

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ANATOMY AND MORPHOLOGY

УДК 582.542.1:581.84

DOI: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.4.11>

П.Д. Гудкова¹
М.В. Олонова¹
С.В. Смирнов²
М. Нобис³

P.D. Gudkova
M.V. Olonova
S.V. Smirnov
M. Nobis

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ СИБИРСКИХ КОВЫЛЕЙ (POACEAE, STIPA)

THE ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF BLADE OF THE SIBERIAN FEATHER GRASSES (POACEAE: STIPA)

Аннотация. В статье представлены результаты исследования анатомического строения листовой пластинки 15 видов сибирских ковылей: *S. capillata*, *S. grandis*, *S. krylovii*, *S. baicalensis*, *S. praecapillata*, *S. consanguinea*, *S. orientalis*, *S. lessingiana*, *S. kirghisorum*, *S. dasyphylla*, *S. pennata*, *S. pulcherrima*, *S. zaleskii*, *S. glareosa*, *S. klemenzii*. У исследованных видов были выявлены следующие диагностические признаки: относительная высота и степень выраженности ребер, их форма, количество и тип жилок, степень развития и расположение склеренхимы, количество и тип трихом на адаксиальной поверхности листьев. Несмотря на однородность этих признаков у многих видов в пределах секции, на секционном уровне они проявляют отличительные морфологические закономерности и имеют высокую таксономическую значимость.

Ключевые слова: анатомия листа, злаки, Сибирь.

Summary. Results of studies of the anatomical structure of leaf blade of Siberian feather grasses are presented. A cross sections of leave blades were studied in 15 species: *S. capillata*, *S. grandis*, *S. krylovii*, *S. baicalensis*, *S. praecapillata*, *S. consanguinea*, *S. orientalis*, *S. lessingiana*, *S. kirghisorum*, *S. dasyphylla*, *S. pennata*, *S. pulcherrima*, *S. zaleskii*, *S. glareosa*, *S. klemenzii*. The following diagnostic characters were identified: relative height and degree of expressiveness of edges, quantity and type of veins, extent of development and arrangement of sclerenchyma as well as number and type of trichomes on the adaxial surface of leaves. Despite the uniformity of these features in many species within sections, they exhibit distinctive morphological patterns and have been proved to be taxonomically useful.

Key words: leaf anatomy, grasses, Siberia.

Род *Stipa* L. является одним из наиболее важных и крупных в семействе Poaceae. Он насчитывает от 150 до 300 видов (Рожевиц, 1934; Цвелёв, 1976; Freitag 1985; Nobis, 2013а и др.). Его представители играют большую ценологическую роль, нередко являясь эдификаторами и доминантами растительных сообществ. На терри-

тории Сибири род *Stipa* насчитывает 19 видов. Некоторые из них слабо различаются морфологически, поэтому поиск дополнительных систематических признаков приобретает большое значение. Весьма перспективным представляется исследование поперечного среза листовой пластинки. Признаки вегетативных органов, в

¹Томский государственный университет, ул. Ленина, 36; 634050, Томск, Россия; e-mail: polina-shavrova@yandex.ru
²Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: serg_sm@mail.ru
³Гербарий и кафедра систематики растений и фитогеографии, Институт ботаники, Ягеллонский университет, ул. Коперника, 27; 31-501, Краков, Польша; e-mail: m.nobis@uj.edu.pl

¹Tomsk State University, Lenina str., 36; 634050, Tomsk, Russia
²Altai State University, Lenina str., 61; 656049, Barnaul, Russia
³Department of Plant Taxonomy, Phytogeography & Herbarium, Institute of Botany, Jagiellonian University, Kopernika str. 27; 31-501, Krakow, Poland

частности, листовой пластинки, достаточно широко используются в систематике, поскольку некоторые из них отличаются постоянством на видовом уровне, а главное, позволяют определить растения в вегетативном состоянии (Галкин, 1974; Пояркова, 1966; Пробатова, 1974; Штреккер, 1931).

В своих классических работах М.И. Duval-Jouve (1870, 1875) впервые показал таксономическое значение числа ребер у злаков на верхней стороне листа. Позднее П.А. Смирнов (1953) установил, что этот признак имеет особое значение для группы узколистных злаков, так как ширина листа, а, следовательно, и число ребер у них изменяется слабо. П.А. Смирнов (1967) придавал большое значение анатомическим признакам пластинки листа и указывал, что их можно использовать не только для диагностики, но и для суждения о родстве и происхождении тех или иных групп. Клетки склеренхимы на поперечном срезе образуют скопления различной формы и расположения. Для описания их расположения относительно проводящих пучков обычно используется классификация В. Вуколова (Vucoloff, 1929), разработанная им для мятликов. В соответствии с этой классификацией выделяется 6 типов жилок в зависимости от расположения склеренхимы по отношению к проводящим пучкам (рис. 1). Л.П. Слюсаренко (1977) для ковылей Украины были изучены такие признаки, как общее очертание пластинки на поперечном срезе, количество и тип жилок, относительная высота ребер, количество и относительная величина моторных клеток, степень развития и расположение склеренхимы, количество и тип трихом. Ребра подразделяются на краевые, боковые и центральное. Этот набор признаков обычно используется для характеристики строения листовой пластинки ковылей на поперечном срезе. Согласно общепринятым представлениям, эволюция ковылей шла по пути ксероморфогенеза, что привело к сокращению испаряющей поверхности пластинок листьев и приобретению ими способности сворачиваться внутрь. Признаки ребер, расположенных на адаксиальной стороне и обеспечивающих эту возможность, являются видоспецифичными. У

