

БОТАНИКА

УДК 582.542.58.845(57)
doi: 10.17223/19988591/19/3

П.Д. Гудкова, М.В. Олонова

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АБАКСИАЛЬНОЙ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *Stipa* L.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00637а).

Результаты исследования представлены на Международной молодежной конференции «Генетика животных и растений – фундаментальные проблемы и современные экспериментальные подходы» в рамках Фестиваля науки в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (ГК № 14.741.12.0366).

*Приведен результат исследования микроморфологических признаков листовой пластинки на сканирующем электронном микроскопе для 15 видов рода *Stipa* L., распространенных на территории Сибири. Описана структура поверхности листовых пластинок, выделены таксономически значимые признаки. Большинство анатомических признаков остается постоянным на секционном уровне. Некоторые из них (характер трихом) могут использоваться в качестве дополнительных при определении ковылей, особенно в фазе вегетации.*

Ключевые слова: *Stipa* L.; анатомия растений; электронная микроскопия; Сибирь.

Введение

Представители рода *Stipa* L. играют большую роль в сложении растительного покрова, являясь эдификаторами и доминантами степных сообществ от Дуная до Восточного Хингана, от равнинных степей до высокогорных злаковых фитоценозов Центральной Азии. На территории Сибири род *Stipa* насчитывает по разным оценкам от 19 [1] до 22 [2] видов. М.Н. Ломоносова [3] приводит во «Флоре Сибири» 21 вид. Количественные различия на первый взгляд незначительные, но видовой состав различается весьма существенно. При этом до сих пор нет единого мнения об объеме и границах не только некоторых видов, но и границы рода в целом до сих пор вызывают дискуссии. Сложности систематики ковылей, как и других злаков, обусловлены чрезвычайно однообразным строением как вегетативных, так и репродуктивных органов. Вследствие этого число признаков, используемых в систематике ковылей, очень ограничено. С одной стороны, это затрудняет разграничение отдельных видов,

а с другой – установление родственных отношений, выявление филетических линий. В связи с этим поиск дополнительных систематических признаков приобретает большое значение и исследование микроморфологической структуры различных органов представляется весьма интересным и перспективным.

К настоящему времени накоплен большой опыт изучения анатомического строения злаков и использования признаков микроструктуры в систематике [4–10 и др.]. Исследование эпидермы листовой пластинки [11–15 и др.] и цветковых чешуй [16–22 и др.] подтвердило значение этих признаков не только для систематики, но и для палеоботанических исследований [23, 24].

Общеизвестно, что наиболее ценными для систематики являются признаки репродуктивных органов, поскольку они более детерминированы генетически и менее подвержены влиянию факторов окружающей среды. Тем не менее и признаки вегетативных органов, в частности листовой пластинки, достаточно широко используются в систематике, поскольку некоторые из них отличаются постоянством, а главное – позволяют определить растения в вегетативном состоянии [25–29].

Поскольку род *Stipa* s.l. распространен довольно широко, особенно в аридных областях, немало работ было посвящено исследованию анатомического строения как собственно *Stipa* s.str. [30–35], так и близких родов – *Achnatherum* Beauv., *Nasella*(Trin.)E.Desv. и *Jarava* Ruiz et Pav. [36–38], но сибирские ковыли в анатомическом отношении остаются изученными совершенно не достаточно [39, 40].

Известно, что большинство злаков имеют своеобразное, дифференцированное строение абаксиальной эпидермы: область над жилками существенно отличается по строению от области между жилками, и обычно их характеризуют отдельно [10]. У ковылей отмечается как дифференцированное строение эпидермы, так и недифференцированное. Последнее образуется тогда, когда склеренхимная обкладка размещается не только при пучках, а образует сплошной слой под эпидермой [9, 10]. В строении абаксиальной эпидермы листа злаков выделяется несколько типов клеток. Наиболее специализированные – замыкающие клетки устьиц, которые обычно сопровождаются побочными клетками, а также длинные и короткие покровные клетки и различного вида трихомы – шипики, щетинки и волоски [6, 8]. Длинные клетки – преобладающий элемент эпидермы. К ним принято относить вытянутые вдоль оси листа (или другого органа) клетки, длина которых более чем в два раза превышает их ширину [41]. Они могут располагаться как в области над жилками, так и между жилками. При этом длинные клетки над проводящими пучками и между ними могут существенно различаться по размерам, форме и степени извилистости антиклинальных стенок. Короткие клетки в целом изодиаметричны. Среди них принято различать пробковые, стенки которых пропитаны суберином, и кремневые клетки, которые имеют важное систематическое значение. У злаков кремневые и опробковевшие клетки нередко чередуются с длинными клетками [34, 42]. Основными признаками

эпидермы абаксиальной поверхности, имеющими систематическое значение у ковылей и близких родов, считаются форма, размеры, распределение коротких клеток и трихом, длина и форма антиклинальных стенок длинных клеток, наличие или отсутствие устьиц и форма побочных клеток [6].

Цель данной работы – изучить анатомическое строение листовой пластинки и возможности использования анатомических признаков для диагностики сибирских ковылей.

Материалы и методики исследования

Работа выполнялась на материалах коллекций, хранящихся в Гербарии им. Крылова Томского государственного университета (ТК), в том числе определенных признанным специалистом по ковылям П.А. Смирновым, а также на материалах, собранных авторами на территории Южной Сибири. Объектами исследования послужили листовые пластинки 15 видов ковылей.

