

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХЛОРЕНХИМЫ В ОСЯХ МЕТЕЛОК ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучение структуры ассимиляционной ткани в надземных органах фестукоидных злаков позволяет более полно оценить функционирование их генеративных побегов. Более часто рассматривается клеточная организация мезофилла их листьев, особенно в связи с широким присутствием клеток сложной формы, генеративные органы в этом отношении менее изучены. Веточки метелки являются частью генеративной сферы метельчатых злаков.

Материалы и методы. Строение хлоренхимы и пространственные формы ассимиляционных клеток боковых осей метелок изучены на примере семи видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и структуре мезофилла листьев: *Achnatherum splendens*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloe odorata*, *Milium effusum*, *Poa angustifolia*, *Puccinellia tenuissima*. Растения отбирались в состоянии бутонизации и начала цветения в разных природно-географических зонах Западной Сибири. Исследовалось анатомическое строение средней части боковых осей метелок первого порядка на мацерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах.

Результаты и выводы. В боковых осях метелки фестукоидных злаков структура хлоренхимы имеет более простое строение по сравнению с листовыми пластинками и состоит из клеток, отличающихся как по форме, так и размерам, что во многом связано с их видовыми и экологическими особенностями. Ассимиляционные клетки характеризуются разнообразием трехмерных конфигураций, среди сложных форм чаще всего встречаются плоские ячеистые клетки разной степени выраженности. У *B. inermis* значительная часть клеток имеет более сложные объемные формы, сочетающие лопастные проекции на поперечных сечениях и ячеистые конфигурации в продольном направлении. Такие клетки можно охарактеризовать как дважды и трижды сложные ячеисто-лопастные. Для побегов одного вида в веточках метелки по сравнению со стеблем и листьями просматривается усложнение формы ассимиляционных клеток, что, вероятно, может способствовать усилению газообмена генеративной сферы фестукоидных злаков.

Ключевые слова: фестукоидные злаки, боковые оси метелок, анатомия, хлоренхима, трехмерные формы ассимиляционных клеток.

THE SPATIAL ORGANIZATION OF CHLORENCHYMA IN THE PANICLE BRANCHES OF FESTUCOID CEREALS

Abstract.

Background. The study of the assimilative tissue structure in the elevated organs of festucoid cereals allows to estimate functioning of their generative shoots. The cellular organization of the mesophyll of their leaves is more often considered, especially in connection with the wide presence of cells of complex shape; the generative organs in this respect are less studied. Panicle twigs are part of the generative sphere of panicle grasses.

Materials and methods. The structure of the chlorenchyma and the spatial forms of assimilative cells of the branches of panicles were studied on the example of 7 species of festucoid grasses that differ in ecological features and the structure of the mesophyll of leaves: *Achnatherum splendens*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloe odorata*, *Milium effusum*, *Poa angustifolia*, *Puccinellia tenuissima*. Plants were selected in a condition of the budding and the beginning of flowering in different natural and geographical zones of Western Siberia. The anatomical structure of the middle part of the primary branches of the panicles was investigated on macerative preparations, as well as on transverse and longitudinal sections.

Results and conclusions. In the panicle branches of festucoid grasses, the structure of chlorenchyma has a simpler structure compared to leaf blades and consists of cells that differ both in shape and size, which is largely due to their species and ecological features. Assimilation cells are characterized by a variety of three-dimensional configurations; among complex forms, flat cellular cells of varying degrees of intensity are most often found. At *B. inermis* a considerable part of the cells have more complex three-dimensional forms, combining lobular projections on cross sections and cellular configurations in the longitudinal direction. Such cells can be characterized as twice and thrice complex cellular-lobed. For shoots of the same species, in the panicle branches in comparison with the stem and leaves, a complication of the shape of assimilative cells is observed, which, probably, can contribute to increased gas exchange of the generative sphere of festucoid cereals.

Keywords: festucoid cereals, primary branches of the panicles, anatomy, chlorenchyma, three-dimensional forms of assimilative cells.

Введение

В мезофилле листьев фестукоидных злаков различают клетки простой формы, имеющие ровные или чуть волнистые стенки, и клетки сложной формы с хорошо выраженными складками и выростами, последние отмечаются как у культурных [1–5], так и дикорастущих видов [6–9]. Хлоренхима в разной степени развита и в других надземных органах злаков, изучение ее клеточной организации важно для более полного понимания функционирования побегов в целом. Так, структура ассимиляционной ткани в стеблях фестукоидных злаков по сравнению с листьями более упрощенная [10]. В соцветиях как особом типе побеговой системы большую роль играют оси, которые можно рассматривать как их стебли. У злаков широко распространено соцветие метелка, оно имеет главную ось и моноподиально разветвленные боковые оси разного порядка, заканчивающиеся простыми колосками, при этом от основания к верхушке отмечается обеднение ветвления [11, 12]. Основание главной оси располагается во влагалищной части верхнего листа стебля.

