

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

DOI: 10.15372/RMAR20240302

СТРУКТУРНЫЕ АДАПТАЦИИ ХЛОРЕНХИМЫ ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ (POACEAE)
К УСЛОВИЯМ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Г.К. Зверева^{1,2}

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

²Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,
630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия; labspp@yandex.ru

Исследовано влияние природных и антропогенных факторов на анатомическое строение хлоренхимы листовых пластинок, а также колосковых и цветковых чешуй у генеративных побегов видов *Koeleria pyramidata*, *Poa angustifolia*, *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis* сем. Poaceae. На примере *Koeleria pyramidata* и *Agropyron cristatum* проведено сравнение условий произрастания, различающихся по количеству осадков и пастбищной нагрузке. У *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* рассмотрено воздействие вытаптывания. Мезофилл листьев *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* сложен из клеток простой формы, хлоренхима листовых пластинок *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis*, а также колосковых и цветковых чешуй у всех видов – из клеток сложной формы, в то же время в разных местообитаниях сохраняются основные черты ее организации. Для листьев *Koeleria pyramidata* показана возможность изменения строения мезофилла в условиях сухой горной степи по сравнению с остепненным лугом – от вентродорсального до изолатерально-палисадного, близкого к изопалисадному. У остальных видов строение мезофилла листовых пластинок в разных местообитаниях сохраняется. Экологические адаптации хлоренхимы фестукоидных злаков к неблагоприятным условиям произрастания в основном связаны с уменьшением высоты и толщины ассимиляционных клеток простой формы и секций ячеистых клеток, с их уплотнением, при этом проявляется тенденция к упрощению пространственных конфигураций клеток сложной формы.

Ключевые слова: Poaceae, фестукоидные злаки, листья, чешуи колосков, анатомия, хлоренхима, ячеистые клетки.

Для цитирования: Зверева Г.К. 2024. Структурные адаптации хлоренхимы фестукоидных злаков (Poaceae) к условиям произрастания. *Растительный мир Азиатской России*. 17(3):192-203. DOI: 10.15372/RMAR20240302

ВВЕДЕНИЕ

В пределах своего ареала растения часто испытывают стрессовые воздействия неблагоприятных факторов среды, при этом происходит комплексная перестройка их организации на разных уровнях. Экологические условия произрастания оказывают существенное воздействие на структуру листа растений, в которой сочетаются признаки консервативной основы и повышенной пластичности (Паутов, 2014). На примере листьев отдельных видов растений показано, что, различаясь по своим размерам в пределах ареала, они часто различаются и по показателям внутренней организации, таким как толщина листовой пластинки, степень развития палисадной паренхимы, густота опушения, плотность устьиц, толщина эпидермы и ее наружной стенки (Горышина и др., 1981; Мункуева, 2002; Очирова и др., 2015; Карнаухова, 2016; и др.).

Внутривидовая изменчивость показателей мезофилла листьев фестукоидных злаков семей-

ства Poaceae Barnhart изучена преимущественно на поперечных срезах (Половова, Шилова, 1969; Айдосова и др., 2009; и др.). В то же время известно, что в хлоренхиме злаков широко присутствие клеток сложной формы (Tuan, 1962; Chonan, 1965; Parker, Ford, 1982; Березина, Корчагин, 1987; Зверева, 2007; и др.). На примере листьев пшеницы показано, что при уменьшении влажности почвы и возрастании температуры воздуха в ячеистых клетках наблюдалось увеличение числа секций и сокращение их диаметра (Chonan, 1971, 1972; Поздеев, 1999). При затенении пшеницы и ячменя, напротив, в листовых пластинках повышалась доля малоячеистых клеток с более крупными и короткими клеточными ячейками (Chonan, 1966; Kubínová, 1991).

Ранее нами показана достаточно высокая внутривидовая изменчивость количественно-анатомических признаков листьев степных злаков под влиянием климатических особенностей мес-

тообитаний и метеорологических условий отдельных лет, но при этом не обращалось внимание на формы ассимиляционных клеток и размеры их проекций (Горшкова, Зверева, 1988; Зверева, 2011). Задачей настоящего исследования было выявление особенностей структурной адаптации хлоренхимы фестукоидных злаков к условиям местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Влияние условий произрастания изучено на примере *Koeleria pyramidata* P. Beauv., *Poa angustifolia* L., *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. и *Bromus inermis* Leyss., отличающихся по организации хлоренхимы листьев: у первых двух видов она состоит в

подавляющем большинстве из клеток простой формы, а у остальных – из клеток сложной формы.

Рассмотрена структура мезофилла листовых пластинок, а также чешуй колоса и цветка у *Koeleria pyramidata* в условиях заповедования в Новосибирской области и усиленной пастбищной нагрузки в среднегорье Республики Алтай, у *Agropyron cristatum* – в сообществах опустыненной степи на поливном и богарном участках, различающихся по интенсивности выпаса, у *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* исследовано влияние вытаптывания на строение ассимиляционной ткани (табл. 1).

Образцы листьев злаков отбирались в средней части генеративных побегов в фазе колошения-на-

