

УДК 581.143.28

РІЗНОРІДНІСТЬ АНАТОМІЧНОЇ СТРУКТУРИ ЛИСТКОВОЇ ПЛАСТИНКИ *LOLIUM PERENNE* L.

І. Тіханков

Дніпропетровський національний університет
вул. Наукова, 13, Дніпропетровськ 49050, Україна
e-mail: 24traven@ukr.net

Вивчалася латеральна різномірність листків злаків на прикладі *Lolium perenne* L. за такими показниками, як кількість хлоропластів, площа провідних пучків, флоєми, ксилеми, клітин обкладки, мезофілу та міжклітинників. Обговорюється питання зв'язку між ступенем диференціації провідних пучків, структурою прилеглого до них мезофілу та функціональним станом окремих ділянок листка. Зазначається, що латеральна різномірність обумовлює ряд фізіологічних відмінностей різних зон листка, які стосуються інтенсивності фотосинтезу і транспортних процесів. Вона також стає причиною різної реакції окремих ділянок листка на дію гідразинного мутагену. Виявлено сортові відмінності прояву латеральної різномірності листків. Розроблено експрес-метод морфологічного і цитологічного аналізу листка.

Ключові слова: *Lolium perenne*, латеральна різномірність, диференціація, провідні пучки, хлоропласти, гідразид малеїнової кислоти.

Одним із основних органів, які використовують для оцінки фізіологічного стану рослин, є листок. Особливого значення його дослідження набувають при постановці експериментів зі злаковими [9, 13, 14], оскільки листки злакових нерідко становлять переважну частину біомаси. Біохімічні та суто фізіологічні методи не завжди дають змогу дослідити надземну частину рослин з урахуванням відмінностей, що існують між листками та їхніми окремими ділянками. Наслідком цього стають прямо протилежні висновки різних авторів з одного і того ж питання, як у теоретичній, так і в практичній роботі, пов'язаній зі селекцією чи застосуванням фізіологічно активних речовин [10, 15]. Різномірність анатомічної будови листка стає підґрунтям для виникнення відмінностей у функціональному навантаженні його окремих ділянок. На жаль, різномірність листка в латеральному напрямку та її зв'язок з фізіологічними процесами є недостатньо вивченими.

Мета роботи полягала у дослідженні латеральної різномірності листкової пластинки злаків на прикладі *Lolium perenne* L., аналізі функціональності окремих ділянок листка залежно від їхньої анатомічної структури та вивченні їхньої реакції на попередню обробку насіння мутагеном із групи сполук, основу яких становить гідразин.

Для проведення дослідів було обрано сорти RAPID і SAKINI пажитниці багаторічної (фірма Trifolim). Після замочування зернівок протягом 24-х годин у дистильаті (контрольний варіант) та у 0,008% розчині гідразиду малеїнової кислоти (ГМК) (дослідний варіант) насіння висаджували у горщики з ґрунтом. Дослід проводили у закритому приміщенні зі сталою температурою 23°C і природним освітленням (максимальна інтенсивність 1500 лк). Матеріал для анатомічного дослідження відбирали з центральної частини 3-го листка на 10-й день від моменту його виходу з трубки.

Для виготовлення постійних препаратів тканини обробляли згідно з І. О. Тіханковим і В. А. Гонтаровським [5]. Напівтонкі зрізи робили на ультрамікротомі УМТП-4 і фарбували за методикою, описаною раніше [4]. Тимчасові препарати готували із зафіксованого та просвітленого у гліцерині матеріалу [6]. Для проведення аналізу листок у поперечному напрямку розбивали на умовні зони (рис. 1).

За допомогою програми ImageJ робили денситограми просвітлених листків і здійснювали морфометрію напівтонких зрізів. Отримані результати обробляли у програмі Graphical Analysis. Середні квадратичні помилки середнього арифметичного та коефіцієнти Стьюдента для 5% рівня значимості визначали згідно з Г. Ф. Лакіним [3].

Аналіз тимчасових препаратів виявив значну різницю у структурі окремих ділянок одного і того ж листка (рис. 2–4). Це стосується організації фотосинтетичних тканин, механічних властивостей листка і характеру розвитку провідних пучків.