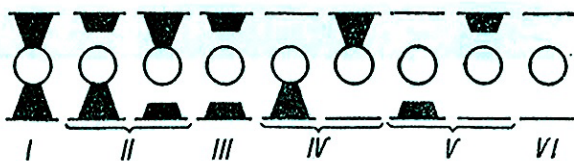


Рис. 1. Схема типов жилок мятликов (по Vucoloff, 1929)

более ксероморфных видов, как это ни парадоксально, уменьшается общее количество склеренхимы (Задде, 1973). Это происходит оттого, что листовая пластинка становится более узкой, число проводящих пучков и ребер сокращается и вследствие этого уменьшается и общая площадь склеренхимы на поперечном срезе. Еще одним адаптивным признаком является интенсивное опушение абаксиальной стороны пластинки.

Анатомическое строение листовой пластинки, видимое на поперечном срезе, у многих видов ковылей характеризуется набором стойких признаков, которые имеют диагностическое значение. Эти признаки неоднократно использовались в работах многих авторов (Николаевский, 1970; Смирнов, 1929; Слюсаренко, 1977; Brown, 1958; Everett, Jacobs, 1983; Martinovsky, 1975, 1976, и др.). Несмотря на длительную историю изучения анатомии листа злаков и доказанную значимость анатомических признаков, сибирские ковыли в этом отношении изучены совершенно недостаточно, хотя некоторые работы в этом направлении проводились (Баранов, 1921; Гудкова, Олонова, 2012; Шаврова, Олонова, 2007а, б).

Целью данной работы было изучение возможности использования признаков анатомического строения листовой пластинки, видимое на поперечном срезе, для целей систематики и диагностики ковылей.

Материалы и методы. Для выявления изменчивости признаков поперечного среза листовой пластинки южно-сибирских ковылей и их таксономической оценки нами были проведены исследования 15 видов ковылей, относящихся к 6 секциям: *Leiostipa* Dumort. – *S. capillata* L., *S. grandis* P.A. Smirn., *S. krylovii* Roshev., *S. baicalensis* Roshev., *S. praecapillata* Alech.; *Hemibarbatae* Tzvel. – *S. consanguinea* Trin. et Rupr.; *Barbatae* Junge – *S. orientalis* Trin.; *Subbarbatae* Tzvel. – *S. lessingiana* Trin. et Rupr.; *Stipa* – *S. kirghisorum* P.A. Smirn., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch, *S. zalesskii* Wilensky; *Smirnovia* Tzvel. – *S. glareosa* P.A. Smirn., *S. klemenzii* Roshev. (исследованные образцы перечислены в приложении).

Для получения сопоставимых результатов исследовались только гербарные образцы. Материал отбирался с 2–5 гербарных листьев, для редких видов – с одного (например, *S. consanguinea*). Для исследования выбирались растения, по морфологическим признакам соответствовавшие типу, в фазе цветения, с хорошо развитыми листьями.

Для исследования анатомического строения листьев на поперечном срезе далее использовался следующий алгоритм. Обычно рекомендуется разваривать листья в течение 3–5 минут, но поскольку листья ковылей сильно склерифицированы, этого времени было недостаточно для размягчения тканей. Поэтому нами были внесены некоторые изменения в методику. Листья укладывались в пробирки, заливались на $\frac{2}{3}$ водой, затем устанавливались на термостат при температуре 65 °С в течение 20–30 минут. Срезы проводили в средней части листовой пластинки вегетативного побега. Препараты поперечных срезов были изготовлены по общепринятым методикам (Барыкина и др., 2004; Прозина, 1960). Исследование и фотографирование всех препаратов было выполнено при увеличении $\times 100$ посредством комплекса программного обеспечения аппаратных средств «CellSems Standart», который включает специализированный компьютер, исследовательский микроскоп Olympus BX51, цифровую камеру Olympus XC50. Затем с фотографий для большей информативности были сделаны схемы.

Результаты и обсуждение. Были исследованы следующие признаки: общее очертание пластинки на поперечном срезе, количество, относительная высота, степень выраженности и форма ребер, количество и тип жилок, степень развития и расположение склеренхимы, количество и тип трихом (рис. 2, 3).

Проведенные исследования показали, что листовые пластинки на поперечном срезе симметричны, вдоль сложенные по отношению к средней жилке. В очертании они свернутые или вдоль сложенные, без кия. Верхняя (адаксиальная) поверхность листовой пластинки обычно с ярко выраженными ребрами. Их число колеблется от 9 до 17 у видов секции *Leiostipa*, от 9 до 15 в секции *Stipa*; в остальных секциях (*Barbata*, *Subbarbata*, *Hemibarbatae* и *Smirnovii*) их число не превышало 10. Данный признак зависит от ширины листа, но варьирует в определенных пределах. У изученных видов секций *Stipa* и *Leiostipa* имеют больший диапазон изменчивости ширины листовой пластинки, и, соответственно, число ребер варьирует, хотя у исследованных видов секции *Stipa* листовая пластинка была шире, а число ребер меньше, чем у *Leiostipa*.