Таблица 1

Изученные виды фестукоидных злаков и их местообитания

Studied species of festucoid grasses and their habitats

№	Сообщество	Хозяйственное использование	Координаты	Высота генеративных побегов, см
<i>Koeleria pyramidata</i>				
Остепненный луг, Приобская лесостепь, Новосибирская область				
1	Разнотравно-злаковое (<i>Phleum phleoides</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. pennata</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Potentilla argentea</i>)	Кратковременное заповедование	N54°21'10.86" E83°23'03.44" H = 232 м	30–55
Настоящая петрофитная степь, Республика Алтай				
2	Осоково-тонконогово-горноколосниковое (<i>Orostachys spinosa</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> , <i>Carex duriuscula</i>)	Интенсивный выпас, III СД	N49°55'50.60" E89°01'16.94" H = 1884 м	8–15
<i>Poa angustifolia</i>				
Остепненный луг, Приобская лесостепь, Новосибирская область				
3	Бодяково-кострецовое (<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Cirsium arvense</i>)	Заповедование	N54°19'56.48" E83°20'59.01" H = 249 м	20–40
4	Злаково-люцерновое (<i>Medicago falcata</i> , <i>Bromus inermis</i> , <i>Poa angustifolia</i>)	Обочина тропинки	N54°55'00.26" E82°59'42.42" H = 114 м	3–8
<i>Agropyron cristatum</i>				
Опустыненная каменистая степь, Республика Алтай				
5	Полынно-житняко-галечневоковыльное (<i>Stipa caucasica</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Artemisia frigida</i>)	Умеренный выпас осенью, I – II СД. Частый полив летом.	N49°53'52.55" E88°35'21.64" H = 1796 м	22–47
6	Житняково-астроголово-полынное (<i>Artemisia frigida</i> , <i>Astragalus brevifolius</i> , <i>Agropyron cristatum</i>)	Интенсивный выпас, III – IV СД.	N50°02'26.47" E88°46'12.07" H = 1943 м	7–10
<i>Bromus inermis</i>				
Остепненный луг, Приобская лесостепь, Новосибирская область				
7	Люцерново-ежово-кострецовое (<i>Bromus inermis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Medicago falcata</i>)	Заповедование	N54°19'54.28" E83°20'52.97" H = 252 м	115–150
8	Злаково-люцерновое (<i>Poa angustifolia</i> , <i>Bromus inermis</i> , <i>Medicago falcata</i>)	Обочина тропинки	N54°55'00.26" E82°59'42.42" H = 114 м	8–16

Примечание. Высота генеративных побегов указана для рассматриваемых видов растений. СД – стадия пастбищной дигрессии.

Note. The height of generative shoots is indicated for the plant species under consideration. СД – stage of pasture digression.

чала цветения, а чешуй колоса и цветка – в средней части соцветий и фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1973). Количественно-анатомические показатели эпидермы и ассимиляционного аппарата определялись с помощью светового микроскопа на поперечных и продольных срезах органов. Форму клеток хлоренхимы описывали согласно усовершенствованной нами классификации (Зверева, 2009, 2011), при которой клеточные проекции подразделялись на простые (вытянутые или округлые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок). Среди клеток сложной формы выделялись ячеистые (состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки), ориентированные своей осью вдоль листа, и лопастные (с многочисленными округлыми или овальными выростами), проявляющиеся основными конфигурациями на поперечных срезах. У клеток сложной формы возможно проявление выростов и складок в одном направлении (плоские ячеистые и лопастные) или в двух-трех проекциях (ячеисто-лопастные). Ячеистые клетки первой группы ориентированы своими секциями перпендикулярно к эпидерме, а клетки второй группы – параллельно к ней.

При выделении типов мезофилла листьев злаков и для определения показателей их пластидного аппарата использовались подходы, предложенные рядом авторов (Василевская, Бутник, 1981; Березина, Корчагин, 1987; Горышина, 1989; и др.). Различали четыре стадии пастбищной дигрессии (Горшкова, 1983; Ершова, 1995). Количественные показатели обработаны статистически общепринятыми методами с помощью программы Snedecor (Сорокин, 2004), сравнение статистических величин осуществлялось по критерию Стьюдента. Названия видов растений даны по базе World Flora Online (URL: <http://www.worldfloraonline.org/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Высота генеративных побегов при воздействии дефицита влаги и усиленного выпаса у *Koeleria pyramidata* и *Agropyron cristatum* укорачивается в 3.1–4.7 раза, а при вытаптывании у *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* – в 5–14 раз. В стрессовых местообитаниях в листовых пластинках *Koeleria pyramidata* и *Agropyron cristatum* наблюдается тенденция к утолщению эпидермы и ее наружной стенки, при этом у всех рассматриваемых видов длина замыкающих клеток устьиц достоверно уменьшается, а листья становятся в основном более тонкими (табл. 2). У *Agropyron cristatum* и

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика листовых пластинок генеративных побегов злаков из разных местообитаний, мкм

Quantitative-anatomical characterization of leaf blades of generative shoots of grasses from different habitats, μm

№	Толщина на поперечном срезе				Длина замыкающих клеток устьиц на абаксиальной эпидерме
	эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	листа в области больших проводящих пучков	
	адаксиальной	абаксиальной			
			<i>Koeleria pyramidata</i>		
1	14.5 ± 0.62*	18.2 ± 0.92	3.7 ± 0.34	281.5 ± 10.50*	36.2 ± 0.90*
2	16.5 ± 0.50	19.0 ± 0.72	4.2 ± 0.26	252.7 ± 8.64	30.0 ± 0.36
			<i>Poa angustifolia</i>		
3	18.5 ± 0.75	21.1 ± 0.88	4.3 ± 0.28	167.7 ± 2.14*	45.6 ± 1.37*
4	19.9 ± 0.56	20.7 ± 0.58	5.0 ± 0.21	143.4 ± 2.77	35.2 ± 0.40
			<i>Agropyron cristatum</i>		
5	15.5 ± 0.55*	19.4 ± 0.53*	8.4 ± 0.30*	255.8 ± 8.17	45.1 ± 0.93*
6	21.2 ± 0.50	22.7 ± 0.38	10.0 ± 0.26	249.2 ± 5.50	42.9 ± 0.52
			<i>Bromus inermis</i>		
7	24.9 ± 0.98	25.6 ± 0.51*	4.3 ± 0.20	213.4 ± 3.52*	63.1 ± 0.81*
8	25.4 ± 1.01	22.3 ± 0.63	4.5 ± 0.11	182.3 ± 6.25	47.3 ± 0.56

Примечание. № – указан номер местообитания. * – различия по показателю в разных местообитаниях достоверны по критерию Стьюдента при p < 0.05.

Note. No. – the number of the habitat is indicated. * – differences in the indicator in different habitats are significant according to Student's criterion at p < 0.05.

Таблица 3

Размеры клеток мезофилла в листовых пластинках *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* в разных местообитаниях, мкм

Sizes of mesophyll cells in leaf blades of *Koeleria pyramidata* and *Poa angustifolia* in different habitats, μm

№	Первый ряд у адаксиальной эпидермы			Первый ряд у абаксиальной эпидермы		
	Высота	Ширина	Толщина	Высота	Ширина	Толщина
<i>Koeleria pyramidata</i>						
1	17.7 \pm 1.64*	16.0 \pm 0.76	25.2 \pm 1.32*	20.9 \pm 0.67*	15.1 \pm 0.49	15.0 \pm 0.65*
2	25.4 \pm 0.93	15.9 \pm 0.79	12.5 \pm 0.71	26.9 \pm 0.68	16.9 \pm 0.28	12.7 \pm 0.61
<i>Poa angustifolia</i>						
3	30.6 \pm 1.77	19.0 \pm 1.00	14.5 \pm 0.30	39.7 \pm 1.61*	21.5 \pm 0.87	17.7 \pm 0.76*
4	33.1 \pm 1.35	20.7 \pm 0.71	13.4 \pm 1.48	34.8 \pm 0.93	20.9 \pm 0.56	12.7 \pm 0.56

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на парадермальных и продольных боковых срезах. Остальные обозначения см. табл. 2.