Исследования по анатомическому строению осей метелки злаков многочисленны и в основном охватывают описание эпидермы, гиподермы, проводящих пучков и клеток паренхимной ткани [13, 14]. В некоторых работах выделяют особенности расположения хлорофиллоносной паренхимы [15, 16], при этом у C_4 злаков обращают внимание на соотношение крапц-обкладки и хлоренхимы вокруг проводящих пучков [17].

Задачей данного исследования было выявление особенностей структуры хлорофиллоносной паренхимы в осях метелок фестукоидных злаков как части их генеративной сферы.

Материалы и методы исследования

Строение хлоренхимы и пространственные формы ассимиляционных клеток боковых осей метелок изучены на примере семи видов фестукоидных злаков, отличающихся по экологическим особенностям и структуре мезофилла листьев: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Dactylis glomerata* L., *Hierochloe odorata* (L.) Beauv., *Milium effusum* L., *Poa angustifolia* L., *Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz. Отбор растительных образцов проводился в разных природно-географических зонах Западной Сибири. Названия видов растений приведены по «Конспекту флоры Азиатской России: Сосудистые растения» [18].

Исследовалось анатомическое строение средней части боковых осей метелок первого порядка у злаков, находящихся в состоянии колошения и начала цветения. Конфигурацию клеток рассматривали на мацерированных препаратах [19], а также на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда соцветий [20]. Продольные срезы осуществлялись около эпидермы перпендикулярно радиусу оси (парадермальный срез) и через середину оси по ее диаметру (радиальный срез). При характеристике хлоренхимы опирались на предложенные нами ранее классификацию клеточных форм и схему расположения ассимиляционных клеток в пространстве листа злаков [8, 21]. Проекция ассимиляционных клеток подразделялись на простые (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок). Среди сложных форм выделяли ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки, и лопастные, имеющие разнообразные выросты. При этом нередко проявляются промежуточные конфигурации, в которых сочетаются ячеистые или лопастные очертания с элементами губчатости (ячеисто-губчатые, губчато-лопастные и др.). Лопастные проекции клеток обнаруживаются на поперечных сечениях, ячеистые клетки расположены вдоль листа и ориентированы своими эллипсоидными звеньями как перпендикулярно эпидерме (клетки первой группы), так и параллельно ей (клетки второй группы). Клетки первой группы по своей роли приближаются к палисадной паренхиме двудольных растений, а клетки второй группы – к губчатой ткани. Клетки сложных форм могут быть плоскими (сложные контуры имеются только в одной плоскости) и более усложненными (сложные контуры имеются в двух или трех плоскостях), среди последних наиболее часты дважды и трижды сложные ячеисто-лопастные.

Для определения плотности хлоропластов в осях метелки использовались подходы, предложенные рядом авторов [5, 22]. Количественные данные обработаны статистически с помощью программы Snedecor [23]. В таблицах указаны средние значения и стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

У рассматриваемых злаков боковые веточки метелки различаются по размерам и форме поперечного сечения (рис. 1). Более толстые они у *D. glomerata* и *A. splendens*, а наиболее тонкие – у *P. tenuissima*. Утолщение наружной стенки эпидермы составляет 28–43 %, что близко к таковому для стеблей у соответствующих видов. Устьица в основном погруженные или расположенные вровень с эпидермой, лишь у *M. effusum* они чуть приподнимающиеся. Наиболее крупные устьица у мезофитов *B. inermis* и *D. glomerata*, а самые мелкие – у ксерофитов *A. splendens* и *P. tenuissima*.

