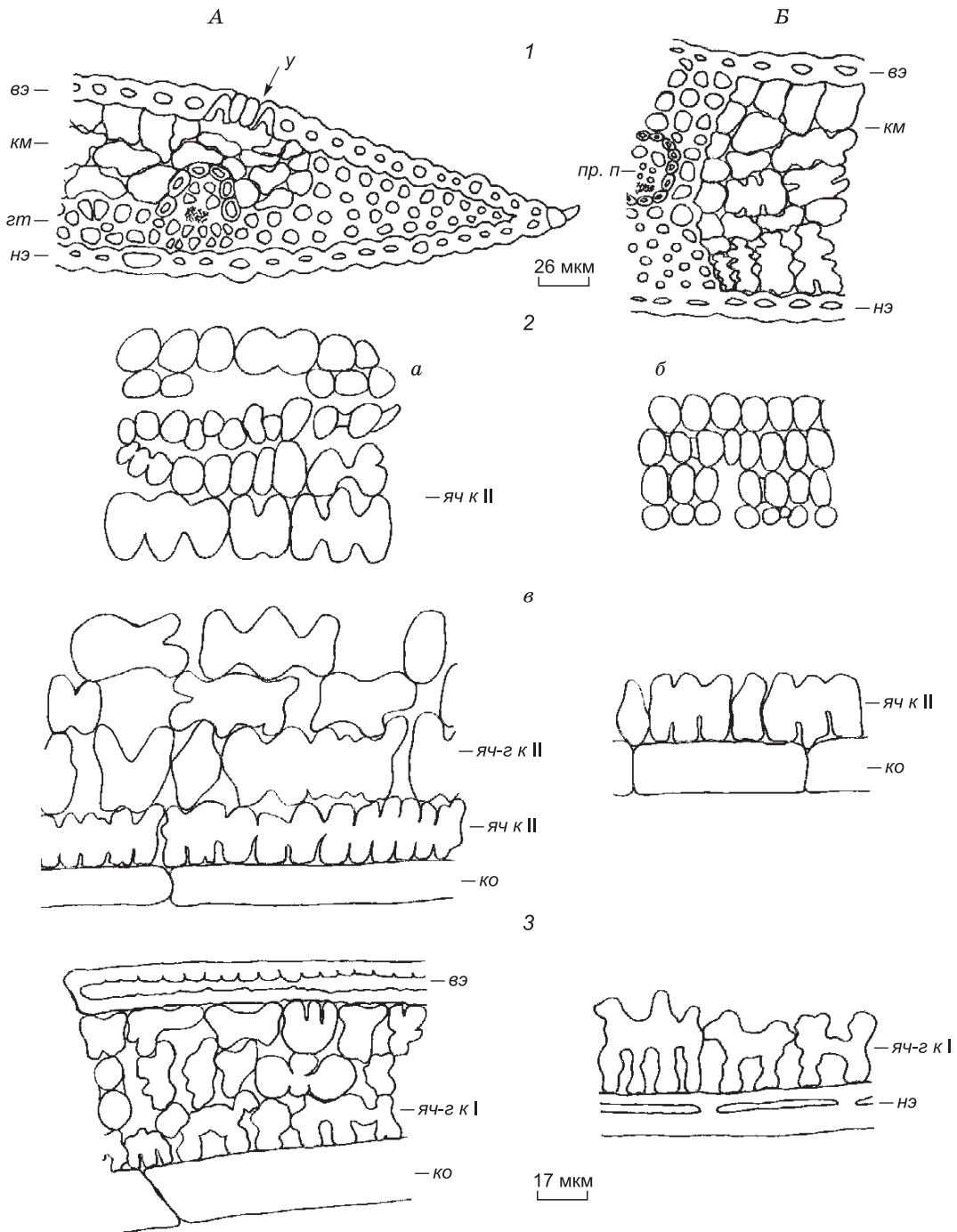
**Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп хлоренхимы в колосковых чешуях фестукоидных злаков**