Относительная высота ребер – признак, отражающий степень выраженности ребер. Этот признак в пределах сибирской группы ковылей проявляет относительную константность на секционном уровне. Наиболее ярко ребра выражены

у видов, принадлежащих секции *Leiostipa*. Их высота составляет $\frac{3}{4}$ толщины листовой пластинки. Несколько хуже они выражены у представителей секций *Stipa* и *Hemibarbatae* ($\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ толщины листовой пластинки). Виды секции *Smirnovia* имеют ребра, высота которых составляет $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ толщины пластинки листа. В секции *Barbatae* высота ребер *S. lessingiana* колеблется от $\frac{1}{2}$ до $\frac{2}{3}$ толщины листовой пластинки, а в секции *Subbarbatae* у *S. orientalis* они сглажены и почти не выражены; лишь центральное ребро составляет около $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ толщины листа.

Форма центральных ребер – признак, варьирующий внутри секций. У сибирских ковылей были отмечены центральные ребра следующих типов: округло-трапециевидные (*S. capillata*, *S. kirghisorum*, *S. dasyphylla*), трапециевидные (*S. pulcherrima*). Форма краевых ребер – признак, также являющийся постоянным в пределах секций. Виды всех секций имеют округло-треугольные краевые ребра. Боковые ребра подразделяются на большие и малые (промежуточные). Большие ребра чаще прямоугольные, малые обычно располагаются между большим и центральным ребром или между большими и имеют треугольную или округло-треугольную форму. Большие боковые ребра практически у всех исследованных видов имеют прямоугольную форму. Малые боковые ребра, прилегающие к центральной жилке (центральному ребру), у видов секции *Stipa* треугольные, у видов остальных секций – округло-треугольные. Малые боковые ребра, не прилегающие к центральной жилке, хорошо выражены только в секции *Leiostipa*, слабо в секции *Stipa* и не выражены у видов *Barbatae*, *Subbarbatae* и *Smirnovia*.

Количество жилок, так же как и количество ребер, в некоторой степени зависит от ширины листа. Поскольку некоторые ребра плохо выражены, количество ребер у видов рода *Stipa* не совпадает с количеством жилок.

Некоторые сложности возникли при описании типа жилок, который, как было указано ранее, характеризует развитие прилегающей склеренхимы. Классификация Вуколова (1929), разработанная для мятликов, оказалась не совсем подходящей для описания жилок ковылей, поскольку у большинства ковылей имеется слой субэпидермальной склеренхимы, иногда очень мощный (например, у *S. klemenzii*), совершенно отсутствующий у мятликов. Принимая во внимание это обстоятельство, следует уточнить, что в данном случае при определении типа жилок эта склеренхима во внимание не принималась. Сте-

пень развития и расположение субэпидермальной склеренхимы также различается на секционном уровне. У видов секции *Leiostipa* и *Hemibarbatae* (*S. consanguinea*) она прерывиста, в то время как у *Stipa*, *Smirnovia*, *Subbarbatae* и *Barbatae* она образует сплошной субэпидермальный слой, наиболее мощный у видов секции *Smirnovia*.

Тип жилок у исследованных ковылей в основном является малоизменчивым признаком. У большинства видов большие ребра, включая центральное, имеют жилку I типа, среди малых боковых отмечаются жилки IV, V и VI типов.

Несмотря на сравнительно однообразное строение центральной жилки у исследованных ковылей, у некоторых видов были обнаружены отклонения от общего плана строения. У исследованных образцов секции *Smirnovia* (*S. glareosa*, *S. klemenzii*) и секции *Barbatae* (*S. orientalis*) были обнаружены центральные жилки IV типа. Как известно, тип средней жилки у злаков строго детерминирован генетически, и отклонения от него могут свидетельствовать как об относительно глубоких эволюционных изменениях в пределах рода, так и о возможном тесном родстве между видами, несущими это отклонение.

Типы трихом и их распределение по поверхности листовых пластинок также отличаются большим разнообразием и обыкновенно сохраняют некоторое постоянство на видовом уровне. Здесь будут рассмотрены трихомы только адаксиальной поверхности, поскольку анатомическое строение адаксиальной стороны листа исследовалось специально (Гудкова, Олонова, 2012).

В секции *Leiostipa* у *S. capillata* и *S. grandis* на внутренней поверхности листовой пластинки были обнаружены длинные волоски. В типовой секции *S. dasyphylla* и *S. zaleskii* также имеют на внутренней стороне листовых пластинок волоски, а *S. kirghisorum* – щетинки, иногда с примесью длинных волосков. У *S. orientalis*, *S. lessingiana*, *S. glareosa* и *S. klemenzii* верхняя поверхность листовых пластинок густо покрыта короткими волосками с примесью шипиков и щетинок (Gonzalo, 2012; Nobis, 2011a, b, 2013a, b).