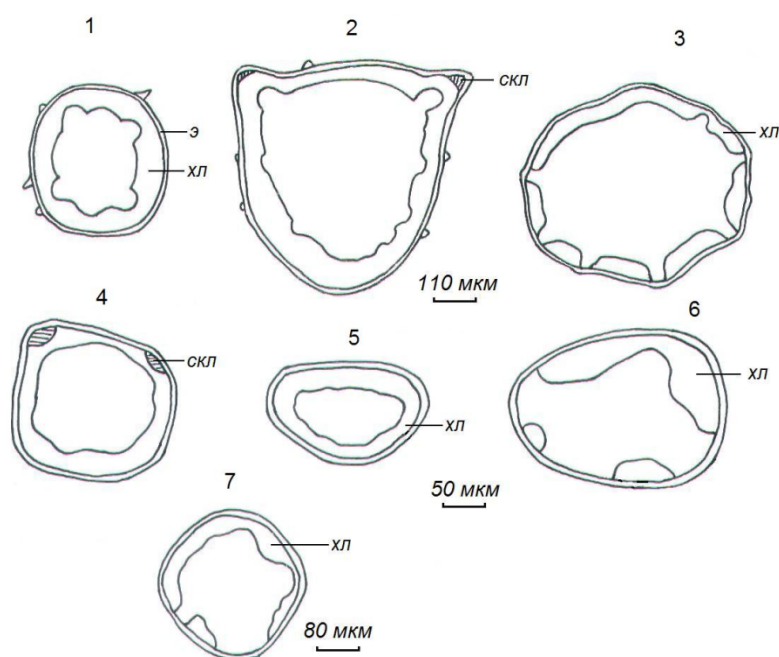


Рис. 1. Расположение хлоренхимы на поперечных сечениях боковых осей метелок первого порядка у фестукоидных злаков.

Виды растений: 1 – *Bromopsis inermis*; 2 – *Dactylis glomerata*; 3 – *Achnatherum splendens*; 4 – *Puccinellia tenuissima*; 5 – *Poa angustifolia*; 6 – *Hierochloe odorata*; 7 – *Milium effusum*; э – эпидерма; скл – склеренхима; хл – хлоренхима

Хлоренхима сосредоточена субэпидермально в виде прерывистой или непрерывной полосы в 1–4 ряда клеток (табл. 1). На поперечных сечениях осей соцветия клетки хлоренхимы у большинства рассматриваемых злаков имеют округлые или немного овальные проекции (рис. 2). Небольшая складчатость клеточных оболочек отмечается у *D. glomerata*, а наиболее глубокие и разнообразные складки характерны для ассимиляционных клеток *B. inermis* (рис. 3).

Количественно-анатомические показатели эпидермы и хлоренхимы боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Поперечный срез			Длина устьиц на продольном срезе, мкм
	Толщина, мкм		Число слоев хлоренхимы	
	эпидермы	наружной стенки эпидермы		
<i>A. splendens</i>	12,2 ± 0,18	5,3 ± 0,13	2—4	24,9 ± 0,63
<i>B. inermis</i>	17,0 ± 0,37	4,7 ± 0,14	1—3	50,3 ± 0,70
<i>D. glomerata</i>	16,2 ± 0,36	4,9 ± 0,02	2—4	40,4 ± 0,43
<i>H. odorata</i>	14,7 ± 0,25	4,7 ± 0,16	1—3	37,5 ± 0,40
<i>M. effusum</i>	12,7 ± 0,48	4,2 ± 0,22	1—3	36,1 ± 0,77
<i>P. angustifolia</i>	13,0 ± 0,40	4,2 ± 0,17	1—2	31,7 ± 0,65
<i>P. tenuissima</i>	11,4 ± 0,30	4,0 ± 0,23	2—4	24,1 ± 0,31

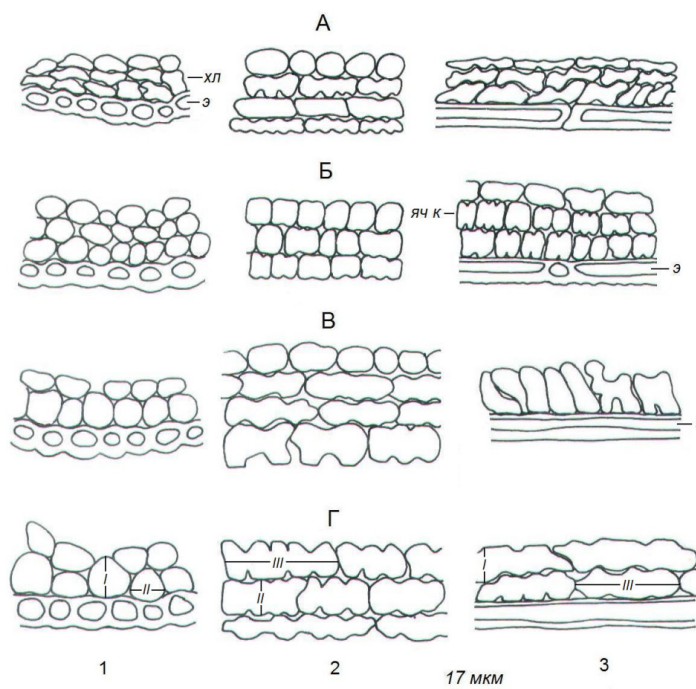


Рис. 2. Строение ассимиляционной паренхимы боковых осей метелок первого порядка у фестукоидных злаков с проекциями простой формы на поперечных срезах.

