

УДК 581.84:582.542.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ У НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ ЗЛАКОВ

Д.К. Батырбекова, Е.В. Горемыкина, А.А. Лосев, С.А. Майоров

Описаны особенности анатомической структуры листовых пластинок *Stipa capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P.Smirnov, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaud. и *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. Различия в строении нижней части пластинки и вышерасположенных участков связаны с особенностями жизненных форм исследованных злаков. Объем склеренхимы листовой пластинки зависит от внешних условий, а также от уровня среза, что необходимо учитывать при использовании этого признака в диагностических целях.

Ключевые слова: анатомия листовых пластинок, степные злаки, жизненная форма.

Злаки относятся к достаточно сложной для определения группе растений. Ключи для их диагностики строятся, прежде всего, на признаках генеративных органов, хотя цветут многолетние злаки не каждый год. Определители, использующие признаки вегетативных органов, в том числе и анатомические, разработаны для некоторых групп, например для овсяниц (Алексеев, 1975, 1980).

Сложность создания определителя злаков состоит в том, что это очень многочисленная группа. Большая часть представителей имеет обширный ареал, что, в свою очередь, подразумевает значительную изменчивость особей, в том числе и морфологическую. И чем больше территория, которую охватывает определитель, тем сложнее найти четкие признаки, позволяющие однозначно диагностировать каждый вид (Цвелев, 1976).

Создание региональных определителей, предназначенных для работы в одной-двух областях из сходных климатических зон, могло бы решить такую проблему. Региональный определитель сужает не только количество диагностируемых видов, но и размах изменчивости отдельных признаков, что облегчает составление ключа.

Для Волгоградской обл. единственный определитель злаков был создан П.П. Бегучевым (1976) в семидесятые годы прошлого века. Ключ, включающий не все, а только наиболее распространенные в области виды, был основан главным образом на морфологических данных и особенностях жизненных форм злаков. Использование анатомических особенностей позволит расширить базу признаков, что даст возможность более точной диагностики.

Разработка нового ключа требует проведения тщательного предварительного исследования, которое должно выявить стабильные и изменчивые

признаки. Необходимо выяснить, как меняется структура тканей в течение вегетационного периода, в зависимости от условий произрастания, а также установить, какие особенности могут варьировать в пределах одного растения.

Наиболее ценными для диагностики злаков считаются анатомические признаки листовых пластинок (Цвелев, 1976; Злаки Украины, 1977), при этом традиционно рассматривается структура их средней части (Лотова, Тимонин, 1989). Однако важно иметь полное представление о строении органа. Середину листовой пластинки не сложно определить у здорового листа. Но в летние месяцы в условиях засушливого климата южных регионов у злаков нередко высыхает и обламывается значительная часть листовой пластинки, и тогда понять, где находился средний участок, практически невозможно. С подобными трудностями приходится сталкиваться при диагностике растительного сырья, где остатки злаков могут быть представлены фрагментами вегетативных органов, в том числе листовых пластинок.

Основная задача настоящего исследования – выяснить, как меняется структура в пределах одной листовой пластинки по всей ее длине у некоторых узколистных злаков Волгоградской обл.

Материал и методика

Исследованы листовые пластинки вегетативных побегов у семи видов узколистных злаков Волгоградской обл. из родов ковыль *Stipa* L. (*S. capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P. Smirnov), тонконог *Koeleria* Pers. (*K. cristata* (L.) Pers.), овсяница *Festuca* L. (*F. valesiaca* Gaud.) и житняк *Agropyron* Gaertn. (*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult.). Эти злаки ши-

роко распространены в степных сообществах Волгоградской обл., за исключением *S. pulcherrima*, который относится к редким видам и включен в «Красную книгу» России (Красная книга Российской Федерации, 2008; Флора Нижнего Поволжья, 2006).

Материал собран в 2011–2013 гг. в Дубовском и Иловлинском районах Волгоградской обл., а также в черте г. Волгоград на остепненном участке около главного корпуса Волгоградского государственного университета (ВолГУ). Материал собирали в конце мая – начале июня, у *F. valesiaca* в 2011 г. исследовали также апрельские, июньские и сентябрьские образцы, причем листья брали с одних и тех же растений. Вегетативные побеги фиксировали в этаноле (95°), дальнейшую обработку проводили по стандартной анатомической методике (Барыкина и др., 2004). Поперечные срезы выполняли от руки в нижней части пластинки около влагалища, в средней части пластинки и в верхней части приблизительно на 3–7 мм ниже кончика листа.

Фотографии выполнены с помощью цифровой камеры «DCM 900» и микроскопа «Микмед-5», схематичные рисунки на основе фотографий срезов – в программе Adobe Photoshop CS5.

Результаты

Согласно классификации жизненных форм злаков Т.И. Серебряковой (1971), *Agropyron desertorum* относится к безрозеточным травянистым дерновинным многолетникам, остальные исследованные виды – к розеткообразующим травянистым дерновинным многолетникам.

При сравнении поперечных срезов листовых пластинок вегетативных побегов обращали внимание на их очертания, количество ребер, степень развития моторных клеток, расположение склеренхимы, количество пучков, степень одревеснения тканей. Более подробные описания для листовых пластинок *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *S. ucrainica* и *K. cristata* приведены в ранее опубликованной работе (Горемыкина, 2013).

