

УДК 581.823:582.52/.59

doi: 10.21685/2307-9150-2024-4-1

Сравнительное изучение ассимиляционной ткани генеративных органов у *Oryza sativa* и *Phragmites australis* (Poaceae)

Г. К. Зверева

Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,

Краснообск, Новосибирская область, Россия

labspp@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Ассимиляционная паренхима соцветия злаков играет большую роль при формировании зерновок. Задачей настоящей работы было выявить особенности строения хлоренхимы и пространственных конфигураций ассимиляционных клеток генеративных органов *Oryza sativa* и *Phragmites australis*, имеющих соответственно бамбузоидный и арундиноидный типы анатомии листьев. *Материалы и методы.* Исследовалось анатомическое строение хлоренхимы нижних цветковых чешуй и осей соцветия первого порядка в средней части метелки у генеративных побегов *O. sativa* и *P. australis*, фиксированных в смеси Гаммалунда. Проекция ассимиляционных клеток и их взаимное расположение рассматривали на поперечных и продольных срезах под световым микроскопом. *Результаты.* Хлоренхима цветковых чешуй *O. sativa* состоит из плотно расположенных клеток цилиндрической формы и ячеистых второй группы из 2–4 секций. В чешуях *P. australis* ассимиляционная ткань представлена в основном удлинёнными вдоль органа клетками и более разнообразными вариантами ячеистых клеток второй группы. В осях метелки *O. sativa* клетки хлоренхимы расположены рыхло и имеют преимущественно дольчато-лопастные очертания на поперечных срезах, среди них можно выделить плоские и трехмерные дольчатые и ячеисто-дольчатые клетки. Ассимиляционная паренхима осей соцветия *P. australis* представлена в основном плоскими ячеистыми и ячеисто-лопастными клетками первой группы. *Выводы.* Разные части соцветий *O. sativa* и *P. australis* различаются по строению хлоренхимы и основным трехмерным формам ассимиляционных клеток. Наибольшее распространение ассимиляционных клеток сложной формы наблюдается в веточках метелки по сравнению с цветковыми чешуями.

Ключевые слова: нижняя цветковая чешуя, ось метелки первого порядка, хлоренхима, ячеистые клетки, лопастные клетки, сложные ячеисто-лопастные формы клеток

Для цитирования: Зверева Г. К. Сравнительное изучение ассимиляционной ткани генеративных органов у *Oryza sativa* и *Phragmites australis* (Poaceae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 4. С. 3–17. doi: 10.21685/2307-9150-2024-4-1

Comparative study of assimilatory tissue of generative organs of *Oryza sativa* and *Phragmites australis* (Poaceae)

G.K. Zvereva

Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

labspp@yandex.ru

Abstract. *Background.* The assimilatory parenchyma of grasses inflorescence plays a major role in the formation of grains. The purpose of the study was to reveal peculiarities of chlorenchyma structure and spatial configurations of assimilatory cells of generative organs of *Oryza sativa* and *Phragmites australis*, having, respectively, bambusoid and arundinoid types of leaf anatomy. *Materials and methods.* The anatomical structure of the chlorenchyma of the lemmas and primary branches in the middle part of the panicle in generative shoots of *O. sativa* and *P. australis* fixed in Gammalund's mixture was studied. The projections of assimilatory cells and their mutual arrangement were examined on transverse and longitudinal sections under a light microscope. *Results.* Chlorenchyma of flower glumes of *O. sativa* consists of densely arranged cells of cylindrical shape and cellular second group cells of 2–4 sections. In the floral glumes of *P. australis* the assimilative tissue is represented mainly by cells elongated along the organ and more diverse variants of cellular cells of the second group. In the axes of the *O. sativa* panicle, the chlorenchyma cells are loosely arranged and have predominantly lobular-lobed outlines in cross sections; among them, flat and three-dimensional lobular and cellular-lobular cells can be distinguished. The assimilative parenchyma of *P. australis* inflorescence axes is represented mainly by flat cellular and cellular-lobed cells of the first group. *Conclusions.* Different parts of inflorescences of *O. sativa* and *P. australis* differ in the structure of chlorenchyma and basic three-dimensional forms of assimilation cells. The greatest distribution of assimilation cells of complex shape is observed in the branches of the panicle compared to the flower glumes.

Keywords: lemma, primary branches of the panicle, chlorenchyma, cellular cells, lobed cells, complex cellular-lobed forms of cells

For citation: Zvereva G.K. Comparative study of assimilatory tissue of generative organs of *Oryza sativa* and *Phragmites australis* (Poaceae). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2024;(4):3–17. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-4-1

Введение

Ассимиляционная ткань элементов колоса злаков играет большую роль при формировании зерновок [1–3]. Вклад фотосинтеза метелки *Oryza sativa* в налив зерна первоначально рассматривался как незначительный [4–5], но в дальнейшем более совершенные методики исследования позволили установить, что генеративные органы риса также обладают высоким уровнем фотосинтетического метаболизма [6–10]. Показано, что цветковые чешуи риса являются важными компонентами, которые создают среду и координируют рост зерновки [11–13].

В чешуях и осях соцветия риса хлоренхима хорошо развита, при этом в нижних цветковых чешуях среди клеток мезофилла выделяют два слоя – столбчатую и губчатую паренхиму [14], ассимиляционные клетки колосковых и цветковых чешуй также описывают как губчатые паренхиматозные (spongy parenchymatous) [15].

Листья *O. sativa* имеют бамбузоидный тип листовой анатомии с ассимиляционной тканью, состоящей из лопастных клеток, расположенных относительно эпидермы более или менее параллельными рядами [16, 17]. Для листьев *Phragmites australis* характерен арундиноидный тип строения, при котором клетки мезофилла плотно сомкнуты и ориентированы немного радиально относительно проводящих пучков, среди них также отмечается большое присутствие лопастных клеток [18]. У обоих злаков наблюдается наличие крупноклеточной паренхимной обкладки с отсутствием или малым числом хлоропластов.

Нами было обнаружено усложнение формы клеток хлоренхимы у фестукоидных злаков в генеративных органах по сравнению с вегетативными [19, 20]. Задачей настоящей работы было выявить особенности строения хлоренхимы и конфигураций ассимиляционных клеток в генеративных органах *O. sativa* и *P. australis*, имеющих соответственно бамбузоидный и арундиноидный типы анатомии листьев.

