

**КЛЕТКИ ХЛОРЕНХИМЫ СЛОЖНОЙ ФОРМЫ
У РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЕЙСТВ POACEAE И PINACEAE**

Г.К. Зверева^{1,2}

¹Новосибирский государственный педагогический университет,
630126, Новосибирск, ул. Вилуйская, 28

²Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,
630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, e-mail: labsp@ngs.ru

На основе изучения мезофилла листьев у 69 видов растений семейства *Poaceae* из 49 родов и 29 видов растений семейства *Pinaceae* из 6 родов обобщены сведения о клетках сложной формы в связи с их конфигурациями и особенностями расположения. Дополнительно также использованы данные клеточной организации хлоренхимы стебля и генеративных органов для 38 видов злаков. Выявлены общие черты в строении хлоренхимы злаков и сосновых. Показано, что ассимиляционные клетки сложной формы ориентированы своими складками и выступами в трех взаимно перпендикулярных направлениях, поэтому среди них выделены три группы: ячеистые клетки первой и второй групп, а также лопастные, или складчатые, клетки. Ячеистые клетки расположены вдоль фотосинтетического органа и отличаются более или менее равномерными секциями, при этом у клеток первой группы они перпендикулярны эпидерме, а у клеток второй группы – параллельны ей. У лопастных клеток разнообразные выросты оболочки проявляются на поперечных сечениях. Имеются варианты строения хлоренхимы с равномерным развитием всех клеток или же с преобладанием той или иной группы. Наряду с плоскими клетками сложной формы у многих видов злаков и сосновых присутствуют и более усложненные пространственные клеточные конфигурации. Чаще встречаются клетки, у которых лопастные очертания на поперечных срезах сочетаются с ячеистыми контурами в продольном направлении, при этом структура ассимиляционной ткани сохраняется.

Ключевые слова: *Poaceae*, *Pinaceae*, хлоренхима, ячеистые клетки, лопастные клетки, пространственная организация хлоренхимы.

**CELLS OF COMPLEX FORM IN CHLORENCHYMA IN PLANTS
OF THE FAMILIES POACEAE AND PINACEAE**

G.K. Zvereva^{1,2}

¹Novosibirsk State Pedagogical University,
630126, Novosibirsk, Vilyuyskaya str., 28

²Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies RAS,
630501, Krasnoobsk, Novosibirsk region, e-mail: labsp@ngs.ru

On the basis of studying the mesophyll of leaves at 69 species of plants of the *Poaceae* family from 49 genera and 29 species of plants of the *Pinaceae* family from 6 genera, information on cells of complex shape in connection with their configurations and features of location was generalized. Additionally, the data on the cellular organization of the stem chlorenchyma and generative organs for 38 species of grasses were also used. The common features in the structure of grasses and pine chlorenchyma are revealed. It is shown that the assimilative cells of complex shape are oriented by their folds and projections in three mutually perpendicular directions, so three groups are distinguished among them: cellular cells of the first and second groups, as well as lobed or folded cells. Cellular cells are located along the photosynthetic organ and differ in more or less uniform sections, while in the cells of the first group they are perpendicular to the epidermis, and in the cells of the second group – are parallel to it. In lobed cells, various protrusions of the envelope manifest on the cross-sections. There are variants of the structure of chlorenchyma with the even development of all cells or with the predominance of one or another group. Along with flat cells of complex shape, many species of grasses and pine have more complicated spatial cellular configurations. More often there are cells in which the the lobed outlines on the transverse sections are combined with the cellular contours in the longitudinal direction, while the structure of the assimilation tissue is preserved.

Key words: *Poaceae*, *Pinaceae*, chlorenchyma, cellular cells, lobed cells, spatial organization of chlorenchyma.

