ЭКОЛОГИЯ
ECOLOGY

УДК 582.4/.9-18
ББК Е 5

Галина Кимовна Зверева,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник, профессор,
Новосибирский государственный педагогический университет
(630126, Россия, г. Новосибирск, ул. Вилюйская, 28),
e-mail: labsp@ngs.ru

Структурная организация хлоренхимы остей колоса у фестукоидных злаков *(Poaceae*)

Исследована пространственная организация ассимиляционной ткани в остях нижних цветковых чешуй у фестукоидных злаков на примере двух видов дикорастущих растений *Stipa pennata* и *Hordeum jubatum* и двух видов культурных растений – *Secale cereale* и *Hordeum sativum.* Рассмотрены основные формы ассимиляционных клеток и их расположение в пространстве остей. Показано, что в остях нижних цветковых чешуй у фестукоидных злаков наблюдается как упрощение, так и сохранение структуры хлоренхимы по сравнению с их листьями. Ассимиляционная ткань остей *Stipa pennata* и *Hordeum jubatum* представлена преимущественно клетками простых форм, вытянутыми вдоль оси. Хлоренхима остей *Hordeum sativum* и *Secale cereale* состоит из клеток сложных форм с преобладанием расположенных вдоль оси ячеистых клеток. Как и в листьях, в ассимиляционной ткани остей у хлебных злаков выделяются три группы клеток, ориентированные своими наибольшими поверхностями в трёх взаимно перпендикулярных направлениях (срединные, ячеистые первой и второй групп). Наряду с плоскими ячеистыми клетками встречаются и многосложные ячеисто-лопастные формы, более часты они в хлоренхиме остей *Hordeum sativum, у Secale cereale* усложнение ячеистых клеток происходит преимущественно за счёт увеличения числа секций.

Ключевые слова: *Poaceae,* фестукоидные злаки, хлебные злаки, анатомия, ость, хлоренхима, ячеистые клетки.

Galina Kimovna Zvereva,
Doctor of Biology, Senior Researcher, Professor,
Novosibirsk State Pedagogical University
(ul. Viluiskaya 28, Novosibirsk, 630126 Russia),
e-mail: labsp@ngs.ru

Structural Organization of Festucoid Grasses (Poaceae) Awn Chlorenchyma

Spatial organization of assimilative tissue in lemmas' awns of festucoid grasses on the example of two species of wild-growing plants *Stipa pennata* and *Hordeum jubatum* and two species of cultivated plants – *Secale cereale* and *Hordeum sativum* is investigated. Basic forms of assimilation cells and their location in space awns are considered. It has been shown that in lemmas' awns of festucoid grasses there is both simplifying and the chlorenchyma structure preservation as compared with their leaves. Assimilation tissue of *Stipa pennata* and *Hordeum jubatum* awns is represented primarily by the cells of simple configurations elongated along the axis. The chlorenchyma of *Hordeum sativum* and *Secale cereale* awns consists of cells of complex configurations with a predominance of the cellular cells located along the axis. As in leaves, in

© Г. К. Зверева, 2016

assimilation tissue of cereals' awns there are three groups of cells oriented with their largest surface in three mutually perpendicular directions (median, cellulate of the first and the second groups). Along with the flat cellular cells, there are also decompound cellular-lobed shapes, they are more frequent in the chlorenchyma of *Hordeum sativum*, at Secale cereale awns, complication of cellular cells is mainly due to the increase in the number of sections.

Keywords: *Poaceae*, festucoid grasses, cereals, anatomy, awn, chlorenchyma, cellular cells.

Нижние цветковые или реже колосковые чешуи у злаков часто заканчиваются остями – тонкими, заострёнными, иногда колючими или перистыми отростками. Считается, что они гомологичны листовым пластинкам, сильно редуцированным до срединной жилки [2]. Изучение анатомии остей, в первую очередь, у хлебных злаков, показало обилие в них ассимиляционной ткани, при этом большинство исследователей ограничивалось описанием особенностей расположения и мощностью развития хлоренхимы [9; 12–14; 18; 19 и др.]. В ряде работ отмечалось, что ассимиляционные клетки на поперечных срезах остей рыхло расположены и имеют удлинённые или разветвлённые неправильные формы [15; 16; 20]. Нами было показано широкое распространение клеток сложных форм в хлоренхиме вегетативных органов злаков, выявлены особенности их расположения и усовершенствована классификация клеточных проекций [3; 4; 6; 7].