Материал и методика

Исследовалась анатомическая структура хлоренхимы цветковых чешуй и осей соцветия у генеративных побегов *O. sativa* и *P. australis*, находящихся в состоянии колошения – начала цветения. Отмеченные виды злаков были выбраны потому, что в мезофилле их листьев широко представлены лопастные клетки.

Образцы *O. sativa* отбирались в оранжерее Сибирского ботанического сада Томского государственного университета, *P. australis* – в Приобской лесостепи Западной Сибири и фиксировались в смеси Гаммалунда [21]. Анализировались колоски и оси соцветий первого порядка в средней части метелки, при этом у обоих злаков рассматривались нижние цветковые чешуи, у *O. sativa* верхних обоеполых цветков, а у *P. australis* – нижних, обычно тычиночных, цветков. Поперечные и продольные срезы осуществлялись в средней трети чешуи и средней части боковых осей метелок. Продольные срезы цветковых чешуй проводили как параллельно поверхности (парадермальный срез), так и перпендикулярно эпидерме (продольный боковой срез). Продольные срезы осей метелки осуществлялись под эпидермой (парадермальный срез) и по диаметру (радиальный срез). Под световым микроскопом рассматривали формы ассимиляционных клеток и определяли размеры их проекций в каждой плоскости среза, при этом для уточнения клеточных конфигураций также использовали мацерированные препараты [22]. На поперечных срезах определяли высоту и ширину клеток хлоренхимы, на продольных – их толщину.

В хлоренхиме злаков различают клетки простой (с ровными или чуть волнистыми стенками) и сложной (с выраженными выростами и складками в одной или нескольких плоскостях) формы [23–26]. Среди клеток сложной формы выделяют плоские ячеистые и лопастные, первые вытянуты вдоль органа и состоят из палисадообразных секций, или ячеек, вторые отличаются разнообразными очертаниями на поперечных срезах. Ячеистые клетки первой группы (Ячеистая I) ориентированы перпендикулярно к эпидерме и выполняют роль палисадной паренхимы, ячеистые клетки второй группы (Ячеистая II) располагаются параллельно к ней, что аналогично губчатой ткани. Лопастные

клетки, у которых длина выростов значительно превышает ширину, характеризуют как дольчатые [27]. В более усложненных ячеисто-лопастных и ячеисто-дольчатых клетках наблюдается сочетание ячеистых конфигураций в продольном направлении и лопастных или дольчатых контуров на поперечных срезах.

Число хлоропластов в клеточных ячейках подсчитывали на мацерированных препаратах [22]. Для определения плотности хлоропластов в частях соцветий использовались подходы, предложенные О. В. Березиной и Ю. Ю. Корчагиным [25], а также Т. К. Горышиной [28]. Количественные показатели статистически обработаны общепринятыми методами с помощью программы Snedecor [29]. В таблицах приведены средние значения и стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Для зрелых нижних цветковых чешуй *O. sativa* характерна мощная наружная эпидерма и подстилающая механическая паренхима, состоящая из двух-трех слоев (рис. 1, табл. 1). У *P. australis*, напротив, эти чешуи тонкие, со слабым развитием склеренхимы в виде островков под наружной эпидермой, их толщина в области проводящих пучков в среднем в 2,4–3,0 раза меньше таковой у *O. sativa*. Устьица в нижних колосковых чешуях *P. australis* встречаются на обеих эпидермах и расположены преимущественно вровень с ней, у *O. sativa* они приподнимающиеся и имеются лишь на внутренней поверхности. У обоих злаков устьица близки по длине замыкающих клеток. Клетки паренхимной обкладки узкие, лишь в некоторых из них встречаются немногочисленные хлоропласты.

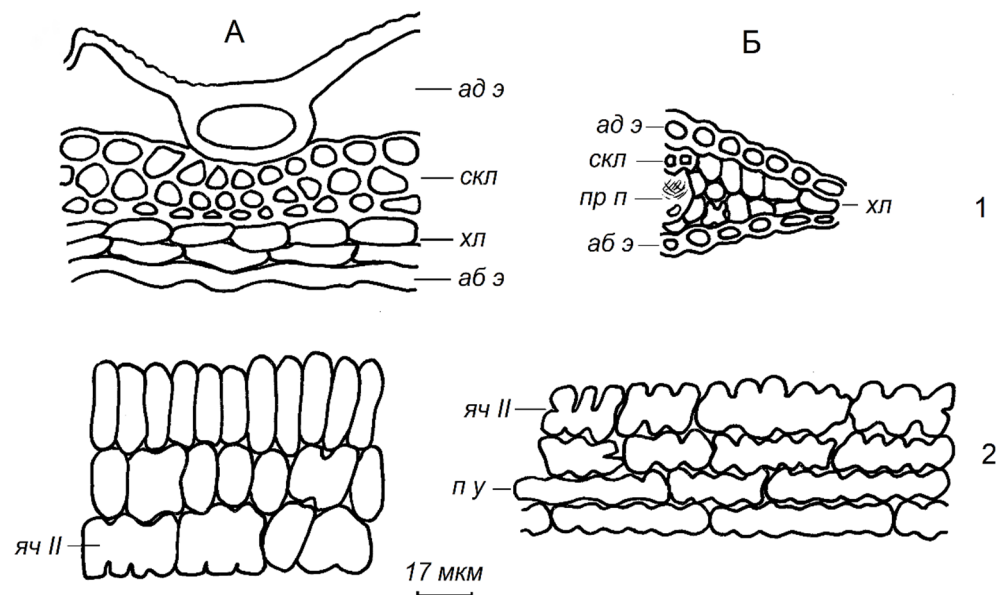


Рис. 1. Строение ассимиляционной ткани нижней цветковой чешуи у *Oryza sativa* (А) и *Phragmites australis* (Б). Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный; ад э – адаксиальная (наружная) эпидерма; аб э – абаксиальная (внутренняя) эпидерма; скл – склеренхима; хл – хлоренхима; пр п – проводящий пучок.

