

БОТАНИКА

BOTANY

УДК 582.4/.9–18

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

Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестукоидных злаков (*Poaceae*)

Исследована пространственная организация хлоренхимы в цветковых чешуях фестукоидных злаков на примере 7 видов дикорастущих растений. У *Achnatherum splendens*, *Dactylis glomerata* и *Melica nutans* изучалось строение нижних цветковых чешуй, у *Hordeum jubatum*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica* и *Puccinellia tenuissima* проанализирована структура хлоренхимы верхних цветковых чешуй. Рассмотрены основные пространственные формы ассимиляционных клеток и их расположение в пространстве чешуи. Для цветковых чешуй фестукоидных злаков, различающихся по строению мезофилла листьев и экологическим особенностям, характерна теневая мезоморфная структура хлорофиллоносной паренхимы. Это обусловлено сильным развитием клеток, образующих губчатую ткань, состоящую, преимущественно, из ячеистых и ячеисто-губчатых форм второй группы. Уменьшение слойности фотосинтетической ткани в чешуях по сравнению с листовыми пластинками приводит к резкому снижению насыщенности их хлоропластами и сопровождается усложнением пространственных форм клеток, что способствует усилению метаболизма генеративных органов злаков. Выраженные черты теневой структуры хлоренхимы в цветковых чешуях снижают различия в организации ассимиляционной ткани у злаков разных экологических групп по сравнению с их листовыми пластинками.

Ключевые слова: *Poaceae*, фестукоидные злаки, анатомия, нижняя цветковая чешуя, верхняя цветковая чешуя, хлоренхима, ячеистые клетки

Galina K. Zvereva,
Doctor of Biology,
Novosibirsk State Pedagogical University
(28 Viluiskaya st., Novosibirsk, 630126, Russia),
e-mail: labsp@ngs.ru

Structure of the Assimilative Parenchyma in Flower Glumes of Festucoid Grasses (*Poaceae*)

The spatial organization of the assimilative tissue in the flower glumes of festucoid grasses on the example of seven species of wild-growing plants is investigated. At *Achnatherum splendens*, *Dactylis glomerata* and *Melica nutans* the structure of the lemmas was studied, at *Hordeum jubatum*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica* and *Puccinellia tenuissima* the chlorenchyma structure was analyzed in the paleae. The basic form of assimilation cells and their location in space flower glumes are considered. For flower glumes of festucoid grasses differing in the structure of the mesophyll of leaves and ecological features, the structure of the assimilative parenchyma is characteristic as shadow mesomorphous. It is caused by strong development of the cells forming a spongy tissue, consisting mainly of cellular and cellular-spongy forms of the second group. Reducing the number of layers of a photosynthetic tissue in

flower glumes compared with the leaf blades leads to sharp decrease in their saturation of the chloroplasts and is accompanied by the increasing complexity of spatial forms of cells, contributing to an increased the metabolism of the generative organs of grasses. Expressed features of the shadow chlorenchyma structure in flower glumes reduce the differences in the organization of assimilation tissue in grasses of different ecological groups in comparison with their leaf blades.

Keywords: Poaceae, festucoid grasses, anatomy, lemma, palea, chlorenchyma, cellular cells

Введение. Цветковые чешуи у злаков расположены в основании оси цветка, снизу – нижняя или наружная цветковая чешуя, которая своими краями охватывает более тонкую, плёноччатую, двукилеватую верхнюю или внутреннюю цветковую чешую. При исследовании анатомического строения цветковых чешуй злаков основное внимание обращалось на выделение показателей, позволяющих дифференцировать таксоны [7; 15; 13 и др.]*. В цветковых чешуях протекают процессы ассимиляции, поэтому многие авторы достаточно подробно описывали особенности расположения хлорофиллоносной паренхимы на их поперечных срезах [14; 16; 18; 11 и др.]. Ассимиляционная ткань в наружной цветковой чешуе нередко развивается сильнее по сравнению с колосковыми чешуями, что отмечено на примере ржи и некоторых видов пшеницы [6].