Ковыли

В средней части листовые пластинки гладкие на абаксиальной поверхности, ребристые на адаксиальной (рис. 1, АП, БП, ВП, ГП; одревеснение тканей показано точками, плотность точек соответствует степени одревеснения). У *S. tirsia* и *S. ucrainica* 6–7 ребер, пластинки слегка сложены. У *S. Capillata* и особенно у *S. Pulcherrima* пластинки раздвинуты. У *S. pulcherrima* имеются обычно от 13 до 15 ребер, у *S. capillata* – от 8 до

12. Ребра хорошо выражены, борозды обычно погружены на половину толщины среза и глубже. Листовые пластинки эпистоматические, устьица не погруженные. Моторные клетки в 2–3 раза больше окружающих их эпидермальных клеток (рис. 2, Б). Они лучше развиты в более глубоких бороздах около средней жилки, чем в менее глубоких краевых бороздах. Для пузыревидных клеток характерны полное отсутствие одревеснения и более тонкая наружная клеточная стенка, чем у остальных эпидермальных клеток. Опушение имеется на нижней и верхней сторонах листа. Оно представлено у всех исследованных видов мелкими шиповидными и короткими одноклеточными волосками с примесью длинных. Редкие длинные волоски встречаются у *S. tirsia* и *S. ucrainica*. У *S. pulcherrima* и *S. capillata* в этой части пластинки обильно развиваются крупные одноклеточные волоски. Причем у *S. pulcherrima* они находятся преимущественно на боковых поверхностях ребер (в бороздах), а у *S. capillata* распространяются и на вершины ребер. Это является основным различием, отмеченным между данными видами. Обычно имеется сплошной слой склеренхимы под нижней эпидермой, а также субэпидермальные тяжи склеренхимы на вершинах крупных ребер. У *S. capillata* в отдельных случаях слой склеренхимы под нижней эпидермой прерывается. Балки и тяжи склеренхимы сопровождают большую часть проводящих пучков и укрепляют края листовой пластинки.

Проводящие пучки фестукоидного типа, со сплошной одревесневшей механической обкладкой и слабо выраженной паренхимной. У *S. tirsia* и *S. ucrainica* 8–9 проводящих пучков, у *S. pulcherrima* и *S. capillata* имеется 12–16 проводящих пучков. Одревеснение постоянно наблюдалось в этой части пластинки в ксилеме и механической обкладке пучков. Слабое одревеснение иногда присутствовало в склеренхиме *S. tirsia*, одревесневшие склеренхима и верхняя эпидерма отмечены у образцов *S. capillata*. У остальных ковылей эпидерма и склеренхима оставались не одревесневшими.

В нижней части листовые пластинки обычно свернутые, иногда слегка приоткрытые. Площадь поперечного сечения такая же, как в средней части или несколько меньше (рис. 1, АИ, БИ, ВИ, ГИ). У *S. tirsia* и *S. ucrainica* имеется от 3 до 7 ребер, у *S. pulcherrima* и *S. capillata* – от 7 до 14. Иногда краевые борозды едва обозначены, тогда как две центральные борозды обычно доходят до середины среза. Опушение имеется на нижней и верхней сторонах листа. У всех исследованных видов