Форма проекций ассимиляционных клеток:

яч II – ячеистая второй группы; п у – простая удлиненная

Таблица 1

Количественно-анатомическая характеристика эпидермы и клеток паренхимной обкладки частей соцветий *Oryza sativa* и *Phragmites australis*, мкм

Вид	Поперечный срез			Продольный срез		
	Толщина		Число слоев в хлоренхиме	Длина замыкающих клеток устьиц	Клетки обкладки	
	абаксиальной эпидермы	наружной стенки абаксиальной эпидермы			Длина	Ширина
Нижняя цветковая чешуя						
<i>Oryza sativa</i>	29,9 ± 1,87	13,0 ± 0,97	1–4	23,0 ± 0,93	34,6 ± 2,94	12,2 ± 0,55
<i>Phragmites australis</i>	9,4 ± 0,25	3,0 ± 0,13	1–3	25,4 ± 0,53	49,9 ± 3,27	12,9 ± 0,61
Ось метелки первого порядка						
<i>Oryza sativa</i>	14,5 ± 0,26	5,7 ± 0,10	2–5	27,9 ± 0,26	46,8 ± 3,54	12,4 ± 1,11
<i>Phragmites australis</i>	15,5 ± 0,23	6,2 ± 0,13	2–4	26,7 ± 0,67	50,3 ± 2,47	17,0 ± 0,83

П р и м е ч а н и е. Длину замыкающих клеток устьиц измеряли на адаксиальной (внутренней) эпидерме.

В цветковых чешуях хлоренхима сосредоточена в 2–3 слоя по обе стороны от проводящих пучков, далее она протягивается в один, реже два слоя, у *O. sativa*, и в один, иногда прерывающийся, ряд у *P. australis*.

На поперечных срезах чешуй у обоих видов ассимиляционные клетки простой формы с ровными стенками, лишь у *P. australis* изредка встречаются мелколопастные проекции. Основная часть клеток имеет вытянутую форму, своей наибольшей осью опирающуюся на эпидерму, при этом ширина проекций превосходит высоту у *P. australis* в 1,4–1,5 раза, а у *O. sativa* – в 2,0–2,1 раза (табл. 2).

Таблица 2

Размеры ассимиляционных клеток хлоренхимы цветковых чешуй и осей соцветий *Oryza sativa* и *Phragmites australis*

Вид	Форма клетки	Размеры клеток, мкм		
		Высота	Ширина	Толщина
Нижняя цветковая чешуя, первый ряд у абаксиальной эпидермы				
<i>Oryza sativa</i>	Простая цилиндрическая	12,4 ± 0,40	26,4 ± 1,53	12,7 ± 0,64
	Ячеистая II	10,3 ± 0,35	20,9 ± 1,03	25,2 ± 1,55
<i>Phragmites australis</i>	Простая удлиненная	6,9 ± 0,20	10,4 ± 0,65	49,8 ± 2,80
	Ячеистая II	7,3 ± 1,21	10,7 ± 0,83	29,2 ± 2,28
Ось метелки первого порядка, первый ряд у эпидермы				
<i>Oryza sativa</i>	Ячеисто-дольчатая с одним отростком	17,5 ± 0,41	16,4 ± 0,53	22,3 ± 0,96
	Ячеистая I	16,3 ± 0,42	11,2 ± 0,48	23,2 ± 1,13
	Ячеистая II	10,0 ± 0,44	17,1 ± 0,81	27,7 ± 2,62
<i>Phragmites australis</i>	Ячеистая I	14,1 ± 0,48	10,3 ± 0,40	25,6 ± 1,56
	Ячеистая II	10,3 ± 0,61	12,4 ± 0,95	22,5 ± 0,46

П р и м е ч а н и е. Высота и ширина определялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах. Ячеистая I и II – форма ячеистых клеток первой и второй групп соответственно.

На основе сопоставления клеточных проекций на поперечных и продольных сечениях в чешуях *O. sativa* выявляются плотно сомкнутые цилиндрические клетки, ориентированные поперек длинных эпидермальных клеток, а также ячеистые и слабячеистые клетки второй группы (рис. 2, I).

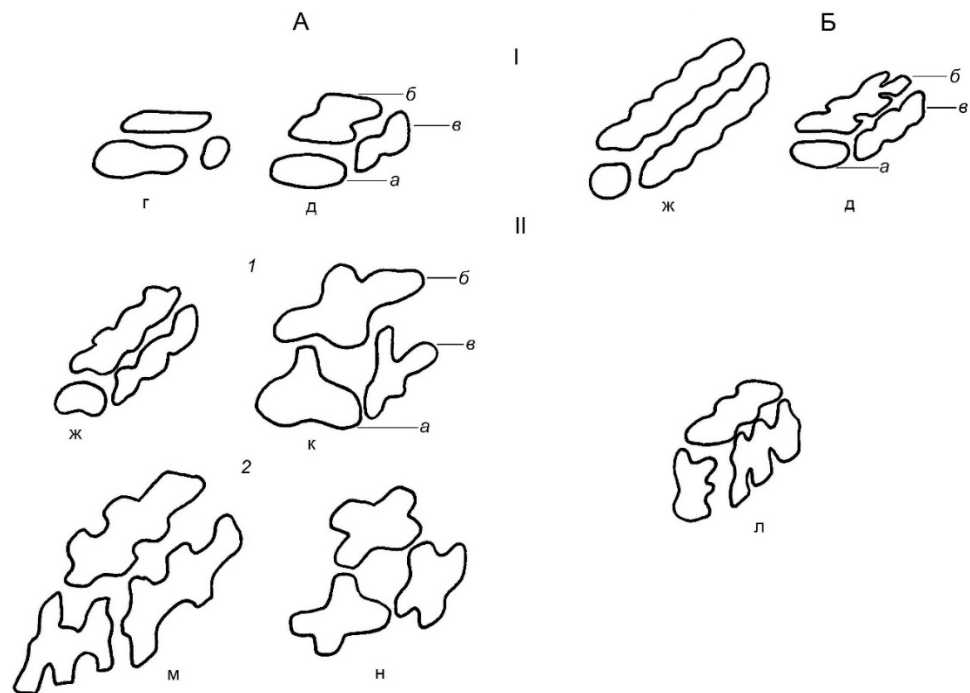


Рис. 2. Основные проекции ассимиляционных клеток в нижних цветковых чешуях (I) и осях соцветия первого порядка (II) у *Oryza sativa* (А) и *Phragmites australis* (Б).