Note. The height and the width were measured on cross-sections, the thickness – on paradermal and longitudinal lateral sections. For other designations, see Table. 2.

Koeleria pyramidata немного возрастает ребристость верхней поверхности, преимущественно, за счет достоверного сокращения толщины моторных клеток в 1.3–1.4 раза.

У *Koeleria pyramidata* мезофилл листьев в обоих местообитаниях сложен из клеток простой формы. Строение листовых пластинок побегов из остепненного луга Новосибирской области описывается как близкое к вентродорсальному, так как у абаксиальной эпидермы, часто в несколько слоев, расположены палисадообразные клетки, а в области адаксиальной эпидермы наблюдается чередование рядов клеток разной формы, но большинство из которых наибольшей осью обращены к верхней листовой поверхности. На выбитом пастбище среднегорья Алтая в листовых пластинках *Koeleria pyramidata* хорошее развитие палисадообразных клеток наблюдается под обеими эпидермами, поэтому мезофилл характеризуется как изолатерально-палисадный, приближающийся к изопалисадному. Во втором сообществе по сравнению с первым палисадообразные клетки у эпидермы длиннее в 1.3–1.4 раза, часто они с чуть волнистыми боковыми стенками, их высота превышает ширину в 1.6 раза, а толщину – в 2.1–2.2 раза, т. е. продольные проекции имеют преимущественно форму эллипса (табл. 3). Выделим, что ассимиляционные клетки в листьях *Koeleria pyramidata* из обоих сообществ часто расположены под небольшим острым углом к эпидерме в сторону основания листовых пластинок (рис. 1).

Мезофилл листьев *Poa angustifolia*, как и *Koeleria pyramidata*, состоит в основном из клеток простой формы, в условиях заповедного луга его строение описывается как близкое к изолатерально-па-

лисадному, при этом проявляется дифференциация отдельных рядов хлоренхимы у абаксиальной эпидермы. Под воздействием вытаптывания строение мезофилла *Poa angustifolia* не изменяется, однако листья становятся тоньше, преимущественно, за счет сокращения числа клеточных слоев с 6–8 у растений, растущих на лугу, до 4–6 – на обочине тропинки. Выделим также уменьшение высоты и толщины клеток, расположенных под нижней эпидермой, их проекции на парадермальных срезах становятся более однородными и имеют в основном овальные и реже округлые очертания.

Ассимиляционная ткань листьев *Agropyron cristatum* из обоих местообитаний состоит главным образом из клеток сложной ячеистой формы, при этом под эпидермами преобладают ячеистые клетки первой группы, создающие мощную палисадную паренхиму, лишь в глубине листовых пластинок имеются ячеистые клетки второй группы, аналогичные губчатой ткани. Подобное строение мезофилла можно описать как плотное ячеисто-изолатерально-палисадное.

На поливном участке в листовых пластинках *Agropyron cristatum* формируются ячеистые клетки с более многочисленными вытянутыми секциями, у которых высота больше ширины в 1.9–2.1 раза (табл. 4). На деградированном пастбище листья *Agropyron cristatum* зауженные, свернутые, с укороченными расстояниями между проводящими пучками и меньшим числом содержащихся в них ассимиляционных клеток. Ячеистые клетки первой группы укороченные, высота секций превышает ширину в 1.5–1.6 раза, а толщина клеточных ячеек, обращенных к абаксиальной эпидерме, уменьшается в 1.2 раза.

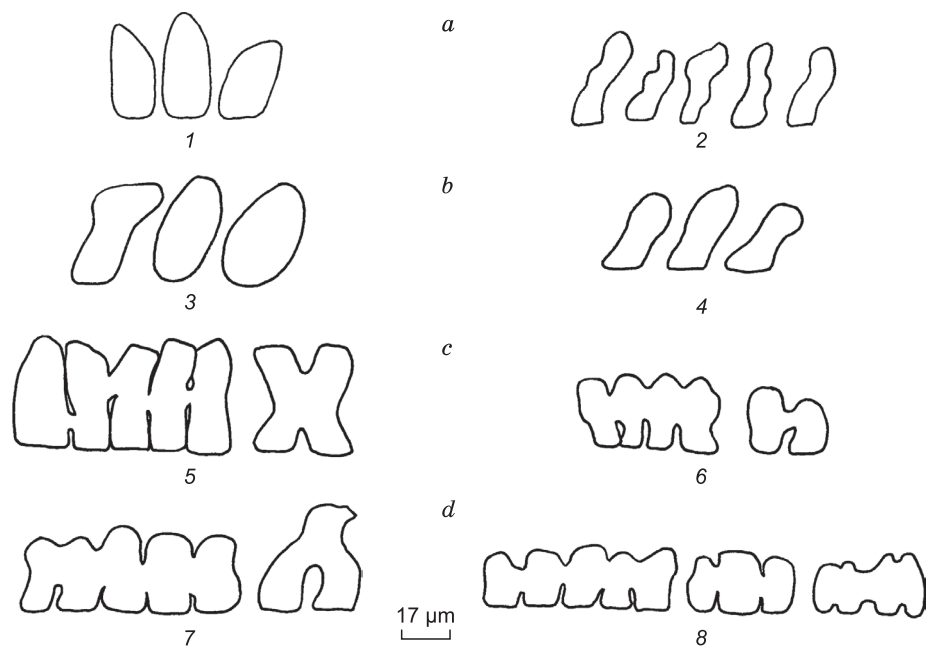


Рис. 1. Основные проекции ассимиляционных клеток у абаксиальной эпидермы на продольных боковых срезах в листовых пластинках фестукоидных злаков из разных местообитаний.
a – *Koeleria pyramidata*, *b* – *Poa angustifolia*, *c* – *Agropyron cristatum*, *d* – *Bromus inermis*. Цифрами указаны номера местообитаний, приведенных в табл. 1.