Клетки хлоренхимы леммы у *Triticum aestivum* L. расположены рыхло и имеют извилистые стенки [14]. В связи с этим ассимиляционную паренхиму у пшеницы описывали как складчатую в верхней части, губчатую – в средней части и рыхлую, состоящую из клеток с отростками, – в основании чешуи [1]. Некоторые авторы отмечали сходство строения хлоренхимы цветковых чешуй с листьями [16; 12]. Вместе с тем известно, что в мезофилле листьев фестукоидных злаков обнаружены клетки сложных ячеистых и лопастных форм, при этом их распространённость и степень выраженности у разных видов неодинаковы [17; 3; 8 и др.]. В связи с этим задачами нашей работы были более детальное рассмотрение строения хлоренхимы в чешуях цветка и выявление отличительных особенностей ассимиляционной ткани цветковых чешуй и листьев у дикорастущих фестукоидных злаков.

Материалы и методы исследования. Структурная организация хлоренхимы и объёмные формы ассимиляционных клеток цветковых чешуй изучены на примере 7 видов дикорастущих фестукоидных злаков, отличающихся по строению мезофилла листьев и экологическим особенностям. У *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Dactylis glomerata* L. и *Melica nutans* L. изучалось строение нижних цветковых чешуй, у *Hordeum jubatum* L., *Poa angustifolia* L., *P. sibirica* Roshev. и *Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz. рассмотрена структура хлоренхимы верхних цветковых чешуй.

Исследовалось анатомическое строение средней части цветковых чешуй нижних цветков из средней части колоса или метёлки злаков, находящихся в состоянии колошения – начала цветения. Конфигурацию клеток изучали на мацерированных препаратах [19], а также на поперечных и продольных срезах, фиксированных в смеси Гаммалунда [5]. Продольные сечения осуществлялись параллельно поверхности чешуи (парадермальный срез) и в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной наружной эпидерме (продольный боковой срез). При характеристике хлорофиллоносной паренхимы будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы ассимиляционных клеток и схему их расположения в листовом пространстве злаков [9; 10]. Различали простые (вытянутые или округлые без выраженных выростов или складок) и сложные (отличающиеся разветвлённостью оболочек, образующих хорошо выраженные выросты и складки) формы проекций ассимиляционных клеток, которые, в свою очередь, подразделялись на ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки, и лопастные, имеющие многочисленные округлые или овальные выросты. Ячеистые клетки расположены вдоль листа или стебля и образуют две группы. Клетки первой группы ориентированы своими секциями перпендикулярно поверхности органа. По аналогии с двудольными растениями они приближаются к палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме, по своей роли они близки к губчатой ткани. Для определения плотности хлоропластов на единицу поверхности листа использовались подходы, предложенные Т. К. Горышиной [4].

* Ссылки на источники в данной статье представлены по мере использования автором.

Результаты и их обсуждение. Основные клетки наружной эпидермы цветковых чешуй у рассматриваемых видов злаков характеризуются утолщённой стенкой и сильной или умеренной извилистостью антиклинальных стенок. Так, толщина наружных стенок по отношению к высоте эпидермальных клеток на поперечных срезах составляет 35–56 % (табл. 1). Клетки внутренней эпидермы – часто более крупные, с прямыми или изредка с чуть волнистыми стенками. У *Dactylis glomerata*, *Hordeum jubatum*, *Poa angustifolia* и *P. sibirica* устьица расположены на обеих эпидермах, у *Achnatherum splendens*, *Melica nutans* и *Puccinellia tenuissima* они встречаются только на внутренней поверхности чешуй. Длина устьиц на парадермальных сечениях составляет 24–50 мкм, наиболее крупные – у *Poa sibirica*, а наиболее мелкие – у *Achnatherum splendens*. Под наружной эпидермой у *Dactylis glomerata* и *Hordeum jubatum* протягивается один сплошной или слегка прерывистый слой крупноклеточной склерофицированной гидроцитной ткани, которая, как считается, принимает участие в регуляции водного баланса чешуй [2]. У *Achnatherum splendens* и *Puccinellia tenuissima* эта ткань является более мощной и состоит из 1–2 рядов, а у *Melica nutans* – из 1–3 слоёв клеток.