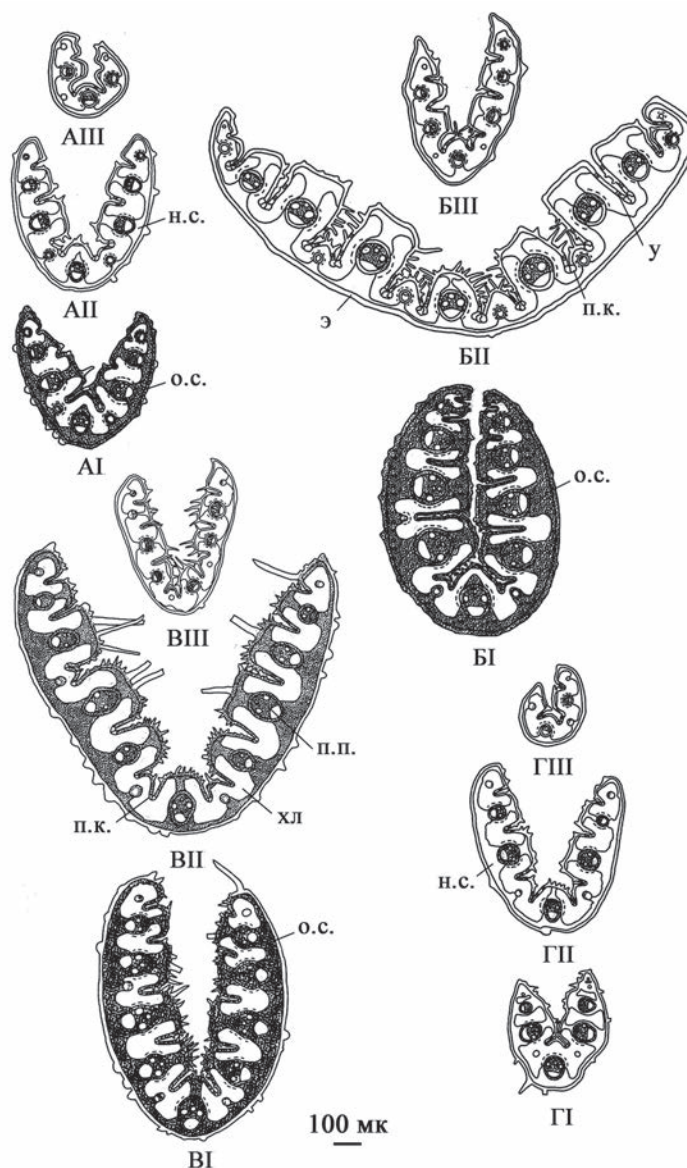


Рис. 1. Поперечные срезы листовых пластинок в нижней (I), средней (II) и верхней (III) части *S. tirsia* (А), *S. pulcherrima* (Б), *S. capillata* (В) и *S. ucrainica* (Г); н.с. – неодревесневшая склеренхима, о.с. – одревесневшая склеренхима, п.к. – пузыревидные клетки, п.п. – проводящий пучок, у – устьице, хл. – хлоренхима, э – эпидерма. Точками отмечено одревеснение тканей, плотность точек соответствует степени одревеснения

оно представлено мелкими шиповидными и короткими одноклеточными волосками с некоторой примесью длинных. Пузыревидные клетки мало отличаются по размеру от основных эпидермальных клеток на поперечных срезах. У образцов *S. capillata* отмечались пузыревидные клетки, которые были даже мельче основных эпидермальных клеток (рис. 2, А). У всех видов в этой части среза наблюдалось увеличение объема склеренхимы по сравнению со средней частью. Число проводящих пучков обычно такое же, как в средней части или может уменьшиться на 2–3, что иногда отмечалось у *S. capillata*. У всех исследованных ковылей, кроме *S. ucrainica*, в этой части листа наблюдалось

сильное одревеснение основных эпидермальных клеток (у *S. capillata* только на адаксиальной стороне), склеренхимы, механической обкладки пучков и ксилемы. Также небольшое одревеснение наблюдалось у замыкающих клеток устьиц. У исследованных образцов *S. ucrainica* в этой части листа одревеснение отмечено только в обкладке пучков и в ксилеме. Это единственное различие, которое было отмечено между этим видом и *S. tirsia*.

В верхней части у всех исследованных ковылей лист более или менее свернут, площадь поперечного среза меньше, чем в средней и нижней частях (рис. 1, АIII, БIII, ВIII, ГIII). Количество ребер сокращается до 2–5 у *S. tirsia* и *S. ucrainica*,

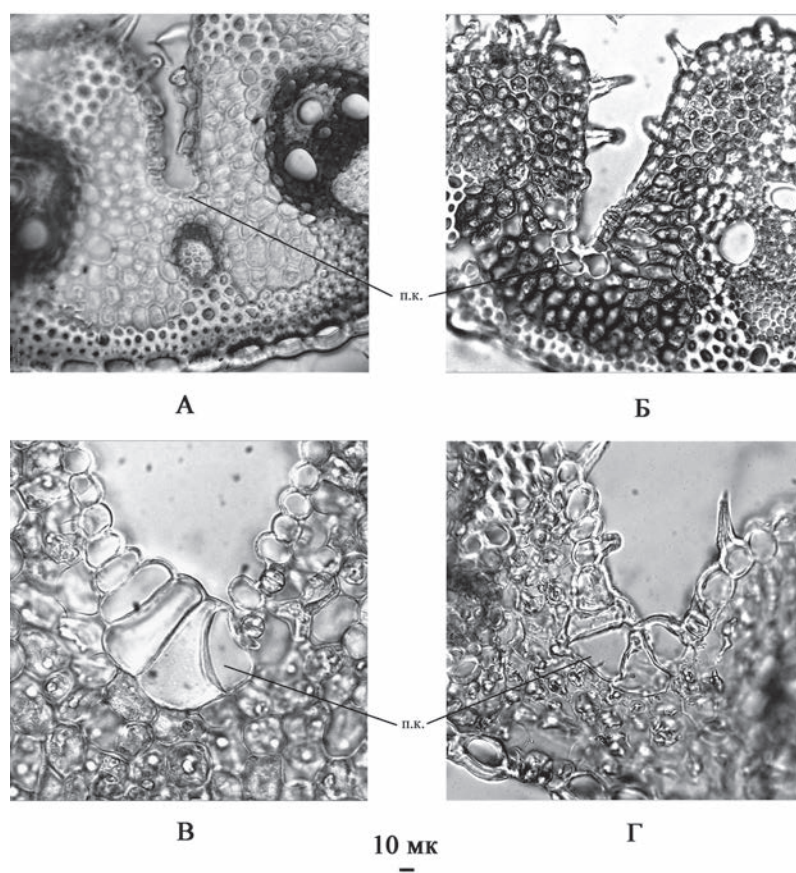


Рис. 2. Пузыревидные клетки *S. capillata* (А), *S. pulcherrima* (Б), *K. cristata* (В) и *A. desertorum* (Г); п.к.- пузыревидные клетки