Вид	Число ячеек в клетке	Размеры ячеек, мкм	
		Высота	Ширина
<i>Ячеистые клетки первой группы (первый ряд у наружной эпидермы, продольный боковой срез)</i>			
<i>Agropyron cristatum</i>	2–10	30.7 ± 1.51	14.4 ± 0.59
<i>Elytrigia repens</i>	2–10	16.2 ± 0.55	9.5 ± 0.35
<i>Lolium perenne</i>	2–9	22.7 ± 1.15	9.5 ± 1.03
<i>Phleum phleoides</i>	2–6	21.0 ± 1.02	14.5 ± 0.48
<i>Psathyrostachys juncea</i>	3–9	17.4 ± 0.95	9.4 ± 0.84
<i>Ячеистые клетки второй группы (первый ряд у наружной эпидермы, тангентальный срез)</i>			
<i>Beckmannia syzigachne</i>	2–4	28.1 ± 1.69	13.7 ± 0.52
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2–3	15.5 ± 0.50	10.0 ± 0.45
<i>Bromopsis inermis</i>	2–17	20.7 ± 0.51	13.5 ± 0.38
<i>Elytrigia repens</i>	2–8	19.5 ± 0.85	10.8 ± 0.42
<i>Hierochloë odorata</i>	2–4	26.9 ± 0.80	17.2 ± 0.50
<i>Festuca pratensis</i>	2–5	16.9 ± 0.67	11.9 ± 0.40
<i>Phleum phleoides</i>	2–5	21.2 ± 0.78	12.4 ± 0.62
<i>Psathyrostachys juncea</i>	2–13	23.7 ± 0.92	12.2 ± 0.40
<i>Stipa pennata</i>	2–9	13.9 ± 0.87	9.2 ± 0.77
<i>Ячеистые клетки второй группы (2–3 слой от наружной эпидермы, тангентальный срез)</i>			
<i>Elytrigia repens</i>	2–3	26.4 ± 1.54	12.2 ± 0.90
<i>Festuca pratensis</i>	2–3	27.2 ± 1.18	15.0 ± 0.90
<i>Lolium perenne</i>	2–4	22.4 ± 0.72	11.7 ± 0.46

ностью. Так, например, под наружной эпидермой в нижних колосковых чешуях *Lolium perenne* очень часты хорошо выраженные ячеистые клетки первой группы и ячеисто-губчатые формы с длинными палисадообразными выростами и сильной извилистостью стенок секций, проявляющейся на поперечных срезах. У внутренней эпидермы расположены ячеистые клетки с более широкими звеньями и небольшой волнистостью стенок в поперечном направлении. Промежуточные слои хлоренхимы состоят преимущественно из ячеистых клеток второй группы с крупными немногочисленными ячейками, имеющими очень разнообразное очертания в поперечнике – от губчатых до лопастных и дольчато-лопастных. Наряду с подобными формами встречаются и плоские клетки, отличающиеся изрезанностью стенок на поперечных сечениях и овальными или палочкообразными контурами в продольном направлении.

В колосковых чешуях *Beckmannia syzigachne* волнистость стенок клеток хлоренхимы более часто встречается на поперечных срезах, а на парадермальных сечениях прослеживается чередование простых и ячеистых форм второй группы.

Основная часть клеток хлоренхимы в верхних колосковых чешуях *Bromopsis inermis* и *Festuca pratensis* представлена разными вариантами ячеистых клеток второй группы, которые протягиваются вдоль проводящих пучков и осуществляют функцию губчатой ткани. При этом у *Festuca pratensis*