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; 3 – радиальный. Виды растений:

а – *Puccinellia tenuissima*; б – *Achnatherum splendens*; в – *Poa angustifolia*;
 г – *Hierochloa odorata*. Размеры клеток: I – высота; II – ширина; III – толщина.
 яч к – проекции клеток ячеистой формы. Остальные обозначения см. рис. 1.

При сопоставлении размеров и формы клеточных проекций на поперечных и продольных срезах в хлоренхиме осей метелки обнаруживаются клетки простой и сложной формы. Среди клеток простой формы чаще встре-

чаются палисадообразные и удлинённые вдоль оси соцветия, среди клеток сложной формы более всего ячеистых клеток разной степени выраженности. Ячеистые клетки своими наибольшими проекциями раскрываются на продольных сечениях осей, при этом одни проявляются на радиальных срезах и аналогичны палисадным, а другие отчетливы на тангентальных срезах и приближаются по роли к губчатой паренхиме.

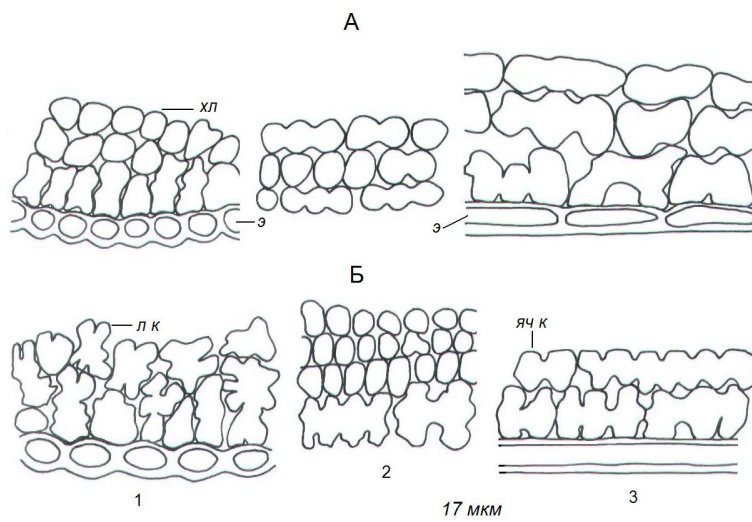


Рис. 3. Строение хлоренхимы боковых осей метелок первого порядка у *Dactylis glomerata* (а) и *Bromopsis inermis* (б).

л к – проекции клеток лопастной формы. Остальные обозначения см. рис. 1, 2

На парадермальных сечениях клеточные проекции расположены рядами вдоль оси. Вытянутые и весьма разнообразные они у *M. effusum*, у остальных видов просматривается дифференциация рядов клеток, различающихся как по форме, так и по размерам (табл. 2). При этом наблюдается в основном чередование удлиненных форм с чуть волнистыми оболочками, более коротких проекций с прямыми стенками и отдельных рядов ячеистых конфигураций.

На радиальных сечениях осей выявляются палисадообразные и ячеистые клетки первой группы. Так, практически нет таковых у *H. odorata*, немногочисленные ячеистые клетки отмечаются у *P. angustifolia* и *P. tenuissima*. Первые два ряда хлоренхимы осей соцветия *A. splendens* состоят преимущественно из мелких слабоячеистых и реже палисадных клеток. Крупные плоские ячеистые и губчато-ячеистые клетки первой группы часто встречаются в субэпидермальном слое ассимиляционной ткани *D. glomerata*, но особенно хорошо они развиты в веточках метелки *B. inermis*. У *B. inermis* в большом обилии обнаруживаются также трижды сложные ячеисто-лопастные клетки, отличающиеся складчатыми формами в поперечнике и ячеистыми в продольном направлении. В хлоренхиме *D. glomerata* подобные клетки единичны.

В целом ассимиляционные клетки субэпидермального слоя осей метелки у рассматриваемых злаков характеризуются разнообразием трехмерных форм, что свидетельствует о сочетании световых и теневых черт в организа-

ции их фотосинтетической ткани. В последующих слоях клетки хлоренхимы располагаются более рыхло, за ячеистыми и губчато-ячеистыми формами следуют простые, часто удлинённые.