Fig. 1. The main projections of assimilative cells near the abaxial epidermis on longitudinal lateral sections in the leaf blades of festucoid grasses from different habitats
a – *Koeleria pyramidata*, *b* – *Poa angustifolia*, *c* – *Agropyron cristatum*, *d* – *Bromus inermis*. The numbers indicate the habitat numbers shown in Table 1.

Таблица 4

Размеры секций ячеистых клеток первой группы в листовых пластинках *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis* в разных местообитаниях

The sizes of sections of cellular cells of the first group in the leaf blades *Agropyron cristatum* and *Bromus inermis* in different habitats

№	Размеры клеточных ячеек, мкм			Число ячеек в клетке
	Высота	Ширина	Толщина	
Первый ряд у адаксиальной эпидермы <i>Agropyron cristatum</i>				
5	28.2 ± 0.63*	15.1 ± 0.40	13.7 ± 0.27	2–7
6	22.7 ± 0.96	15.2 ± 0.65	13.6 ± 0.42	2–5
<i>Bromus inermis</i>				
7	31.7 ± 1.41*	22.2 ± 0.68*	16.1 ± 0.48*	2–5
8	24.0 ± 1.05	18.5 ± 0.91	12.3 ± 0.65	2–6
Первый ряд у абаксиальной эпидермы <i>Agropyron cristatum</i>				
5	31.6 ± 1.47*	15.4 ± 0.40	14.2 ± 0.37*	2–10
6	26.7 ± 0.96	16.4 ± 0.50	11.5 ± 0.50	2–5
<i>Bromus inermis</i>				
7	33.4 ± 0.99*	22.1 ± 0.56	17.7 ± 0.50*	2–6
8	28.6 ± 1.21	20.9 ± 0.83	12.9 ± 0.41	2–6

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных боковых срезах. Остальные обозначения см. табл. 2.

Note. The height and the width were measured on cross-sections, the thickness – on longitudinal lateral sections. For other designations, see Table. 2.

Мезофилл листовых пластинок *Bromus inermis* характеризуется большим разнообразием форм ассимиляционных клеток, его строение более рыхлое и близко к ячеисто-изолатерально-палисадному с элементами вентродорсальности в области моторных клеток. У растений, произрастающих на заповедном лугу, под эпидермами располагаются преимущественно ячеистые и губчато-ячеистые клетки первой группы, реже имеются отдельные ряды ячеистых клеток второй группы, нередко, особенно у адаксиальной эпидермы встречаются плоские губчато-лопастные и более усложненные ячеисто-лопастные клетки, у которых имеются лопастные и губчато-лопастные очертания в поперечнике и ячеистые контуры – в продольном направлении. Под воздействием вытаптывания ассимиляционные клетки в листьях *Bromus inermis* в основном мельче и располагаются более плотно, разнообразие их формы в целом сохраняется, но отмечается значительно меньше плоских лопастных и особенно ячеисто-лопастных клеток, часть клеток повреждена или бесцветна. Так, в ячеистых клетках первой группы, расположенных у эпидермы, высота секций уменьшается в 1.2–1.3 раза, а толщина – в 1.3–1.4 раза и на продольных срезах они имеют овальные очертания.

В стрессовых местообитаниях в листьях растений в той или иной степени уменьшаются также размеры клеток внутренних слоев, что прослежено на примере ассимиляционных клеток, опирающихся на паренхимную обкладку в центре проводящего пучка, названных нами срединными, которые могут быть как плоскими, так и ячеистыми (Зверева, 2009). На поперечных сечениях они преимущественно вытянуты и имеют в основном прямые или слабо волнистые стенки у *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* или же часто лопастные и губчато-лопастные очертания у *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis*. Под воздействием факторов среды плоские срединные клетки в основном становятся короче и тоньше, их ячеистые формы, наблюдаемые в листьях *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis*, также немного утончаются, число секций при этом не изменяется (табл. 5).

В неблагоприятных условиях произрастания у растений формируются небольшие соцветия, колосковые чешуи *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis*, а также цветковые чешуи *Koeleria pyramidata* в основном более тонкие, толщина в области большого сосудисто-волокнистого пучка уменьшается в 1.2–1.4 раза. В стрессовых условиях у всех видов растений длина замыкающих клеток устьиц становится достоверно меньше (табл. 6).

Нами показано, что в пределах вида у генеративных побегов фестукоидных злаков от листьев к

Таблица 5

**Размеры плоских срединных клеток
в листовых пластинках фестукоидных злаков
в разных местообитаниях**

The sizes of the flat median cells in the leaf blades
of festucoid grasses in different habitats

Вид	№	Размеры клеток, мкм		
		Длина	Ширина	Толщина
<i>Koeleria pyramidata</i>	1	27.0 ± 0.80*	15.2 ± 1.26	15.0 ± 0.57*
	2	23.9 ± 0.88	16.0 ± 0.55	12.9 ± 0.36
<i>Poa angustifolia</i>	3	31.4 ± 0.93	21.2 ± 1.12	18.7 ± 0.63*
	4	33.5 ± 0.74	20.2 ± 0.75	15.5 ± 0.55
<i>Agropyron cristatum</i>	5	32.9 ± 1.10*	16.2 ± 0.60	16.9 ± 0.83*
	6	27.2 ± 1.30	18.5 ± 1.15	13.6 ± 0.55
<i>Bromus inermis</i>	7	49.8 ± 2.28*	29.2 ± 1.28*	21.7 ± 0.55*
	8	41.4 ± 2.30	20.5 ± 1.10	16.4 ± 0.91

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на тангентальных срезах. Остальные обозначения см. табл. 2.

Note. The height and the width were measured on cross-sections, the thickness – on tangential sections. For other designations, see Table 2.

чешуям колосков происходит усложнение формы ассимиляционных клеток (Зверева, 2021). В цветковых чешуях *Poa angustifolia* и *Koeleria pyramidata* наряду с удлинёнными губчатыми клетками отдельными рядами располагаются в основном разные варианты ячеистых клеток второй группы, при этом можно выделить присутствие и усложнённых ячеисто-мелколопастных клеток. Хлоренхима нижних колосковых чешуй *Agropyron cristatum* представлена в основном ячеистыми и ячеисто-губчатыми клетками первой группы, а также ячеисто-мелколопастными клетками. В ассимиляционной ткани верхних колосковых чешуй *Bromus inermis* более всего сложных вытянутых ячеисто-мелколопастных клеток с многочисленными секциями.