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика эпидермы цветковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Толщина, мкм				Число слоёв хлоренхимы
	эпидермы		наружной стенки		
	наружной	внутренней	наружной эпидермы	внутренней эпидермы	
Гигромезофиты					
<i>Melica nutans</i>	14,6±0,58	12,2±0,55	5,6±0,17	2,5±0,48	1–3
<i>Poa sibirica</i>	13,9±0,42	12,5±2,51	5,8±0,39	1,8±0,22	2–3
Мезофиты и ксеромезофиты					
<i>Dactylis glomerata</i>	12,2±0,52	17,7±1,25	5,1±0,28	3,8±0,73	2–4
<i>Hordeum jubatum</i>	10,6±0,67	22,5±1,35	4,5±0,20	2,0±0,15	1–3
<i>Poa angustifolia</i>	14,7±0,50	11,3±0,33	5,2±0,42	2,2±0,31	2–3
Ксерофиты					
<i>Achnatherum splendens</i>	7,5±0,28	8,4±0,25	3,2±0,17	1,8±0,12	1–3
<i>Puccinellia tenuissima</i>	10,7±0,44	6,7±0,14	6,0±0,32	3,5±0,11	1–3

Центральную часть чешуи занимает хлорофиллоносная паренхима, состоящая из 2–3 или редко 4 слоёв у проводящих пучков, по мере удаления от них ассимиляционная ткань протягивается в 1–2 слоя, а по краям чешуи и вовсе отсутствует.

На поперечных срезах чешуй у большинства изученных злаков ассимиляционные клетки, преимущественно, – овальные, обращённые наибольшей стороной к эпидерме (табл. 2, рис. 1). Небольшая волнистость стенок изредка наблюдалась у *Puccinellia tenuissima*, более часто – у *Poa angustifolia* и *P. sibirica*. В чешуях последних можно наблюдать и отдельные губчато-лопастные клеточные проекции у внутренней эпидермы.

Таблица 2

Размеры клеток хлорофиллоносной паренхимы первого ряда у наружной (I) и внутренней (II) эпидермы цветковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Размеры клеток, мкм		
	высота	ширина	толщина
Гигромезофиты			
<i>Melica nutans</i>	12,6±0,47 (I)	24,9±1,52	47,3±2,62
	13,7±1,01 (II)	24,9±1,02	34,6±1,14
<i>Poa sibirica</i>	14,9±0,93	14,8±0,97	43,4±2,54
	15,0±1,85	19,8±1,09	43,2±1,84
Мезофиты и ксеромезофиты			
<i>Dactylis glomerata</i>	10,2±1,65	19,7±0,82	28,5±2,17
	11,2±0,55	20,5±2,00	47,6±2,34

<i>Hordeum jubatum</i>	$10,2 \pm 0,48$ $11,0 \pm 0,67$	$14,2 \pm 0,87$ $14,7 \pm 1,62$	$28,7 \pm 1,44$ $34,5 \pm 1,61$
<i>Poa angustifolia</i>	$12,8 \pm 0,40$ $13,2 \pm 0,60$	$19,2 \pm 1,13$ $22,7 \pm 1,52$	$48,6 \pm 3,54$ $50,3 \pm 4,77$
Ксерофиты			
<i>Achnatherum splendens</i>	$8,8 \pm 0,33$ $8,0 \pm 0,28$	$12,5 \pm 0,52$ $11,9 \pm 0,41$	$38,6 \pm 4,07$ $29,6 \pm 2,22$
<i>Puccinellia tenuissima</i>	$8,2 \pm 0,77$ $7,7 \pm 0,63$	$10,4 \pm 0,88$ $10,7 \pm 0,33$	$25,6 \pm 2,02$ $22,0 \pm 1,81$
Примечание: Высота и ширина определены на поперечном срезе, толщина – на парадермальном срезе			