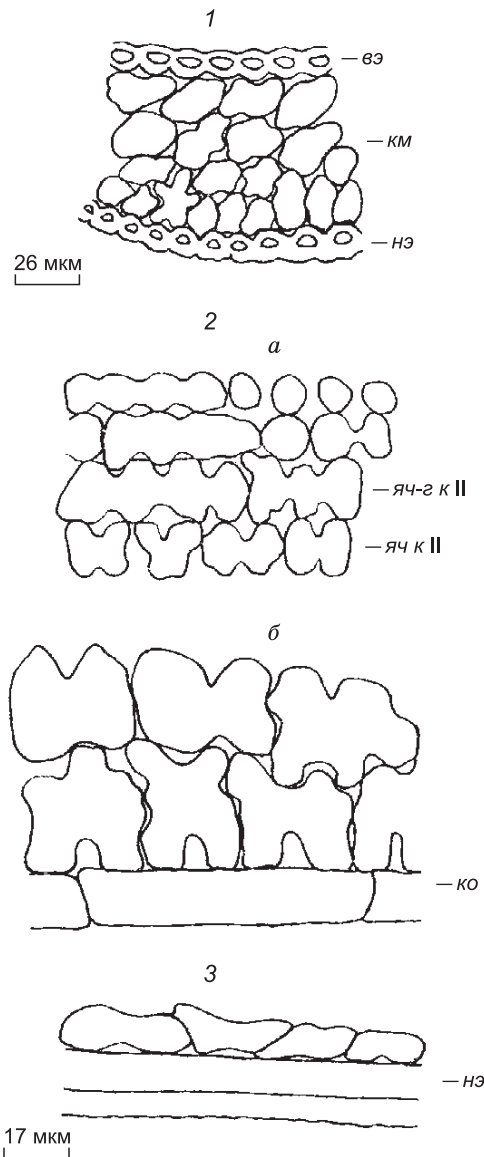
**Рис. 4.** Анатомическое строение хлоренхимы нижних колосковых чешуй у *Psathyrostachys juncea* (А) и *Lolium perenne* (Б).

Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный (а – у внутренней эпидермы, б – у наружной эпидермы; в – у проводящего пучка в средних слоях), 3 – продольный боковой.

пр.п – проводящий пучок; у – устьице; гт – гидрочитная ткань; ко – клетки паренхимной обкладки; проекции клеток: яч-г к I – ячеисто-губчатой формы первой группы; яч к II – ячеистой формы второй группы; яч-г к II – ячеисто-губчатой формы второй группы. Ост. обозн. см. рис. 2.

значительно участие и клеток с прямыми стенками (рис. 5). У *Bromopsis inermis*, напротив, большинство клеток отличается сложностью своих проекций как в одном, так и двух направлениях, в подавляющем большинстве это губчато-ячеистые и ячеистые конфигурации с неравномерными, не-

большими по размерам, но достаточно многочисленными секциями (до 10–17), у которых имеются выросты в разных направлениях. На тангентальных сечениях также встречаются отдельные ряды крупных проекций очень разнообразных губчато-лопастных и губчато-дольчатых очертаний, кото-



**Рис. 5.** Расположение ассимиляционных клеток в верхних колосковых чешуях *Festuca pratensis*.

Срез: 1 – поперечный, 2 – парадермальный (а – у наружной эпидермы; б – у проводящего пучка в средних слоях); 3 – продольный боковой у наружной эпидермы. Ост. обозн. см. рис. 2, 4.

рые могут свидетельствовать о наличии многосложных лопастных клеток.

Отметим, что у *Beckmannia syzigachne*, *Bromopsis inermis* и *Festuca pratensis* изредка встречаются и ряды ячеистых клеток первой группы.

Сопоставим наличие клеток сложной формы в хлоренхиме листовых пластинок и колосковых чешуй у рассмотренных видов злаков. Так, мезофилл листьев *Festuca pratensis* и *Phleum phleoides* состоит в подавляющем большинстве из клеток простых очертаний, ячеистые формы встречаются очень редко (Зверева, 2011). Хлоренхима их колосковых чешуй представляет совокупность очень разнообразных по конфигурациям клеток прос-

тых и сложных форм как первой, так и второй групп. В листовых пластинках *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Brachypodium pinnatum* и *Hierochloë odorata* ячеистых клеток немного и часто они слабо выражены, а в хлоренхиме их колосковых чешуй велика доля слабоячеистых и губчато-ячеистых клеток. У *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Lolium perenne* и *Psathyrostachys juncea* многочисленные и хорошо выраженные ячеистые клетки имеются как в листьях, так и чешуях. При этом в чешуях возрастает присутствие многоячеистых и многосложных клеток с лопастными и ячеистыми очертаниями в разных плоскостях. Лишь в колосковых чешуях *Stipa pennata* менее значительные изменения, связанные в основном с увеличением доли многосекционных ячеистых клеток.