Задача данной работы – охарактеризовать основные формы клеток и пространственную организацию хлорофиллоносной паренхимы остей нижних цветковых чешуй у фестукоидных злаков.

Материалы и методы исследования. Структура ассимиляционной ткани остей нижних цветковых чешуй изучена на примере дикорастущих (*Hordeum jubatum* L., *Stipa pennata* L.) и культурных (*Hordeum sativum* L., сорт Новосибирский 80, *Secale cereale* L., сорт Крупнозёрная) видов злаков с фестукоидным типом листа. Конфигурацию клеток рассматривали на мацерированных препаратах [17], а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда [1] средних участков остей нижних цветковых чешуй злаков, находящихся в состоянии колошения-начала цветения. Продольные срезы осуществлялись перпендикулярно радиусу ости (парадермальный срез, тангентальный срез), а также через середину ости параллельно её диаметру (радиальный срез). Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм) [8]. При характеристике хлоренхимы опирались на предложенные нами ранее классификацию клеточных форм и схему расположения ассимиляционных клеток в пространстве листа злаков [4].

Результаты и их обсуждение. У рассматриваемых злаков верхняя часть нижних цветковых чешуй переходит в тонкую ость, длиной до 20–40 см у *Stipa pennata,* у остальных видов она короче и достигает 5–10 см. Ости хлебных злаков и *Stipa pennata* близки по толщине, у *Hordeum jubatum* они в 2,5–3,0 раза тоньше (см. рис. 1).

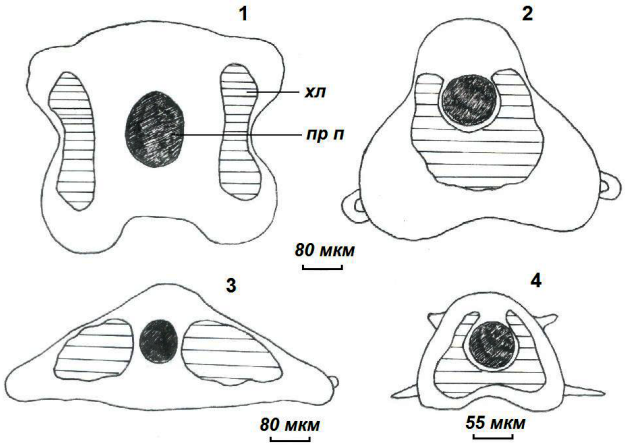

Рис. 1. Расположение хлоренхимы на поперечных срезах средней части остей нижних цветковых чешуй у фестукоидных злаков.
Виды растений: *1 – Stipa pennata; 2 – Secale cereale; 3 – Hordeum sativum; 4 – H. jubatum.;*
хл. – хлоренхима; *пр. п.* – центральный проводящий пучок

Абаксиальная эпидерма остей имеет хорошо развитую наружную стенку, утолщение которой составляет 30–42 %, при этом эпидермальные клетки *Secale cereale* с глубокой и равномерной извилистостью стенок, у остальных растений стенки прямые или с небольшой волнистостью (см. табл. 1). Устьица чуть погружены или расположены вровень с эпидермой, в остях ячменей они встречаются только на внутренней, или адаксиальной, эпидерме, у остальных видов – на обеих сторонах вблизи сосредоточения хлоренхимы. Устьица хлебных злаков крупнее по сравнению с дикорастущими видами.