Таблица 2
Размеры ассимиляционных клеток субэпидермального слоя
боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Форма клетки	Размеры клеток, мкм		
		высота	ширина	толщина
<i>A. splendens</i>	простая	10,4 ± 0,36	10,8 ± 0,22	12,8 ± 0,41
	слабоячеистая	12,0 ± 0,20	9,8 ± 0,36	12,3 ± 0,47
<i>B. inermis</i>	ячеистая	28,2 ± 0,97	19,5 ± 0,60	48,1 ± 4,26
	ячеисто-лопастная	22,0 ± 0,81	25,1 ± 2,44	47,1 ± 4,02
<i>D. glomerata</i>	палисадная	29,1 ± 1,44	18,6 ± 0,64	16,2 ± 1,28
	ячеистая	25,9 ± 1,68	14,4 ± 0,70	31,9 ± 2,32
<i>H. odorata</i>	простая	15,7 ± 0,85	18,0 ± 0,75	45,5 ± 2,07
	ячеистая	16,8 ± 0,54	18,7 ± 0,95	50,9 ± 3,48
<i>M. effusum</i>	простая	14,3 ± 0,33	14,2 ± 0,45	42,9 ± 1,98
<i>P. angustifolia</i>	простая	12,1 ± 0,34	10,2 ± 0,57	39,6 ± 3,09
	ячеистая	17,3 ± 0,48	19,5 ± 0,55	35,1 ± 1,47
<i>P. tenuissima</i>	палисадная	15,9 ± 0,85	10,6 ± 0,31	10,2 ± 0,38
	простая	10,4 ± 0,42	10,4 ± 0,33	22,3 ± 1,55
	слабоячеистая	10,3 ± 0,62	11,3 ± 0,42	22,1 ± 2,07

Примечание. Высота и ширина определялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Плотность хлоропластов в осях метелки колеблется достаточно широко – от 3 до 20 млн/см², что обусловлено различиями в пластидном наполнении клеток и мощности развития фототрофной ткани, при этом высокие значения наблюдаются у ксерофитов и луговых мезофитов, а наиболее низкие – у гигромезофита *H. odorata* и лесного мезофита *M. effusum* (табл. 3). Основная часть зеленых пластид сосредоточена в мезофилле, на долю клеток паренхимной обкладки приходится 5–19 % от их общего содержания, достигая до 29 % лишь у *H. odorata*.

По сравнению со стеблем [10], в осях метелки у всех видов злаков наблюдается появление фракций ассимиляционных клеток более сложной формы. Так, хлоренхима стебля *A. splendens*, *P. tenuissima*, *P. angustifolia*, *H. odorata* и *M. effusum* в подавляющем большинстве состоит из клеток простых очертаний, а в веточках их соцветий присутствуют слабоячеистые и ячеистые клетки. При сопоставлении со стеблем увеличивается доля ячеистых клеток в осях метелки *D. glomerata*, а у *B. inermis* плоские ячеистые клетки сменяются дважды и трижды сложными ячеисто-лопастными.

В осях метелки при сопоставлении со средней частью стебля резко снижено присутствие склеренхимы, в 1,2–3,6 раза сокращается расстояние

между соседними проводящими пучками, число слоев хлоренхимы в среднем не увеличивается, но ее распределение под эпидермой более равномерное, это приводит к возрастанию плотности хлоропластов у большинства видов злаков в 1,1–2,4 раза. Отметим, что в веточках метелки *A. splendens* густота зеленых пластид увеличивается в 13 раз, что, вероятно, обусловлено более крупными листовыми влагалищами, укутывающими стебель. Лишь в осях метелки *H. odorata* обнаружилось снижение концентрации хлоропластов в 1,5 раза по сравнению со стеблем, что может быть связано с большей его открытостью из-за мелких и быстро засыхающих листьев.

Таблица 3

Количественные показатели пластидного аппарата
боковых веточек метелки у фестукоидных злаков

Вид	Число хлоропластов в мезофилле		Число хлоропластов в паренхимной обкладке	
	в клетке (ячейке) (I)	в 1 см ² боковой поверхности, млн (II)	(I)	(II)
<i>A. splendens</i>	10,3 ± 0,47	19,63	14,4 ± 0,97	1,31
<i>B. inermis</i>	9,7 ± 0,46	12,50	28,3 ± 1,93	0,74
<i>D. glomerata</i>	10,9 ± 0,34	7,29	28,6 ± 1,94	1,18
<i>H. odorata</i>	16,1 ± 1,09	3,87	26,0 ± 2,02	1,60
<i>M. effusum</i>	20,5 ± 0,73	4,74	19,8 ± 1,39	0,66
<i>P. angustifolia</i>	20,2 ± 1,48	6,04	21,3 ± 1,38	1,36
<i>P. tenuissima</i>	9,0 ± 0,33	9,44	17,3 ± 0,85	2,27

Возрастание участия ассимиляционных клеток сложной формы в осях метелки отмечается и по сравнению с листьями [24]. Так, фотосинтетическая ткань листовых пластинок *A. splendens*, *P. tenuissima*, *P. angustifolia* и *M. effusum* в основном состоит из клеток простой формы, немногочисленные ячеистые клетки встречаются в мезофилле *H. odorata* и *D. glomerata*, а для *B. inermis* характерно широкое присутствие плоских ячеистых и губчато-ячеистых клеток.