ВВЕДЕНИЕ

Клетки ассимиляционной паренхимы, отличающиеся выраженными выростами и складками, отмечаются у растений из разных семейств (Meyer, 1962; Fritsch, 1988; и др.), но более часто они встречаются у видов из семейств *Poaceae* и *Pinaceae* (Sutherland, 1934; Tuan, 1962; Chonan, 1965; и др.). При этом обращалось внимание на то, что в мезофилле листьев злаков клетки могут быть ориентированы своими лопастями как вдоль, так и поперек листа (Chonan, 1970; Parker, 1982; Поздеев, 1999; и др.).

В отечественной литературе крупные разветвленные клетки мезофилла, напоминающие цепочку из палисадных клеток, соединенных узкими цитоплазматическими мостиками, стали называть ячеистыми (Жанাবেкова, 1999; Поздеев, 1999; Иванова, 2002), а отдельные эллипсоидные звенья – клеточными ячейками (Березина, 1987). Эти клетки вытянуты вдоль основной оси листа и широко присутствуют у культурных и дикорастущих злаков (Березина, 1989; Зверева, 2007). При более подробном изучении проекций ячеистых клеток по форме, размерам и числу звеньев в мезофилле листовых пластинок было выделено 11 типов клеток у видов *Triticum* L. (Даштоян, 2009) и 4 типа – у луговых и степных злаков (Спивак, 2011).

Клетки сложной лопастной формы отличаются округлыми или овальными очертаниями и многочисленными выростами и складками по краю. Так, они весьма разнообразны и проявляются на поперечных срезах листьев *Oryza sativa* L., что позволило выделить среди них 15 основных типологических групп (Бурундукова, 2003). Подобные формы клеток у злаков описывают как слегка складчатые (Лотова, 2001).

Клетки сложной формы у хвойных, оболочки которых образуют складки и выступы, в основном характеризуются как складчатые, а мезофилл, состоящий из таких клеток, называют складчатым (Крашенинников, 1937; Александров, 1966; и др.). При этом отдельные виды различаются по степени складчатости клеток (Нестерович, 1986; Загирова, 2004).

В зарубежной литературе для характеристики ассимиляционных клеток сложной формы у злаков используют словосочетания “arm cells”, “plicate cells”, “lobed cells” и др. При этом ячеистые клетки описывали как “arm-palisade cells” (Chonan, 1965, 1970), но чаще как “lobed cells” (Bonnett, 1961; Parker, 1982; Jung, 1990; Apostolakis, 1991; Hellmann, 1998; Giannoutsou, 2013; и др.). Основные проекции этих клеток проявлялись на продольных срезах листьев, поэтому они рассматривались как, например, продольно-разветвленные палисадные (Chonan, 1970). Своеобразные клетки ме-

зофилла листьев бамбуков с узкими и длинными выростами на поперечных сечениях называют “arm cells” (Haberlandt, 1928; Metcalfe, 1956; Renvoize, 1985; и др.). При описании хлорофиллоносной паренхимы у видов подсемейства *Vambusoideae* также используют термин “plicate cells” (Prat, 1936; Vieira, 2002).

Плоские и плотно сомкнутые ассимиляционные клетки в листьях *Oryza* L., своими многочисленными складками раскрывающиеся на поперечных срезах, характеризуют как “arm-palisade cells” (Chonan, 1967), “arm cells” (Tateoka, 1963), “lobed cells” (Sage, 2009). В последнее время для видов этого рода создаются трехмерные модели отдельных клеток и мезофилла листьев в целом (Mabilangan, 2016; Oi, 2017).

Складчатые клетки хлоренхимы хвои *Pinus* L. также называют по-разному: “plicate cells” (Sutherland, 1934; Esau, 1960), “lobed cells” (Chamberlain, 1935), “armed cells” (Wiebe, 1976), “arm palisade cells” (Grill, 2004). Основные контуры этих клеток выявляются на поперечных срезах хвои, в продольном направлении они располагаются слоями, которые отделены друг от друга межклеточным пространством (Esau, 1960).

Таким образом, при описании клеток сложной формы использовались разные названия, при этом больше внимания уделялось очертаниям выростов и складок.