до 6–10 у *S. pulcherrima* и *S. capillata*. Борозды становятся менее глубокими. У *S. tirsa*, *S. ucrainica* и *S. capillata* моторные клетки развиты, как и в средней части. У образцов *S. pulcherrima* отмечалось уменьшение размеров моторных клеток. У всех исследованных видов опушение представлено короткими трихомами. У всех исследованных ковылей объем склеренхимы сокращается по сравнению с нижней и средней частями. Над пучками исчезают верхние балки, контакт с механической тканью обычно сохраняется только в нижней части пучков. Некоторые мелкие пучки могут полностью терять связь со склеренхимой. Слой склеренхимы под нижней эпидермой становится тонким, местами в один слой клеток, у *S. capillata* он обычно прерывается. Тяжи склеренхимы сохраняются на верхушках боковых ребер, в краевых участках листовой пластинки. Проводящие пучки становятся более мелкими. Общее количество пучков уменьшается до 5–7 у *S. tirsa* и *S. ucrainica* и до 7–10 у *S. pulcherrima* и *S. capillata*. Слабое одревеснение постоянно присутствует в пучках. Оно распространяется на метаксилему и часть обкладки, примыкающей к метаксилеме. Небольшое одревеснение в склеренхиме отмечено у некоторых образцов *S. capillata*.

Тонконог гребенчатый *K. cristata*

В средней части листовые пластинки на абаксиальной стороне слегка бугристые, на адаксиальной имеется 5–7 ребер (рис. 3, АП). Лист часто развернут. Ребра крупные, борозды углублены до середины поперечного сечения и глубже. Листовые пластинки амфистоматические. Устьица погруженные. Моторные клетки превышают по размеру соседние эпидермальные клетки в 4–7 раз (рис. 2, В). Имеются длинные и короткие одноклеточные трихомы, такое же опушение присутствует в нижней и верхней частях пластинки. Под нижней эпидермой склеренхима располагается в виде отдельных тяжей, не связанных с пучками и выдающихся над уровнем мезофилла в виде небольших бугорков. Под верхней эпидермой склеренхима сосредоточена на поверхности ребер, склеренхимные тяжи укрепляют края листовой пластинки. Фестукоидные проводящие пучки (9–13) не контактируют со склеренхимой. Одревеснение отмечено только в пучках: оно распространяется на метаксилему и граничащие с ней клетки механической обкладки, в протоксилеме одревеснение выражено очень слабо. Такое же одревес-

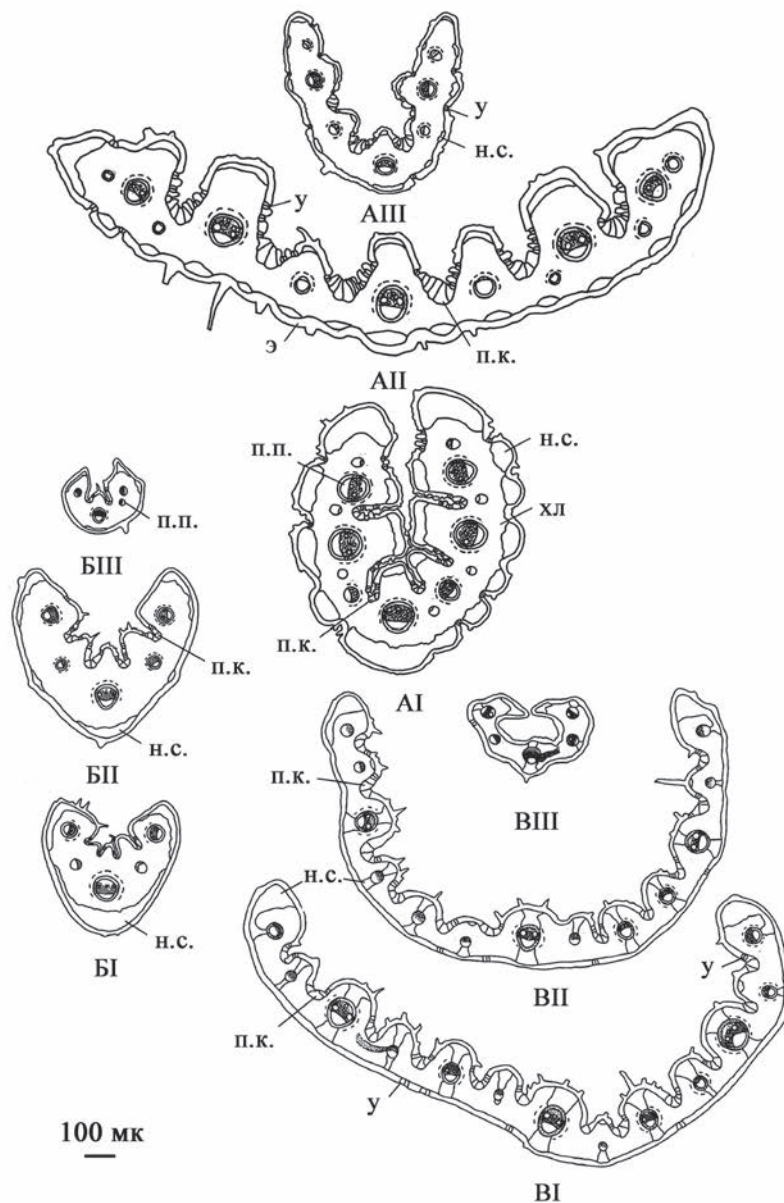


Рис. 3. Поперечные срезы листовых пластинок *K. cristata* (А), *F. valesiaca* (Б) и *A. desertorum* (В) в нижней (I), средней (II) и верхней (III) части. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1

нение сохраняется в нижней и верхней частях пластинок.