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика средней части остей злаков

Вид	***Толщина, мкм***		***Длина устьиц на парадермальном срезе, мкм***	***Число слоёв хлоренхимы***
	адаксиальной эпидермы	***наружной стенки адаксиальной эпидермы***		
Hordeum jubatum	11,4±0,23	3,3±0,21	33,6±0,73	3–4
H. sativum	16,3±0,52	6,7±0,30	48,3±0,87	6–8
Secale cereale	20,0±0,90	7,5±0,10	51,2±1,66	4–7
Stipa pennata	13,7±0,27	5,5±0,20	31,7±0,50	3–6

Внутреннюю часть остей занимает хлоренхима, она соприкасается с эпидермой, но большей частью окружена гидроцитной тканью, состоящей из бесцветных толстостенных паренхимных клеток. При этом у *Hordeum sativum* и *Stipa pennata* ассимиляционная ткань образует два островка по обе стороны от центрального проводящего пучка, хлоренхима в остях *Hordeum jubatum* и *Secale cereale* потягивается полосой, окружая проводящий пучок. Более многослойный мезофилл, достигающий 7–8 слоёв, наблюдается у *Hordeum sativum* и *Secale cereale,* а в остях *Hordeum jubatum* он состоит всего из 3–4 рядов.

На поперечных срезах остей *Stipa pennata* и *Hordeum jubatum* проекции ассимиляционных клеток простые, небольшие по размерам, имеют округлые, но чаще овальные очертания, обращённые удлинённой стороной к эпидерме (см. табл. 2, рис. 2). Своими основными вытянутыми вдоль ости и рыхло расположенными проекциями клетки проявляются на тангентальных сечениях. У обоих видов злаков они имеют преимущественно ровные или чуть волнистые стенки, у *Hordeum jubatum* иногда можно выделить слабоячеистые и хорошо выраженные ячеистые клетки второй группы с мелкими, часто неравномерными секциями.

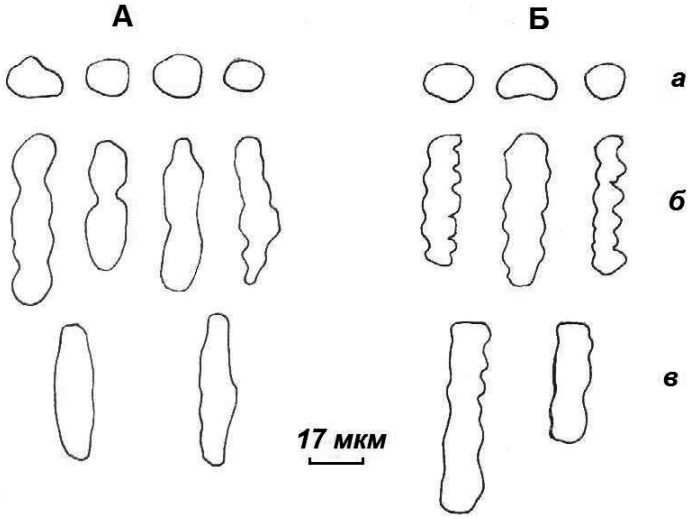

Рис. 2. Форма проекций хлорофиллоносных клеток в остях нижних цветковых чешуй у *Stipa pennata* (А) и *Hordeum jubatum* (Б).
Срез: *а* – поперечный; *б* – парадермальный; *в* – радиальный

Таблица 2

Размеры клеток хлоренхимы остей нижних цветковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	***Размеры клеток, мкм***		
	высота	***ширина***	***толщина***
Клетки первого ряда у наружной эпидермы			
Hordeum jubatum	10,8±1,09	15,0±0,68	54,9±3,01
H. sativum	24,5±1,07	17,7±0,65	39,1±2,81
Secale cereale, клетки у эпидермы	24,7±1,14	14,2±0,93	41,0±2,08
S. cereale, клетки у склеренхимы	18,7±0,93	23,2±1,12	87,2±2,77
Stipa pennata	10,7±0,30	12,4±0,45	45,6±2,33
Клетки второго-третьего слоя от наружной эпидермы			
Hordeum sativum	19,0±0,84	28,1±1,94	45,1±3,38
Secale cereale	18,2±0,74	28,7±1,48	31,7±0,96