Среди клеток сложной формы в листьях злаков нами выделено три группы, две из которых представлены удлинненными вдоль органа ячеистыми клетками, а третья группа расположена наибольшими проекциями поперек листа (Зверева, 2009, 2011). Ячеистые клетки образуют две группы. Клетки первой группы своими эллипсоидными секциями располагаются перпендикулярно листовой поверхности и по аналогии с мезофиллом двудольных растений приближаются к палисадной ткани. Клетки второй группы своими звеньями ориентированы параллельно эпидерме и по своей роли больше соответствуют губчатой паренхиме. В дальнейшем показано, что подобное взаиморасположение клеток сложной формы наблюдается и в других фотосинтезирующих органах злаков, а также в листьях некоторых хвойных (Зверева, 2010, 2012, 2017; и др.).

Некоторые аспекты сопоставления проекций клеток и строения мезофилла листьев *Poaceae* и *Pinaceae* рассмотрены нами ранее (Зверева, 2013, 2015). Задача настоящего исследования – обобщить сведения о клетках ассимиляционной паренхимы сложной формы в связи с их конфигурацией и расположением в фотосинтезирующих органах у видов из семейств *Poaceae* и *Pinaceae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Форма ассимиляционных клеток и их расположение в пространстве листьев рассмотрены у 69 видов злаков из 6 подсемейств (Цвелев, 1982): *Pooideae* (51 вид), *Arundinoideae* (2 вида), *Bambusoideae* (2 вида), *Oryzoideae* (2 вида), *Eragrostoideae* (4 вида) и *Panicoideae* (8 видов), при этом у 38 видов дополнительно описано строение хлоренхимы стебля и частей генеративных органов. Клеточная организация мезофилла хвои изучена у 29 видов растений семейства *Pinaceae*, относящихся к 6 родам: *Abies* Mill. (3 вида), *Cedrus* Trew. (3 вида), *Larix* Mill. (7 видов), *Picea* A. Dietr. (5 видов), *Pinus* L. (10 видов), *Pseudotsuga* Carr. (1 вид).

Проекция клеток хлоренхимы изучали на мацерированных препаратах (Possingham, 1969), а также на поперечных и продольных срезах фото-

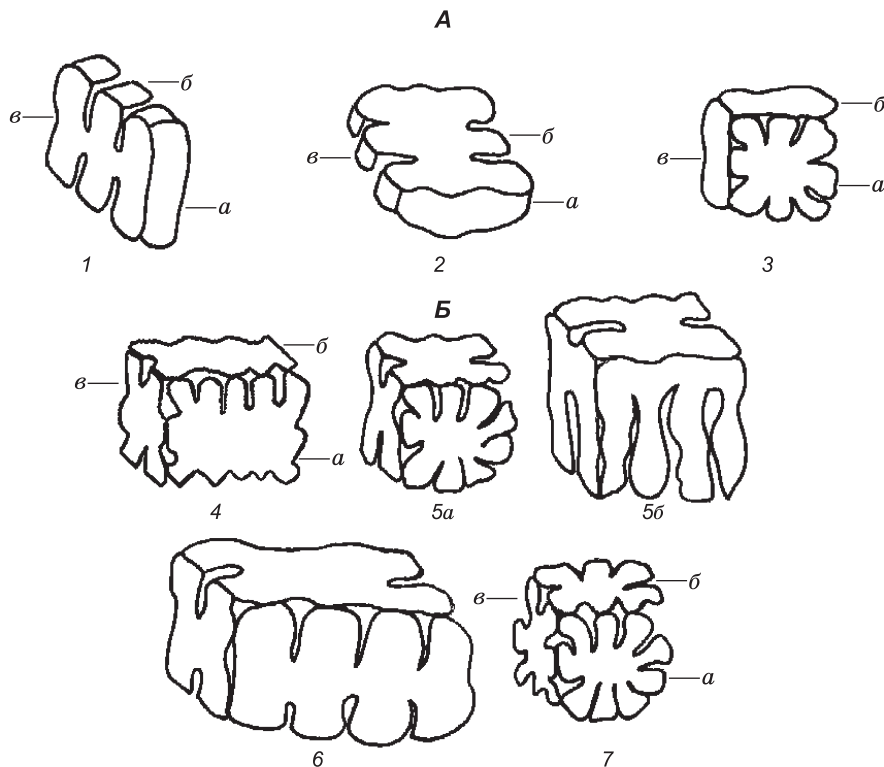
синтезирующих органов, фиксированных в смеси Гаммалунда (Гродзинский, 1973). Продольные сечения листьев, а также колосковых и цветковых чешуй злаков проводили параллельно их поверхности (парадермальный срез) и в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной нижней эпидерме (продольный боковой срез). Продольные срезы хвои сосновых и стебля злаков осуществляли перпендикулярно радиусу органа (тангентальный срез), а также через середину стебля или хвоинки по их диаметрам (радиальный срез). При характеристике проекций клеток будем опираться на предложенные нами ранее классификацию формы клеток хлоренхимы и схему их расположения в листовом пространстве злаков (Зверева, 2009, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клетки ассимиляционной ткани сложной формы своими наибольшими сечениями могут проявляться как на продольных, так и на поперечных срезах фотосинтетического органа, их основные проекции показаны на рисунке.