S. capillata: Сибирь. Битневский р-н, окр. с. Татчиха. Юго-восточный склон, 17.08.1930, Салыкова, Кайдарич*; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Соленое, каменистая степь, 24.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Алтайский край, Родинский район, окр. с. Степное, 19.07.2009, Гудкова П.Д. *S. grandis*: Енисейская губ., Минусинск, Абаканская Инородная управа, окр. оз. Фыркаль, щебнистый склон, 19.07.1910, Титов В.С.*; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. ХанКуль, каменистый склон, 24.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Тус, 20.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И. *S. consanguinea*: Республика Алтай. Чуйские белки, р. Себистей, приток Коккузек, сухие склоны, 07.08.1911, Сапожников В.В. *S. korshinskyi*: Акмолинская губ., Кокчетавск, около с. Федоровки, степной луг, 10.07.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П. *S. krylovii*: Республика Хакасия, Ирбитский р-н, 6 км от Ирбитского в сторону Туманного, разнотравно-злаковый луг, 21.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, окр. с. Пуланколь, 22.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, восточная оконечность хр. Малый Саксыр, 23.07.2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И. *S. lessingiana*: Алтайский край, Угловский р-н, окр. д. Павловка, 31.05.1946, Вандакурова Е. *S. orientalis*: Алтай, с. Онгудай, южный склон по реке Урсулу, 26.07.1901, Крылов П.Н. *S. kirghisorum*: Алтай, между Большим Нарымским и Красноярским на Иртыше, 4.05.1901, Крылов П.Н.* *S. dasyphylla*: Западно-Сибирский край, Предгорье северного Алтая. Солонешенский р-н, с. Черемшанка, залежь, 1.07.1931, Баканач Е., Кайдарина З. *S. pennata*: Бийский округ, Быстро-Истокский р-н, окр. с. Паутово, урочище Берсень, 30.06.1930, Ко-

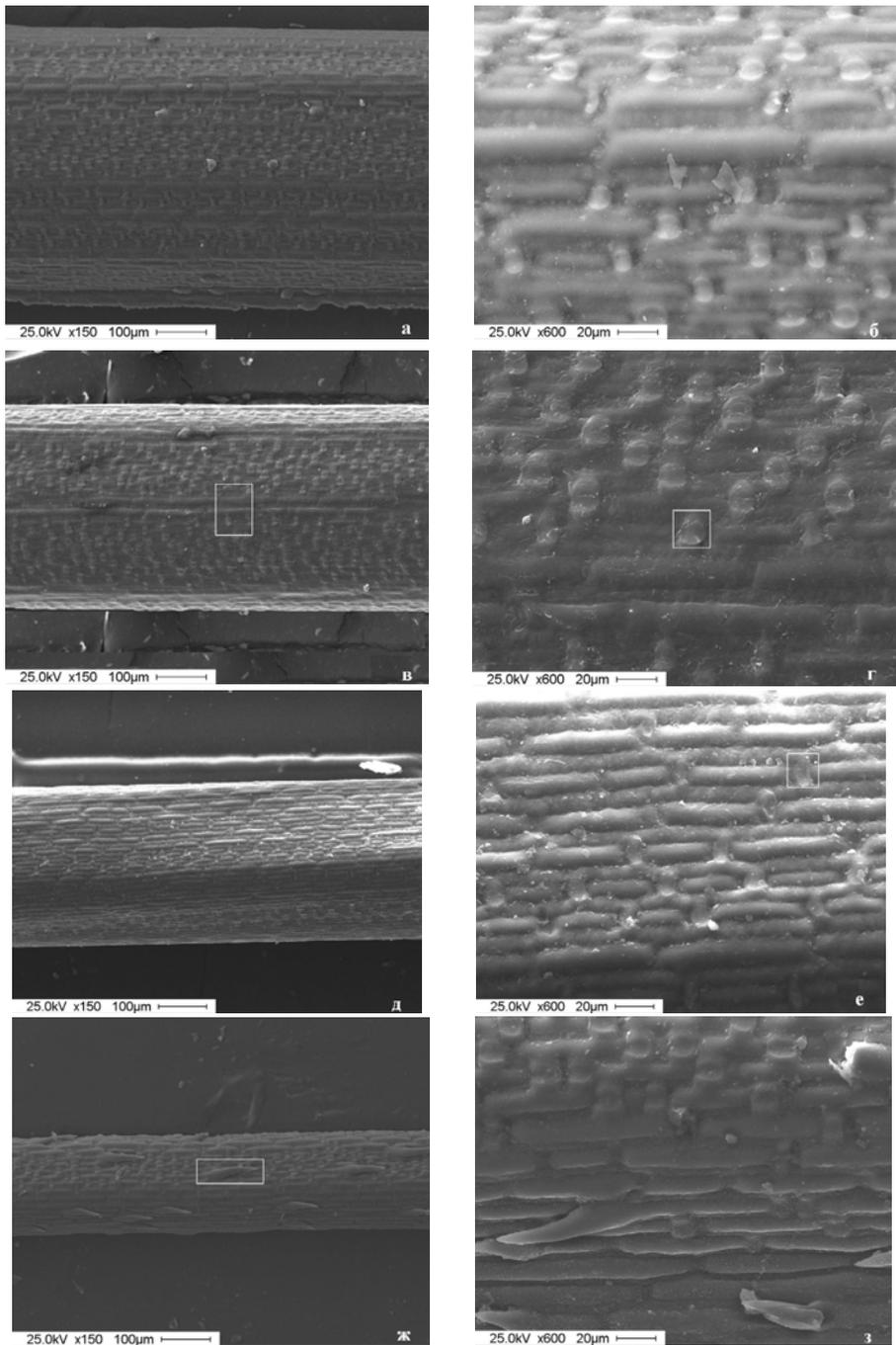


Рис. 1. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa capillata*; в (выделены зоны над жилками и между жилками); г (выделена короткая клетка округлой формы) – *S. grandis*; д, е (выделена короткая клетка бобовидной формы) – *S. consanguinea* (выделена щетинка); з – *S. korshinskyi*