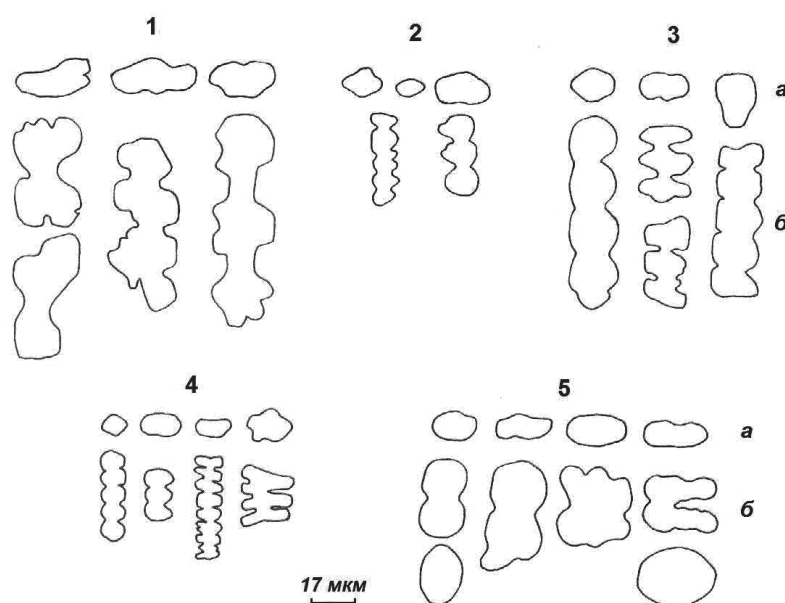


Рис. 1. Форма проекций ассимиляционных клеток в цветковых чешуях фестукоидных злаков. Виды растений: 1 – *Melica nutans*; 2 – *Hordeum jubatum*; 3 – *Poa sibirica*; 4 – *Puccinellia tenuissima*; 5 – *Dactylis glomerata*. Срез: а – поперечный; б – парадермальный

Fig. 1. The form of the projections of assimilative cells in flower glumes of festucoid grasses. Plants species: 1 – *Melica nutans*; 2 – *Hordeum jubatum*; 3 – *Poa sibirica*; 4 – *Puccinellia tenuissima*; 5 – *Dactylis glomerata*. Section: а – cross; б – longitudinal

Под эпидермой клетки фотосинтетической паренхимы располагаются рядами вдоль чешуи и своими основными вытянутыми формами раскрываются на парадермальных сечениях. По аналогии с двудольными растениями подобное расположение клеток свидетельствует о сильном развитии губчатой ткани и выраженных теневых чертах в организации хлоренхимы. Так, у *Achnatherum splendens* выделяются ряды узких и более широких клеток, под наружной эпидермой проекции имеют в основном ровные или чуть волнистые стенки, под внутренней эпидермой отмечается усиление извилистости клеточных стенок до образования слабо-ячеистых форм (рис. 2).

Очень разнообразны конфигурации ассимиляционных клеток в цветковых чешуях *Dactylis glomerata*, *Melica nutans* и видов рода *Poa*: от простых вытянутых очертаний до сложных ячеистых и ячеисто-губчатых форм второй группы. При этом отдельные ряды часто сильно различаются по типам проекций, а более извилистые стенки – у клеток, расположенных под внутренней эпидермой. В хлоренхиме *Dactylis glomerata* и *Poa angustifolia* наблюдается небольшое присутствие слабо ячеистых и ячеисто-губчатых форм первой группы, выполняющих роль палисадной паренхимы.

Ассимиляционная ткань верхних цветковых чешуй *Hordeum jubatum* и *Puccinellia tenuissima* представлена, преимущественно, мелкими ячеистыми клетками второй группы, нередко слабо-выраженными. Отмечается также небольшая доля простых вытянутых клеточных контуров с прямыми или чуть волнистыми стенками, а также слабо-ячеистых форм первой группы.

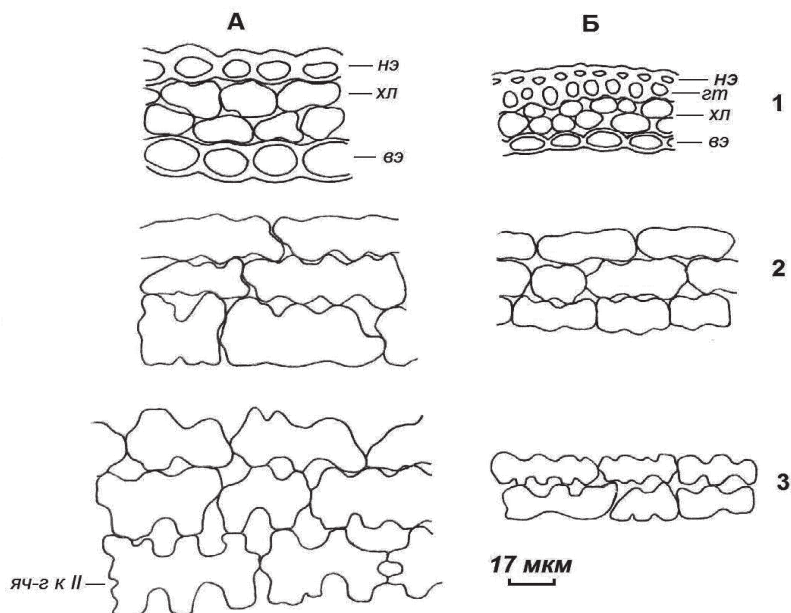


Рис. 2. Анатомическое строение хлоренхимы средней части цветковых чешуй у *Poa angustifolia* (А) и *Achnatherum splendens* (Б): 1 – поперечный срез; клетки хлоренхимы на парадермальном срезе; 2 – у наружной эпидермы; 3 – у внутренней эпидермы. нэ – наружная эпидерма; вн – внутренняя эпидерма; хл – хлоренхима; гт – гидроцитная ткань; яч-г к II – клетки ячеисто-губчатой формы второй группы