Веточки метелки являются частью генеративной сферы метельчатых злаков, фотосинтетическая активность соцветий которых имеет важное значение в формировании семенной продуктивности. Так, на примере 230 образцов голозерного овса показана высокая корреляция между урожайностью растений и длиной метелки [25]. Во время цветения и созревания овса отмечают возрастание фотосинтетической активности перикарпия, колосковых и цветковых чешуй [26]. В целом вклад метелки в формирование урожая в период налива зерна у *Avena sativa* L. достигает до 35–63 % [27–29]. На примере двудольных растений с дорсивентральным строением листьев также показаны прямые корреляции между отношением открытой поверхности мезофилла и хлоропластов на единицу листовой площади и скоростью ассимиляции CO₂ при высоком освещении [30–33].

В веточках метелки фестукоидных злаков так же, как и в стебле, более простая организация хлоренхимы по сравнению с листовыми пластинками.

Вместе с тем усложнение конфигураций ассимиляционных клеток и увеличение густоты хлоропластов приводит к возрастанию площади поверхности фотосинтетической паренхимы и зеленых пластид, что может быть структурной основой для усиления газообмена в осях соцветий.

Заключение

Ассимиляционная ткань в осях метелок фестукоидных злаков расположена субэпидермально и сложена из клеток, отличающихся по форме и размерам, что во многом связано как с видовыми, так и экологическими особенностями растений. У большинства видов злаков наблюдается сочетание удлиненных и более коротких клеток простой формы, а также ячеистых клеток разной степени выраженности, что в целом свидетельствует о переходных чертах организации хлоренхимы в сторону усложнения трехмерных клеточных конфигураций. Среди рассмотренных злаков лишь у *B. inermis* фототрофная ткань осей метелки полностью состоит из клеток сложной формы, как плоских ячеистых, так и трижды сложных ячеисто-лопастных. В пределах побегов одного вида в осях соцветий по сравнению со стеблем наблюдается усложнение пространственных форм клеток хлоренхимы, что, вероятно, может способствовать усилению газообмена генеративной сферы фестукоидных злаков.

Библиографический список

1. Tuan, H. C. Studies on the leaf cells of wheat. Morphology of the mesophyll cells / H. C. Tuan // Acta Botanica Sinica. – 1962. – Vol. 10, № 4. – P. 291–297.
2. Chonan, N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot / N. Chonan // Tohoku Journal of Agricultural Research. – 1965. – Vol. 16, № 1. – P. 1–12.
3. Parker, M. L. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species / M. L. Parker, M. A. Ford // Annals of Botany. – 1982. – Vol. 49, № 2. – P. 165–176.
4. Sasahara, T. Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* / T. Sasahara // Annals of Botany. – 1982. – Vol. 50, № 4. – P. 491–497.
5. Березина, О. В. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток / О. В. Березина, Ю. Ю. Корчагин // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72, № 4. – С. 535–541.
6. Chonan, N. Comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops / N. Chonan // Japan Agricultural Research Quarterly. – 1978. – Vol. 12. – P. 128–131.
7. Зверева, Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков / Г. К. Зверева // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 7. – С. 997–1011.
8. Зверева, Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение / Г. К. Зверева // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 8. – С. 1204–1215.
9. Спивак, В. А. Изменчивость морфогенетической структуры клеток мезофилла дикорастущих злаков в зависимости от архитектоники листовой пластинки / В. А. Спивак, Е. В. Гулина // Вестник Саратовского госагроуниверситета имени Н. И. Вавилова. – 2011. – № 5. – С. 30–33.
10. Зверева, Г. К. Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков / Г. К. Зверева // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск : Поликом, 2012. – Вып. 20. – С. 57–64.