Продольно расположенные удлиненные ячеистые клетки состоят из более или менее равномерных секций, ориентированных как перпенди-

кулярно, так и параллельно к эпидермам, в связи с чем нами выделены ячеистые клетки первой и второй групп (Зверева, 2009). Эти клетки встречаются у 73 % изученных фестукоидных злаков в листьях и практически у всех видов в хлоренхиме цветковых и колосковых чешуй. Весьма часты ячеистые клетки в листьях арундиноидного типа анатомической структуры (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex



Основные проекции плоских (А) и утолщенных (Б) клеток хлоренхимы сложной формы в надземных органах злаков и мезофилле хвои сосновых.

Схемы плоской клетки: 1 – ячеистой первой и 2 – ячеистой второй групп; 3 – лопастной. Схемы утолщенной клетки: 4 – дважды сложной ячеисто-лопастной; 5а и 5б – разные варианты трижды сложной ячеисто-лопастной; 6 – трижды ячеистой; 7 – трижды лопастной. Срез: а – поперечный, б – парадермальный, в – продольный боковой.

Steudel, *Molinia caerulea* (L.) Moench.). Особенно широко они представлены в листьях C_4 -злаков как паникоидного (*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Panicum miliaceum* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth., *Pennisetum americanum* (L.) Schumann, *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf., *Spodiopogon sibiricus* Trin., *Zea mays* L.), так и хлоридоидного (*Aeluropus intermedius* Regel, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack.) типов строения.

Ячеистые клетки различаются по числу, размерам и степени выраженности секций, или клеточных ячеек. Так, в листьях дикорастущих фестукоидных злаков ячеистые клетки состоят в основном из 2–9 секций, у хлебных злаков их число может быть до 13 и больше. Более мелкие и часто с более многочисленными звеньями они наблюдаются в хлоренхиме генеративных органов. В листовых пластинках всех изученных C_4 -видов радиально расположенные клетки венцовой обкладки в своем большинстве являются ячеистыми клетками с хорошо выраженными секциями, преимущественно их 2–4, но нередко до 9, что часто отмечается у *Miscanthus sacchariflorus* и *Pennisetum americanum*.

У абаксиальной эпидермы листьев фестукоидных злаков-ксерофитов более развиты ячеистые клетки первой группы, у растений затененных и увлажненных местообитаний – ячеистые клетки второй группы. У многих видов в субэпидермальном слое мезофилла отмечается чередование рядов этих клеток.