Анатомическая характеристика поперечного среза листовой пластинки сибирских ковылей

***Stipa capillata*.** Листовая пластинка вдоль сложенная, 0,4–0,8 мм в диаметре, верхняя сторона с 12–14 ребрами, включая краевые. Центральное ребро округло-трапециевидное в очер-

тании, боковые варьируют по высоте и форме (округлые, округло-прямоугольные). Высота ребер составляет примерно $\frac{3}{4}$ толщины пластинки листа, краевые ребра – округло-треугольные. Жилок 11–13, средняя и крупные боковые – I типа; жилки, расположенные рядом со средней, – II типа по В. Вуколову (Vucoloff, 1929). Мелкие боковые жилки могут быть II, IV, V и VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый, прилегает к абаксиальной эпидерме. На верхней стороне расположены шипики, щетинки и волоски (0,2)0,3–0,5 мм дл. (рис. 2).

***Stipa grandis*.** Пластинка листа щетиновидно свернутая, 0,5–0,8 мм в диаметре, адаксиальная сторона с 15–17 ребрами (включая краевые). Центральное ребро имеет округлую форму. Боковые ребра различны по высоте и форме, прилегающие к центральной жилке – округлые, остальные округло-прямоугольные. Высота ребер составляет $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа. Краевые ребра округло-треугольные. Жилок 16–18, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие боковые – III, IV, V типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне расположены шипики и волоски 0,3–0,4 мм дл. (рис. 2).

***Stipa krylovii*.** Пластинка листа спиралевидно закрученная, 0,3–0,5 мм в диаметре, верхняя сторона с 9–11 ребрами, включая краевые. Ребра в очертании варьируют от округлых до округло-прямоугольных, высота ребра составляет от $\frac{2}{3}$ до $\frac{3}{4}$ толщины листа. Краевые ребра округло-треугольные. Жилок 9–10, крупные I типа, мелкие – II, III, IV и V типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне листа расположены шипики и короткие щетинки без примеси волосков (рис. 2).

***Stipa baicalensis*.** Пластинка листа щетиновидно свернутая, 0,4–0,6 мм в диаметре, верхняя сторона с 16–17 ребрами (включая краевые). Центральное ребро в очертании округлое, боковые ребра в пределах одной пластинки сильно отличаются друг от друга по высоте и форме (округлые, округло-прямоугольные). Высота ребер составляет $\frac{2}{3}$ – $\frac{1}{2}$ толщины листовой пластинки. Краевые ребра округло-треугольные. Склеренхима в ребрах и по краю развита довольно хорошо. Жилок 15–16, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие боковые – III, IV,

V типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне имеются шипики с примесью длинных волосков на крайних ребрах (рис. 2).

Stipa praecapillata. Листовая пластинка щетиновидно свернутая, 0,3–0,7 мм в диаметре, верхняя сторона с 8–9 ребрами (включая краевые). Центральное ребро в очертании округлое, крупные боковые ребра прямоугольные, малые – округлые. Высота ребер составляет $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа. Краевые ребра округло-треугольные. Склеренхима в ребрах и по краю развита довольно хорошо. Жилок 9–10, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие боковые – IV, V типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне расположены шипики с примесью волосков 0,2–0,4 мм дл. (рис. 2).

Stipa consanguinea. Листовая пластинка вдоль сложенная, 0,3–0,6 мм в диаметре, внутренняя сторона с 9–10 ребрами, включая краевые. Центральное ребро в очертании округло-трапецевидное, боковые – варьируют по высоте и форме (округлые, округло-прямоугольные). Высота больших боковых ребер составляет примерно $\frac{3}{4}$ толщины пластинки листа, краевые ребра – округло-треугольные. Жилок 8, средняя и крупные боковые I типа, расположенные рядом со средней II типа. Мелкие боковые – II, IV, V и VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне расположены шипики и щетинки и/или короткие волоски 0,1–0,2 мм дл.

Stipa orientalis. Пластинка листа вдоль сложенная, 0,3–0,5(0,7) мм в диам., абаксиальная сторона с практически сглаженными ребрами (рис. 2). Край листовой пластинки в очертании треугольный. Жилок 11–12, центральная – IV типа, боковые – I и V типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы прерывистый. На верхней стороне расположены негустые щетинки и густые короткие волоски (0,1)0,2–0,3 мм дл.

Stipa lessingiana. Листовая пластинка 0,2–,4(0,6) мм диам., имеет пару мелких ребер, располагающихся около центрального ребра, остальные крупные. Их высота составляет $\frac{1}{3}$ толщины пластинки листа (рис. 2). Центральное ребро по высоте равно прилегающим к нему боковым ребрам. Жилок 9–10, средняя жил-

ка и жилки боковых крупных ребер I типа, все остальные жилки II, III, IV и VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы сплошной. Верхняя сторона листа довольно густо покрыта шипиками и короткими волосками (0,2–0,4 мм).

Stipa pennata. Пластинки листьев в живом состоянии плоские или желобоватые, реже вдоль сложенные, (1)1,5–2,5 шир., в сухом виде (0,5)0,7–1(1,5) мм диам. Абаксиальная сторона с 10–12 ребрами, включая краевые. Высота крупных ребер составляет $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа; мелких, прилегающих к центральному, – $\frac{1}{3}$. Центральное ребро округло-трапецевидное. Краевые ребра округло-треугольные. Жилок 11–13, средняя и крупные боковые – I типа, расположенные рядом со средней жилкой ребра – II, мелкие – IV, V или VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы сплошной. С абаксиальной стороны расположены шипики, щетинки, иногда имеется примесь длинных волосков на крайних ребрах (рис. 2).