Денситограма (рис. 2) дає змогу оцінити ступінь розвитку кожного провідного пучка. Чим ширші та глибші піки, тим більший діаметр пучка і тим сильніше у ньому розвинуті механічні тканини. Так, центральна жилка має оптичну густину більшу, ніж третя, і на ній добре видно поперечну смугастість, обумовлену наявністю поясків Каспарі (рис. 3). У третьому пучку ці структури лише починають формуватися. Ступінь диференційованості провідних пучків можна оцінити і за крутизною піків. Найменшу крутизну мають 2-й та 4-й пучки, де провідні тканини представлені протофлоемними і

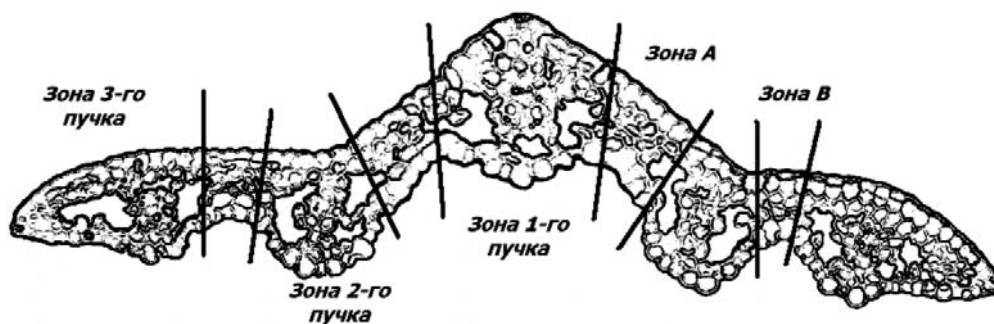


Рис. 1. Схема розбивки поперечного зрізу листка на умовні зони.

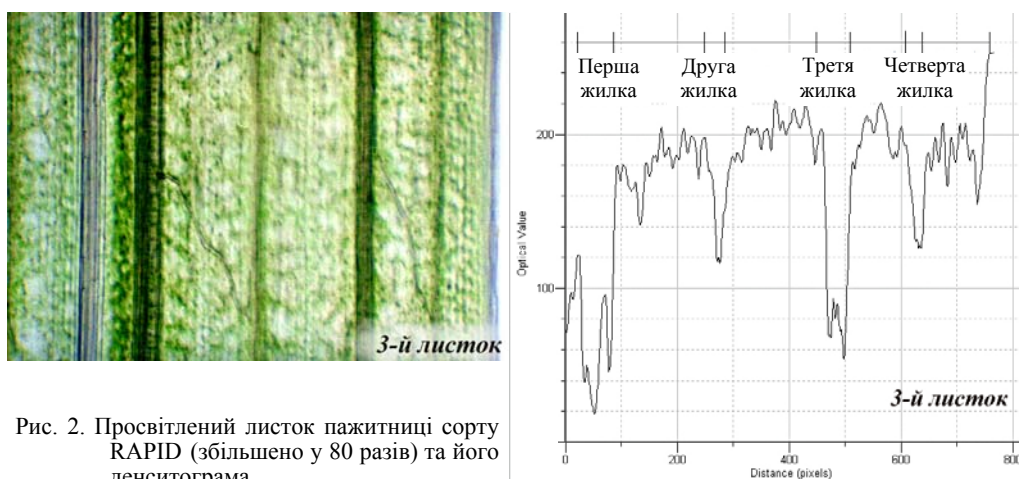


Рис. 2. Просвітлений листок пажитниці сорту RAPID (збільшено у 80 разів) та його денситограма.

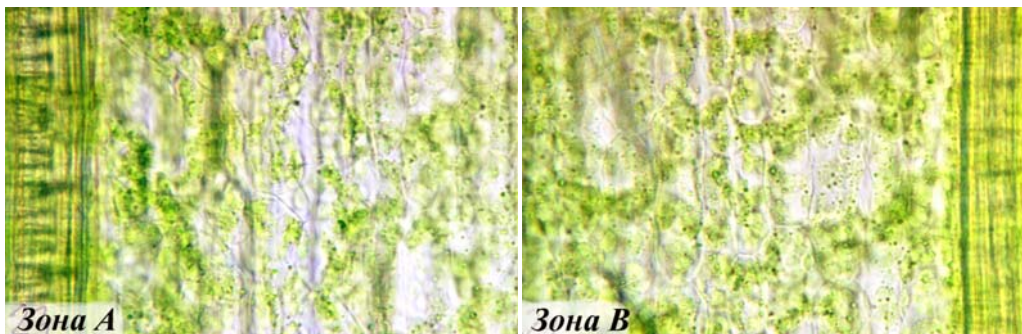


Рис. 3. Окремі зони 3-го листка пажитниці сорту RAPID. Збільшено у 400 разів.