В неблагоприятных местообитаниях хлоренхима цветковых чешуй *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* представлена в основном плотно сомкнутыми удлинёнными губчатыми и плоскими слабоячеистыми клетками второй группы (рис. 2). В колосковых чешуях *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis* преобладают более короткие, с меньшим числом секций, плоские ячеистые и ячеисто-губчатые клетки первой группы у *Agropyron cristatum* и второй группы – у *Bromus inermis*, доля усложнённых ячеисто-лопастных клеток снижается, особенно заметно у *Bromus inermis*. Ячеистые клетки формируются с более мелкими секциями (табл. 7). На деградированном пастбище в нижних

Таблица 6

Количественно-анатомическая характеристика чешуй колоса и цветка генеративных побегов
фестукоидных злаков из разных местообитаний, мкм

Quantitative-anatomical characterization of glumes of spikelet and flower of generative shoots
of festucoid grasses from different habitats, μm

№	Толщина на поперечном срезе			Длина замыкающих клеток устьиц
	эпидермы		наружной стенки абаксиальной эпидермы	
	адаксиальной (внутренней)	абаксиальной (наружной)		
		<i>Koeleria pyramidata</i> , нижняя цветковая чешуя		
1	15.2 ± 1.10	16.7 ± 0.60*	7.0 ± 0.23	32.6 ± 0.51*
2	15.4 ± 0.96	12.9 ± 0.70	6.7 ± 0.41	26.0 ± 0.45
		<i>Poa angustifolia</i> , верхняя цветковая чешуя		
3	11.3 ± 0.33	14.7 ± 0.50*	5.2 ± 0.42	33.1 ± 0.93*
4	11.5 ± 0.41	13.0 ± 0.33	4.8 ± 0.20	28.4 ± 0.52
		<i>Agropyron cristatum</i> , нижняя колосковая чешуя		
5	16.9 ± 0.70*	17.2 ± 0.30*	6.8 ± 0.23*	45.9 ± 0.68*
6	14.7 ± 0.52	18.9 ± 0.45	7.5 ± 0.22	44.1 ± 0.46
		<i>Bromus inermis</i> , верхняя колосковая чешуя		
7	15.9 ± 0.89*	14.6 ± 0.68	4.9 ± 0.32	49.6 ± 0.93*
8	13.6 ± 0.42	15.1 ± 0.26	4.6 ± 0.12	44.0 ± 0.86

Примечания. Длина замыкающих клеток устьиц у *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* определена на внутренней эпидерме, у *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis* – на наружной эпидерме. Остальные обозначения см. табл. 2.

Note. The length of stomatal guard cells at *Koeleria pyramidata* and *Poa angustifolia* is determined on the inner epidermis; at *Agropyron cristatum* and *Bromus inermis*, on the outer epidermis. For other designations, see Table 2.

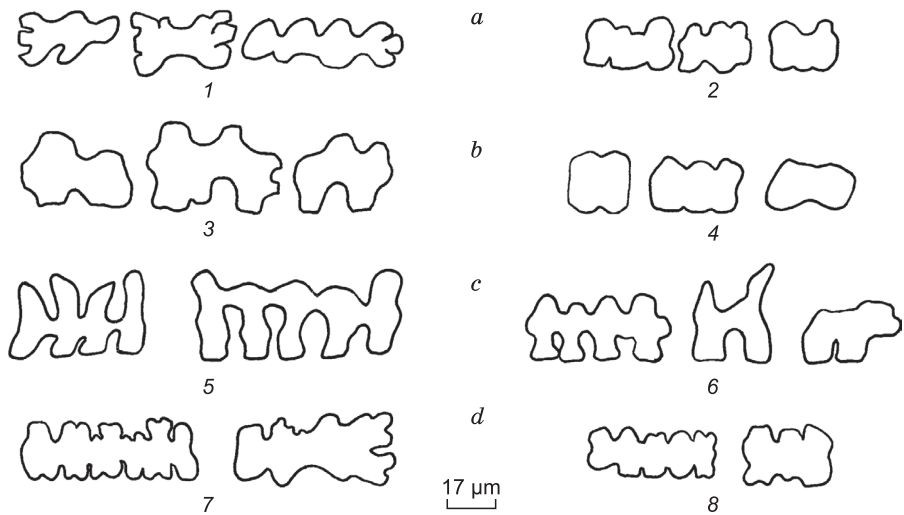


Рис. 2. Проекция ассимиляционных клеток у абаксиальной эпидермы на парадермальных срезах колосковых и цветковых чешуй фестукоидных злаков из разных местообитаний.

a – *Koeleria pyramidata*, нижняя цветковая чешуя; b – *Poa angustifolia*, верхняя цветковая чешуя; c – *Agropyron cristatum*, нижняя колосковая чешуя; d – *Bromus inermis*, верхняя колосковая чешуя. Цифрами указаны номера местообитаний, приведенных в табл. 1.

Fig. 2. Projections of assimilative cells near the abaxial epidermis on paradermal sections of glumes of spikelet and flower at festucoid grasses from different habitats.

a – *Koeleria pyramidata*, lemma; b – *Poa angustifolia*, palea; c – *Agropyron cristatum*, lower glume; d – *Bromus inermis*, upper glume. The numbers indicate the habitat numbers shown in Table 1.