Срез: а – поперечный; б – парадермальный; в – продольный боковой чешуй или радиальный осей. Проекция клеток: 1 – у эпидермы; 2 – внутренних слоев. Форма клетки: з – простая цилиндрическая; д – плоская ячеистая второй группы; ж – простая удлиненная вдоль органа; к – ячеисто-дольчатая с одним отростком; л – ячеисто-лопастная; м – ячеисто-дольчатая; н – трехмерная дольчатая

Своими наибольшими конфигурациями ассимиляционные клетки чешуй *P. australis* проявляются на парадермальных сечениях, среди которых наиболее часты разные варианты ячеистых клеток второй группы, состоящие в основном из 3–5 секций, а также удлиненные вдоль органа клетки с прямыми и слабо волнистыми боковыми стенками. Очень редко, но встречаются ячеистые клетки первой группы. Среди ячеистых клеток второй группы более всего ячеисто-губчатых, в том числе с поперечной складкой в крайних секциях. Учитывая присутствие мелколопастных проекций на поперечных сечениях, возможно небольшое участие более усложненных ячеисто-лопастных клеток.

Для веточек метелки обоих злаков характерно наличие толстостенной эпидермы с достаточно мелкими устьицами и слабое развитие склеренхимы в виде отдельных островков. Как и в чешуях, клетки паренхимной обкладки бесцветны или с небольшим числом хлоропластов, они протягиваются вдоль проводящих пучков, их длина больше ширины в 2,9–3,8 раза. Оси соцветия первого порядка у *O. sativa* в 1,2 раза более тонкие по сравнению с *P. australis*, но толщина хлоренхимы в них в 1,9 раза больше.

Фототрофная паренхима осей соцветия *O. sativa* сложена очень рыхло и состоит в основном из 3–5 слоев клеток разнообразной формы, которые создают систему развитых межклетников за счет соприкосновения вытянутых клеточных выростов (рис. 3). Так, на поперечных срезах большинство клеток под эпидермой характеризуются широкими и прижатыми к ней проекциями, часть из которых имеет один, изредка два удлинённых отростка, направленных внутрь. Небольшая доля проекций отличается палисадообразными формами, у которых высота превышает ширину в 2,1 раза, встречаются также отдельные губчато-лопастные клеточные конфигурации. Клетки внутренних рядов имеют хорошо выраженные дольчатые проекции с длинными тонкими отростками, по своим размерам на поперечных срезах они в 1,3–1,6 раза крупнее клеток первого слоя с выростами. Для последнего ряда хлоренхимы часто характерны мелкодольчатые и простые клеточные контуры.

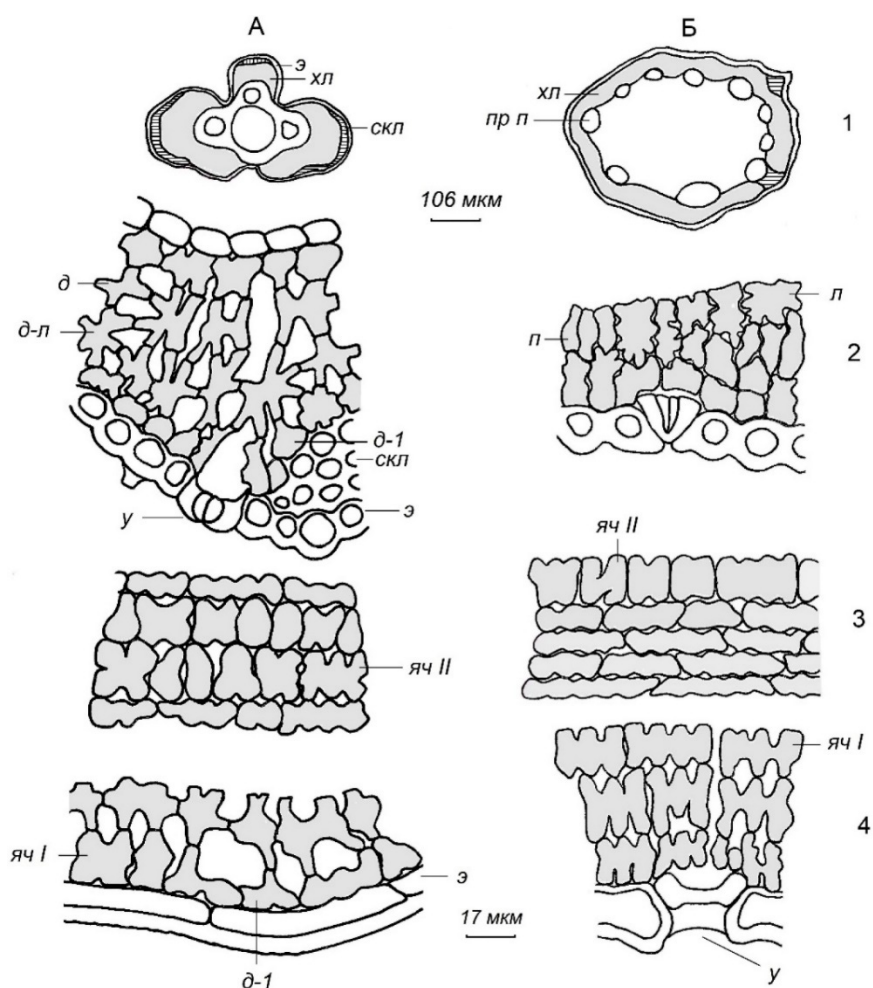


Рис. 3. Расположение (1) и строение хлоренхимы (2–4) в осях соцветия первого порядка у *Oryza sativa* (А) и *Phragmites australis* (Б). Срез: 1, 2 – поперечный; 3 – парадермальный; 4 – радиальный, э – эпидерма; у – устьице. Форма проекций ассимиляционных клеток: д – дольчатая; д-л – дольчато-лопастная; д-1 – дольчатая у эпидермы с одним отростком; л – лопастная; п – простая палисадообразная; яч I – ячеистая первой группы; яч II – ячеистая второй группы (остальные обозначения см. рис. 1)