11. **Федоров, А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Ленинград : Наука, 1979. – 296 с.
12. **Кардашевская, В. Е.** Злаки : учеб. пособие / В. Е. Кардашевская. – Якутск : Изд-во Якутского ун-та, 2003. – 180 с.
13. Loss-of-function mutations in the rice homeobox gene OSH15 affect the architecture of internodes resulting in dwarf plants / Y. Sato, N. Sentoku, Y. Miura, H. Hirochika, H. Kitano, M. Matsuoka // *The EMBO Journal*. – 1999. – Vol. 18, № 4. – P. 992–1002.
14. Study on panicle enclosure characteristics and morphological and anatomical structure of uppermost internode in CMS line of rice / G.-L. Zhang, F.-Y. Zhang, Y. Yang, D.-Y. Lei, L.-Y. Chen // *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*. – 2010. – Vol. 36, № 1. – P. 1–4.
15. **Bonnett, O. T.** The oat plant: its histology and development / O. T. Bonnett // *Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin*. – 1961. – Vol. 672. – P. 1–112.
16. **Петрова, Л. П.** Анатомо-морфологические особенности зеленых частей соцветия *Oryza sativa* (Poaceae) / Л. П. Петрова, А. Г. Ляховкин // *Ботанический журнал*. – 1989. – Т. 74, № 2. – С. 200–208.
17. **Aliscioni, S. S.** Rachis of the genus *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Anatomy and taxonomic significance of the primary branches of the inflorescences / S. S. Aliscioni, S. S. Denham // *Flora*. – 2008. – Vol. 203. – P. 60–76.
18. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. – 640 с.
19. **Possingham, J. V.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach / J. V. Possingham, W. Saurer // *Planta*. – 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
20. **Гродзинский, А. М.** Краткий справочник по физиологии растений / А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский. – Киев : Наукова думка, 1973. – 591 с.
21. **Зверева, Г. К.** Клетки хлоренхимы сложной формы у растений из семейств Poaceae и Pinaceae / Г. К. Зверева // *Растительный мир Азиатской России*. – 2020. – № 1 (37). – С. 11–17.
22. **Горышина, Т. К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т. К. Горышина. – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1989. – 204 с.
23. **Сорокин, О. Д.** Прикладная статистика на компьютере / О. Д. Сорокин. – Новосибирск, 2004. – 162 с.
24. **Зверева, Г. К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae) / Г. К. Зверева. – Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.
25. **Isachkova, O. A.** Morphological and biological features of the panicle variety naked oats / O. A. Isachkova, B. L. Ganichev // *Eastern European Scientific Journal*. – 2014. – № 3. – P. 14–20.
26. **Wirth, E.** Enzyme activities and products of CO₂ fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat / E. Wirth, G. Kelly, G. Fischbeck, E. Latzko // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. – 1977. – Vol. 82. – P. 78–87.
27. **Jennings, V. M.** Genotypic differences in photosynthetic contributions of plant parts to grain yield in oats / V. M. Jennings, R. M. Shibles // *Crop Science*. – 1968. – Vol. 8, № 2. – P. 173–175.
28. **Нальборчик, Э.** Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая зерна злаков / Э. Нальборчик // *Вопросы селекции и генетики зерновых культур*. – Москва, 1983. – С. 224–230.
29. **Насыров, Ю. С.** Генетическая модификация углеродного обмена: перспективы повышения продуктивности растений / Ю. С. Насыров // *Журнал всесоюзного химического общества имени Д. И. Менделеева*. – 1986. – Т. 31, № 6. – С. 583–588.
30. **Nobel, P. S.** Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development of *Plectranthus parviflorus* Henkel / P. S. Nobel, L. J. Zaragoza, W. K. Smith // *Plant Physiology*. – 1975. – Vol. 55. – P. 1067–1070.

31. **Patton, L.** Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow / L. Patton, M. B. Jones // *New Phytologist*. – 1989. – Vol. 111, № 4. – P. 657–661.
32. **Evans, J.** The relationships between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco leaves / J. Evans, S. von Caemmerer, B. A. Setchell, G. S. Hudson // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 1994. – Vol. 21. – P. 475–495.
33. **Evans, J. R.** Carbon dioxide diffusion inside leaves / J. R. Evans, S. von Caemmerer // *Plant Physiology*. – 1996. – Vol. 110. – P. 339–346.