протоксилемними елементами. Хлоропласти зони В розташовані більш дифузно, вона має меншу оптичну густину, ніж зона А через меншу товщину листка. Найбільші скупчення хлоропластів на обох ділянках формуються навколо провідних пучків. Особливо добре це помітно у зоні А, центральна частина якої є збідненою на пластиди порівняно із зоною В. Вивчення препаратів при загальному збільшенні 2000х виявило, що у пластидах зони В утворюється більша кількість крохмальних зерен порівняно з тим, що має місце у зоні А (рис. 4). Аналіз піків денситограми дає змогу оцінити стан клітин зовнішньої обкладки пучків, оскільки оптична густина їх цитоплазми збільшується пропорційно ступеню диференціації провідних елементів. Тому на ділянці 90–130 пікселів група невеличких піків розташована помітно нижче, ніж на ділянці 130–250 пікселів, що відповідає клітинам мезофілу зони А. Такі відмінності менш виражені у 3-го пучка і відсутні навколо слабо диференційованих 2-го і 4-го.

Чим менше диференційовані провідні пучки, тим більша подібність між клітинами обкладки та мезофілу. Клітини обкладки 2-го і 4-го пучків мають однакову з клітинами мезофілу інтенсивність забарвлення цитоплазми (рис. 5). Їх хлоропласти або нічим не відрізняються від хлоропластів мезофілу, або дещо менші за розмірами, що є малопомітним. Клітини обкладки 1-го пучка з адаксіального боку суттєво відрізняються від сусідньої паренхіми та клітин обкладки з абаксіального боку (рис. 5). Їхня цитоплазма значно гущіша, хлоропласти дрібніші та розташовані виключно поодинокі, щільно прилягаючи до клітинної стінки. Пластиди обкладки не утворюють характерних для мезофілу скупчень. Однак нерідко навпроти хлоропласта однієї клітини міститься хлоропласт сусідньої. Такі клітини розташовані з боку ксилемних елементів. У міру просування до абаксіального боку, в клітинах обкладки, що межують з флоемними елемента-

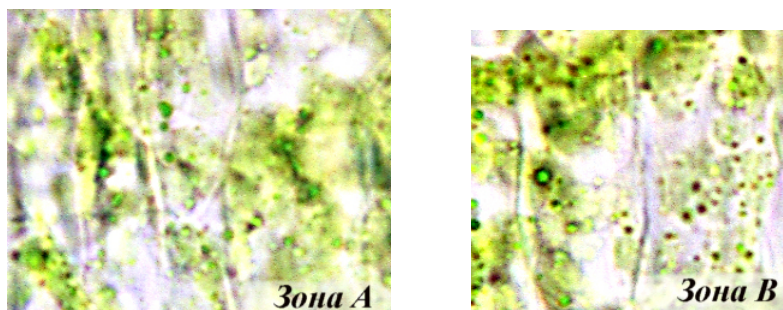


Рис. 4. Центральні ділянки зон А і В рослин сорту RAPID. Збільшено у 2 000 разів.

ми, кількість хлоропластів та їхні розміри зростають, а інтенсивність забарвлення знижується. Такі хлоропласти утворюють невеликі скупчення, хоча і менші за розмірами, ніж у мезофілі. Цитоплазма також стає менш густою. Для 3-го пучка неоднорідність клітин обкладки є менш помітною.