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

На поперечных сечениях остей хлебных злаков клетки хлоренхимы крупнее, у эпидермы они имеют палисадообразные формы преимущественно у *Hordeum sativum*, значительно меньше таковых у *Secale cereale*, у которой основная часть клеточных проекций, опирающихся на гидроцитную ткань, представлена более широкими конфигурациями (см. рис. 3–4). В глубине хлоренхимы клетки нередко отличаются большей волнистостью стенок, при этом у ячменя много губчато-лопастных и лопастных проекций, у ржи чаще встречаются губчатые формы. Эти клетки можно охарактеризовать как срединные, которые описаны нами в листьях злаков [3].

Изучение мацерированных препаратов остей показало, что мезофилл обоих злаков состоит из многочисленных ячеистых клеток. Они расположены вдоль ости, и их можно, как и в листьях, подразделить на две группы. Ячеистые клетки первой группы ориентированы своими секциями перпендикулярно поверхности ости и раскрываются на радиальных сечениях, по аналогии с двудольными растениями они близки к палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы проявляются на тангентальных срезах остей, так как своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме, по своей роли они приближаются к губчатой ткани. Так, под наружной эпидермой остей *Hordeum sativum* расположены ячеистые клетки первой группы, открывающиеся на радиальных сечениях, под внутренней эпидермой они нередко имеют ячеисто-губчатые формы. В глубине хлоренхимы больше ячеистых и разнообразных ячеисто-губчатых конфигураций второй группы, выявляющихся на тангентальных срезах остей. Часть из таких клеток можно описать как многосложные, то есть имеющие лопастные проекции в поперечнике и ячеистые формы в продольном направлении.

Хлорофиллоносная паренхима остей *Secale cereale* состоит в основном из хорошо выраженных ячеистых клеток второй группы с многочисленными секциями, число которых достигает 15–19 и больше. Во внутренних слоях мезофилла увеличиваются межклетники за счёт глубоких и широких складок у губчатых и ячеисто-губчатых форм.

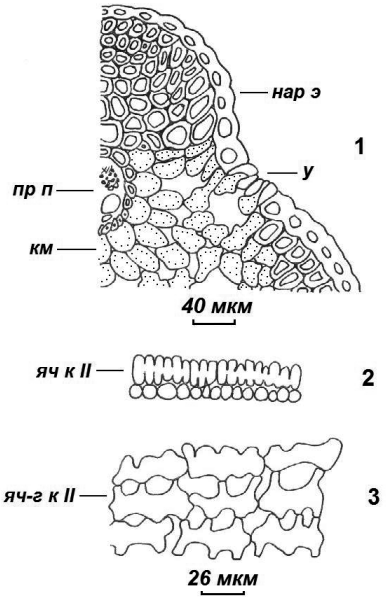

Рис. 3. Анатомическое строение хлоренхимы остей нижних цветковых чешуй *Secale cereale:*
1 – поперечный срез; *2* – клетки хлоренхимы первого ряда на парадермальном срезе; *3* – клетки глубоких слоёв хлоренхимы на тангентальном срезе; *нар. э.* – наружная эпидерма; *пр. п.* – проводящий пучок; *к.м.* – клетки мезофилла; *у* – устьице; *яч. к. II* – клетки ячеистой формы второй группы; *яч.-г. к. II* – клетки ячеисто-губчатой формы второй группы

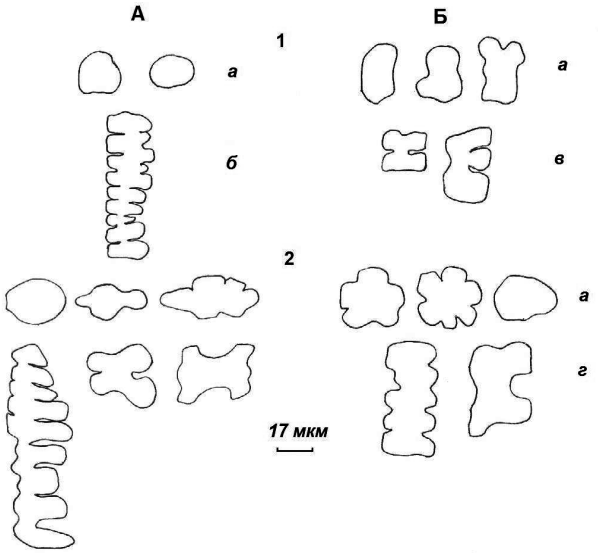

Рис. 4. Форма проекций ассимиляционных клеток в остях нижних цветковых чешуй у *Secale cereale* (А) и *Hordeum sativum* (Б):