References

1. Tuan H. C. *Acta Botanica Sinica*. 1962, vol. 10, no. 4, pp. 291–297.
2. Chonan N. *Tohoku Journal of Agricultural Research*. 1965, vol. 16, no. 1, pp. 1–12.
3. Parker M. L., Ford M. A. *Annals of Botany*. 1982, vol. 49, no. 2, pp. 165–176.
4. Sasahara T. *Annals of Botany*. 1982, vol. 50, no. 4, pp. 491–497.
5. Berezina O. V., Korchagin Yu. Yu. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1987, vol. 72, no. 4, pp. 535–541. [In Russian]
6. Chonan N. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1978, vol. 12, pp. 128–131.
7. Zvereva G. K. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2007, vol. 92, no. 7, pp. 997–1011. [In Russian]
8. Zvereva G. K. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2009, vol. 94, no. 8, pp. 1204–1215. [In Russian]
9. Spivak V. A., Gulina E. V. *Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta imeni N. I. Vavilova* [Bulletin of Saratov State Agricultural University named after N. I. Vavilov]. 2011, no. 5, pp. 30–33. [In Russian]
10. Zvereva G. K. *Botanicheskie issledovaniya v Sibiri* [Botanic researches in Siberia]. Krasnoyarsk: Polikom, 2012, iss. 20, pp. 57–64. [In Russian]
11. Fedorov A. A., Artyushenko Z. T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetie* [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Inflorescence]. Leningrad: Nauka, 1979, 296 p. [In Russian]
12. Kardashevskaya V. E. *Zlaki: ucheb. posobie* [Cereals: a textbook]. Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo un-ta, 2003, 180 p. [In Russian]
13. Sato Y., Sentoku N., Miura Y., Hirochika H., Kitano H., Matsuoka M. *The EMBO Journal*. 1999, vol. 18, no. 4, pp. 992–1002.
14. Zhang G.-L., Zhang F.-Y., Yang Y., Lei D.-Y., Chen L.-Y. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*. 2010, vol. 36, no. 1, pp. 1–4.
15. Bonnett O. T. *Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin*. 1961, vol. 672, pp. 1–112.
16. Petrova L. P., Lyakhovkin A. G. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1989, vol. 74, no. 2, pp. 200–208. [In Russian]
17. Aliscioni S. S., Denham S. S. *Flora*. 2008, vol. 203, pp. 60–76.
18. *Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya* [Abstract of flora of Asian Russia: Vascular plants]. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2012, 640 p. [In Russian]
19. Possingham J. V., Saurer W. *Planta*. 1969, vol. 86, no. 2, pp. 186–194.
20. Grodzinskiy A. M., Grodzinskiy D. M. *Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy* [A quick reference of plant physiology]. Kiev: Naukova dumka, 1973, 591 p. [In Russian]
21. Zvereva G. K. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* [The flora of Asian Russia]. 2020, no. 1 (37), pp. 11–17. [In Russian]
22. Goryshina T. K. *Fotosinteticheskiy apparat rasteniy i usloviya sredy* [Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1989, 204 p. [In Russian]
23. Sorokin O. D. *Prikladnaya statistika na komp'yutere* [Applied statistics on a computer]. Novosibirsk, 2004, 162 p.

24. Zvereva G. K. *Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* [Anatomical structure of the mesophyll of cereal leaves (Poaceae)]. Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011, 201 p. [In Russian]
25. Isachkova O. A., Ganichev B. L. *Eastern European Scientific Journal*. 2014, no. 3, pp. 14–20.
26. Wirth E., Kelly G., Fischbeck G., Latzko E. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* [Journal of Plant Physiology]. 1977, vol. 82, pp. 78–87.
27. Jennings V. M., Shibles R. M. *Crop Science*. 1968, vol. 8, no. 2, pp. 173–175.
28. Nal'borchik E. *Voprosy seleksii i genetiki zernovykh kul'tur* [Issues of cereals' breeding and genetics]. Moscow, 1983, pp. 224–230. [In Russian]
29. Nasyrov Yu. S. *Zhurnal vsesoyuznogo khimicheskogo obshchestva imeni D. I. Mendeleeva* [Journal of the All-Union Chemical Society named after D. I. Mendeleev]. 1986, vol. 31, no. 6, pp. 583–588. [In Russian]
30. Nobel P. S., Zaragoza L. J., Smith W. K. *Plant Physiology*. 1975, vol. 55, pp. 1067–1070.
31. Patton L., Jones M. B. *New Phytologist*. 1989, vol. 111, no. 4, pp. 657–661.
32. Evans J., von Caemmerer S., Setchell B. A., Hudson G. S. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1994, vol. 21, pp. 475–495.
33. Evans J. R., von Caemmerer S. *Plant Physiology*. 1996, vol. 110, pp. 339–346.

Зверева Галина Кимовна

доктор биологических наук, старший научный сотрудник, профессор кафедры биологии и экологии, Новосибирский государственный педагогический университет (Россия, г. Новосибирск, ул. Виллюйская, 28); главный научный сотрудник, Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук (Россия, Новосибирская область, р. п. Краснообск)

E-mail: labsp@ngs.ru

Zvereva Galina Kimovna

Doctor of biological sciences, senior researcher, professor of the sub-department of biology and ecology, Novosibirsk State Pedagogical University (28 Vilyuiskaya street, Novosibirsk, Russia); principal researcher, Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia)

Образец цитирования:

Зверева, Г. К. Пространственная организация хлоренхимы в осях метелок фестоуквидных злаков / Г. К. Зверева // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 4 (32). – С. 32–43. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-4-4.