Вытянутые вдоль хвоинок клетки ячеистой формы нами обнаружены также у представителей родов *Larix* и *Pseudotsuga*. В хвое лиственниц (*Larix cajanderi* Mayr, *L. dahurica* Laws, *L. decidua* Mill., *L. kaempferi* (Lamb.) Carr., *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr., *L. sibirica* Ledeb., *L. sukaczewii* Djil. Dyl.) ячеистые клетки находятся у эпидермы и ориентированы своими ячейками как перпендикулярно, так и параллельно к ее поверхности. Число секций в этих клетках в основном изменяется от 3 до 8, но может быть и до 15. Достаточно часто ячеистые клетки обеих групп встречаются и в мезофилле хвои *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, они более короткие и состоят преимущественно из 2–3 звеньев.

Кроме продольно-удлиненных ячеистых клеток в ассимиляционной паренхиме выделяются поперечно разветвленные клетки сложной лопастной формы разнообразных конфигураций. На поперечных срезах они отличаются разной степенью выраженности складок и выростов, а на тангентальных сечениях имеют овальные или палочкообразные контуры.

У фестукоидных злаков в этих клетках часто наблюдается неравномерное развитие небольшой волнистости стенок и отдельных глубоких складок. Ярко выражены лопастные клетки в листьях бамбуков (armed cells) (*Phyllostachis bambusoides* Siebold et Zucc., *Pseudosasa japonica* (Sieb. et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai), *Phragmites australis*, а также у *Oryza sativa* (L.) и *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf.

В семействе *Pinaceae* подобные клетки мезофилла хвои называют складчатыми. Клетки с глубокими складками и плотно сомкнутыми выростами широко представлены в родах *Pinus* и *Cedrus*, слегка складчатые клетки выделяются в средней части хвои *Larix*.

В целом ячеистые клетки обеих групп и лопастные клетки, располагаясь своими выступами в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, создают основу ассимиляционной ткани злаков и некоторых родов семейства *Pinaceae*. При этом более или менее равномерно все три группы клеток развиты в листьях большинства фестукоидных злаков, а также в хвое *Larix*. Резкое преобладание лопастных клеток характерно для *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina*. Мезофилл листьев бамбуков, *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, а также видов *Pinus* и *Cedrus* практически полностью представлены клетками сложной лопастной формы. В хлоренхиме паникоидных и хлоридоидных злаков больше ячеистых клеток, а ассимиляционная ткань листьев *Molinia caerulea* полностью состоит из ячеистых клеток обеих групп.

Клетки сложной формы преимущественно плоские, извилистые очертания у них проявляются в одном направлении. В хлоренхиме надземных органов злаков и листьев некоторых хвойных встречаются и усложненные клеточные конфигурации, в которых сложные контуры возможны в двух и трех плоскостях, поэтому такие клетки более толстые. Чаще всего они имеют лопастные очертания в поперечнике и ячеистые контуры в продольном направлении, поэтому их можно охарактеризовать как трижды сложные ячеисто-лопастные. Такие клетки широко распространены в хлоренхиме генеративных органов многих видов злаков (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Lolium perenne* L., *Phragmites australis*, *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski, *Triticum aestivum* L. и др.), а также в глубине мезофилла хвои *Larix*, изредка они встречаются у представителей подрода *Strobus* рода *Pinus*. Клетки с ячеистыми формами на поперечных и продольных сечениях – дважды и трижды ячеистые, их можно рассматривать как вариант ячеисто-лопастных клеток, у которых на поперечных сечениях имеются немного вытяну-

тые проекции с равномерно развитыми секциями. Подобные клетки часто наблюдаются во внутренних слоях мезофилла листовых пластинок бамбуков. Число ячеек в таких усложненных по форме клетках невелико, в основном 2–3. Изредка в ассимиляционной ткани *Triticum aestivum*, *Bromopsis inermis* и бамбуков встречаются клетки с разнообразными лопастными очертаниями в разных плоскостях.

Многосложные клеточные формы приводят к увеличению поверхности клеток, но так как в них в основном сочетаются лопастные контуры на поперечных сечениях с ячеистыми очертаниями в продольном направлении, то в целом структура хлоренхимы не изменяется.