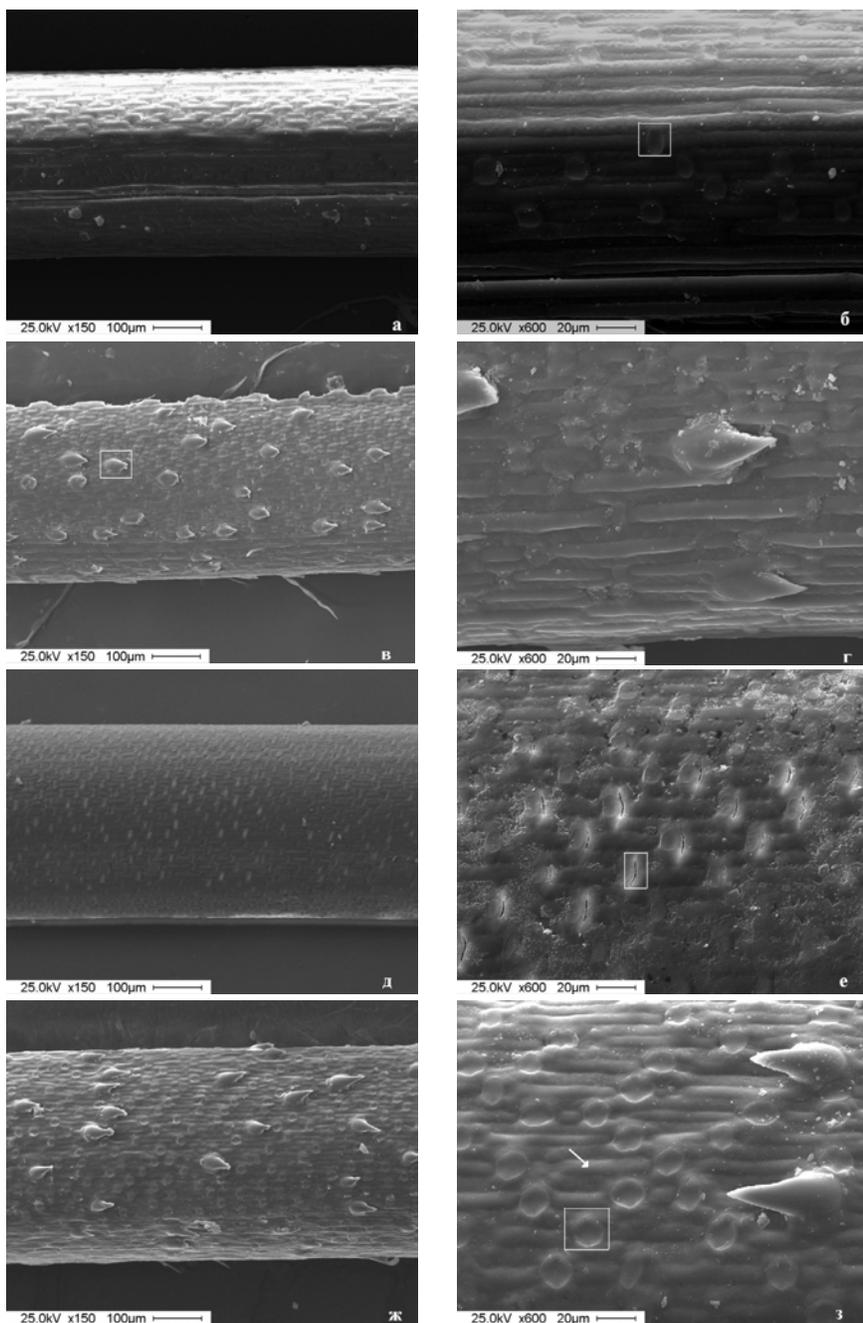


Рис. 2. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б (выделена короткая клетка эллиптической формы) – *Stipa krylovii*, в (выделен шипик); г – *S. lessingiana*; д, е (выделен прорыв слоя кутикулы короткой клеткой) – *S. orientalis*; ж, з (стрелкой показана длинная клетка, рамкой выделена короткая клетка округлой формы) – *S. kirghisorum*