Stipa kirghisorum. Листовая пластинка вдоль сложенная, сжатая, (0,4)0,5–0,7 мм в диаметре. Верхняя сторона с 9–10 ребрами, включая краевые. Высота крупных ребер составляет $\frac{2}{3}$ толщины листовой пластинки листа. Центральное ребро округло-трапецевидное, на $\frac{1}{3}$ выше прилегающих к нему боковых. Краевые ребра округло-треугольные. Жилок 10–11, средняя и крупные боковые I типа, ребра, расположенные рядом со средней жилкой ребра, – II типа, мелкие – IV или VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы сплошной. На верхней стороне в большем количестве жесткие щетинки с примесью длинных волосков до 0,5 мм дл. (рис. 2).

Stipa zaleskii. Пластинка листа вдоль сложенная, 0,3–1 мм в диаметре, верхняя сторона с 11–12 ребрами, включая краевые (рис. 3). Центральное ребро округло-трапецевидное в очертании, соседние с центральным – треугольные. Крупные ребра составляют $\frac{1}{3}$ – $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа, чередуются с мелкими ребрами. Краевые ребра округло-треугольные. Пластинка листа имеет 11–13 жилок, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие – IV или VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы непрерывный. На внутренней стороне расположены шипики, щетинки и волоски.

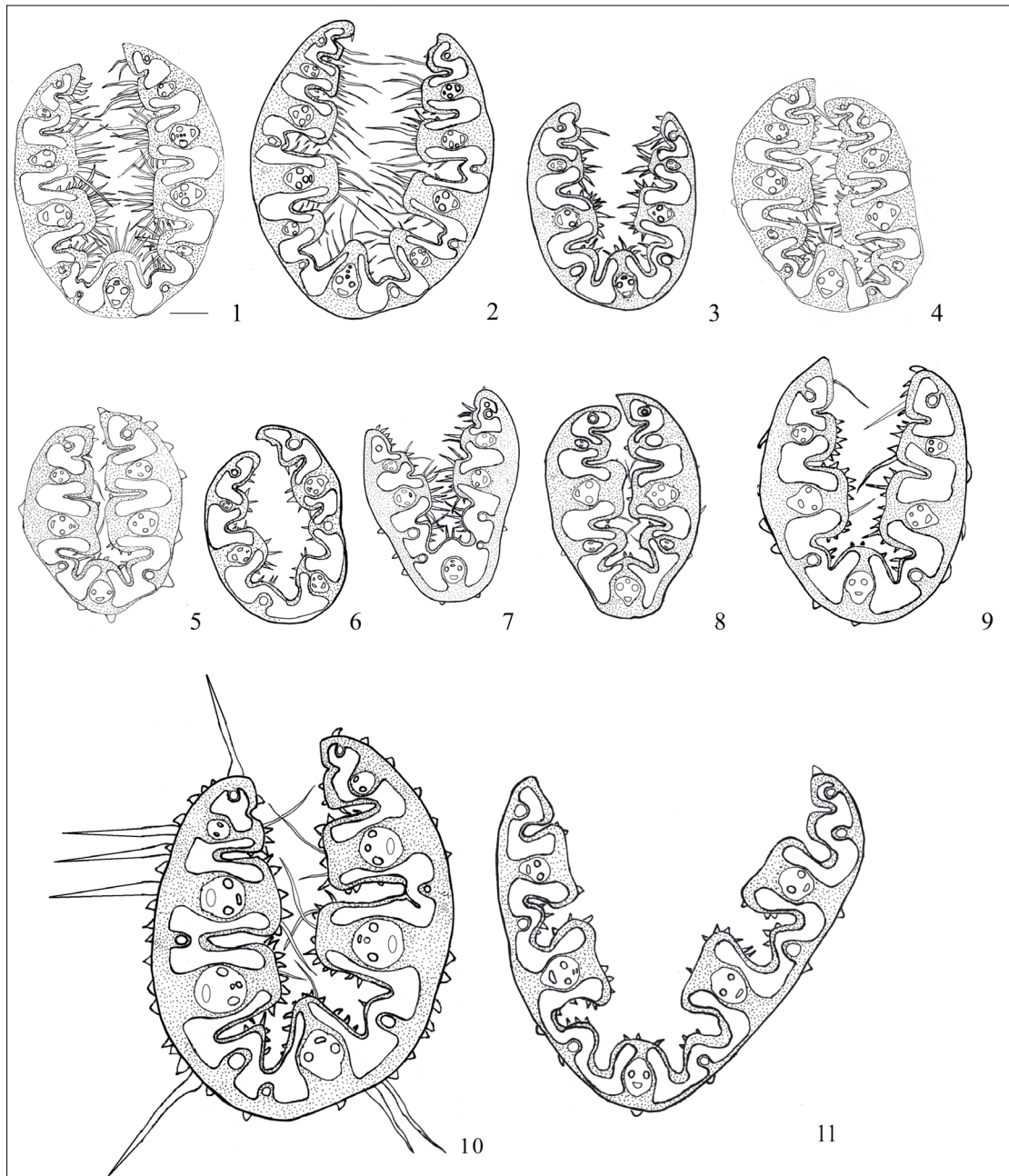


Рис. 2. Поперечный срез листовой пластинки: 1 – *Stipa capillata*, 2 – *S. grandis*, 3 – *S. krylovii*, 4 – *S. baicalensis*, 5 – *S. praecapillata*, 6 – *S. consanguinea*, 7 – *S. orientalis*, 8 – *S. lessingiana*, 9 – *S. kirghisorum*, 10 – *S. dasyphylla*, 11 – *S. pennata*.