В нижней части листовая пластинка вдоль сложенная, на абаксиальной поверхности явно бугристая, на адаксиальной имеется 3–5 ребер (рис. 3, AI). Борозды доходят не более чем до середины сечения листовой пластинки. Моторные клетки слабо выражены, по размерам не отличаются от соседних эпидермальных клеток или превышают их не более чем в два раза. Толщина тяжей склеренхимы увеличивается. Число пучков обычно возрастает до 11–15.

В верхней части площадь поперечного сечения листовой пластинки уменьшается по сравнению со средней и нижней частью (рис. 3, AIII). Снаружи поверхность почти гладкая, внутри имеется 4–5

ребер, средние борозды углублены менее чем на половину, краевые почти не выражены. Крупные моторные клетки находятся в центральных относительно глубоких бороздах. Тяжи склеренхимы и проводящие пучки становятся меньше, чем в средней части. Число пучков сокращается до 7–8, под бороздами они исчезают.

Типчак *F. valesiaca*

В средней части листовые пластинки всегда свернутые, слегка приоткрытые, на нижней поверхности гладкие, на верхней имеется 3 ребра (рис. 3, BI). Борозды обычно не доходят до середины среза. Листовые пластинки эпистоматические. Устьица не погружены в ткань листа. Моторные клетки несколько крупнее, чем основ-

ные эпидермальные клетки, это бывает заметно в центральных бороздах. Трихомы в виде мелких шиповидных одноклеточных волосков. Склеренхима представлена тремя крупными тяжами, расположенными субэпидермально под срединной жилкой и в краевых участках пластинки. Между этими тяжами под нижней эпидермой обычно находятся два более тонких тяжа склеренхимы. У листовых пластинок, отрастающих к середине лета в условиях низкой влажности и высоких дневных температур, тяжи склеренхимы крупнее, чем у пластинок, развивающихся весной и осенью. Пять проводящих пучков фестукоидного типа не контактируют со склеренхимой. Одревеснение варьирует от незначительного (охватывающего только проводящие элементы ксилемы и часть обкладки пучка, примыкающей к метаксилеме) до сильного, которое распространяется на основные эпидермальные клетки, устьица, склеренхиму, ксилему и всю обкладку пучка. Одревеснение хорошо выражено у июньских образцов, у весенних и осенних образцов оно более слабое. Одревеснение никогда не затрагивает моторные клетки.

В нижней части общие очертания среза, количество пучков и ребер сохраняются, борозды становятся менее глубокими (рис. 3, Б). Площадь поперечного сечения может быть немного меньше, чем в средней части. Моторные клетки практически не выражены.

Объем склеренхимы всегда увеличен по сравнению со средней частью листовой пластинки. Помимо трех крупных тяжей склеренхимы обычно присутствуют узкие промежуточные тяжи, которые нередко простираются от одного основного тяжа до другого, соединяя их в одно целое, или контактируют с одним из крупных тяжей. У отдельных июньских образцов даже отмечены контакты проводящих пучков с мощным неравномерным слоем склеренхимы. Одревеснение в нижней части пластинки, как правило, лучше выражено, чем в средней, хотя степень одревеснения тканей также варьирует от сильной в середине лета до слабой весной и осенью. В начале и конце вегетационного периода одревеснение, как и в средней части пластинки, может наблюдаться только в ксилеме и обкладке пучка.

Верхний участок листа у большинства летних образцов высыхает вплоть до середины листовой пластинки и обламывается. Следует отметить, что большая часть листьев укороченных вегетативных побегов и листья генеративных побегов в разгар лета отмирают полностью. Неповрежденные листовые пластинки присутствуют в весенних и осенних сборах. У таких листьев верхняя часть

имеет меньшую площадь поперечного сечения по сравнению с нижней и средней частями, количество ребер сокращается до одного (рис. 3, БШ). Моторные клетки не выражены. Сохраняются 3–4 очень тонких тяжа склеренхимы. Пучки становятся мельче. Их количество уменьшается до 3–4. Одревеснение обычно слабое, отмечается в ксилеме и обкладке пучков.

Житняк пустынный *A. desertorum*

В средней части листовые пластинки развернутые или частично свернутые (рис. 3, ВП). Нижняя поверхность гладкая, редко со слабо выраженным килем под средней жилкой, верхняя имеет 7–13 ребер. Борозды обычно доходят до середины поперечного сечения пластинки и глубже. Листья амфистоматические. Устьица не погруженные. Моторные клетки хорошо заметны в бороздах, они превышают размеры соседних эпидермальных клеток в 3–4 раза (рис 2, Г). Трихомы в виде мелких шипиков на абаксиальной поверхности и в виде длинных одноклеточных волосков на адаксиальной. Склеренхима представлена узкими балками и тяжами. Она сопровождает фестукоидные проводящие пучки и укрепляет края листовой пластинки. Со склеренхимой контактируют крупные и средние пучки, мелкие полностью окружены хлоренхимой, но над (или под) ними могут находиться тонкие субэпидермальные склеренхимные тяжи.