1 – первый ряд клеток у наружной эпидермы; *2* – срединные клетки.
Срез: *а* – поперечный; *б* – парадермальный у наружной эпидермы; *в* – радиальный; *г* – тангентальный в глубоких слоях хлоренхимы

Размеры секций ячеистых клеток остей у *Hordeum sativum* и *Secale cereale* оказались достаточно близки (см. табл. 3), вместе с тем на примере первого ряда клеток у эпидермы показано, что они меньше таковых в листовых пластинках в 1,3–1,5 раза у первого вида и в 1,7–2,1 раза – у второго. По сравнению с клеточными ячейками в стеблях это сокращение размеров чуть меньше и составило 1,1–1,5 раза [4; 5].

Таблица 3

Размеры секций ячеистых клеток первой и второй групп хлоренхимы в остях фестукоидных злаков

Вид	***Число ячеек в клетке***	***Размеры ячеек, мкм***	
		высота	***ширина***
Ячеистые клетки первой группы (первый ряд у наружной эпидермы, продольный боковой срез)			
Hordeum sativum	2–9	20,7±0,90	10,5±0,78
Secale cereale	2–6	22,8±2,04	11,7±0,73
Ячеистые клетки второй группы (первый ряд у наружной эпидермы, тангентальный срез)			
Secale cereale	2–19	18,9±0,73	8,8±0,28
Ячеистые клетки второй группы (2-3 слой от наружной эпидермы, тангентальный срез)			
Hordeum sativum	2–5	25,6±1,12	12,5±0,97
Secale cereale	2–9	28,9±1,08	12,5±0,52

Вследствие более мощной и сложной организации хлоренхимы ости хлебные злаки в 2,4–2,9 раза превосходят дикорастущие злаки по содержанию в них хлоропластов (см. табл. 4). Отметим, что у *Hordeum sativum* и *Secale cereale* более отчетливо просматривались клетки паренхимной обкладки, насыщенность зелёными пластидами которых составляет 9–13 % от общей их плотности в мезофилле. По густоте хлоропластов ости изученных видов злаков приближаются к их стеблям и уступают листовым пластинкам в 7,0–21,2 раза у *Hordeum jubatum* и *Stipa pennata* и в 1,6–1,8 раза у *Hordeum sativum* и *Secale cereale* [4; 5].

Таблица 4

Количественные показатели структуры пластидного аппарата остей нижних цветковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	*Число хлоропластов*	
	в клетке (клеточной ячейке)	*в 1 см² боковой поверхности, млн*
Hordeum jubatum	28,1±1,63	3,36
Hordeum sativum	12,1±0,50	9,73
Secale cereale	11,8±0,85	8,60
Stipa pennata	22,5±1,31	3,64

Таким образом, в остях нижних цветковых чешуй у фестукоидных злаков наблюдается как упрощение, так и сохранение структуры хлоренхимы по сравнению с их листьями. В хлорофиллоносной паренхиме остей основная часть клеток представлена удлинёнными вдоль оси простыми и сложными ячеистыми формами. По ширине и высоте они меньше, чем в листовых пластинках и часто приближаются к таковым в стеблях.

Ассимиляционная ткань остей *Stipa pennata* и *Hordeum jubatum* представлена преимущественно клетками простых форм, у *Hordeum jubatum* небольшая их часть имеет ячеисто-губчатые и слабоячеистые формы, редко встречаются ячеистые клетки с мелкими, неравномерными секциями. У этих видов наблюдается усиление теневых черт в строении хлоренхимы, что, вероятно, обусловлено развитием гидроцитной ткани под эпидермой.