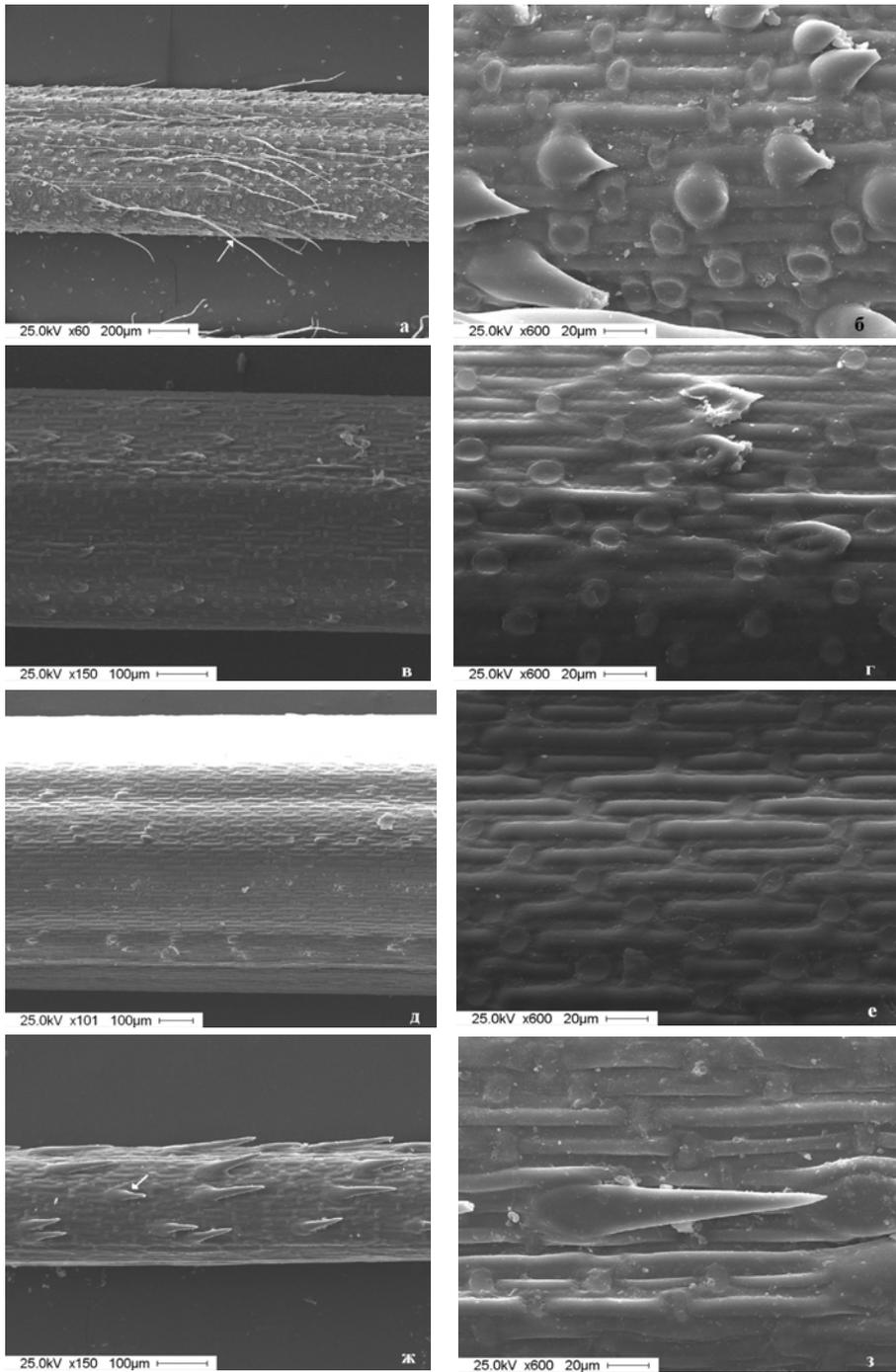


Рис. 3. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa dasyphylla*; в, г – *S. pennata*; д, е – *S. borysthonica*; ж (стрелкой показана щетинка), з – *S. tirsia*