Пучков, как правило, от 8 до 15. Одревеснение обычно отмечается в ксилеме и части механической обкладки пучка, примыкающей к метаксилеме, иногда распространяется на всю обкладку. Одревеснение склеренхимы наблюдается редко и бывает очень слабым.

В нижней части общие очертания среза такие же, как и в средней части (рис. 3, В). Площадь поперечного среза может незначительно увеличиться. Листья иногда имеют слабо выраженный киль под срединной жилкой, который не всегда сохраняется в средней части пластинки. Количество ребер чаще остается таким же. Реже отмечается увеличение или уменьшение количества ребер на 1–2 по сравнению со средней частью. Моторные клетки также хорошо выражены, как и в средней части. Характер опушения не меняется. Объем склеренхимы может незначительно увеличиться около мелких пучков – у некоторых из них появляются балки вместо тонких субэпидермальных тяжей. Пучков, как правило, от 10 до 15. Обычно их количество такое же, как в средней части, или увеличено на 1–2, редко на 3, за счет мелких пучков. Одревеснение такое же, как и в средней части.

Верхняя часть листовой пластинки у исследованных образцов обычно сохраняется у двух верхних листьев вегетативного побега. У расположенных ниже листьев концевой участок длиной 3–5 мм, как правило, отмерший. Срез этой части листовой пластинки имеет значительно меньшую площадь, чем в верхней части (рис. 3, ВП). Он свернутый, с абаксиальной стороны обычно со слабо выраженными ребрами, с адаксиальной стороны с 3–4 ребрами или вообще без ребер (чем ближе к кончику листа, тем слабее выражены ребра). Борозды по сторонам верхних ребер слабо выражены, углубляются в листовую пластинку обычно менее, чем на половину ее ширины. Моторные клетки не выражены. Склеренхима в виде 1–2 балок из нескольких волокон контактирует с частью пучков, а также находится в краевых участках пластинки. Пучки становятся мелкими. Их количество сокращается до 3–6. Одревеснение листа такое же, как и в нижних участках.

Обсуждение результатов

У степных злаков не всегда возможно определить середину листовой пластинки из-за отмирания верхней части листа в летний период. Такие же сложности неизбежны при диагностике растительного сырья. Поэтому при составлении ключа для такого рода объектов необходимо иметь в виду, что исследователю, возможно, придется работать со срезами разных участков пластинок.

На родовом уровне исследованные объекты хорошо различимы как по нижним, так и по средним срезам листовых пластинок. Ценность срезов верхней части для диагностики невелика, так как она часто отсутствует в собранном материале или представлена отмирающими участками, анатомическая обработка которых затруднена. Важными признаками для определения родовой принадлежности исследованных объектов на срезах разного уровня являются количество ребер на адаксиальной поверхности, расположение устьиц, склеренхимы и в некоторых случаях число пучков. Ковыли отличают эпистоматические листовые пластинки, наличие не менее 3 ребер на адаксиальной поверхности, склеренхима, подстилающая нижнюю поверхность пластинки и вершины ребер, контактирующая практически со всеми пучками, число пучков не менее 8. У типчака листовые пластинки также эпистоматические, ребер не более 3, склеренхима представлена отдельными неравными тяжами под нижней эпидермой и в краях пластинки, контакт с пучками, как правило, отсутствует, пучков 5. На нижних срезах у летних образцов *F. valesiaca* склеренхима может сливаться в единый

неравномерный массив с утолщением под срединной жилкой и в краях листовой пластинки. В таком случае изредка наблюдается контакт склеренхимы с 1–2 пучками.

Тонконог гребенчатый и житняк пустынный имеют амфистоматические листовые пластинки с 8–15 проводящими пучками. У тонконога гребенчатого верхняя поверхность пластинок с 3–7 ребрами, склеренхима в виде отдельных тяжей под нижней и верхней эпидермой не связана с пучками. У житняка пустынного листовые пластинки с 5–13 ребрами, склеренхима в виде балок сопровождает практически все проводящие пучки.

На видовом уровне исследованные ковыли не во всех случаях можно отличить друг от друга, используя поперечные срезы разного уровня. *S. pulcherrima* и *S. capillata* имеют более широкие листовые пластинки с большим количеством ребер и пучков, чем у *S. tirsa* и *S. ucrainica*. Но количество ребер и пучков варьирует, и некоторые крайние значения могут совпадать или быть очень близкими у ковылей с узкими и с широкими листовыми пластинками. Отличия в опушении между *S. pulcherrima* и *S. capillata* проявляются только на срезах в средней части. Различия в одревеснении между *S. tirsa* и *S. ucrainica* могут иметь место из-за условий произрастания, в чем мы убедились, наблюдая за динамикой одревеснения у типчака в течение вегетационного периода 2011 г. Изучение листовых пластинок *F. valesiaca*, взятых в разные периоды вегетации с одних и тех же растений, показали, что одревеснение и сам объем склеренхимы зависят от времени формирования листа. К середине лета отрастают листья с большим объемом склеренхимы и более сильным одревеснением, чем весной и осенью, что, безусловно, надо учитывать, поскольку особенности склеренхимы рассматривают в качестве одного из самых важных диагностических признаков овсяниц (Алексеев, 1975, 1980).