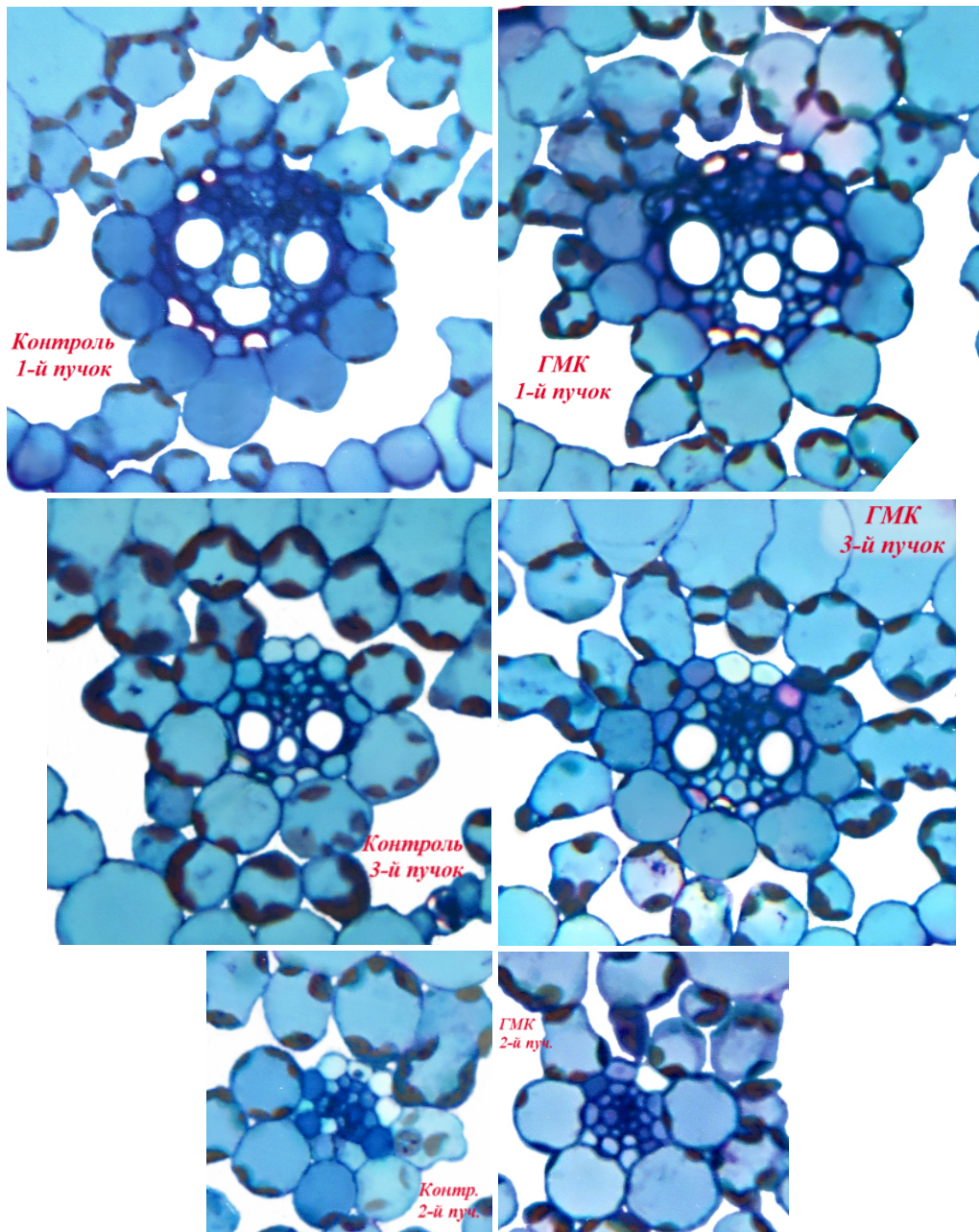


Рис. 5. Структура провідних пучків 3-го листка *L. perenne*. Сорт SAKINI. Збільшено у 400 разів.

Таким чином, ступінь диференціації провідних елементів супроводжується суттєвими змінами структури обкладки. Обробка ГМК зменшує різномірність клітин обкладки для 1-го пучка і посилює її для менш диференційованих 2-го і 3-го у досліджах зі сортом SAKINI. Що стосується сорту RAPID, то для нього подібної реакції на дію мутагену не виявлено.

Усе вищезазначене узгоджується з результатами морфометричного аналізу (табл. 1–2), проведеного на поперечних зрізах листка. Обкладки 1-го і 3-го пучків, а також ділянки мезофілу навколо них, різняться між собою за насиченістю хлоропластами. На ділянці 3-го пучка паренхіма й обкладка значно багатші на хлоропласти, ніж на ділянці 1-го пучка. Статистично достовірної відмінності не виявлено щодо хлоропластів обкладки рослин сорту RAPID. Кількість хлоропластів на одиницю площі мезофілу і клітин обкладки рослин сорту SAKINI в зоні 3-го пучка завжди вища, ніж у зоні 1-го. При цьому в нормі найбільші відмінності спостерігаються за насиченістю пластидами клітин обкладки. Якщо у контрольному варіанті хлоропластів обкладки 3-го пучка в 1,80 разу більше, ніж у 1-му, то для паренхіми аналогічне співвідношення становить 1,19. Таким чином, зона 3-го пучка з меншим ступенем диференціації провідних елементів характеризується більшою насиченістю хлоропластами і меншою різницею між паренхімою та клітинами обкладки за цим показником.