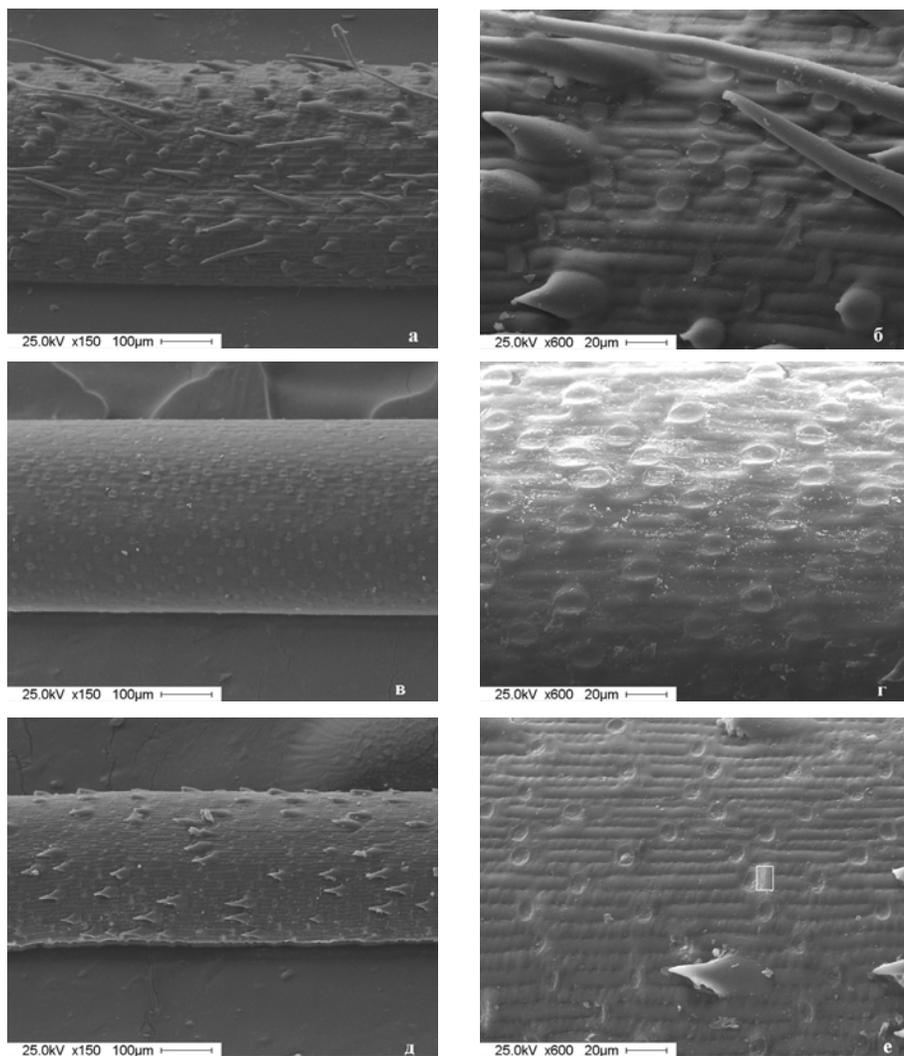


Рис. 4. Фрагмент абаксиальной листовой пластинки: а, б – *Stipa zalesskii*;
в, з – *S. klemenzii*; д, е (выделен прорыв слоя кутикулы короткой клеткой) – *S. glareosa*

локольников Л.; Алтай, с. Катанда, бер. р. Катунь, 26.05.1897, Сапожников В.В.; Алтайский край, Третьяковский р-н, 4 км к востоку от с. Плоское, луговая закустаренная степь, 6.06.2008, Гудкова П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М. *S. borysthena*: Алтайский край, окр. оз. Телецкого, долина р. Юрбуту, правый приток Уймена, 23.05.1909, Сычинский Г. *S. tirsas*: Оренбургская губ., окр. Кочердыка, 5.08.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П. *S. zalesskii*: Акмолинская губ., Кокчетавск, между Воскресенским и Грачевкой, разнотравно-степной луг, 7.07.1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Омск, окр. между Белоусовским и Степановским, целинная степь,

3.07.1927, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Алтайский край, Третьяковский р-н, Аринкин курган, каменистый склон, 8.06.2008, Гудкова П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М. *S. klemenzii*: Бурятская АССР. Джойский р-н, Урочище Дырестуй, шлейф сопки, 2.08.1966, Решиков Н.А. *S. glareosa* Алтай, Чуйская степь, окр. Кош-Агача, пустынно-галечниковая степь, 6.07.1932, Буторина Т.* (* Экземпляры определены П.А. Смирновым).

Исследования проводились в Томском материаловедческом центре коллективного пользования при Томском государственном университете. Для исследования из средней части листовой пластинки второго сверху листа побега возобновления брали фрагмент длиной 1 см. Фрагменты листьев фиксировали на двустороннем канцелярском скотче. Препараты изучали на растровом электронном микроскопе «Philips SEM 515» (Голландия). Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали серебром методом термического напыления в вакууме. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25 кВ. Определение размера и формы клеток проводили при увеличении в 600 раз, а исследование общего характера поверхности листовых пластинок у большинства образцов – при увеличении в 150 раз. *Stipa borysthenica* Klok. и *S. dasyphylla* (Lindem) Trautv., имеющие сравнительно более широкие листовые пластинки, исследовались при увеличении соответственно в 100 и 60 раз. Измерения длинных клеток проводились в семи полях зрения, не менее 20 клеток каждого вида, с помощью программы SIAMS. Статистические подсчеты проводились с использованием пакета StatSoft STATISTICA 7.0. При описании препаратов использовалась терминология, предложенная Metcalfe [6] и Ellis [10].

Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования показали, что у сибирских ковылей встречается как дифференцированное (рис. 1, *a–з*; 2, *a, в*), так и недифференцированное строение эпидермы, когда область над жилками анатомически сходна с областью между жилками (рис. 2, *д–ж*; 3, *a–з*; 4, *a–з*). Это хорошо согласуется с наблюдениями Clifford, Watson [9] и Ellis [10], что данный признак коррелирует со степенью развития склеренхимы. У *S. capillata* L., *S. grandis* P. Smirnov, *S. consanguinea* Trin., *S. korshinskiyi* Roshev и *S. krylovii* Roshev, принадлежащих секции *Leiostipa*, и *S. lessingiana*, принадлежащей секции *Barbatae* Jung., имеющих дифференцированное строение эпидермы, было отмечено развитие склеренхимы только при проводящих пучках и по краям листовой пластинки [32, 39, 40]. У всех исследованных видов секций *Smirnovia* Tzvel., *Barbatae* (за исключением *S. lessingiana*) и *Stipa* эпидерма не была дифференцирована.

У отдельных видов – *S. lessingiana*, *S. tirsia* Steven, *S. zalesskii* Wilensky и *S. klemenzii* Roshev. – на поверхности клеток был обнаружен эпикутикулярный воск.

Ни у одного из исследованных образцов на абаксиальной стороне листовой пластинки не были обнаружены устьица.