Таблица 7

**Размеры секций ячеистых клеток у абаксальной (наружной) эпидермы
в хлоренхиме чешуй колоса и цветка у фестукоидных злаков в разных местообитаниях**

The sizes of sections of cellular cells at the abaxial (outer) epidermis
in the chlorenchyma of glumes of spikelet and flower at festucoid grasses in different habitats

№	Размеры ячеек, мкм			Число ячеек в клетке
	Высота	Ширина	Толщина	
<i>Koeleria pyramidata</i> , нижняя цветковая чешуя				
1	13.9 ± 0.50*	19.0 ± 0.44*	13.9 ± 0.45*	2–4
2	12.2 ± 0.65	17.5 ± 0.57	11.8 ± 0.63	2–5
<i>Poa angustifolia</i> , верхняя цветковая чешуя				
3	12.8 ± 0.40*	20.8 ± 0.65*	13.0 ± 0.55*	2–4
4	11.5 ± 0.30	18.3 ± 0.41	11.2 ± 0.33	2–4
<i>Agropyron cristatum</i> , нижняя колосковая чешуя				
5	28.0 ± 0.63*	13.2 ± 0.23	12.9 ± 0.27*	2–10
6	25.6 ± 0.88	13.5 ± 0.63	11.0 ± 0.36	2–7
<i>Bromus inermis</i> , верхняя колосковая чешуя				
7	13.1 ± 0.40	20.7 ± 0.51*	13.5 ± 0.38*	2–17
8	13.6 ± 0.29	18.5 ± 0.33	12.0 ± 0.34	2–9

Примечания. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на парадермальных и продольных боковых срезах. Остальные обозначения см. табл. 2.

Note. The height and the width were measured on cross-sections, the thickness – on paradermal and longitudinal lateral sections. For other designations, see Table 2.

колосковых чешуях многих побегов *Agropyron cristatum* часть слоев хлоренхимы под внутренней эпидермой остается бесцветной, разрушенные ассимиляционные клетки достаточно часто встречались и в верхних колосковых чешуях *Bromus inermis*, произрастающего на обочине тропинки.

Увеличение ребристости верхней листовой поверхности и плотности хлоренхимы у *Koeleria pyramidata* и *Agropyron cristatum* на деградированных пастбищах Алтая приводит к возрастанию концентрации зеленых пластид в их листьях в 1.2–1.5 раза (табл. 8). Уплотнение и сокращение размеров клеток мезофилла в листьях побегов *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* при вытаптывании также способствует небольшому возрастанию густоты хлоропластов, несмотря на снижение их пластидного наполнения в клетках.

В нижних колосковых чешуях *Agropyron cristatum* уменьшение слойности ассимиляционной ткани из-за возрастания числа слоев бесцветных клеток приводит к снижению плотности хлоропластов на выбитом пастбище. У *Koeleria pyramidata*, *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* в неблагоприятных местообитаниях наблюдается возрастание насыщенности зелеными пластидами единицы поверхности чешуй колоса и цветка в 1.2–1.5 раза.

С усилением аридности климата в пределах ареала вида в листьях двудольных растений отмечается перестройка хлоренхимы за счет усиления

развития палисадной ткани от дорсовентральной к изолатерально-палисадной и изопалисадной структуре мезофилла (Карнаухова, 2016; Карнаухова и др., 2020; и др.). В нашем случае при недостаточной влагообеспеченности, увеличении высоты местообитания и пастбищной нагрузки в листьях *Koeleria pyramidata* формируется многослойная столбчатая паренхима, состоящая из более вытянутых и уплощенных палисадообразных клеток, а строение мезофилла изменяется от венродорсального до изолатерально-палисадного, близкого к изопалисадному. В то же время снижение интенсивности выпаса и дополнительное наличие влаги в летний период при интенсивном освещении не способствовало изменению строения мезофилла в листьях *Agropyron cristatum*.

Воздействие вытаптывания сопряжено с ярко выраженной микрофиллией двудольных растений, которая возникает в результате резкого торможения деления клеток и в небольшой степени угнетения процессов их растяжения, так как при этом не наблюдается усиления признаков ксероморфности и отмечается лишь небольшое сокращение размеров клеток мезофилла листьев у особей на тропинке (Горышина, 1989). У рассматриваемых нами *Poa angustifolia* и *Bromus inermis* сильные уплотнение и иссушение верхнего слоя почвы на обочине тропинки также привело к резкому уменьшению размеров побегов, при этом за-

Таблица 8

Показатели ассимиляционного аппарата у фестукоидных злаков в разных местообитаниях

Parameters of assimilative apparatus at festucoid grasses in different habitats

№	Число хлоропластов			
	в листовых пластинках		в чешуях колоса и цветка	
	в клетке или в секциях ячеистой клетки	в 1 см ² , млн	в ячейке	в 1 см ² , млн
<i>Koeleria pyramidata</i>				
1	15.6 ± 0.60	31.20	12.3 ± 0.59*	4.54
2	15.0 ± 0.62	47.40	10.2 ± 0.41	5.36
<i>Poa angustifolia</i>				
3	16.7 ± 0.48*	13.85	11.4 ± 0.34*	4.08
4	14.0 ± 0.50	14.84	10.1 ± 0.33	5.17
<i>Agropyron cristatum</i>				
5	15.9 ± 0.56	40.39	12.4 ± 0.91	8.07
6	16.7 ± 0.89	50.05	13.3 ± 0.68	6.30
<i>Bromus inermis</i>				
7	18.8 ± 0.58*	14.33	9.8 ± 0.48	3.89
8	15.3 ± 0.59	19.93	10.5 ± 0.42	4.41

Примечание. Названия колосковых и цветковых чешуй для отдельных видов растений представлены в табл. 6. Обозначения см. табл. 2.

Note. The names of glumes of spikelet and flower for individual plant species are presented in Table 6. For other designations, see Table 2.

метных компенсаций убыли ассимиляционных клеток не отмечалось. Так, при вытаптывании в листьях и чешуях колоса и цветка высота клеток у *Poa angustifolia* и клеточных ячеек у *Bromus inermis* сократилась в 1.1–1.3 раза, а их плотность возросла в 1.1–1.7 раза, структура мезофилла листовых пластинок при этом не изменилась.