***Stipa dasyphylla*.** Пластинки листьев вегетативных побегов в живом состоянии большей частью плоские, (1,5–)2–3(4,5) мм диам., в сухом виде свернутые, (0,6)0,8–1,5(2,0) мм диаметром. Адаксиальная сторона с 13–14 ребрами, включая краевые (рис. 2). Высота крупных ребер достигает $\frac{3}{4}$, мелких – $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа. Центральное ребро округло-трапецевидное, по высоте на $\frac{1}{2}$ превышает прилегающие боковые. Жилок 14–15, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие боковые – II и IV типов, краевые – VI типа. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы непрерывный. С внутренней сто-

роны отмечаются многочисленные шипики и длинные волоски.

***Stipa pulcherrima*.** Пластинки листьев в живом состоянии большей частью плоские, широкие, 2–3(4,5) мм шир., в сухом состоянии пластинка их свернутая, 0,8–1,0(1,4) мм в диам., верхняя сторона с 13–15 ребрами, включая краевые (рис. 3). Центральное ребро в очертании округло-трапецевидное, соседние с центральным – треугольные. Крупные ребра составляют $\frac{1}{3}$ – $\frac{2}{3}$ толщины пластинки листа, чередуются с мелкими ребрами. Краевые ребра округло-треу-

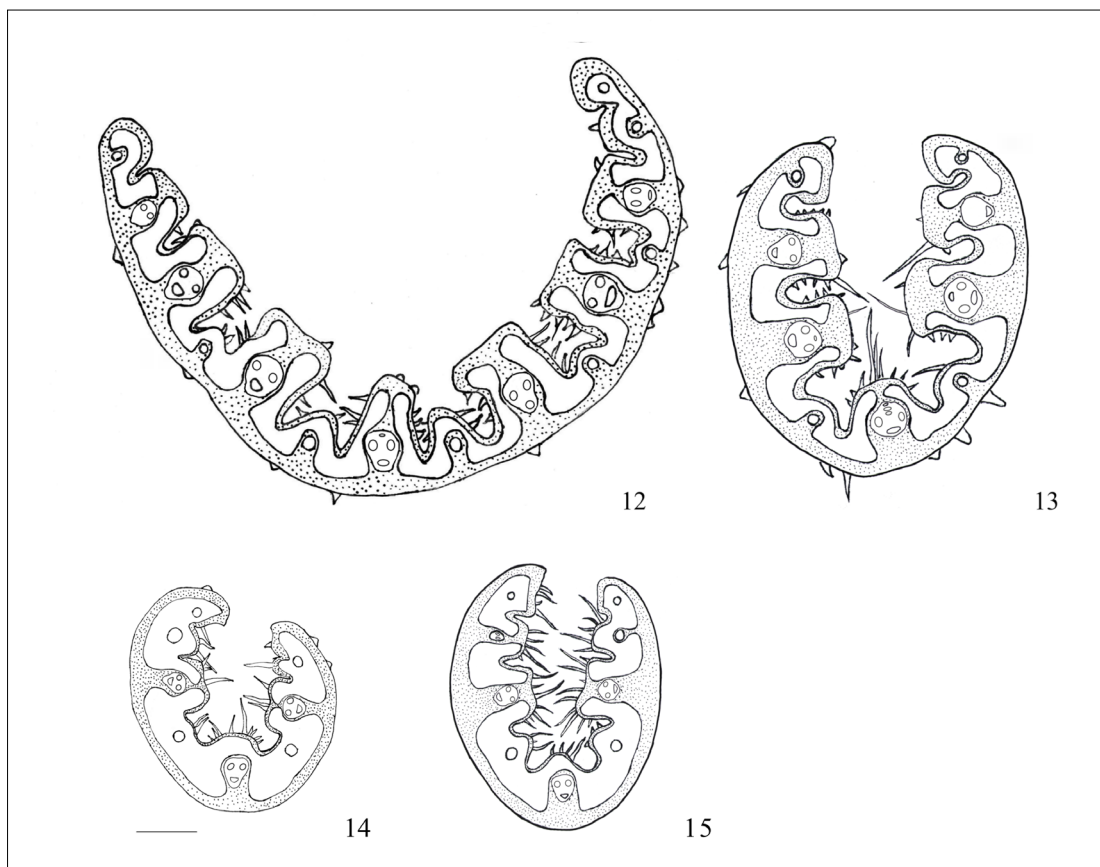


Рис. 3. Поперечный срез листовой пластинки: 12 – *Stipa pulcherrima*, 13 – *S. zalesskii*, 14 – *S. glareosa*, 15 – *S. klemenzii*.

гольные. Пластинка листа имеет 13–15 жилок, средняя и крупные боковые – I типа, мелкие – IV или VI типов. Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы непрерывный. Внутренняя сторона опушена короткими волосками, расположенными на боковой стороне ребра и соприкасающимися с волосками смежного ребра.