Поскольку длинные клетки являются основным структурным элементом эпидермы, они были отмечены у всех исследованных видов и имели форму в разной степени вытянутых прямоугольников с закругленными углами. У видов с дифференцированным типом эпидермы длинные клетки, располагающиеся над жилками, были в целом короче, чем клетки между жилками. При этом длина клеток над жилками довольно сильно варьировала как внутри видов, так и между видами (рис. 5). В среднем наиболее короткие клетки были отмечены у *S. orientalis* Trin., *S. kirghisorum* P. Smirnov, *S. glareosa* P. Smirnov и *S. dasyphylla*.

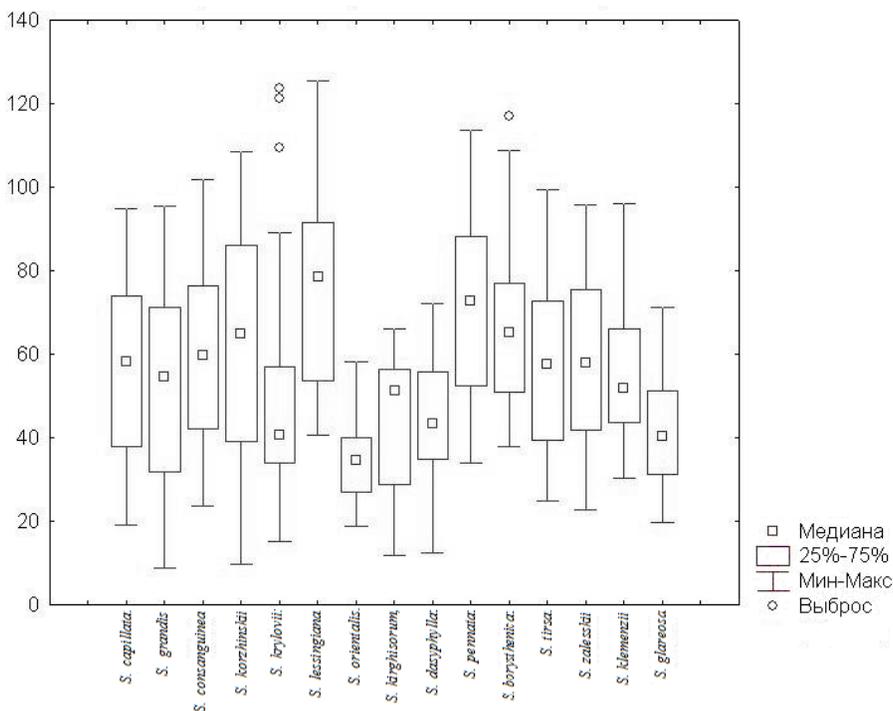


Рис. 5. Изменчивость длинных клеток 15 видов ковылей: ось I (ось абсцисс) – длина клетки; II (ось ординат) – вид

Степень извилистости антиклинальных стенок длинных клеток также варьирует у разных видов от слабоизвилистой (рис. 1, б, з; 2, з; 3, з; 4, з) до извилистой (рис. 1, г, е; 2, б, е, з; 3, б, г, е; 4, б, е). Данный признак оставался постоянным в пределах, по крайней мере, одного препарата, что согласуется с наблюдениями М. Barkworth [34].

У *S. orientalis*, *S. dasyphylla* и *S. borysthenea* антиклинальные стенки не приподняты относительно периклинальных (рис. 2, д; 3, а, д), поэтому ре-

льефность поверхности листовой пластинки была относительно слабо выражена. Остальные образцы имели рельефную поверхность.

Короткие округлые изодиаметрические клетки были обнаружены у всех исследованных образцов. У отдельных видов наряду с округлыми клетками присутствовали эллиптические (рис. 1, б, з, е, з; 2, б, з, е, з; 3, б, з), узкоэллиптические (рис. 2, е, з; 4, е) и даже бобовидные короткие клетки (рис. 3, б, е, з; 4, б). У *S. orientalis* и *S. glareosa* короткие кремневые клетки прорывают сплошной кутикулярный слой (рис. 2, е; 4, е); у всех остальных исследованных видов этого не наблюдалось. Периклинальные стенки коротких клеток могут быть приподняты относительно окружающих их длинных клеток (рис. 1, з, з; 2, е; 3, б, з; 4, б, з) или находиться ниже их уровня (рис. 1, б, е; 2, б, з, з; 3, е, з; 4, е).

Отмеченные у исследованных видов трихомы можно отнести к 4 типам: короткие волоски (рис. 4, а), длинные волоски (рис. 3, а), щетинки (рис. 3, ж) и шипики (рис. 2, в). Под волосками понимаются различной длины гибкие одноклеточные структуры. Щетинки – более жесткие и короткие структуры, направленные вдоль оси органа (рис. 3, ж). Шипики – еще более короткие и жесткие, со вздутым, нередко удлинненным основанием. Наличие, распределение и частота трихом не одинаковы внутри секций, но достаточно стабильны внутри отдельных видов. Исследованные виды различаются по типам, длине и густоте трихом, при этом у ряда видов (*S. grandis*, *S. consanguinea*, *S. krylovii*, *S. orientalis* и *S. klemenzi*) они не выражены вообще (рис. 1, в, д; 2, а, д; 4, в). Трихомы *S. korshinskyi*, *S. tirs*a и *S. kirghisorum* представлены щетинками, полуприлегающими к поверхности листовой пластинки. Для *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. pennata* L., *S. borysthenica*, *S. glareosa* (рис. 1, а; 2, в; 3, в, д; 4, д) характерны только шипики, при этом у *S. borysthenica* они такие короткие, что, возможно, правильнее было бы отнести их к бугоркам. Необычные сплюснутые шипики были отмечены у одного из образцов *S. pennata*, и эти образцы требуют дальнейшего, более детального изучения. Неоднородность этого вида была нами отмечена и при статистическом исследовании макроморфологических признаков [43]. Наиболее разнообразными оказались трихомы у *S. dasyphylla* и *S. zalesskii* (рис. 3, а; 4, а). У них были отмечены и шипики, и щетинки, и волоски, но у первого из них волоски густые и длинные, хорошо заметные невооруженным глазом, в то время как у второго они значительно короче и заметны только при увеличении.