При характеристике клеточной организации ассимиляционной ткани как в отечественной, так и зарубежной литературе использовались разные названия клеток сложной формы, при этом основное внимание обращалось на особенности складчатости оболочки. Так, их рассматривали как лопастные, складчатые, звездчатые, ячеистые (Кра-

шенинников, 1937; Александров, 1940; Березина, 1987; и др.), или как “arm cells”, “plicate cells”, “lobed cells”, “arm-palisade cells” и др. (Haberlandt, 1928; Prat, 1936; Bonnett, 1961; Chonan, 1965; и др.). Для более точного описания разнообразных форм клеток мезофилла со складчатой клеточной стенкой также предлагают использовать термин “segment” (Гулина, 2012). В то же время среди многообразия клеточных конфигураций в хлоренхиме злаков и сосновых выделяются продольно- и поперечно-ориентированные клетки сложной формы, создающие основу структуры хлоренхимы с доминированием теневых или световых признаков. Для продольно вытянутых клеток с более или менее равномерными секциями удобным остается термин “ячеистые клетки”, принятый в нашей литературе, поперечно расположенные клетки можно называть лопастными или складчатыми. В дальнейшем в пределах этих групп клеток возможно уточнение терминологии клеточных форм в связи с особенностями выраженности складок и выступов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Клетки сложной формы широко распространены в ассимиляционной ткани растений из семейств *Poaceae* и *Pinaceae* и весьма близки по конфигурациям, при этом наблюдаются общие черты в строении их хлоренхимы. Клетки могут быть ориентированы своими выступами и складками как в продольном, так и поперечном направлениях. Продольно расположенные удлиненные ячеистые клетки с более или менее равномерными секциями разделяются на две группы, у клеток первой группы секции перпендикулярны эпидерме, а у клеток второй группы – параллельны ей. Поперечно разветвленные лопастные, или складчатые, клетки отличаются более разнообразными выростами оболочек. Ячеистые клетки первой и второй

групп, сочетаясь с лопастными клетками, создают основу хлорофиллоносной паренхимы надземных органов злаков и хвои некоторых видов сосновых, при этом имеются варианты с равномерным развитием всех клеток или же с преобладанием той или иной группы. В пространственно более сложных клеточных формах совмещаются лопастные очертания в поперечнике и ячеистые в продольном направлении, при этом основа структуры ассимиляционной ткани сохраняется.

При описании клеток сложной формы следует обращать внимание в первую очередь на их расположение в пространстве фотосинтетического органа, а потом характеризовать особенности конфигураций.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Г.** Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы / В.Г. Александров, О.Г. Александрова // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27, № 5. С. 497–500.
- Александров В.Г.** Анатомия растений / В.Г. Александров. М., 1966. 432 с.
- 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 // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 535–541.
- Березина О.В.** Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: автореф. дис. ... канд. биол. наук / О.В. Березина. Казань, 1989. 26 с.
- Бурундукова О.Л.** Методика расчета объема и поверхности клеток мезофилла риса / О.Л. Бурундукова, Ю.Н. Журавлев, Н.В. Солопов, В.И. Пьянков // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 144–150.
- Гродзинский А.М.** Краткий справочник по физиологии растений / А.М. Гродзинский, Д.М. Гродзинский. Киев, 1973. 591 с.
- Гулина Е.В.** Морфогенетическое разнообразие складчатых клеток мезофилла / Е.В. Гулина, В.А. Спивак // Вестн. Саратов. госагроун-та им. Н.И. Вавилова. 2012. № 6. С. 17–23.
- Даштоян Ю.В.** Метамерные особенности развития мезофилла и содержания пигментов пластид листьев пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.В. Даштоян. Саратов, 2009. 23 с.