Вона є також більш чутливою до дії ГМК. Це знаходить своє вираження в тому, що різко зростає різниця у насиченості хлоропластами між паренхімою і обкладкою. Особливо виразно це проявляється у варіанті зі сортом SAKINI. Для зони 1-го пучка цей показник, навпаки, дещо знизився. Таким чином, клітини обкладки 3-го пучка чутливіші до дії мутагену, ніж аналогічні клітини більш диференційованої центральної жилки. У першому випадку кількість хлоропластів скоротилася в 1,90 разу, а в другому – лише в 1,17 разу. Що стосується мезофілу, то він, навпаки, виявив дещо більшу чутливість у ділянці 1-го пучка, ніж 3-го (зменшення в 1,32 і 1,13 разу відповідно). Для сорту RAPID достовірної різниці у кількості хлоропластів в обкладках обох пучків як контрольного, так і дослідного варіантів немає. Але насиченість пластидами у них зростає після попередньої обробки насіння розчином ГМК. Це є прямо протилежним тому, що спостерігається у випадку з SAKINI. У клітинах мезофілу така обробка призводить

Таблиця 1

Кількісна характеристика навколопучкових зон. Площі міжклітинників, епідермісу і паренхіми вказані у відсотках від загальної площі зони

Сорт	Варіант	Зона пучка	Міжклітинники, %	Епідерміс, %	Паренхіма, %	Хлоропласти паренхіми, шт./мм ²	Співвідношення площ паренхіми і обкладки	Хлоропласти обкладки, шт./мм ²
RAPID	Контроль	1-го	18,1	37,0	24,4	17059±474	2,17	13018±480
		3-го	17,8	35,3	31,3	15146±183	3,73	14775±806
	0,008% ГМК	1-го	16,5	31,8	33,4	12532±295	3,09	18513±399
		3-го	11,9	39,9	36,2	16664±320	4,63	18496±802
SAKINI	Контроль	1-го	19,3	43,7	19,6	17866±459	1,87	11019±337
		3-го	15,9	44,0	29,1	21247±413	3,82	19871±435
	0,008% ГМК	1-го	14,3	39,0	27,8	13560±320	2,54	9403±519
		3-го	14,5	43,4	30,0	18824±371	3,30	10436±590

Таблиця 2

Кількісна характеристика провідних пучків

Сорт	Варіант	Жилка	Обкладка пучка, мкм ²	Пучок, мкм ²	Обклад/пучок	Флоема, мкм ²	Ксилема, мкм ² (провідні елементи)
RAPID	Контроль	1-а	2919±415	2403±22	1,21	350±10	6331±55
		3-я	1489±127	1261±10	1,18	207±6	–
		2-а	1692±183	464±16	3,65	–	–
	0,008% ГМК	1-а	3511±371	2439±19	1,44	291±9	581±13
		3-я	1622±105	1273±29	1,86	117±4	–
		2-а	1731±120	535±10	3,24	–	–
SAKINI	Контроль	1-а	3267±360	2176±24	1,50	325±15	630±26
		3-я	1711±174	762±5	2,25	129±4	153±4
		2-а	1068±82	351±8	3,04	–	–
	0,008% ГМК	1-а	3084±313	2248±20	1,37	366±12	632±15
		3-я	2204±205	732±4	3,01	160±4	135±3
		2-а	1440±130	360±8	4,00	–	–

до зменшення їх насиченості хлоропластами в ділянці 1-го пучка. Достовірної різниці щодо мезофілу ділянки 3-го пучка немає.

Площі пучків і їхніх обкладок зростають з посиленням диференціації транспортної системи. Аналогічним чином змінюються площі флоєми та провідних елементів ксилеми. Сорт RAPID є винятком, для його 2-го і 3-го пучків статистично достовірної різниці у площі обкладок контрольного та дослідного варіантів немає. Хоч абсолютна площа флоєми у 3-му пучку менша, ніж у 1-му, вона займає більший відсоток його площі, а саме 16,4% проти 14,6% для сорту RAPID і 16,9% проти 14,9% для SAKINI. Ксилема, навпаки, краще розвинена у 1-му пучку, де її провідні елементи займають у варіанті з SAKINI 29,0% його площі, тоді як у 3-му 20,1%.

Особливий інтерес становлять відмінності між пучками за їх реакцією на попередню обробку насіння ГМК. Достовірної різниці у площі всіх пучків між контрольним і дослідним варіантами обох сортів немає. Але у рослин сорту RAPID площа обкладок зростає пропорційно ступеню диференціації провідних тканин, і це відбувається на тлі суттєвого зниження площі флоєми та її частки у структурі пучка. При цьому флоєма 3-го пучка є більш чутливою до дії ГМК порівняно з флоємою 1-го. У 3-му пучку її площа знижується в 1,77 разу, і вона займає лише 9,2% його площі, а в 1-му пучку, відповідно в 1,20 разу, де її представництво знижується до 11,9%.