Увеличение числа секций в ячеистых клетках первой группы (arm-palisade cells, LP-type) и уменьшение их диаметра наблюдалось в мезофилле третьего листа пшеницы, произрастающей в условиях эксперимента при дневных температурах от 9 до 32 °C (Chonan, 1971). В листовых пластинках и колосковых чешуях *Agropyron cristatum* на деградированном пастбище при недостатке влаги отмечалось формирование ячеистых клеток преимущественно с меньшим числом звеньев, у *Bromus inermis* при вытаптывании этот показатель практически не изменился в листьях, но также значительно сократился в хлоренхеме чешуй колоса, при этом у обоих видов понизилась встречаемость более усложненных ячеисто-лопастных клеток. Выделим, что в неблагоприятных условиях наряду с уменьшением высоты ассимиляционных клеток или секций в ячеистых клетках уменьшается их толщина, т. е. они становятся более узкими в продольном направлении и имеют овальные проекции на парадермальных срезах. У *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* палисадообразные клетки

часто располагаются под острым углом к эпидермам, направленным к основанию листовых пластинок, с возрастанием дефицита влаги такое расположение клеток усиливается. Секции ячеистых клеток первой группы в колосковых чешуях *Agropyron cristatum* также часто опираются на эпидерму под острым углом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У рассматриваемых видов фестукоидных злаков в разных местообитаниях сохраняются основные черты мезофилла листовых пластинок, сложенного у *Koeleria pyramidata* и *Poa angustifolia* из клеток простой формы, а у *Agropyron cristatum* и *Bromus inermis* – из клеток сложной формы. В пределах изученных местообитаний, отличающихся по интенсивности воздействия природных и антропогенных факторов, в основном не изменяется строение хлоренхимы листьев, лишь у *Koeleria pyramidata* в условиях горной сухой степи по сравнению с остепненным лугом наблюдалась перестройка мезофилла – от вентродорсального до изолатерально-палисадного, близкого к изопалисадному. У всех видов растений в исследуемых местообитаниях в чешуях колоса и цветка происходит усложнение формы ассимиляционных клеток по сравнению с листовыми пластинками.

В неблагоприятных условиях произрастания в листовых пластинках, колосковых и цветковых че-

шуха злаков уменьшается длина замыкающих клеток устьиц, адаптации хлоренхимы в основном связаны с уплотнением и сокращением высоты и толщины ассимиляционных клеток простой формы, а также секций клеток ячеистой формы, у которых проявляется тенденция к упрощению пространственных конфигураций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Айдосова С.С., Ситпаева Г.Т., Кожмухаметова А.С., Ахтаева Н.З. 2009.** Эколого-анатомическая характеристика листовой пластинки *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. Тургайского прогиба. *Вестник Казахского национального университета, серия экологическая*. 3(26):3-11. [Ajdosova S.S., Sitpaeva G.T., Kozhmuhametova A.S., Ahtaeva N.Z. 2009. Ecological and anatomical characteristics of the leaf blade *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. Turgai trough. *Vestnik Kazakhskogo Natsional'nogo Universiteta, Seriya Ekologicheskaya* = *Eurasian Journal of Ecology*. 3(26):3-11. (In Russian)].
- Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. 1987.** К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток. *Ботанический журнал*. 72(4):535-541. [Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. 1987. On the method of leaf mesostructure evaluation in the species of the genus *Triticum* (Poaceae) in connection with structural features of its chlorophyll bearing cells. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 72(4):535-541. (In Russian)].
- Василевская В.К., Бутник А.А. 1981.** Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). *Ботанический журнал*. 66(7):992-1001. [Vasilevskaja V.K., Butnik A.A. 1981. Types of anatomical structure of dicotyledonous leaves (to the method of anatomical description). *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 66(7):992-1001. (In Russian)].
- Горшкова А.А. 1983.** Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 4:51-54. [Gorshkova A.A. 1983. The main features of pasture digression in the steppe communities of Siberia. *Sibirskij Vestnik Sel'skokhozyaystvennoy Nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*. 4:51-54. (In Russian)].
- Горшкова А.А., Зверева Г.К. 1988.** Экология степных растений Тувы. Новосибирск. 116 с. [Gorshkova A.A., Zvereva G.K. 1988. Ecology of steppe plants of Tuva. Novosibirsk. 116 p. (In Russian)].
- Горышина Т.К. 1989.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л. 204 с. [Goryshina T.K. 1989. The photosynthetic apparatus of plants and ecologic conditions. Leningrad. 204 p. (In Russian)].
- Горышина Т.К., Заботина Л.Н., Пружина Е.Г. 1981.** О мезоструктуре фотосинтетического аппарата ветреницы дубравной (*Anemone nemorosa* L.) в разных местообитаниях. *Экология*. 1:19-26. [Goryshina T.K., Zabolotina L.N., Pruzhina E.G. 1981. About the mesostructure of the photosynthetic apparatus of the anemone oakwood (*Anemone nemorosa* L.) in different habitats. *Ekologiya* = *Russian Journal of Ecology*. 1:19-26. (In Russian)].
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. 1973.** Краткий справочник по физиологии растений. Киев. 591 с. [Grodzinskij A.M., Grodzinskij D.M. 1973. Brief guide on plant physiology. Kiev. 591 p. (In Russian)].
- Ершова Э.А. 1995.** Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири. Препринт. Новосибирск. 53 с. [Ershova Ye.A. 1995. Anthropogenic dynamic of vegetation in the south of Central Siberia. Preprint. Novosibirsk. 53 p. (In Russian)].
- Зверева Г.К. 2007.** Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков. *Ботанический журнал*. 92(7):997-1011. [Zvereva G.K. 2007. Patterns of the chlorenchyma cells arrangement in leaf blades of grasses. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 92(7):997-1011. (In Russian)].
- Зверева Г.К. 2009.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение. *Ботанический журнал*. 94(8):1204-1215. [Zvereva G.K. 2009. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 94(8):1204-1215. (In Russian)].
- Зверева Г.К. 2011.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). Новосибирск. 201 с. [Zvereva G.K. 2011. Anatomic structure of leaves mesophyll in grasses (Poaceae). Novosibirsk. 201 p. (In Russian)].
- Зверева Г.К. 2021.** Клеточная организация ассимиляционной ткани у генеративных побегов фестукоидных злаков. *Растительный мир Азиатской России*. 14(3):194-204. DOI: 10.15372/RMAR20210302 [Zvereva G.K. 2021. Cellular organization of assimilation tissue at generative shoots of festucoid grasses. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii* = *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 14(3):194-204. (In Russian)].
- Карнаухова Н.А. 2016.** Анатомическое строение листа *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae). *Растительный мир Азиатской России*. 4(24):3-9. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2016-4(3-9) [Karnaukhova N.A. 2016. The anatomical features of leaf of *Hedysarum gmelinii* (Fabaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii* = *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 4(24):3-9. (In Russian)].
- Карнаухова Н.А., Селютин И.Ю., Дорогина О.В. 2020.** Анатомо-морфологическая изменчивость сибирских видов секций *Multicaulia* и *Subacaulia* рода *Hedysarum* (Fabaceae). *Turczaninowia*. 23(3):147-157. DOI: 10.14258/turczaninowia.23.3.14