- Жанабекова Е.И.** Особенности мезоструктуры листа, соломины и колосковых чешуй проса посевного и их связь с фотосинтетической функцией: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.И. Жанабекова. М., 1999. 20 с.
- Загирова С.В.** Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза / С.В. Загирова // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1795–1804.
- Зверева Г.К.** Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков / Г.К. Зверева // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 7. С. 997–1011.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение / Г.К. Зверева // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (*Pinaceae*) / Г.К. Зверева, С.А. Урман // Вестн. Том. гос. ун-та. 2010. № 333. С. 164–168.
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*) / Г.К. Зверева. Новосибирск, 2011. 201 с.
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение хлоренхимы стебля у дикорастущих фестукоидных злаков / Г.К. Зверева // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 2012. Вып. 20. С. 57–64.
- Зверева Г.К.** Конфигурация клеток хлоренхимы в листьях растений из семейств *Poaceae* Barnhart и *Pinaceae* Spreng. ex Rudolphi / Г.К. Зверева // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам 12-й Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2013. С. 73–76.
- Зверева Г.К.** Пространственные конфигурации и особенности расположения ассимиляционных клеток в листьях растений из семейств *Poaceae* и *Pinaceae* / Г.К. Зверева // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы V Междунар. конф. Том. гос. ун-та. Томск, 2015. С. 178–181.
- Зверева Г.К.** Строение хлоренхимы колосковых чешуй у дикорастущих фестукоидных злаков (*Poaceae*) / Г.К. Зверева // Раст. мир Азиатской России. 2017. № 2 (26). С. 10–18.
- Иванова Л.А.** Структурная адаптация мезофилла листа к затенению / Л.А. Иванова, В.И. Пьянков // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 3. С. 467–480.
- Крашенинников Ф.Н.** Лекции по анатомии растений / Ф.Н. Крашенинников. М.; Л., 1937. 446 с.
- Лотова Л.И.** Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. М., 2001. 528 с.
- Нестерович Н.Д.** Структурные особенности листьев хвойных / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина, А.И. Лучков. Минск, 1986. 143 с.
- Поздеев А.И.** Мезоструктура и фотосинтетическая активность листьев яровой мягкой пшеницы в связи с внешними условиями в период их формирования и засухоустойчивостью сортов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.И. Поздеев. СПб., 1999. 24 с.
- Спивак В.А.** Изменчивость морфогенетической структуры клеток мезофилла дикорастущих злаков в зависимости от архитектоники листовой пластинки / В.А. Спивак, Е.В. Гулина // Вестн. Саратов. госагроун-та им. Н.И. Вавилова. 2011. № 5. С. 30–33.
- Цвелев Н.Н.** Порядок злаки (*Poales*) / Н.Н. Цвелев // Жизнь растений: в 6-ти т. / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М., 1982. Т. 6. Цветковые растения. С. 341–378.
- Apostolakos P.** Microtubules in cell morphogenesis and intercellular space formation in *Zea mays* leaf mesophyll and *Pilea cadierei* epithem / P. Apostolakos, B. Galatis, E. Panteris // J. Plant Physiol. 1991. V. 137. P. 591–601.
- Bonnett O.T.** The oat plant: its histology and development / O.T. Bonnett // Illinois Agric. Exp. Stn. Bull. 1961. V. 672. P. 1–112.
- Chamberlain C.J.** Gymnosperms: structure and evolution / C.J. Chamberlain. Published by Chicago University Press. 1935. 484 p.
- 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 / N. Chonan // Tohoku J. Agric. Res. 1965. V. 16, No. 1. P. 1–12.
- Chonan N.** The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot / N. Chonan // Jpn. J. Crop Sci. 1967. V. 36, Iss. 3. P. 291–296.
- Chonan N.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops / N. Chonan // Proc. Crop. Sci. Japan. 1970. V. 39. P. 418–425.
- Esau K.** Anatomy of Seed Plants / K. Esau. N.Y., 1960. 376 p.
- Fritsch R.M.** Anatomical investigation of the leaf blade of *Allium* L. (*Alliaceae*). I. Species having one row of vascular bundles / R.M. Fritsch // Flora. 1988. V. 181, Iss. 1–2. P. 83–100.
- Giannoutsou E.** Early local differentiation of the cell wall matrix defines the contact sites in lobed mesophyll cells of *Zea mays* / E. Giannoutsou, P. Sotiriou, P. Apostolakos, B. Galatis // Ann. Bot. 2013. V. 112, No. 6. P. 1067–1081.
- Grill D.** Effects of drought on needle anatomy of *Pinus canariensis* / D. Grill, M. Tausz, U. Pöllinger [et al.] // Flora. 2004. V. 199. P. 85–89.
- Haberlandt G.** Physiological plant anatomy / G. Haberlandt. London, 1928. 777 p.
- Hellmann A.** Changes in tubulin protein expression accompany reorganization of microtubular arrays during cell shaping in barley leaves / A. Hellmann, W. Wernicke // Planta. 1998. V. 204, No. 2. P. 220–225.
- Jung G.** Cell shaping and microtubules in developing mesophyll of wheat (*Triticum aestivum* L.) / G. Jung, W. Wernicke // Protoplasma. 1990. V. 153, Iss. 3. P. 141–148.
- Mabilangan A.** The evolutionary basis of naturally diverse rice leaves anatomy / A. Mabilangan, S. Wanchana,