Усложнение пространственных форм ассимиляционных клеток в колосковых чешуях по сравнению с листьями, вероятно, сопряжено с усиленными их функциями во время созревания зерновок. В частности, на примере пшеницы показана более высокая ферментативная и фотосинтетическая активность колосковых чешуй во время созревания зерна по сравнению с флаговым листом (Singal et al., 1986; Kong et al., 2015).

В пределах генеративного побега злаков клетки хлорофиллоносной паренхимы колосковых чешуй более мелкие по сравнению с листовыми пластинками. Сокращение их размеров происходит преимущественно за счет высоты, по ширине они часто близки или даже превосходят таковые в листьях. Так, сопоставление величины клеток у абаксиальной эпидермы на поперечных срезах показало, что у рассматриваемых злаков, кроме *Agropyron cristatum*, высота клеточных проекций в чешуях снижается в 1.2–2.1 раза. По ширине они часто близки или превышают таковую в листовых пластинках в 1.1–1.5 раза. В колосковых чешуях секции ячеистых клеток сокращаются в размерах в 1.1–1.7 раза, более крупные они по сравнению с листьями лишь у *Agropyron cristatum*.

В колосковых чешуях большинства видов злаков по сравнению с их листовыми пластинками увеличивается доля клеток, обращенных своими наибольшими сторонами к поверхности чешуй и выполняющих функцию губчатой ткани. Особенно заметное уменьшение участия столбчатых клеток отмечалось в чешуях *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Festuca pratensis*, *Phleum phleoides* и *Stipa pennata*. Палисадная паренхима, образованная ячеистыми и ячеисто-губчатыми клетками первой группы, в большей степени сохранилась у *Agropyron cristatum* и *Lolium perenne*, чуть меньше – у *Elytrigia repens* и *Psathyrostachys juncea*. Это свидетельствует об усилении теневых черт в организации фотосинтетической паренхимы колосковых чешуй у фестукоидных злаков по сравнению с их

## Показатели структуры пластидного аппарата колосковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см <sup>2</sup> средней части чешуи, млн
<i>Гигрофиты и гигромезофиты</i>		
<i>Alopecurus aequalis</i>	21.9 ± 0.98	2.83
<i>Beckmannia syzigachne</i>	14.3 ± 0.84	7.44
<i>Hierochloë odorata</i>	15.4 ± 0.90	6.88
<i>Мезофиты</i>		
<i>Bromopsis inermis</i>	9.8 ± 0.48	3.89
<i>Brachypodium pinnatum</i>	12.9 ± 0.54	6.54
<i>Elytrigia repens</i>	11.9 ± 0.60	12.38
<i>Festuca pratensis</i>	11.6 ± 0.52	11.49
<i>Ксеромезофиты</i>		
<i>Lolium perenne</i>	14.4 ± 0.64	13.66
<i>Phleum phleoides</i>	16.2 ± 0.65	3.80
<i>Ксерофиты</i>		
<i>Agropyron cristatum</i>	16.1 ± 0.92	11.43
<i>Psathyrostachys juncea</i>	17.1 ± 0.79	8.17
<i>Stipa pennata</i>	7.1 ± 0.41	8.24

листьями, что отчасти обусловлено развитием гидроцитной ткани и мощной эпидермы. При исследовании структуры хлоропластов пшеницы было показано, что пластиды колосковых чешуй отличаются от таковых в листьях как по форме и размерам, так и по строению мембранной системы (Березина, 1989). При этом особенности ультраструктуры хлоропластов чешуй во многом близки к пластидам, работающим в пониженном режиме освещенности.