Fig. 2. The anatomical structure of chlorenchyma in the middle part of the flower glumes at *Poa angustifolia* (A) and *Achnatherum splendens* (Б): 1 – cross section; chlorenchyma cells on longitudinal section; 2 – at the outer epidermis; 3 – at the inner epidermis. нэ – the outer epidermis; вн – the inner epidermis; хл – chlorenchyma; гт – hydrocytic tissue; яч-г к II – cells of cellular-spongy form of the second group

Сопоставим некоторые особенности строения цветковых чешуй и листовых пластинок у одних и тех же видов злаков. В целом, чешуи уступают листьям по толщине в области проводящих пучков в 2,6–12,9 раза, по толщине абаксиальной эпидермы – в 1,1–2,2 раза, а по высоте ассимиляционных клеток на поперечных срезах – в 1,2–3,1 раза. В то же время в цветковых чешуях в 1,1–1,3 раза увеличивается толщина наружной стенки абаксиальной эпидермы, лишь у *Achnatherum splendens* она является более тонкой из-за её очень мелких размеров.

Мезофилл листовых пластинок *Achnatherum splendens*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica* и *Puccinellia tenuissima* в подавляющем большинстве состоит из клеток простых конфигураций с сильным преобладанием палисадообразных форм, как у абаксиальной, так и у адаксиальной эпидермы (табл. 3). В цветковых чешуях этих злаков наблюдается усложнение форм ассимиляционных клеток: от простых до ячеистых и ячеисто-губчатых, различающихся как по числу секций, так и по размерам ячеек (табл. 4). В меньшей степени это наблюдалось у *Achnatherum splendens*, более заметно – у остальных видов. При этом клетки своими наибольшими проекциями обращены к эпидерме и, тем самым, образуют губчатую ткань.

Таблица 3

Типы строения мезофилла листьев и цветковых чешуй у изученных видов злаков

Мезофилл из клеток простой формы	Мезофилл с присутствием клеток сложной ячеистой формы
Листовая пластинка	
Изолатерально-палисадный (<i>Puccinellia tenuissima</i> , <i>Poa sibirica</i>)	Ячеисто-изолатерально-палисадный

Сочетание изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и венродорсального (в области моторных клеток) (<i>Achnatherum splendens</i> , <i>Poa angus</i>)	Сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и ячеисто-венродорсального (в области моторных клеток) (<i>Dactylis glomerata</i> , <i>Hordeum jubatum</i>)
Изолатерально-губчатый	Ячеисто-изолатерально-губчатый (<i>Melica nutans</i>)
<i>Цветковая чешуя</i>	
Изолатерально-губчатый	Ячеисто-изолатерально-губчатый (<i>Achnatherum splendens</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Hordeum jubatum</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Poa angus</i> , <i>P. sibirica</i> , <i>Puccinellia tenuissima</i>)

В листовых пластинках *Dactylis glomerata* и *Melica nutans* ячеистых клеток имеется немного, часто они слабо выражены.

Мезофилл листьев *Dactylis glomerata* отличается крупноклетчатостью и приближается к изолатерально-палисадному в области проводящих пучков. В чешуях возрастает участие сложных ячеистых и ячеисто-губчатых клеток второй группы.

Таблица 4

Размеры секций ячеистых клеток второй группы на парадермальных срезах цветковых чешуй фестукоидных злаков, первый ряд у наружной эпидермы

Вид	Число ячеек в клетке	Размеры ячеек, мкм	
		высота	ширина
<i>Dactylis glomerata</i>	2–3	21,1±1,15	14,0±0,81
<i>Hordeum jubatum</i>	2–10	11,7±0,92	8,4±0,27
<i>Poa angustifolia</i>	2–3	22,2±0,68	13,0±0,55
<i>P. sibirica</i>	2–8	19,7±1,07	11,7±0,53
<i>Puccinellia tenuissima</i>	2–8	10,9±1,07	7,1±0,31

У теневыносливого гигромезофита *Melica nutans* хлоренхима листьев – губчатого типа, которая представлена, преимущественно, простыми и слабо ячеистыми формами второй группы. В цветковых чешуях ассимиляционные клетки являются более плоскими, своей наибольшей поверхностью они также направлены к эпидерме, но их формы более разнообразны: от губчатых до лопатных и разных вариантов ячеистых конфигураций.