- [Karnaukhova N.A., Seluytina I.Yu., Dorogina O.V. 2020. Anatomical and morphological variability in Siberian species of the sections *Multicaulia* and *Sub-acaulia* of the genus *Hedysarum* (Fabaceae). *Turczaninowia*. 23(3):147-157. (In Russian)].
- Мункуева Б.Д. 2002.** Адаптивные особенности анатомии листа и содержание пигментов степных растений Восточного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 19 с. [Munkueva B.D. 2002. Adaptive features of leaf anatomy and pigment content of steppe plants of Eastern Transbaikalia. Abstract of Diss. Cand. Sci. Ulan-Ude. 19 p. (In Russian)].
- Очирова К.С., Крылова Е.Г., Паутова И.А. 2015.** Изменчивость строения листьев у *Artemisia absinthium* (Asteraceae). *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*. 1:4-14. [Ochirova K.S., Krylova E.G., Pautova I.A. The variability of the leaves structure of *Artemisia absinthium* (Asteraceae). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 3. Biologiya = Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 1:4-14. (In Russian)].
- Паутов А.А. 2014.** Системная организация растений и адаптиогенез // Современная ботаника в России. В: Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции “Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна”. Т. 4. Тольятти. 43-46. [Pautov A.A. 2014. Systemic organization of plants and adaptationogenesis. Modern botany in Russia. Proceedings of the XIII Congress of the Russian Botanical Society and the conference “Scientific foundations for the protection and rational use of vegetation in the Volga basin”. Vol. 4. Togliatti. 43-46. (In Russian)].
- Поздеев А.И. 1999.** 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. СПб. 24 с. [Pozdeev A.I. 1999. Mesostructure and photosynthetic activity of leaves of spring soft wheat in connection with external conditions during the period of their formation and drought resistance of varieties. Abstract of Diss. Cand. Sci. St. Petersburg. 24 p. (In Russian)].
- Половова М.А., Шилова И.И. 1969.** Некоторые морфолого-анатомические особенности многолетних злаков, выращенных на шламовом отвале Уральского алюминиевого завода. *Ученые записки Уральского государственного университета. Серия биологическая*. 94(5):161-173. [Polovova M.A., Shilova I.I. 1969. Some morphological and anatomical features of perennial grasses grown on the slag dump of the Ural aluminum plant. *Uchenye Zapiski Ural'skogo Gosudarstvennogo Universiteta = Scientific Notes of the Ural State University. Biological Series*. 94(5):161-173. (In Russian)].
- Сорокин О.Д. 2004.** Прикладная статистика на компьютере. Краснообск. 162 с. [Sorokin O.D. 2004. Applied statistics on the computer. Novosibirsk. 162 p. (In Russian)].
- Chonan N. 1965.** 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 Journal of Agricultural Research*. 16(1):1-12.
- Chonan N. 1966.** Studies on the photosynthetic tissue in the leaves of cereal crops: II. Effect of shading on the mesophyll structure of the wheat leaves. *Japanese Journal of Crop Science*. 35(1-2):78-82. DOI: 10.1626/jcs.35.78
- Chonan N. 1971.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops part. VII. Effect of temperature on the mesophyll structure of leaves in wheat and rice. *Japanese Journal of Crop Science*. 40(4):425-430. DOI: 10.1626/JCS.40.425
- Chonan N. 1972.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. VIII. Effect of soil moisture content on the mesophyll structure of wheat leaves. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*. 41(4):409-413.
- Kubínová L. 1991.** Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: Stereological analysis. *Journal of Experimental Botany*. 42(241):995-1001.
- Parker M.L., Ford M.A. 1982.** The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species. *Annals of Botany*. 49(2):165-176.
- Tuan H.C. 1962.** Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells. *Acta Botanica Sinica*. 10(4):291-297.
- World Flora Online. 2023.** URL: <http://www.worldfloraonline.org/> [last accessed 25.12. 2023]

STRUCTURAL ADAPTATIONS OF CHLORENCHYMA OF FESTUCOID GRASSES (POACEAE) TO GROWING CONDITIONS

Galina K. Zvereva^{1,2}

¹Novosibirsk State Pedagogical University,
Novosibirsk, Russia;

²Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences,
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, Russia; labsp@ngs.ru

The influence of natural and anthropogenic factors on the anatomical structure of the chlorenchyma of leaf blades, as well as glumes of spikelet and flower at generative shoots of *Koeleria pyramidata*, *Poa angustifolia*, *Agropyron*

cristatum and *Bromus inermis* (Poaceae) was studied. On the example of *Koeleria pyramidata* and *Agropyron cristatum* the comparison of the growing conditions, differing in precipitation and pasture load was carried out. At *Poa angustifolia* and *Bromus inermis* the effects of trampling were considered. The mesophyll of the leaves of *Koeleria pyramidata* and *Poa angustifolia* is composed of cells of simple shape, the chlorenchyma of the leaf blades of *Agropyron cristatum* and *Bromus inermis*, as well as the glumes of spikelet and flower of all species are made of cells of complex shape. At the same time in different habitats, the main features of assimilative tissue organization are preserved. For the leaves of *Koeleria pyramidata*, the possibility of restructuring the mesophyll structure in the conditions of a dry mountain steppe in comparison with a steppified meadow was shown – from ventrodorsal to isolateral-palisade, close to isopalysade. In other species, the structure of the mesophyll of leaf blades is preserved in different habitats. Ecological adaptations of chlorenchyma of festucoid grasses to unfavorable growing conditions are mainly associated with a decrease in the height and thickness of assimilative cells of simple shape and sections of cellular cells, with their compaction, while a tendency to simplify the spatial configurations of cells of complex shape appears.

Key words: *Poaceae, festucoid grasses, leaves, glumes of spikelets, anatomy, chlorenchyma, cellular cells.*

For citation: Zvereva G.K. 2024. Structural adaptations of chlorenchyma of festucoid grasses (Poaceae) to growing conditions. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(3):192-203. DOI: 10.15372/RMAR20240302

ORCID ID

G.K. Zvereva 0000-0001-6282-8688

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declare no conflict of interests.

Поступила в редакцию / Received by the editors 11.03.2024

Принята к публикации / Accepted for publication 20.05.2024