На парадермальных срезах проекции ассимиляционных клеток расположены рядами, при этом в каждом ряду наблюдается чередование клеток простой и сложной формы. Сопоставляя форму и размеры клеток хлоренхимы с использованием тангентальных и радиальных сечений, можно выявить, что под эпидермой осей *O. sativa* располагаются клетки простой формы, плоские ячеистые первой и второй групп, а также ячеисто-дольчатые (рис. 2, II). Достаточно многочисленные ячеисто-дольчатые клетки отличаются более сложными очертаниями, у которых в отдельных секциях ячеистых клеток второй группы имеется один или два вытянутых выроста. Клетки внутренних слоев представлены трехмерными дольчатыми и дольчато-лопастными с выростами в разных направлениях, а также более длинными ячеисто-дольчатыми, у которых вдоль оси проявляются слабоячеистые проекции с наличием длинных отростков в секциях.

В осях метелки *P. australis* хлорофиллоносная ткань состоит из 2–4 слоев клеток, она плотно сомкнута и проходит почти сплошной полосой под эпидермой. Первые два ряда ассимиляционных клеток в своем большинстве являются ячеистыми клетками первой группы, основные формы которых проявляются на радиальных сечениях, а на поперечных срезах они имеют палисадообразные проекции, часто с волнистыми боковыми стенками. При этом у эпидермы можно выявить и небольшое присутствие ячеистых клеток второй группы. Хлорофиллоносные клетки последующих слоев нередко можно охарактеризовать как более усложненные ячеисто-лопастные, они отличаются мелколопастными и губчато-лопастными формами в поперечнике и разными вариантами ячеистых конфигураций первой группы в радиальном направлении. Ввиду того, что толщина клеточных секций в 1,5 раза меньше по сравнению с их шириной, выраженные световые признаки хлоренхимы осей соцветия особенно проявляются на радиальных сечениях.

В генеративных органах *P. australis* по сравнению с *O. sativa* ячеистые клетки формируются в основном с более многочисленными секциями, высота которых превосходит ширину у первого вида в 1,6–2,4 раза, а у второго – в 1,9–2,6 раза (табл. 3).

Таблица 3

Размеры секций ячеистых клеток у эпидермы в хлоренхиме цветковых чешуй и осей соцветий у *Oryza sativa* и *Phragmites australis*

Вид	Форма клетки	Размеры секции, мкм		Число ячеек в клетке
		Высота	Ширина	
Нижняя цветковая чешуя, первый ряд у абаксиальной эпидермы				
<i>Oryza sativa</i>	Ячеистая II	21,5 ± 1,35	8,4 ± 0,41	2–4
<i>Phragmites australis</i>	Ячеистая II	11,9 ± 0,33	7,3 ± 0,25	2–7
Ось метелки первого порядка, первый ряд у эпидермы				
<i>Oryza sativa</i>	Ячеистая I	17,0 ± 0,55	8,4 ± 0,56	2–4
	Ячеистая II	17,2 ± 0,50	8,9 ± 0,45	2–4
<i>Phragmites australis</i>	Ячеистая I	16,3 ± 0,95	6,8 ± 0,22	2–7
	Ячеистая II	13,2 ± 0,52	7,3 ± 0,33	2–3

П р и м е ч а н и е. Размеры секций ячеистых клеток первой группы измеряли на продольных боковых и радиальных срезах, а секций ячеистых клеток второй группы – на парадермальных срезах. Остальные обозначения см. табл. 2.

Плотность хлоропластов в цветковых чешуях у обоих злаков в 5,4–9,4 раза меньше по сравнению с боковыми веточками метелки, при этом их насыщенность в более тонких осях *O. sativa* близка к данным для *P. australis* (табл. 4).

Таблица 4

Показатели ассимиляционного аппарата генеративных органов *Oryza sativa* и *Phragmites australis*

Вид	Число хлоропластов	
	в клетке или в секции ячеистой клетки	в 1 см ² органа, млн
Нижняя цветковая чешуя		
<i>Oryza sativa</i>	8,2 ± 0,57	3,36
<i>Phragmites australis</i>	4,3 ± 0,19	2,10
Ось метелки первого порядка		
<i>Oryza sativa</i>	10,2 ± 0,32	18,23
<i>Phragmites australis</i>	5,4 ± 0,27	19,67

П р и м е ч а н и е. Число хлоропластов для осей соцветия определено в 1 см² боковой поверхности.

Как известно, мезофилл листьев *O. sativa* состоит из плотно сомкнутых уплощенных лопастных клеток [30–32]. Многочисленные плотно расположенные клетки лопастной формы широко присутствуют и в ассимиляционной паренхиме листьев *P. australis*, особенно во внутренней части между проводящими пучками [18, 33, 26].

В цветковых чешуях *O. sativa* конфигурации клеток упрощаются, волнистость стенок на поперечных срезах практически исчезает, и наряду с узкими цилиндрическими клетками проявляются ячеистые клетки второй группы. В цветковых чешуях *P. australis* более развита губчатая паренхима, образованная вытянутыми клетками простой формы и ячеистыми второй группы, своей наибольшей поверхностью они обращены к эпидерме, при этом также наблюдается упрощение клеточных проекций на поперечных сечениях. В результате в структуре хлоренхимы цветковых чешуй по сравнению с листьями у обоих злаков усиливается устойчивость к затенению, в большей степени это проявляется у *P. australis*. Теневые черты организации хлоренхимы были отмечены авторами ранее и для цветковых чешуй фестукоидных злаков, различающихся по строению мезофилла листьев и экологическим особенностям [34].

В средней части стебля *O. sativa* ассимиляционная ткань состоит из клеток простой формы, вытянутой вдоль органа. В веточках метелки *O. sativa* по сравнению со стеблем формы отдельных клеток и структура ассимиляционной ткани, напротив, резко усложняются. В открытых частях стебля *P. australis* хлоренхима представлена преимущественно плоскими ячеистыми клетками первой группы [35], в осях метелки наблюдается усложнение пространственных форм ассимиляционных клеток за счет большого присутствия более сложных ячеисто-лопастных клеток. У обоих видов в сложении хлорофиллоносной паренхимы веточек соцветия отмечаются хорошо выраженные световые черты.