Заключение

Проведенные исследования макроморфологических признаков листовой пластинки сибирских ковылей показали, что степень однородности в расположении структур эпидермы (отличия структуры эпидермы над жилками и между ними) как систематический признак имеет секционное значение. Дифференцированное строение эпидермы наблюдается только у видов секции *Leiostipa* и *S. lessingiana*, принадлежащей секции *Barbatae*.

Выявленные различия в анатомическом строении между *S. lessingiana* и остальными видами секции *Barbatae* могут служить дополнительным аргументом в пользу предложенного Н.Н. Цвелевым [44] выделения этого вида в отдельную секцию *Subbarbatae* Tzvel. на основании признаков макроморфологического строения.

Характер трихом на листовой пластинке может служить дополнительным диагностическим признаком для определения в вегетативном состоянии.

Исследования показали неоднородность анатомической структуры *S. pennata* и необходимость ее дальнейшего изучения на популяционном уровне.

Авторы выражают искреннюю благодарность заведующей гербарием им. П.Н. Крылова проф. И.И. Гуревой за возможность работы с коллекциями, Prof. M.E. Barkworth – за ценные советы, А.В. Козловой – за подготовку препаратов и визуализацию изображения на электронном микроскопе, А.А. Кузнецову – за организацию лабораторных исследований.

Литература

1. Цвелев Н.Н. *Stipa* L. // Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. С. 567–595.
2. Рожевиц П.Ю. *Stipa* L. // Флора СССР : в 30 т. М.; Л. : Академия наук СССР, 1934. Т. 2. С. 79–112.
3. Ломоносова М.Н. *Stipa* L. // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. Т. 2. С. 222–230.
4. Prat H. L'Épiderme des Graminées. Etude anatomique et systematique // Annual science Natural Botanical. 1932. Ser. 10, № 14. P. 117–324.
5. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. (Chicago). 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178.
6. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Oxford : Clarendon Press, 1960. 731 p.
7. Мирославов Е.А. Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Ботанический журнал. 1962. Т. 47, № 9. С. 1339–1342.
8. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л. : Наука, 1974. 184 с.
9. Clifford H.T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. Brisbane : Queensland University Press, 1977. 146 p.
10. Ellis R.P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view // Bothalia. 1979. Vol. 12. P. 641–671.
11. Константінова А.Г. Анатомічні особливості деяких видів р. тонконіг (*Poa* L.) української флори // Український ботаничний журнал. 1960. Т. 17, № 1. С. 51–58.
12. Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 10. С. 1442–1450.
13. Vignal Ch. Contribution à l'étude histologique de: *Parapholis incurva* (L.) C.E. Hubb., *Parapholis filliformis* (Roth.) C.E. Hubb., *Hainardia cylindrica* (Willd.) W. Greuter et *Psilurus incurvus* (Gouvan) Schinz et Thell. // Revue de Biologie mediterraneenne. 1979. Т. 6, № 1. P. 3–18.
14. Vignal C. Étude phytodermologique de la sous-famille des *Chloridoideae* (Gramineae) // Adansonia. 1984. Vol. 3. P. 279–295.
15. Aiken S.G., Lefkovitch L.P. The taxonomic value of using epidermal characteristics in the Canadian rough fescue complex (*Festuca altaica*, *F. campestris*, *F. hallii*, *F. scabrella*) // Canadian Journal of Botany. 1984. Vol. 62, № 9. P. 1864–1879.
16. Петрова Л.П. Развитие и анатомические особенности цветковых чешуй у *Triticum* // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 8. С. 1442–1450.