Для диагностики видов тонконога предлагается использовать размеры пузыревидных клеток (Калениченко, Прокудин, 1970). Однако размеры этих клеток могут существенно отличаться в нижней и средней частях пластинки, что наблюдалось у *K. cristata*.

Одним из диагностических признаков для видов житняка считается наличие или отсутствие килля (Злаки Украины, 1977). Наши исследования показали, что у житняка пустынного слабо выраженный киль может присутствовать в нижней части среза не у всех листовых пластинок побегов одного и того же растения. Если киль присутствует в нижней части, то в средней части той же пластинки он может сохраняться или исчезать.

Таким образом, использование ряда анатомических признаков для диагностики злаков в некоторых случаях может оказаться неэффективным. Изменения в анатомической структуре, которые происходят в листовой пластинке от основания к верхней ее части, отличались у видов с укороченными (розеточными) побегами (ковыли, тонконог гребенчатый и типчак) и у вида с удлинненными (безрозеточными) вегетативными побегами (житняк пустынный).

У пяти исследованных розеточных злаков нижняя часть листовых пластинок укороченных вегетативных побегов обладает большей прочностью, чем выше расположенные участки за счет развития значительного объема склеренхимы и неспособности к разворачиванию. Последнее в свою очередь происходит из-за того, что борозды со слабо выраженными моторными клетками в этой части листа очень мелкие. Они не обеспечивают возможность изменения формы сечения листа. Здесь листовая пластинка постоянно имеет форму уголка, которая жестче линейной конструкции. Свернутый лист, как известно, постоянно сохраняет вертикальное положение (Xiangetal., 2012). Прочность базальной части пластинки у исследованных образцов также нередко усиливается одревеснением склеренхимы и эпидермы.

В средней части пластики ее жесткость снижается – уменьшается объем склеренхимы, углубляются борозды, моторные клетки становятся хорошо выраженными – лист получает возможность раскрываться в той или иной степени. Одревеснение склеренхимы и эпидермы обычно не наблюдается или ослабевает по сравнению с нижней частью.

Прочность базальной части пластинки розеточных плотнокустовых злаков связана с тем, что она в значительной степени обеспечивает ориентацию всей листовой пластинки в пространстве, чего не может делать укороченный стебель. Жесткая базальная часть не полегает, не изгибается и вместе с влагалищем поддерживает остальную часть пластинки, обеспечивая ей оптимальное положение. При этом торчащие вверх листья, расположенные на укороченных побегах, не затеняют друг друга и не подвергаются действию избытка солнечной радиации, так как большая часть солнечных лучей скользит вдоль их поверхности, что особенно важно в условиях интенсивного освещения, в которых находятся степные сообщества.

У безрозеточного житняка пустынного, имеющего удлинненные побеги, иной характер изменения анатомической структуры вдоль листовой пластинки. Здесь не наблюдается явного усиления жесткости базальной части по сравнению с вышерасполо-

женными участками – объем склеренхимы в нижней части пластинки немного больше, чем в середине, и существенно меньше, чем в нижних частях пластинок розеточных злаков. Глубокие борозды с хорошо развитыми моторными клетками в основании пластинки такие же, как и в середине, поэтому лист способен к разворачиванию в самой нижней части. Отсутствие большей жесткости в нижней части листовых пластинок у житняка пустынного очевидно связано с тем, что у удлинненных побегов функцию обеспечения ориентации листовой пластинки в пространстве берет на себя хорошо развитый стебель, и усиление базальной части пластинки сокращается. Поэтому практически нет различий в анатомической структуре между срезами листовых пластинок в нижней и средней частях у этого безрозеточного злака, тогда как у исследованных розеточных злаков различия весьма существенны.

Следует обратить внимание на то, что верхушка у всех исследованных листьев свернута на адаксиальную сторону. Можно предположить, что вместе со сложенной уголком нижней частью эти участки служат направляющими при сворачивании всей пластинки. У житняка пустынного нижняя часть пластинки хотя и способна разворачиваться, но влагалище, с которым она непосредственно связана, не дает листовой пластинке полностью развернуться в месте пластинчато-влагалищного сочленения, и в этой точке тоже существует небольшой уголок.

Размер пузыревидных клеток значительно варьировал у исследованных образцов. Их роль в сворачивании листа не вполне ясна, есть сомнения в том, что эти клетки имеют прямое отношение к гигроскопическим движениям пластинки (Evert, 2006). Основной причиной таких движений, возможно, является обезвоживание склеренхимы листа, но очевидно также и то, что тургор пузыревидных клеток падает при сворачивании и повышается при разворачивании листа (Arber, 2010). Ряд исследований свидетельствует о причастности пузыревидных клеток к подобным движениям. В частности, работы, проведенные на мутантах риса, показывают связь способности листовой пластинки к сворачиванию с количеством и расположением пузыревидных клеток (Jing-Jing Xiang et al., 2012). Результаты ультраструктурных исследований пузыревидных клеток, которые убеждают в их метаболической активности и тесной симпластической взаимосвязи друг с другом и с соседними эпидермальными клетками, также рассматривают в качестве косвенного доказательства их участия в моторике листа злаков (Jane, Chiang, 1991; Alvarez et al., 2008).