Показано, что интенсивность фотосинтеза метелки разных генотипов *O. sativa* в 4,2–7,5 раза ниже по сравнению с листьями, вместе с тем соцветия отличались значительно более высоким уровнем дыхания и превосходили листья по содержанию азота на единицу площади в 1,8–3,4 раза [10]. На примере сортов и гибридов риса также установлено, что основная часть поверхности метелки приходится на колоски, площадь которых в 2,0–3,3 раза больше по

сравнению с осями соцветия [8, 9]. При сопоставлении с колосками у веточек метелки, включая рахис, интенсивность транспирации меньше в 3,8–8,5 раза, а скорость фотосинтеза – в 1,2–2,6 раза [6, 8]. В то же время ветви рахиса рассматриваются как один из наиболее важных органов фотосинтеза соцветия, так как в них фиксируется основная часть ассимилятов и наблюдается активное их передвижение из других органов [36]. Так, число первичных ветвей рахиса в метелке риса достоверно положительно коррелирует с длиной флагового листа, длиной метелки и урожайностью зерна [37]. Различия физиологических характеристик колосков и веточек метелки, вероятно, в некоторой степени обусловлены и особенностями структуры их ассимиляционной ткани.

Заключение

Таким образом, разные части генеративных органов *O. sativa* и *P. australis* различаются по строению хлоренхимы и основным трехмерным формам ассимиляционных клеток.

По сравнению с листовыми пластинками, отличающимися по строению мезофилла, хлоренхима цветковых чешуй у обоих злаков построена из более упрощенных и близких по конфигурациям клеток. Клетки лопастной формы, столь характерные для листьев обоих видов, в цветковых чешуях практически не выявляются. Хлоренхима чешуй *O. sativa* состоит из клеток цилиндрической формы и ячеистых второй группы из 2–4 секций, для чешуй *P. australis* характерны удлинённые вдоль органа ассимиляционные клетки с прямыми или слабоволнистыми боковыми стенками и более разнообразные варианты ячеистых клеток второй группы.

В осях метелки по сравнению со стеблями, напротив, происходит усложнение пространственных клеточных очертаний: у *O. sativa* за счет развития разных вариантов дольчатых и дольчато-ячеистых клеток, у *P. australis* – за счет увеличения участия ячеисто-лопастных клеток, что, вероятно, способствует усилению газообмена.

В строении хлоренхимы цветковых чешуй у обоих злаков проявляются теневые черты, а в осях метелки более выражены световые признаки. В целом наибольшее распространение ассимиляционных клеток сложной формы наблюдается в веточках метелки по сравнению с цветковыми чешуями.

Список литературы

1. Нальборчик Т. Э. Роль различных органов фотосинтеза в формировании урожая // Адаптивные реакции в формировании и активности фотосинтетического аппарата. Пушино : НЦБИ АН СССР, 1980. С. 22–23.
2. Андрианова Ю. Е., Тарчевский И. А. Хлорофилл и продуктивность растений. М. : Наука, 2000. 136 с.
3. Sanchez-Bragado R., Molero G., Reynolds M. P., Araus J. L. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}\text{C}$ // Journal of Experimental Botany. 2014. Vol. 65, № 18. P. 5401–5413.
4. Takeda T., Maruta H. Studies on CO_2 exchange in crop plants: IV. Roles played by the various parts of the photosynthetic organs of rice plant in producing grains during the ripening period // Japanese Journal of Crop Science. 1956. Vol. 24, № 3. P. 181–184.
5. Tsuno Y., Sato T., Miyamoto H., Harada N. Studies on CO_2 uptake and CO_2 evolution in each part of crop plants: II. Photosynthetic activity in the leaf sheath and ear of rice

- plant // Japanese Journal of Crop Science. 1975. Vol. 44, № 3. P. 287–292. doi: 10.1626/jcs.44.287
6. Imaizumi N., Usuda H., Nakamoto H., Ishihara K. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with the photosynthetic carbon metabolism in rice panicles // Plant and Cell Physiology. 1990. Vol. 31, № 6. P. 835–844. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077986
 7. Imaizumi N., Samejima M., Ishihara K. Characteristics of photosynthetic carbon metabolism of spikelets in rice // Photosynthesis Research. 1997. Vol. 52, № 2. P. 75–82. doi: 10.1023/a:1005887931498
 8. Ishihara K., Kiyota E., Imaizumi N. Transpiration and photosynthesis characteristics of the panicle in comparison with the flag leaf in the rice plant // Japanese Journal of Crop Science. 1990. Vol. 59, № 2. P. 321–326. doi: 10.1626/JCS.59.321
 9. Chang T., Song Q., Zhao H. [et al.]. An in situ approach to characterizing photosynthetic gas exchange of rice panicle // Plant Methods. 2020. Vol. 16, № 92. doi: 10.1186/s13007-020-00633-1
 10. Zhang Q., Tang W., Peng S., Li Y. Limiting factors for panicle photosynthesis at the anthesis and grain filling stages in rice (*Oryza sativa* L.) // The Plant Journal. 2022. Vol. 109, № 1. P. 77–91. doi: 10.1111/tpj.15554
 11. Takeda K., Takahashi M. Unbalanced growth in floral glumes and caryopsis in rice. I. Varietal difference in the degree of unbalance and the occurrence of malformed grains. (Genetical studies on rice plant, XXXV) // Japanese Journal of Breeding. 1970. Vol. 20, № 6. P. 337–343. doi: 10.1270/jsbbs1951.20.337
 12. Nakamoto T., Inanaga S., Nagato Y. Analysis on the Growth Pattern of Glume in Rice // Japanese Journal of Crop Science. 1987. Vol. 56, № 2. P. 149–155. doi: 10.1626/jcs.56.149
 13. Suman S. K. Role of palea and lemma in the development of the caryopsis of *Oryza sativa* Linn. (Poaceae) // International Journal of Emerging Technologies and Innovative Research (JETIR). 2022. Vol. 9, № 12. P. 754–757.
 14. Петрова Л. Р., Ляховкин А. Г. Анатомо-морфологические особенности зеленых частей соцветия *Oryza sativa* (Poaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 2. С. 200–208.
 15. Liu M., Li H., Su Y. [et al.]. G1/ELE functions in the development of rice lemmas in addition to determining identities of empty glumes // Frontiers in Plant Science. 2016. Vol. 7. Article 1006. doi: 10.3389/fpls.2016.01006
 16. Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178.
 17. Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Veski M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae // Journal of the Linnean Society, Botany. 1973. Vol. 66, № 4. P. 259–275.
 18. Watson L., Macfarlane T. D., Dallwitz M. J. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. 1992 onwards. Version: 25th January 2024. URL: <https://www.delta-intkey.com/grass/index.htm>
 19. Зверева Г. К. Пространственная организация хлоренхимы в осях метелок фестукоидных злаков // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. № 4 (32). С. 32–43. doi: 10.21685/2307-9150-2020-4-4
 20. Зверева Г. К. Клеточная организация ассимиляционной ткани у генеративных побегов фестукоидных злаков // Растительный мир Азиатской России. 2021. Т. 14, № 3. С. 194–204. doi: 10.15372/RMAR20210302
 21. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев : Наукова думка, 1973. 591 с.

22. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // *Planta*. 1969. Vol. 86, № 2. P. 186–194.
23. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*. 1970. Vol. 39. P. 418–425.
24. Parker M. L., Ford M. A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species // *Annals of Botany*. 1982. Vol. 49, № 2. P. 165–176.
25. Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // *Ботанический журнал*. 1987. Т. 72, № 4. С. 535–541.
26. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.
27. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // *Физиология растений*. 2002. Т. 49, № 3. Р. 467–480.
28. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л. : Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
29. Сорокин О. Д. Прикладная статистика на компьютере. Краснообск : ГУП РПО СО РАСХН, 2004. 162 с.
30. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot // *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*. 1967. Vol. 36, № 3. P. 291–296. doi: 10.1626/jcs.36.3_291
31. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops // *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1978. Vol. 12, № 3. P. 128–131.
32. Бурундукова О. Л. Структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата сортов риса разного происхождения и морфотипа в условиях Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 20 с.
33. Antoneilli M., Pasqualini S., Batini P. [et al.]. Physiological and anatomical characterization of *Phragmites australis* leaves // *Aquatic Botany*. 2002. Vol. 72, № 1. P. 55–66.
34. Зверева Г. К. Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестукоидных злаков (Poaceae) // *Ученые записки ЗабГУ. Биологические науки*. 2017. Т. 12, № 1. Р. 72–79.
35. Зверева Г. К. Сравнительное исследование хлоренхимы вегетативных органов у *Phragmites australis* и *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae) // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2023. № 3. С. 3–18. doi: 10.21685/2307-9150-2023-3-1
36. Sasahara T. Studies on Structure and Function of the Rice Ear: II. Photosynthetic and respiratory activities of organs consisting the rice ear // *Japanese Journal of Crop Science*. 1981. Vol. 50, № 3. P. 289–295. doi: 10.1626/jcs.50.289
37. Abbasi M. F., Din A. U., Abbasi F. M. Development of new rice strain with improved sink size and source capacity using a multi-parent advanced generation intercross (magic) approach // *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*. 2022. Vol. 54, № 5. P. 963–975. doi: 10.54910/sabrao2022.54.5.1

References

1. Nal'borchik T.E. The role of various photosynthetic organs in crop formation. *Adaptivnye reaktsii v formirovanii i aktivnosti fotosinteticheskogo apparata* = Adaptive reactions in the formation and activity of the photosynthetic apparatus. Pushchino: NTsBI AN SSSR, 1980:22–23. (In Russ.)
2. Andrianova Yu.E., Tarchevskiy I.A. *Khlorofill i produktivnost' rasteniy* = Chlorophyll and plant productivity. Moscow: Nauka, 2000:136. (In Russ.)

3. Sanchez-Bragado R., Molero G., Reynolds M.P., Araus J.L. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}\text{C}$. *Journal of Experimental Botany*. 2014;65(18):5401–5413.
4. Takeda T., Maruta H. Studies on CO_2 exchange in crop plants: IV. Roles played by the various parts of the photosynthetic organs of rice plant in producing grains during the ripening period. *Japanese Journal of Crop Science*. 1956;24(3):181–184.
5. Tsuno Y., Sato T., Miyamoto H., Harada N. Studies on CO_2 uptake and CO_2 evolution in each part of crop plants: II. Photosynthetic activity in the leaf sheath and ear of rice plant. *Japanese Journal of Crop Science*. 1975;44(3):287–292. doi: 10.1626/jcs.44.287
6. Imaizumi N., Usuda H., Nakamoto H., Ishihara K. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with the photosynthetic carbon metabolism in rice panicles. *Plant and Cell Physiology*. 1990;31(6):835–844. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077986
7. Imaizumi N., Samejima M., Ishihara K. Characteristics of photosynthetic carbon metabolism of spikelets in rice. *Photosynthesis Research*. 1997;52(2):75–82. doi: 10.1023/a:1005887931498
8. Ishihara K., Kiyota E., Imaizumi N. Transpiration and photosynthesis characteristics of the panicle in comparison with the flag leaf in the rice plant. *Japanese Journal of Crop Science*. 1990;59(2):321–326. doi: 10.1626/JCS.59.321
9. Chang T., Song Q., Zhao H. et al. An in situ approach to characterizing photosynthetic gas exchange of rice panicle. *Plant Methods*. 2020;16(92). doi: 10.1186/s13007-020-00633-1
10. Zhang Q., Tang W., Peng S., Li Y. Limiting factors for panicle photosynthesis at the anthesis and grain filling stages in rice (*Oryza sativa* L.). *The Plant Journal*. 2022;109(1):77–91. doi: 10.1111/tpj.15554
11. Takeda K., Takahashi M. Unbalanced growth in floral glumes and caryopsis in rice. I. Varietal difference in the degree of unbalance and the occurrence of malformed grains. (Genetical studies on rice plant, XXXXV). *Japanese Journal of Breeding*. 1970;20(6):337–343. doi: 10.1270/jsbbs1951.20.337
12. Nakamoto T., Inanaga S., Nagato Y. Analysis on the Growth Pattern of Glume in Rice. *Japanese Journal of Crop Science*. 1987;56(2):149–155. doi: 10.1626/jcs.56.149
13. Suman S.K. Role of palea and lemma in the development of the caryopsis of *Oryza sativa* Linn. (Poaceae). *International Journal of Emerging Technologies and Innovative Research (JETIR)*. 2022;9(12):754–757.
14. Petrova L.R., Lyakhovkin A.G. Anatomical and morphological features of the green parts of the *Oryza sativa* (Poaceae) inflorescence. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1989;74(2):200–208. (In Russ.)
15. Liu M., Li H., Su Y. et al. G1/ELE functions in the development of rice lemmas in addition to determining identities of empty glumes. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7. Article 1006. doi: 10.3389/fpls.2016.01006
16. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*. 1958;119(3):170–178.
17. Carolin R.C., Jacobs S.W.L., Vesik M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Journal of the Linnean Society, Botany*. 1973;66(4):259–275.
18. Watson L., Macfarlane T.D., Dallwitz M.J. *The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references*. 1992 onwards. Version: 25th January 2024. Available at: <https://www.delta-intkey.com/grass/index.htm>
19. Zvereva G.K. Spatial organization of chlorenchyma in panicle axes of festucoid cereals. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2020;(4):32–43. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2020-4-4