По пластидному наполнению единицы площади колосковые чешуи фестукоидных злаков уступают листовым пластинкам в 1.3–9.9 раза (табл. 4). Наибольшая густота хлоропластов наблюдается в колосовых чешуях *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis* и *Lolium perenne* с более многочисленными слоями хлоренхимы, в строении которой в этом случае можно различать и срединные клетки, наподобие выделенных нами в листьях злаков (Зверева, 2009). Они располагаются в глубине ткани, преимущественно у проводящих пучков, и отличаются губчато-лопастными конфигурациями в поперечнике и плоскими или усложненными ячеистыми формами в продольном направлении.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В колосковых чешуях дикорастущих фестукоидных злаков хлоренхима менее развита и отличается меньшей насыщенностью хлоропластами по сравнению с их листовыми пластинками. У видов растений с более мощной ассимиляционной тканью ее строение приближается к таковому в листовых пластинках. При этом прослеживается тенденция к усилению теневых черт в структурной организации хлорофиллоносной паренхимы, что обусловлено увеличением доли клеток, выполняющих роль губчатой ткани. Ассимиляционные клетки листьев по сравнению с соответствующими клетками колосковых чешуй отличаются в основном более мелкими размерами и усложненными пространственными

формами, что, вероятно, является структурной основой интенсивного метаболизма во время цветения и плодоношения. Так, в колосковых чешуях злаков, мезофилл листьев которых состоит преимущественно из клеток простых конфигураций, резко увеличивается участие слабоячеистых и ячеисто-губчатых форм. У злаков с многочисленными и хорошо выраженными ячеистыми клетками в мезофилле листьев наблюдается в основном дальнейшее усложнение их пространственных форм в колосковых чешуях до образования многосекционных и дважды сложных ячеисто-лопастных клеток, имеющих лопастные очертания в поперечнике и ячеистые конфигурации вдоль чешуи.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Г., Александрова О.Г. О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27, № 5. С. 493–496.
- Александров В.Г., Александрова О.Г. Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // Докл. АН СССР. 1940б. Т. 27, № 5. С. 497–500.
- Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1989. 26 с.
- Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1973. 591 с.
- Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск, 2011. 201 с.
- Зверева Г.К. Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков // Вестн. Алт. гос. аграрн. ун-та. 2012. № 10 (96). С. 65–69.
- Зверева Г.К. Разнообразие объемных конфигураций ассимиляционных клеток и основные адаптации



- хлоренхимы у злаков (*Poaceae*) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола, 2015. С. 226–229.
- Сыбанбеков К.Ж.** К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 12. С. 1673–1685.
- Сыбанбеков К.Ж.** Особенности расположения тканевых структур в чешуях колоса различных сортов пшеницы // Бот. журн. 1966а. Т. 51, № 9. С. 1321–1329.
- Сыбанбеков К.Ж.** Сравнительные данные по интенсивности фотосинтеза и транспирации различных органов остистых и безостых форм пшеницы // Бот. журн. 1966б. Т. 51, № 11. С. 1628–1632.
- Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н.** Анатомо-морфологические исследования в связи с классификацией рода *Hordeum* L. // Бюл. Всесоюз. НИИ растениеводства. 1979. Вып. 91. С. 71–79.
- Цвелёв Н.Н.** Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Barkworth M.E.** A taxonomic study of the large-glumed species of *Stipa* (Gramineae) occurring in Canada // Canad. Journ. Bot. 1978. V. 56, No. 6. P. 606–625.
- Bonnett O.T.** The oat plant: its histology and development // Illinois Agricultural Experiment Station Bull. 1961. V. 672. P. 1–112.
- Kong L., Sun M., Xie Y., Wang F., Zhao Z.** Photochemical and antioxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. Article 358.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. V. 86, No. 2. P. 186–194.
- Safaeipour Zh.** Anatomical studies on the glumes of *Aegilops* species in Iran // Pajouhesh-va-sazandegi. 2001. V. 14, No. 1. P. 58–63.
- Singal H.B., Sheoran I.S., Singh R.** In vitro enzyme activities and products of  $^{14}\text{CO}_2$  assimilation in flag leaf and ear parts of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Photosynth. Res. 1986. V. 8, No. 2. P. 113–122.
- Szczepaniak M.** Ecological aspects of anatomical and morphological variation of *Elymus hispidus*, *E. repens* and *E. × mucronatus* // Grass Research / Frey L. Kraków, 2009. P. 49–67.