Дані для провідних елементів ксилеми 3-го пучка відсутні через те, що на поперечних зрізах, у варіанті RAPID, їх важко відокремити від паренхімних клітин ксилеми. Однак можна констатувати факт, що зменшення обсягу флоєми компенсується посиленим розвитком інших тканин. У випадку зі сортом SAKINI, площі обкладки та провідних елементів зазнають інших змін. Хоча обробка розчинами ГМК не призводить до достовірного зменшення площі обкладки 1-го пучка, вона зростає для 3-го пучка в 1,29 разу, а для 2-го – в 1,35 разу. Площа флоєми 1-го пучка збільшується в 1,13 разу, а 3-го – в 1,24 разу. Також зростає частка флоєми у структурі транспортної системи, при цьому найвиразніше це відбувається у 3-му пучку. У ньому питома площа флоєми збільшується на 5% і становить 21,9%, тоді як у 1-му пучку вона зросла лише на 1,4% і становила 16,3%. Тобто ділянка 3-го пучка SAKINI, як і у випадку з RAPID, демонструє більшу

пластичність і чутливість щодо дії мутагена, але з прямо протилежною нормою реакції. Площа ксилеми 1-го пучка залишається без змін, а 3-го – знижується в 1,13 разу. Таким чином, тканини 3-го пучка демонструють більшу чутливість до дії хімічного чинника, порівняно з тканинами 1-го пучка.

Суттєві відмінності між пучками існують у співвідношенні площ клітин обкладки і самого пучка. Чим менший ступінь диференціації пучка, тим більше це співвідношення. Воно набуває максимальних значень для 2-го пучка. Обробка насіння ГМК приводить до посилення такої різниці між пучками. Цей показник є важливим тому, що може непрямим чином характеризувати процеси завантаження флоєми. Аналогічним чином різняться співвідношення площ паренхіми й обкладки в контрольних варіантах для обох сортів. Але, на відміну від вищерозглянутого показника, обробка ГМК цю різницю між навколочучковими зонами зменшує.

Важливими показниками є площі міжклітинників і паренхіми, оскільки вони свідчать про інтенсивність синтетичних процесів, включно з асиміляцією CO₂. Частка паренхіми на ділянці 3-го пучка завжди більша, ніж на ділянці 1-го. Її зростання є прямо протилежне тим змінам, які спостерігаються у площі міжклітинників. Необхідно відзначити, що збільшення площі мезофілу навколо 3-го пучка супроводжується посиленням його насиченості хлоропластами.

Обробка насіння ГМК приводить до зростання частки паренхіми на обох навколочучкових ділянках і до зменшення різниці між зонами за цим показником. Найбільшою мірою це проявляється у сорту SAKINI. Для нього у контрольному варіанті площі різнилися між собою в 1,49 разу, а в дослідному – лише в 1,08 разу. Для сорту RAPID аналогічні пропорції становили 1,28 і 1,08 відповідно. У сорту SAKINI після обробки ГМК площа паренхіми зони 1-го пучка збільшилась в 1,42 разу, а навколо 3-го пучка – лише в 1,03 разу. Для сорту RAPID ці числа мали значення 1,37 і 1,16. Тобто, на відміну від усіх попередньо розглянутих показників, найбільшу чутливість до ГМК виказує паренхіма зони 1-го пучка.

Питомий внесок епідермісу у структуру окремих ділянок листка залишається практично однаковим.

Неоднорідність анатомічної структури листка закладається ще під час його формування з примордія [8, 12]. Це зумовлено певною послідовністю закладки провідних пучків [7]. Оскільки ксилемні елементи є локальним джерелом ауксинів [2], то надмірна кількість гормону могла би гальмувати ріст і диференціацію тих пучків, які закладаються у більш пізні строки. Структура навколочучкових зон, імовірно, визначається ступенем розвитку елементів транспортної системи, їх здатністю забезпечити потік поживних речовин і метаболітів. Більший діаметр судин 1-го пучка, відсутність цитоплазми в ксилемних елементах і її менша густина у флоємі, порівняно з іншими пучками, мають забезпечити швидкий рух речовин. Оскільки процес завантаження флоєми зосереджений у дрібних пучках [1, 7], цю функцію в *L. perenne* могли би виконувати 2-й і 4-й пучки. Це все означатиме необхідність латерального руху речовин. Частково він здійснюється через комісуральні пучки. Але більший інтерес становить позаваскулярний транспорт через апопласт і симпласт. Оптимальні умови для латерального транспорту створюються у 3-й навколочучковій зоні, де клітини паренхіми більш чисельні та контактують із більшою кількістю сусідніх клітин. Найбільша насиченість цієї ділянки хлоропластами також свідчить про високу інтенсивність синтетичних процесів. Це потребує високої ефективності завантаження флоєми та її високої пропускної здатності. На користь цієї