***Stipa glareosa*.** Листовая пластинка округлая, вдоль свернутая, (0,3)0,4–0,6 мм диам. Верхняя сторона с 8–9 ребрами, включая краевые. Центральное ребро округлое, на $\frac{1}{2}$ выше прилегающих к нему боковых. Краевые ребра также округлые. Жилок 9–10, средняя – IV типа, крупные боковые – I типа, мелкие – VI (рис. 3). Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы непрерывный, хорошо развит. Адаксиальная сторона с щетинками и густыми короткими волосками 0,2–0,3 мм дл.

***Stipa klemenzii*.** Пластинка листа вдоль свернутая, округлая, (0,3)0,4–0,6(0,7) мм диам. Верхняя сторона с 9–10 ребрами, включая краевые. Центральное ребро округлое, высота его достигает $\frac{1}{2}$ листовой пластинки. Краевые ребра округло-треугольные. Жилок 19–10, средняя – IV типа, крупные боковые – I типа, мелкие – VI

и V (рис. 3). Абаксиальный субэпидермальный слой склеренхимы непрерывный. Адаксиальная сторона с щетинками и короткими волосками 0,2–0,35 мм дл.

Заключение. Таким образом, относительная высота и степень выраженности ребер, их форма, количество и тип жилок, степень развития и расположение склеренхимы у сибирских ковылей – это признаки, изменяющиеся в пределах секций, но мало варьирующие внутри вида. Они почти не подвержены влиянию внешних условий, и можно предполагать, что они высоко детерминированы генетически. Такие признаки представляют особую ценность и помогают установить родственные отношения. Виды секции *Smirnovia* и *Barbatae* (*S. orientalis*) проявили значительное сходство в анатомическом строении листовой пластинки на поперечном срезе, отличие от других сибирских видов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-90776 мол_рф_нр и 13-04-01715_A). Авторы выражают искреннюю благодарность М.М. Силантьевой и Н.Ю. Сперанской

Приложение

Исследованные образцы. S. capillata: Сибирь. Битневский р-он, окр. с. Татчиха. Юго-восточный склон, 17. 08. 1930, Салыкова, Кайдарич; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Солёное. 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 Иногородная управа, окр. оз. Фыркаль, щебнистый склон, 19. 07. 1910, Титов В.С.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Хан-Куль, каменистый склон, 24. 07. 2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Туз. Дерновинно-злаковая степь, 17. 07. 2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; **S. baicalensis:** Республика Хакасия, Ширинский р-н, 6 км по тракту от с. Ирбитского в сторону Туманного. Злаково-разнотравная степь, 21. 07. 2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; **S. krylovii:** Республика Хакасия, Ирбитский р-он. 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.; Республика Хакасия, Аскизский р-н, оз. Хан-Куль. Каменистая степь, 24. 07. 2008, Гудкова П.Д., Олонова М.В., Кузнецов А.А., Курбатский В.И.; **S. praecapillata:** Алтайский край, Курьинский район, д. Новофирсово. Степь, 14. 07. 1956, Вандакурова Е., Лапшина Е.; **S. consanguinea:** Республика Алтай. Чуйские белки, р. Себистей, приток Кокузека, сухие склоны, 07. 08. 1911, Сапожников В.В.; **S. pennata:** Бийский округ, Быстро-Истокский р-он, близ с. Паутово, урочище Берсень, 30. 06. 1930, Л. Колокольников; 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, 06. 06. 2008, Гудко-

ва П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М.; Алтайский край, Солонешенский район, долина р. Ануй, юго-зап. Склон, 4 км к сев.-зап. от с. Искра. 51°36' с.ш., 84°23' в.д. 18. 06. 1997, Стрельникова Т.О., Маслова О.М., Герман Д.А.; **S. pulcherrima:** Алтайский край, Краснощекровский район, заповедник Тигирецкий, верховье р. Ханхара, разнотравный луг, 28. 07. 2002, Усик С.А., Ширшова М.А.; **S. zaleskii:** Акмолинская губ., Кокчетавск[ий уезд], между Воскресенским и Грачевкой, разнотравно-степной луг, 07. 07. 1926, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Омск окр между Белоусовским и Степановским, целинная степь, 03. 07. 1927, Крылов П.Н., Сергиевская Л.П.; Алтайский край, Третьяковский р-н, Аринкин курган, каменистый склон, 08. 06. 2008, Гудкова П.Д., Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Доронькин В.М.; **S. dasyphylla:** Западно-Сибирский край, Предгорье северного Алтая. Солонешенский р-он, с. Черемшанка, залежь, 01. 07. 1931, Баканач Е., Кайдарина; Алтайский край, Усть-Калманский район, окр. с. Огни, 51°35' с.ш., 83°30' в.д. 08. 07. 1998. Камелин Р.В., Шмаков А.И., Силантьева М.М., Смирнов С.В., Тихонов Д., Уварова О.; **S. kirghisorum:** Семипалатинская область, Семипалатинский уезд, горы Ак-Джал (к СВ от оз. Тогай) южный склон сопки. 16. 05. 1914, С. Косинский; Алтай, между Большим Нарымским и Красноярским на Иртыше, 04. 05. 1901, Крылов П.Н.; **S. orientalis:** Хакасская АО. Ширинский район, окр. оз. Власьево, каменистая степь, 21. 07. 1966, Гиршович Г.А., И.Я. Нейфельд.; Алтай, с. Онгудай, южный склон по реке Урсуну, 26. 07. 1901, Крылов П.Н.; **S. lessingiana:** Алтайский край, Шипуновский район, окр. с. Шипуново. 07. 1984, Сафир, Калина; Алтайский край, Угловский р-он, окр. д. Павловка, 31. 05. 1946, Вандакурова Е.; **S. glareosa:** Алтай, Чуйская степь, окр. Кош-Агача, пустынно-галечниковая степь, 06. 07. 1932, Буторина Т.; Республика Алтай. Кош-Агачский район, правый берег р. Чуи в 5 км. выше устья р. Чеган-Узун. 50°05' с.ш., 88°25' в.д. 23. 07. 1995, Камелин Р.В., Шмаков А.И., Голяков П., Дьяченко С., Соловьев А., Киселев А., Лучкин Е., Антонюк Е.; **S. klemenzii:** Бурятская АССР. Джидинский район. Урочище Дырестуй. Шлейф сопки. 02. 08. 1966. Решиков М.А.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В.И. К изучению ковылей окрестностей г. Омска // Научный сборник сибирского Института Сел. Хоз., 1921. – № 1. – С. 1–8.