Сокращение фотосинтетической поверхности и высокая функциональная роль остей хлебных злаков при наливе зерна [10; 11 и др.] способствуют хорошему развитию в них хлоренхимы. У *Hordeum sativum* и *Secale cereale* ассимиляционная ткань состоит в основном из расположенных вдоль оси ячеистых клеток, при этом у первого вида больше выражены световые черты, связанные с высоким присутствием ячеистых клеток первой группы. Во внутренних слоях хлоренхимы остей хлебных злаков можно выделить срединные клетки, характерные для листьев злаков. Наряду с плоскими ячеистыми клетками встречаются и более сложные клеточные формы, в которых сочетаются лопастные конфигурации на поперечных срезах и хорошо выраженные ячеистые проекции вдоль ости, что в целом приводит к увеличению клеточной поверхности, как структурной основы усиленного метаболизма. Подобные многосложные ячеисто-лопастные формы более часты в хлоренхиме остей *Hordeum sativum,* у *Secale cereale* усложнение ячеистых клеток происходит преимущественно за счёт увеличения числа секций.

Список литературы

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

2. Жизнь растений Т. 6. Цветковые растения / А. Л. Тахтаджан [и др.]. М.: Просвещение, 1982. 543 с.

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

4. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.

5. Зверева Г. К. Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Поликом, 2012. Вып. 20. С. 57–64.

6. Зверева Г. К. Структурная организация хлоренхимы стебля хлебных злаков // Вестн. Алтайск. гос. аграрного ун-та. 2014*а*. № 9 (119). С. 26– 30.

7. Зверева Г. К. Формы проекций ассимиляционных клеток у луговых злаков // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Поликом, 2014*б*. Вып. 22. С. 44–52.

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

9. Сыбанбеков К. Ж. К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1673–1685.

10. Сыбанбеков К. Ж. Сравнительные данные по интенсивности фотосинтеза и транспирации различных органов остистых и безостых форм пшеницы // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 11. С. 1628–1632.

11. Apel P. Die Bedeutung der Gerstengranne für die Kornentwicklung. II. Anteil der Grannen an der Photosynthese der Ähren // Die Kulturpflanze. 1965. Bd. 13. S. 257–265.

12. Barkworth M. E. A taxonomic study of the large-glumed species of *Stipa (Gramineae)* occurring in Canada // Canadian Journal of Botany. 1978. Vol. 56. No. 6. P. 606–625.

13. Gries G. A., Gauch H. G., Miller E. C. A study of the morphological nature and physiological functions of the awns of winter wheat. Kansas Agri. Exp. Station // Technical Bulletin. 1944. Vol. 57. P. 5–80.

14. Hart H. Morphologic and physiologic studies on stem-rust resistance in cereals. United States Department of Agriculture, Washington D.C. // Technical Bulletin. 1931. No. 266. P. 1–76.

15. Li X.-f., Bin D., Hong-gang W. Awn anatomy of common wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives // Caryologia. 2010. Vol. 63. No. 4. P. 391–397.

16. Ponzi R., Pizzolongo G. Cytological and anatomical observations on the awn and lemma of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Ofanto) // Plant Biosystems. 2005. Vol. 139. No. 3. P. 345–348.

17. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. No. 2. P. 186–194.

18. Raju M. V. S. Studies on the inflorescence of wild oats (*Avena fatua*). Morphology and anatomy of the awn in relation to its movement // Canadian Journal of Botany. 1984. Vol. 62. No. 11. P. 2237–2247.

19. Teare I. D., Peterson C. J. Surface area of chlorophyll-containing tissue on the inflorescence of' *Triticum aestivum* // Crop Sci. 1971. Vol. 11. No. 5. P. 627–628.

20. Zhong W., Yun-jie G., Yu-zhu G. Structure and photosynthetic characteristics of awns of wheat and barley // Acta Botanica Sinica. 1993. Vol. 35. No. 12. P. 921–928.