гіпотези свідчить те, що у 3-му пучку флоема (в процентному співвідношенні) більше розвинена, ніж у 1-му, а також існує більше відношення площі обкладки до площі самого пучка. Крім того, чим менший діаметр пучка, тим більше відношення площі його поверхні до об'єму, що саме по собі збільшує інтенсивність потоку речовин. Виходячи з вищезазначеного, можна припустити, що 2-й пучок більше спеціалізується на транспортуванні продуктів фотосинтезу.

Сильний розвиток паренхіми навколо 2-го і 3-го пучків потребує належного забезпечення клітин водою. Але враховуючи слабкий розвиток ксилеми 3-го пучка, можна припустити існування латерального руху води у напрямку від 1-го пучка до 2-го і 3-го. Менший об'єм міжклітинників на ділянці 3-го пучка означає більший опір цієї зони потоку CO₂. Наслідком цього мала би бути низька ефективність фотосинтезу, що не узгоджується з даними про насиченість клітин хлоропластами та про кількість у них крохмальних зерен. Це примушує думати про ймовірність існування в паренхімних клітинах зони 3-го пучка більш ефективного механізму фіксації CO₂, ніж у паренхімі навколо 1-го пучка.

Таким чином, латеральна різномірність може обумовлювати латеральний транспорт у листку, а також відмінності у транспортних процесах в окремих пучках. При цьому слід очікувати, що пасивний транспорт переважатиме у зоні 1-го, а активний – у зоні 3-го пучка. Це означає, що зона 3-го пучка має більшу кількість мішеней для фізіологічно активних речовин. Цей момент, а також те, що у зоні 3-го пучка можуть бути зосереджені процеси завантаження флоєми, ця зона має бути найвразливішою для хімічних агентів. Отримані морфометричні результати це повністю підтверджують.

Дати оцінку фізіологічним процесам можна, не лише аналізуючи морфометричні показники в умовах норми, але й за характером їхніх змін під впливом зовнішніх чинників, наприклад, ГМК. Найсуттєвіших змін зазнають більш функціональні тканини та клітини. Тому площі епідермісу і ксилеми змінюються найменшою мірою, на противагу клітинам обкладки 2-го і 3-го пучків. Клітини обкладки не є однорідними. Ті, що розташовані ближче до ксилеми, є, імовірно, менш фізіологічно активними, про що свідчить менша кількість хлоропластів, їхня висока оптична густина і малі розміри. Прямо протилежне явище спостерігається там, де клітини обкладки розташовані поблизу флоєми. Неоднорідність структури обкладки примушує думати про існування функціонального зв'язку між кількістю і станом хлоропластів обкладки та площею флоєми. З флоємою пов'язані також найбільші відмінності між сортами. Вражаючим є факт прямо протилежного впливу ГМК на формування флоєми в обох сортах – пригнічувальний для RAPID і стимулювальний для SAKINI. Механізм такої дії слід шукати у кластогенних і мутагенних властивостях ГМК [11].

Що стосується вирівнювальної дії ГМК, яка полягає у зменшенні різниці між окремими ділянками листка за ступенем розвитку паренхіми та її насиченості хлоропластами, то тут необхідне проведення подальших ґрунтовних досліджень. Те саме стосується зниження гетерогенності клітин обкладки сильно диференційованого 1-го пучка і посилення гетерогенності менш диференційованого 3-го, і особливо 2-го пучків. Темою подальших досліджень може стати вивчення різної чутливості до ГМК паренхімних клітин окремих ділянок листка. При цьому в нагоді може стати запропонований метод швидкого аналізу ступеня розвитку паренхіми і провідних пучків усього листка та окремих його ділянок за допомогою денситометрії просвітлених препаратів. Однак для ширшого застосування цього методу необхідне його вдосконалення та ґрунтовна розробка

техніки аналізу піків і адаптація методики для оцінки вмісту хлорофілу на окремих ділянках листка.