В мезофилле листовых пластинок *Hordeum jubatum* широко представлены хорошо выраженные ячеистые клетки обеих групп. В цветковых чешуях фотосинтетическая ткань состоит в основном из мелкочаеистых клеток второй группы с более многочисленными секциями, часто неравной длины. По сравнению с листьями размеры звеньев ячеистых клеток сокращаются в 1,4–2,8 раза.

Таким образом, для цветковых чешуй характерна теневая мезоморфная структура хлорофиллоносной паренхимы, при этом заметных отличий у злаков разных экологических групп не наблюдается. Можно отметить лишь некоторое сокращение размеров клеток и клеточных ячеек у растений более аридных местообитаний. Уменьшение мощности хлоренхимы в чешуях приводит к снижению насыщенности их зелёными пластидами в 2,5–18,1 раза по сравнению с листовыми пластинками (табл. 5). Особенно резкое снижение слойности ассимиляционной ткани и сокращение густоты хлоропластов наблюдаются у *Achnatherum splendens*.

Таблица 5

Показатели структуры ассимиляционного аппарата цветковых чешуй фестукоидных злаков

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² средней части чешуи, млн
Гигромезофиты		
<i>Melica nutans</i>	29,4±1,92	4,99
<i>Poa sibirica</i>	14,6±1,06	3,35
Мезофиты и ксеромезофиты		
<i>Dactylis glomerata</i>	18,8±1,18	3,00

Окончание табл. 5

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке (клеточной ячейке)	в 1 см ² средней части чешуи, млн
<i>Hordeum jubatum</i>	9,2±0,34	2,62
<i>Poa angustifolia</i>	25,0±1,33	2,92
Ксерофиты		
<i>Achnatherum splendens</i>	15,4±0,87	4,36
<i>Puccinellia tenuissima</i>	11,8±0,64	6,55

Заключение. Для хлоренхимы цветковых чешуй фестукоидных злаков характерно сильное развитие клеток, образующих губчатую паренхиму, состоящую, преимущественно, из ячеистых и ячеисто-губчатых форм второй группы. Уменьшение слойности фотосинтетической ткани в чешуях по сравнению с листовыми пластинками приводит к резкому снижению насыщенности их хлоропластами и сопровождается усложнением пространственных форм клеток, что способствует усилению метаболизма генеративных органов злаков. Выраженные черты теневой структуры хлоренхимы в цветковых чешуях снижают различия в организации ассимиляционной ткани у злаков разных экологических групп по сравнению с их листовыми пластинками.

Список литературы

1. Александров В. Г., Александрова О. Г. Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27, № 5. С. 497–500.
2. Александров В. Г., Александрова О. Г. О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы // Докл. АН СССР. 1940б. Т. 27, № 5. С. 493–496.
3. Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 535–541.
4. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
5. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 591 с.
6. Гу Мин-Гуан. Некоторые особенности структуры чешуй ржи и пшеницы и характеристика роста и развития апикальных меристем в культуре *in vitro*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 23 с.
7. Гудкова Г. Н. Внутреннее строение цветковых чешуй различных видов *Hordeum* L. // Бюлл. Всесоюзного НИИ растениеводства. 1973. Вып. 31. С. 29–32.
8. Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 7. С. 997–1011.
9. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
10. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.
11. Николаевская Т. С., Петрова Л. Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л.: Наука, 1989. 87 с.
12. Носатовский А. И. Пшеница. Биология. М.: Колос, 1965. 568 с.
13. Олонова М. В. Род мятлик (*Poa* L.) во флоре Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Томск, 1999. 32 с.
14. Петрова Л. Р. Развитие и анатомо-морфологические особенности чешуй у *Triticum* // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 8. С. 1160–1169.
15. Трофимовская А. Я., Гудкова Г. Н. Анатомо-морфологические исследования в связи с классификацией рода *Hordeum* L. // Бюлл. Всесоюзного НИИ растениеводства. 1979. Вып. 91. С. 71–79.
16. Bonnett O. T. The oat plant: its histology and development // Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin. 1961. Vol. 672. PP. 1–112.
17. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16, No. 1. PP. 1–12.
18. Morrison I. N., Dushnicky L. Structure of the covering layers of the wild oat (*Avena fatua*) *Caryopsis* // Weed Science. 1982. Vol. 30, No. 4. PP. 352–359.
19. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, No. 2. PP. 186–194.