В проведенном исследовании мы наблюдали хорошо развитые моторные клетки в бороздах, не менее чем на половину углубленных в листовую пластинку. У розеточных злаков они практически не были выражены в мелких бороздах базальной части, не способной к сворачиванию-разворачиванию, что также можно рассматривать в качестве косвенного доказательства участия этих клеток в движении листа.

Можно предположить, что потеря тургора моторными клетками, которые находятся в глубоких бороздах, является процессом, позволяющим избежать негативного последствия сворачивания листа. Очевидно, что сворачиваться, не травмируя и не деформируя ткани, могут только листья с очень тонкой листовой пластинкой или с глубокими бороздами, как у злаков. Но даже в районе борозд неизбежно возникновение напряжения и некоторой деформации слоя тканей, расположенного ближе к адаксиальной поверхности. Это напряжение будет гаситься, а деформация компенсироваться за счет изменения формы крупных тонкостенных неодревесневших моторных клеток. Пузыревидные клетки, потерявшие тургор, становятся мягкими, податливыми к воздействию окружающих тканей при сворачивании листа, в результате чего снижаются жесткость и упругость части листовой пластинки, примыкающей ко дну борозды. Таким образом, сворачивание

листа не будет встречать сопротивления, которое могло бы привести к травмированию тканей. Становится понятным, почему эти клетки никогда не одревесневают, в то время как все остальные элементы эпидермы (основные эпидермальные клетки, устьица и трихомы) могут подвергаться одревеснению.

Выводы

1. Анатомическая структура листовых пластинок злаков может быть связана с особенностями их жизненных форм. У листовых пластинок розеточных злаков наблюдается усиление жесткости нижней части листовой пластинки. У листовых пластинок безрозеточных побегов базальные части не обладают значительно большей прочностью, чем выше расположенные участки.

2. При использовании особенностей расположения склеренхимы в диагностических целях следует учитывать, что этот признак подвержен сезонной изменчивости и также зависит от участка листа, на котором сделан срез.

3. Использование только средней части листовой пластинки для анатомического исследования с диагностическими целями у злаков засушливых регионов затруднительно, поскольку в летний период листовая пластинка может отмирать на значительную длину, и определение середины в таком случае невозможно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Е.Б. Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР // Новости систематики высших растений. 1975. Т. 12. С. 11-43.
- Алексеев Е.Б. Овсяницы Кавказа. М., 1980. 164 с.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
- Бегучев П.П., Вознесенская Р.Л. Ключ для определения наиболее распространенных дикорастущих злаков Нижнего Поволжья в нецветущем состоянии. Волгоград, 1976. 56 с.
- Горемыкина Е.В. Анатомические особенности некоторых степных злаков Волгоградской области // Вестн. ВолГУ. Сер. 11. Естественные науки. 2013. Вып. 1(5). С. 4-12.
- Калениченко М.Г., Прокудин Ю.И. Анатомическое строение листьев некоторых видов тонконога (*Koeleria* Pers.) флоры Украины // Биологические науки. 1970. № 9. С. 52-57
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост. Р.В. Камелин и др. М., 2008. 855 с.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. Сравнительная анатомия высших растений. М., 1989. 80 с.
- Прокудин Ю.И., Вовк А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины. Киев, 1977. 518 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Флора нижнего Поволжья. Т. 1 / Под ред. А.К. Скворцова. М., 2006. 435 с.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР / Под ред. А.А. Федорова. Л., 1976. 788 с.
- Arber A. The *Gramineae*: A Study of Cereal, Bamboo and Grass. N.Y., 2010. 506 p.
- Alvarez J.M., Rocha J.F., Machado S.R. Bulliform cells in *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conertand *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae): structure in relation to function // Braz. arch. biol. technol. 2008. Vol. 51. N 1. P. 113-119.
- Evert R.F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function and development. New Jersey, 2006. 601 p.
- Jane W.N., Chiang S.H.T. Morphology and development of bulliform cells in *Arundo formosana* Hack // Taiwan. 1991. Vol. 36. N 1. P. 85-97.
- Jing-Jing Xiang, Guang-Heng Zhang, Qian-Qian, Hong-Wei Xue. Semi-rolled leaf1 encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells // Plant Physiology. 2012. Vol. 159. P. 1488-1500.

VARIABILITY OF ANATOMICAL STRUCTURES WITHIN A SINGLE BLADE IN SOME STEPPE GRASSES

D.K. Batyrbekova, E.V. Goremykina, A.A. Losev, S.A. Majorov

The blade anatomy of *Stipa capillata* L., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev., *S. ucrainica* P.Smirnov, *Koeleria cristata* (L.) Pers.), *Festuca valesiaca* Gaud.), *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. is described. The differences between the low and the upper parts of the blade may depend on the grass life-form. The volume of blade sclerenchyma depends both on the environmental conditions and on the location of the cut. The data should be considered when using this feature for diagnostic purposes.

Key words: leaf blade anatomy, steppe grasses, life-form.

Сведения об авторах: *Батырбекова Дарья Калиматовна* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (bot@volsu.ru; daryabatyrbekova@mail.ru); *Горемыкина Евгения Вячеславовна* – доцент кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета, канд. биол. наук (goremykina.eugenia@gmail.com); *Лосев Александр Андреевич* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (alekswake@gmail.com); *Майоров Сергей Александрович* – бакалавр кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета (dikyagux@mail.ru).