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
- Галкин М.А.** К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи, 1974. – Вып. 2. – С. 329–331.
- Гудкова П.Д., Олонова М.В.** Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок Сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология, 2012. – № 3 (19). – С. 33–45.
- Задде И.Н.** О формировании некоторых ксероморфных признаков под влиянием условий среды // Проблемы экологии, 1973. – Т. 3. – С. 113–122.
- Николаевский В.Г.** Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн., 1970. – Т. 55, № 10. – С. 1442–1450.
- Полякова Е.Н.** Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Бот. журн., 1966. – Т. 51, № 6. – С. 841–844.
- Пробатова Н.С.** О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae) // Новости сист. высш. раст., 1974. – С. 44–54.
- Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника. – М., 1960. – 206 с.
- Слюсаренко Л.П.** *Stipa* L. – Ковыль // Злаки Украины. – Киев, 1977. – С. 405–424.
- Смирнов П.А.** *Stipa pontica* P. Smirnov. sp. n. // Изд. Гос. Тимирязевского Ин-та, 1929. – С. 1–3.
- Смирнов П.А.** Морфологические исследования злаков // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1953. – Т. 63, вып. 5. – С. 77–82.
- Смирнов П.А.** К познанию Забайкальских волосовидных ковылей // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1967. – Т. 72, вып. 4. – С. 81–88.
- Шаврова П.Д., Олонова М.В.** Анатомическое изучение листовой пластинки горно-алтайских видов рода *Stipa* L. // Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007а. – С. 470–473.
- Шаврова П.Д., Олонова М.В.** Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. междунар. конф. (Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). – Барнаул, 2007б. – С. 354–356.
- Штреккер В.** Луговые злаки. – М.-Л.: Сельгиз, 1931. – 311 с.
- Brown W.V.** Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette (Chicago), 1958. – Vol. 119, № 3. – P. 170–178.
- Duval-Jouve M.I.** Etude anatomique de quelques Graminees, et en particulier des *Agropyrum* de l'herault // Mem. Acad. Montpellier, 1870. – P. 309–408.
- Duval-Jouve M.I.** Histotaxie des feuilles de Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot., 1875. – Ser. 6, № 1. – P. 294–371.
- Everett J., Jacobs S.W.L.** Studies in Australian *Stipa* (Poaceae) // Telopea, 1983. – № 4. – P. 39–400.
- Gonzalo R., Aedo C., Nickrent D.L., Garcia M.A.** A numerical taxonomic investigation of *Stipa* sect. *Smirnovia* and *S.* sect. *Subsmirnovia* (Poaceae) // Syst. Bot., 2012. – Vol. 37. – P. 655–670.
- Martinovsky J.O.** Neue *Stipa*-Arten und einige Ergänzungen der früher beschriebenen *Stipa*-Taxa // Preslia, 1976. – Vol. 48, № 2. – P. 186–188.
- Nobis M.** *Stipa* ×*brozhiana* (Poaceae) nothosp. nov. from the western Pamir Alai Mts. (Middle Asia) and taxonomical notes on *Stipa* ×*tzvelevii* // Nordic Journal of Botany, 2011a. – Vol. 29. – P. 458–464.
- Nobis M.** Remarks on the taxonomy and nomenclature of the *Stipa tianschanica* complex (Poaceae), on the base of a new record for the flora of Tajikistan (Central Asia) // Nordic Journal of Botany, 2011b. – Vol. 29. – P. 194–199.
- Nobis M.** Taxonomic revision of the *Stipa lipskyi* group (Poaceae: *Stipa* section *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains // Plant Systematics and Evolution, 2013a. – Vol. 299. – P. 1307–1354.
- Nobis M.** Taxonomic revision of the Central Asian *Stipa tianschanica* complex (Poaceae) with particular reference to the epidermal micromorphology of the lemma // Folia Geobotanica, 2013b. [DOI: 10.1007/s12224-013-9164-2]
- Vucoloff V.** Comparative anatomy of leaf-blade of *Poa* sp. grown in Czechoslovakia // Sbornik Ceskoslovenski Akad. Zemedelske, 1929. – № 4. – S. 417–452.