- V. Thakur [et al.] // PLoS ONE. 2016. No. 11 (10): e0164532.
- Metcalfe C.R.** Some thoughts on the structure of bamboo leaves / C.R. Metcalfe // *Botan. Mag.* 1956. V. 69. P. 391–400.
- Meyer F.J.** Das Trophische Parenchym. A. Assimilationsgewebe / F.J. Meyer // *Handbuch der Pflanzenanatomie.* 1962. Bd. IV, Teil 7a. 188 S.
- Oi T.** Three-dimensional intracellular structure of a whole rice mesophyll cell observed with FIB-SEM / T. Oi, S. Enomoto, T. Nakao [et al.] // *Ann. Bot.* 2017. V. 120, No. 1. P. 21–28.
- Parker M.L.** The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species / M.L. Parker, M.A. Ford // *Ann. Bot.* 1982. V. 49, No. 2. P. 165–176.
- Possingham J.V.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach / J.V. Possingham, W. Saurer // *Planta.* 1969. V. 86, No. 2. P. 186–194.
- Prat H.** La systematique des Graminees / H. Prat // *Ann. Sci. Nat. Bot.* 1936. Ser. 10, No. 18. P. 165–258.
- Renvoize S.A.** A survey of leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboos allies / S.A. Renvoize // *Kew Bull.* 1985. V. 40, No. 3. P. 509–535.
- Sage T.L.** The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice / T.L. Sage, R.F. Sage // *Plant and Cell Physiol.* 2009. V. 50, No. 4. P. 756–772.
- Sutherland M.** A microscopical study of the structure of the leaves of the genus *Pinus* / M. Sutherland // *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand.* 1934. V. 63. P. 517–568.
- Tateoka T.** Notes on some grasses. XIII. Relationship between *Oryzae* and *Ehrharteae*, with special reference to leaf anatomy and histology / T. Tateoka // *Botan. Gaz.* 1963. V. 124, No. 4. P. 264–270.
- Tuan H.C.** Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells / H.C. Tuan // *Acta Bot. Sin.* 1962. V. 10, No. 4. P. 291–297.
- Vieira R.C.** Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species / R.C. Vieira, D.M.S. Gomes, L.S. Sarahyba, R.C.O. Arruda // *Braz. J. Biol.* 2002. V. 62, No. 4b. P. 907–922.
- Wiebe H.H.** The role of invaginations in armed mesophyll cells of pine needles / H.H. Wiebe, H.A. Al-Saadi // *New Phytol.* 1976. V. 77, No. 3. P. 773–775.

Поступила в редакцию 15.09.2019 г.,
 после доработки – 25.09.2019 г.,
 принята к публикации 20.02.2020 г.