References

1. Grodzinskii A. M., Grodzinskii D. M. Kratkii spravochnik po fiziologii rastenii. Kiev: Naukova dumka, 1973. 591 s.

2. Zhizn' rastenii T. 6. Tsvetkovye rasteniya / A. L. Takhtadzhan [i dr.]. M.: Prosveshchenie, 1982. 543 s.

3. Zvereva G. K. Prostranstvennaya organizatsiya mezofilla listovykh plastinok festukoidnykh zlakov (Poaceae) i ee ekologicheskoe znachenie // Bot. zhurn. 2009. T. 94. № 8. S. 1204–1215.

4. Zvereva G. K. Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae). Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011. 201 s.

5. Zvereva G. K. Anatomicheskoe stroenie khlorenkhimy steblya u dikorastushchikh festukoidnykh zlakov // Botanicheskie issledovaniya v Sibiri. Krasnoyarsk: Polikom, 2012. Vyp. 20. S. 57–64.

6. Zvereva G. K. Strukturnaya organizatsiya khlorenkhimy steblya khlebnykh zlakov // Vestn. Altaisk. gos. agrarnogo un-ta. 2014a. № 9 (119). S. 26– 30.

7. Zvereva G. K. Formy proektsii assimilyatsionnykh kletok u lugovykh zlakov // Botanicheskie issledovaniya v Sibiri. Krasnoyarsk: Polikom, 2014b. Vyp. 22. S. 44–52.

8. Pausheva Z. P. Praktikum po tsitologii rastenii. M.: Kolos, 1974. 288 s.

9. Sybanbekov K. Zh. K voprosu o funktsional'nom znachenii cheshui kolosa u pshenitsy // Bot. zhurn. 1965. T. 50. № 12. S. 1673–1685.

10. Sybanbekov K. Zh. Sravnitel'nye dannye po intensivnosti fotosinteza i transpiratsii razlichnykh organov ostistykh i bezostykh form pshenitsy // Bot. zhurn. 1966. T. 51. № 11. S. 1628–1632.

11. Apel P. Die Bedeutung der Gerstengranne für die Kornentwicklung. II. Anteil der Grannen an der Photosynthese der Ähren // Die Kulturpflanze**.** 1965. Bd. 13. S. 257–265.

12. Barkworth M. E. A taxonomic study of the large-glumed species of *Stipa (Gramineae)* occurring in Canada // Canadian Journal of Botany. 1978. Vol. 56. No. 6. P. 606–625.

13. Gries G. A., Gauch H. G., Miller E. C. A study of the morphological nature and physiological functions of the awns of winter wheat. Kansas Agri. Exp. Station // Technical Bulletin. 1944. Vol. 57. P. 5–80.

14. Hart H. Morphologic and physiologic studies on stem-rust resistance in cereals. United States Department of Agriculture, Washington D.C. // Technical Bulletin. 1931. No. 266. P. 1–76.

15. Li X.-f., Bin D., Hong-gang W. Awn anatomy of common wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives // Caryologia. 2010. Vol. 63. No. 4. P. 391–397.

16. Ponzi R., Pizzolongo G. Cytological and anatomical observations on the awn and lemma of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Ofanto) // Plant Biosystems. 2005. Vol. 139. No. 3. P. 345–348.

17. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. No. 2. P. 186–194.

18. Raju M. V. S. Studies on the inflorescence of wild oats (*Avena fatua*). Morphology and anatomy of the awn in relation to its movement // Canadian Journal of Botany. 1984. Vol. 62. No. 11. P. 2237–2247.

19. Teare I. D., Peterson C. J. Surface area of chlorophyll-containing tissue on the inflorescence of' *Triticum aestivum* // Crop Sci. 1971. Vol. 11. No. 5. P. 627–628.

20. Zhong W., Yun-jie G., Yu-zhu G. Structure and photosynthetic characteristics of awns of wheat and barley // Acta Botanica Sinica. 1993. Vol. 35. No. 12. P. 921–928.

Статья поступила в редакцию 17.12.2015