Підсумками проведених досліджень стали: розробка методу отримання й аналізу денситограм усього листка і його окремих ділянок; з'ясування того, що активні фізіологічні процеси переважно зосереджуються на ділянках менш диференційованих пучків; виявлення факту посилення гетерогенності клітин обкладки у зв'язку зі зростанням ступеня розвитку пучків; з'ясування того, що окремі ділянки листка різняться між собою за характером реакції на дію ГМК. Також встановлено, що ГМК, за вказаних умов застосування, зменшує прояви латеральної різномірності листка і гетерогенності клітин обкладки найбільш розвинених і диференційованих пучків, а також має стимулювальний вплив на розвиток фотосинтезувальних тканин. Сортові відмінності, що пов'язані із відповіддю рослин на застосування ГМК, можуть носити не лише кількісний, але й якісний характер, що проявляється у прямо протилежних тенденціях формування окремих тканин.

1. *Гамалей Ю. В.* Флоэма листа: развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. Л.: Наука, 1990. 144 с.
2. *Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. Т. 2. 312 с.
3. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
4. *Тіханков І.* Поліхромне фарбування напівтонких епонових і епон-аралдитових зрізів // Сучасні проблеми фізіології та інтродукції рослин: Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. до 80-річчя Л.Г. Долгової. Дніпропетровськ, 22–23 травня 2007 р. Дніпропетровськ, С. 131–132.
5. *Тіханков І. А., Гонтаровский В. А.* Развитие тапетальной и спорогенной тканей в пыльниках кукурузы с боливийским типом ЦМС // Цитология и генетика. 1990. Т. 24. № 6. С. 3–7.
6. *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
7. *Эзю К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
8. *Eckardt N. A.* The role of *PHANTASTICA* in leaf development // Plant Cell. 2004. Vol. 16. P. 1073–1075.
9. *Forde B. J.* Translocation in grasses. 2. Perennial ryegrass and couch grass // New Zeal. J. Botany. 1966. Vol. 4. P. 496–514.
10. *Fry J., Jiang H.* Plant growth regulators may help reduce water use: Greenhouse research hints that some PGRs can reduce irrigation needs of perennial ryegrass in cool and transition regions // Golf Course Management. 1998. Vol. 66. N 11. P. 58–61.
11. *Gichner T., Menke M., Stavreva D. A., Schubert I.* Maleic hydrazide induces genotoxic effects but no DNA damage detectable by the Comet assay in tobacco and field beans // Mutagenesis. 2000. Vol. 15. N 5. P. 385–389.
12. *Kwiatkowska D.* Structural integration at the shoot apical meristem: models, measurements, and experiments // Am. J. Botany. 2004. Vol. 91. P. 1277–1293.
13. *Sylvester A. W., Parker-Clark V., Murray G. A.* Leaf shape and anatomy as indicators of phase change in the grasses: comparison of maize, rice, and bluegrass // Am. J. Botany. 2001. Vol. 88. P. 2157–2167.

14. Tanaka A., Christensen M.J., Takemoto D. et al. Reactive oxygen species play a role in regulating a fungus-perennial ryegrass mutualistic interaction // *Plant Cell*. 2006. Vol. 18. P. 1052–1066.
15. Thomas H. Physiological responses to drought of *Lolium perenne* L.: measurement of, and genetic variation in, water potential, solute potential, elasticity and cell hydration // *J. Exp. Bot.* 1987. Vol. 38. N 1. P. 115–125.

ANATOMICAL HETEROGENEITY OF THE *LOLIUM PERENNE* L. LEAVES

I. Tikhankov

*Dnipropetrovsk State University
13, Naukova St., Dnipropetrovsk 49050, Ukraine
e-mail: 24traven@ukr.net*

The lateral heterogeneity of crop leaves for *Lolium perenne* L. have been investigated in such parameters as number of chloroplasts, the square of vascular bundles, phloem, xylem, bundle sheath, mesophyll and intercellular spaces. The relations between differentiation rate of vascular bundles, the structure of mesophyll and functionality of various leaf parts are discussed. It was noted that lateral heterogeneity is a cause of some physiological distinctions in different leaf zones, namely photosynthetic intensity and transport processes. The heterogeneity causes different reaction of some leaf parts at the action of hydrazine mutagen. The sort peculiarity in the leaf lateral heterogeneity was founded. The rapid method of morphological and cytological analysis of leaf have been elaborated.

Key words: *Lolium perenne*, lateral heterogeneity, differentiation, vascular bundles, chloroplasts, maleic hydrazide.

Стаття надійшла до редколегії 27.05.08

Прийнята до друку 02.10.08