20. Zvereva G.K. Cellular organization of assimilatory tissue in generative shoots of festu-
coid cereals. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* = Flora of Asian Russia. 2021;14(3):
194–204. (In Russ.). doi: 10.15372/RMAR20210302
21. Grodzinskiy A.M., Grodzinskiy D.M. *Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy* =
A brief handbook of plant physiology. Kiev: Naukova dumka, 1973:591. (In Russ.)
22. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf devel-
opment in spinach. *Planta*. 1969;86(2):186–194.
23. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops.
V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops. *Pro-
ceedings of the Crop Science Society of Japan*. 1970;39:418–425.
24. Parker M.L., Ford M.A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum*
species. *Annals of Botany*. 1982;49(2):165–176.
25. Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. Towards a methodology for assessing the mesostruc-
ture of leaves of species of the *Triticum* (Poaceae) genus in connection with the struc-
tural features of its chlorophyll-bearing cells. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical jour-
nal. 1987;72(4):535–541. (In Russ.)
26. Zvereva G.K. *Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* = Anatomical
structure of the mesophyll of cereal leaves (*Poaceae*). Novosibirsk: Izd-vo NGPU,
2011:201. (In Russ.)
27. Ivanova L.A., P'yankov V.I. Structural adaptation of leaf mesophyll to shading. *Fizi-
ologiya rasteniy* = Plant physiology. 2002;49(3):467–480. (In Russ.)
28. Goryshina T.K. *Fotosinteticheskiy apparat rasteniy i usloviya sredy* = Photosynthetic
apparatus of plants and environmental conditions. Leningrad: Izd-vo LGU, 1989:204.
(In Russ.)
29. Sorokin O.D. *Prikladnaya statistika na komp'yutere* = Applied statistics on the com-
puter. Krasnoobsk: GUP RPO SO RASKhN, 2004:162. (In Russ.)
30. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The
mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot. *Proceedings
of the Crop Science Society of Japan*. 1967;36(3):291–296. doi: 10.1626/jcs.36.3_291
31. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous
crops. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 1978;12(3):128–131.
32. Burundukova O.L. *Structural and functional characteristics of the assimilation appa-
ratus of rice varieties of different origin and morphotype in the conditions of Primorye*.
PhD abstract. Vladivostok, 1993:20. (In Russ.)
33. Antoneilli M., Pasqualini S., Batini P. et al. Physiological and anatomical characteriza-
tion of *Phragmites australis* leaves. *Aquatic Botany*. 2002;72(1):55–66.
34. Zvereva G.K. The structure of assimilation parenchyma in the scales of the flower
of festuroid cereals (*Poaceae*). *Uchenye zapiski ZabGU. Biologicheskie nauki* = Pro-
ceedings of Transbaikal State University. Biological sciences. 2017;12(1):72–79.
(In Russ.)
35. Zvereva G.K. Comparative study of chlorenchyma of vegetative organs in *Phrag-
mites australis* and *Molinia caerulea* (*Poaceae*, *Arundinoideae*). *Izvestiya vysshikh
uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = University proceed-
ings. Volga region. Natural sciences. 2023;(3):3–18. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-
9150-2023-3-1
36. Sasahara T. Studies on Structure and Function of the Rice Ear: II. Photosynthetic and
respiratory activities of organs consisting the rice ear. *Japanese Journal of Crop Sci-
ence*. 1981;50(3):289–295. doi: 10.1626/jcs.50.289
37. Abbasi M.F., Din A.U., Abbasi F.M. Development of new rice strain with improved
sink size and source capacity using a multi-parent advanced generation intercross
(magic) approach. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*. 2022;54(5):963–975.
doi: 10.54910/sabrao2022.54.5.1

Информация об авторах / Information about the authors

Галина Кимовна Зверева

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник,
профессор кафедры биологии
и экологии,
Новосибирский государственный
педагогический университет
(Россия, г. Новосибирск, Вилейская, 28);
главный научный сотрудник,
Сибирский федеральный научный
центр агробιοтехнологий РАН
(Россия, Новосибирская обл.,
г. Краснообск, ул. Центральная, 8)
E-mail: labspp@yandex.ru

Galina K. Zvereva

Doctor of biological sciences,
senior researcher, professor
of the sub-department
of biology and ecology,
Novosibirsk State Pedagogical University
(28 Vilyuiskaya street, Novosibirsk, Russia);
main researcher,
Siberian Federal Scientific Center
of Agro-Bio Technologies
of the Russian Academy of Sciences
(8 Tsentralnaya street, Krasnoobsk,
Novosibirsk region, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов /

The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 07.12.2024

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 24.12.2024

Принята к публикации / Accepted 10.01.2025