References

1. Aleksandrov V. G., Aleksandrova O. G. Raspredelenie i stroenie assimilyatsionnoi tkani v kolose pshenitsy // Dokl. AN SSSR. 1940a. T. 27, № 5. S. 497–500.
2. Aleksandrov V. G., Aleksandrova O. G. O nekotorykh osobennostyakh struktury koloskovykh i tsvetochnykh cheshui pshenitsy // Dokl. AN SSSR. 1940b. T. 27, № 5. S. 493–496.
3. Berezina O. V., Korchagin Yu. Yu. K metodike otsenki mezostrukturny listov vidov roda *Triticum* (*Poaceae*) v svyazi s osobennostyami stroeniya ego khlorofillonosnykh kletok // Bot. zhurn. 1987. T. 72, № 4. S. 535–541.

4. Goryshina T. K. Fotosinteticheskii apparat rastenii i usloviya sredy. L.: Izd-vo LGU, 1989. 204 s.
5. Grodzinskii A. M., Grodzinskii D. M. Kratkii spravochnik po fiziologii rastenii. Kiev: Naukova dumka, 1973. 591 s.
6. Gu Min-Guan. Nekotorye osobennosti struktury cheshui rzhii i pshenitsy i kharakteristika rosta i razvitiya apikal'nykh meristem v kul'ture in vitro: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 1964. 23 s.
7. Gudkova G. N. Vnutrennee stroenie tsvetkovykh cheshui razlichnykh vidov *Hordeum* L. // Byull. Vsesoyuznogo NII rasteniyevodstva. 1973. Vyp. 31. S. 29–32.
8. Zvereva G. K. Osobennosti raspolozheniya kletok khlorenkhimy v listovykh plastinkakh zlakov // Bot. zhurn. 2007. T. 92, № 7. S. 997–1011.
9. Zvereva G. K. Prostranstvennaya organizatsiya mezofilla listovykh plastinok festukoidnykh zlakov (*Poaceae*) i ee ekologicheskoe znachenie // Bot. zhurn. 2009. T. 94, № 8. S. 1204–1215.
10. Zvereva G. K. Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (*Poaceae*). Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011. 201 s.
11. Nikolaevskaya T. S., Petrova L. R. Struktura perikarpiya zernovki i tsvetkovykh cheshui zlakov. L.: Nauka, 1989. 87 s.
12. Nosatovskii A. I. Pshenitsa. Biologiya. M.: Kolos, 1965. 568 s.
13. Olonova M. V. Rod myatlik (*Poa* L.) vo flore Sibiri: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk: 03.00.05. Tomsk, 1999. 32 s.
14. Petrova L. R. Razvitie i anatomo-morfologicheskie osobennosti cheshui u *Triticum* // Bot. zhurn. 1958. T. 43, № 8. S. 1160–1169.
15. Trofimovskaya A. Ya., Gudkova G. N. Anatomo-morfologicheskie issledovaniya v svyazi s klassifikatsiei roda *Hordeum* L. // Byull. Vsesoyuznogo NII rasteniyevodstva. 1979. Vyp. 91. S. 71–79.
16. Bonnett O. T. The oat plant: its histology and development // Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin. 1961. Vol. 672. PP. 1–112.
17. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16, No. 1. PP. 1–12.
18. Morrison I. N., Dushnicky L. Structure of the covering layers of the wild oat (*Avena fatua*) *Caryopsis* // Weed Science. 1982. Vol. 30, No. 4. RP. 352–359.
19. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, No. 2. PP. 186–194.

Статья поступила в редакцию 10.10.2016; принята к публикации 12.12.2016

Received: October 10, 2016; accepted for publication: December 12, 2016

Библиографическое описание статьи

Зверева Г. К. Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестукоидных злаков (*Poaceae*) // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2017. Т. 12, № 1. С. 72–79.

Reference to the article

Zvereva G. K. Structure of the Assimilative Parenchyma in Flower Glumes of Festucoid Grasses (*Poaceae*) // Scholarly Notes of Transbaikalian State University. Series Biological sciences. 2017. Vol. 12, No. 1. PP. 72–79.