17. Петрова Л.Р. Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 4. С. 1054–1058.
18. Петрова Л.Р., Николаевская Т.С., Федотова Т.А. Структура поверхности зерновки злаков под сканирующим электронным микроскопом // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 8. С. 1054–1058.
19. Rajbhandari K.R. Epidermal microstructures of the lemma and palea of *Poa* (Gramineae) // Journal Phytogeography and Taxonomy. 1990. Vol. 38. P. 69–77.
20. Peterson P.M. Lemma micromorphology in the annual *Muhlenbergia* (Poaceae) // Southwestern Naturalist. 1989. Vol. 34. P. 61–71.
21. Finot V.L., Baeza C.M., Matthei O. Micromorfología de la epidermis de la lemma de *Trisetum* y géneros afines (Poaceae, Pooideae) // Darwiniana. 2006. Vol. 44(1). P. 32–57.
22. Liu Q., Zhang D.X., Peterson P.M. Lemma micromorphological characters in the Chloridoideae (Poaceae) optimized on a molecular phylogeny // South African Journal of Botany. 2010. Vol. 76. P. 196–209.
23. Thomasson J.R. Epidermal patterns of the lemma in some fossil and living grasses and their phylogenetic significance // Science. 1977. Vol. 199. P. 975–977.
24. Thomasson J.R. Lemma epidermal features in the North American species of *Melica* and selected species of *Briza*, *Catabrosa*, *Neostaphia*, *Pleuropogon* and *Schizachne* (Gramineae) // Systematic Botany. 1986. Vol. 11. P. 253–262.
25. Штреккер В. Луговые злаки. М. ; Л. : Гос. сельхоз. изд-во, 1931. 311 с.
26. Пояркова Е.Н. Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 6. С. 841–844.
27. Rudnicka-Sterna W. Studia systematiczne nad morfologia i anatomia ziarnicow krajowych gatunkow rodzajin wiechlin – *Poa* L. // Monographia botanica. 1972. Vol. 37. P. 51–136.
28. Галкин М.А. К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. 1974. Вып. 2. С. 329–331.
29. Пробатова Н.С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae) // Новости систематики высших растений. 1974. Т. 11. С. 44–54.
30. Баранов В.И. К изучению ковылей окрестностей г. Омска // Научный сборник Сибирского института сельского хозяйства. 1921. Вып. 1. С. 1–8.
31. Mazoyer G. Morphologie et anatomie foliaires des *Stipa* de L’Afrique du Nord // Bulletin Société Histoire Nature Afrique. 1936. № 27. P. 284–318.
32. Слюсаренко Л.П. *Stipa* L. – Ковыль // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 405–424.
33. Barkworth M.E. A taxonomic study of the large-glumed species of *Stipa* (Gramineae) occurring in Canada // Canadian Journal of Botany. 1978. № 56. P. 606–625.
34. Barkworth M.E. Foliar Epidermes and Taxonomy of North American *Stipeae* (Gramineae) // Systematic Botany. 1981. Vol. 6, № 2. P. 136–152.
35. Леванцова Я.В. Микроморфологические особенности некоторых представителей трибы *Stipeae* Dumort. флоры Северного Кавказа // Strategiczne pytania swiatowej nauki – 2009: Materialy V Mezinarodowej naukowo-praktycznej konferencji. Medicina. Weterynaria. Nauk biologicznych. Premysl, 2009. Vol. 12. S. 45–52.
36. Parodi L.R. La taxonomia de las Gramineae Argentinas al a luz de las investigaciones mas receintes // Recreación Adventicio Botánica. 1961. Vol. 1. P. 125–129.
37. Barkworth M.E., Everett J. Evolution in the *Stipeae*: identification and relationship of its monophyletic taxa // Grass Systematic and Evolution. Washington D.C. London, 1986. P. 251–264.
38. Barkworth M.E., Torres M.A. Distribution and diagnostic characters of *Nassella* (Poaceae: Stipeae) // Taxon. 2001. Vol. 50. P. 439–468.

39. Шаврова П.Д., Олонова М.В. Анатомическое изучение листовой пластинки горно-алтайских видов рода *Stipa* L. // Материалы Международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике». Владивосток : БСИ ДВО РАН, 2007. С. 470–473.
40. Шаврова П.Д., Олонова М.В. Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Материалы Международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2007. С. 354–356.
41. Ortúñez E., Fuente de la V. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula // Plant Systematics and Evolution. 2010. Vol. 284. P. 201–218.
42. Эзау К. Анатомия семенных растений М. : Мир, 1980. 558 с.
43. Олонова М.В., Шаврова П.Д. Популяционная изменчивость ковылей (Poaceae) рода *Stipa pennata* L. горных районов юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2(6). С. 17–28.
44. Цвелев Н.Н. *Stipa* L. // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2006. Т. 2. С. 348–356.

Поступила в редакцию 13.06.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 33–45

doi: 10.17223/19988591/19/3

Polina D. Gudkova, Marina V. Olonova

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

MICROMORPHOLOGY OF ABAXIAL EPIDERMIS OF SIBERIAN *Stipa* L. LEAF BLADES

The micromorphological structure of abaxial epidermis of tillering leaf blades of Stipa has been investigated using scanning electron microscopy. 15 species spread in South Siberia were studied. The objective of study was the search of anatomical structure of basal leaves abaxial site, and to assess its taxonomic value. The principal characters of epidermis include the differentiation of epidermis characters above veins and between them, the frequency, shape and distribution of short, long cells and trichomes, and their morphology. The search has revealed that within Siberian Stipa both differentiated and undifferentiated construction of epidermis take a place. An epicuticular wax was found on the surface of epidermis of S. lessingiana, S. tirsia, S. zaleskii and S. klemenzii. Stomata was absent on the abaxial site of the all searched species. All samples are characterized by rectangular elongated long cells, but their length vary both between species and between the samples within the same species. Their anticlinal walls vary from straight to markedly sinuous as well. Three types of short cells can be recognized among Siberian Stipa species: rondel, elliptic and reniform, and 4 types of trichomes: long hairs, short hairs, setules and pricles. In spite of being quite variable, micromorphological characters are quite constant on the section level. Some of them (type of trichomes) can be used as additional ones for identification of Siberian species of Stipa, especially, in the phase of vegetation.

Key words: *Stipa* L.; anatomy of plant; electronic microscopy; Siberia.

Received June 13, 2012