

## КЛЕТОЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АССИМИЛЯЦИОННОЙ ТКАНИ У ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ

Г.К. Зверева<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Новосибирский государственный педагогический университет,  
630126, Новосибирск, ул. Виллюйская, 28, Россия

<sup>2</sup>Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,  
630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия; [labs@ngs.ru](mailto:labs@ngs.ru)

В основе структурной регуляции фотосинтеза лежат особенности организации хлоренхимы растений на клеточном и тканевом уровнях. В хлоренхиме злаков отмечается широкое присутствие клеток сложной формы с выраженными складками и выростами, среди которых выделяют ячеистые и лопастные. Целью данного исследования было сопоставление структуры хлоренхимы, параметров и трехмерной формы ассимиляционных клеток в вегетативных и генеративных органах у фестукоидных злаков.

На примере 25 видов фестукоидных злаков разных экологических групп, произрастающих в Западной Сибири, проведено сравнительное изучение пространственной организации фотосинтетической ткани в листовых пластинках, листовых влагалищах и чешуях колосков. Образцы растений фиксировали в смеси Гаммалунда. Поперечные и продольные срезы проводили в средней части листовых пластинок и чешуй и в верхней части листовых влагалищ. При описании клеток хлоренхимы выделяли простые (с прямыми или слегка волнистыми стенками) и сложные (отличающиеся разветвленностью оболочек) формы ассимиляционных клеток. Клетки сложной формы могут быть плоскими, если сложные контуры имеются только в одном направлении, или многосложными, если они обнаруживаются в двух или трех направлениях.

Показано, что в чешуях колосков по сравнению с листовыми пластинками сокращается толщина и упрощается структура хлоренхимы, при этом резко уменьшается плотность хлоропластов, что может свидетельствовать об ослаблении фотосинтетической функции. В то же время для чешуй колосков характерно усложнение пространственных клеточных конфигураций по сравнению с листьями, преимущественно за счет преобладания ячеистых клеток разной степени выраженности, вплоть до трижды сложных ячеисто-лопастных, имеющих лопастные контуры в поперечнике и ячеистых в продольном направлении. Клетки располагаются рядами вдоль органа и соприкасаются с клетками соседнего ряда в основном выпуклыми частями, что приводит к увеличению межклеточного пространства. В целом, ассимиляционные клетки в чешуях колосков фестукоидных злаков по сравнению с листьями отличаются усложненными формами, меньшей площадью поперечного сечения и большим размером в продольном направлении, что, возможно, создает структурную основу для усиления газообмена и до некоторой степени может компенсировать уменьшение развития хлоренхимы.

**Ключевые слова:** *Роасае, фестукоидные злаки, анатомия, листья, чешуи колосков, пространственная организация хлоренхимы, ячеистые клетки, лопастные клетки.*

**Для цитирования:** Зверева Г.К. Клеточная организация ассимиляционной ткани у генеративных побегов фестукоидных злаков. *Раст. мир Азиатской России.* 2021;14(3):194-204. DOI 10.15372/RMAR20210302

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение клеточной организации хлоренхимы в разных надземных органах растений позволяет более полно оценить жизнедеятельность их вегетативных и генеративных побегов. Фотосинтетическая активность листьев во многом зависит от особенностей пространственной организации ассимиляционной ткани (Мокронос, 1981; Иванова и др., 2006; Tholen et al., 2012; Xiao et al., 2016; и др.). Для листьев двудольных растений, преимущественно с дорсивентральным типом мезофилла, было показано, что такие признаки, как форма,

размеры, число слоев и плотность ассимиляционных клеток, а также соотношение между площадью их поверхности и листовой площадью, важны для оценки влияния анатомии на фотосинтез листа (Koike, 1988; Kogami et al., 2001; Terashima et al., 2001; Retta et al., 2020). Так, отношение площади поверхности клеток мезофилла к площади листа ( $A_{mes}/A$ ) при высоком освещении коррелирует с уровнем ассимиляции  $CO_2$  (Nobel et al., 1975; Longstreth et al., 1980; Evans, Von Caemmerer, 1996), при этом отмечают, что важно учитывать клеточную поверхность, обращенную в межклеточное про-

странство, которое доступно для поглощения углекислого газа (Patton, Jones, 1989; Slaton, Smith, 2002; Nobel, 2009; Ren et al., 2019). На этот показатель также оказывают влияние размеры, особенности конфигурации и плотность сложения клеток, большое значение имеет объем межклетников. В то же время у теневых растений эта корреляция слабо выражена (Araus et al., 1986). Для листьев с дифференцированным мезофиллом палисадные клетки обычно рассматривают как цилиндры, а клетки губчатой ткани – как сферы.

Клетки мезофилла листьев злаков весьма разнообразны как по размерам, так и по своим пространственным конфигурациям, при этом часто их параметры определялись на поперечных срезах. Так, при световом насыщении *Lolium perenne* L. было выявлено, что с уменьшением средней площади поперечного сечения ассимиляционных клеток листовых пластинок интенсивность фотосинтеза возрастает (Wilson, Cooper, 1969, 1970). Напротив, положительную корреляцию между скоростью обмена CO<sub>2</sub> и размерами клеток хлоренхимы листьев наблюдали у *Festuca arundinacea* Schreb. разной плоидности (Byrne et al., 1981). В то же время не обнаружено линейной взаимосвязи между площадью поверхности мезофилла, обращенной в межклеточное пространство, и скоростью фотосинтеза у флагового листа видов *Triticum* L. (Jellings, Leech, 1984; Filgueira et al., 2003).

Наличие долей в клетках сложной формы (armed cells) в листьях злаков выделяют как одну из четырех стратегий увеличения площади поверхности мезофилла (Terashima et al., 2011). При рассмотрении клеток хлоренхимы листьев у сортов *Oryza sativa* L., *O. glaberrima* Steud. и *Triticum aestivum* L. как лопастных сфероидов с различной

ориентацией длинных осей к жилкам показано, что у пшеницы наблюдается более высокая проводимость мезофилла, которая связана с утолщенной фототрофной тканью, большей площадью ее открытой поверхности и более тонкими стенками ассимиляционных клеток (Ouyang et al., 2017). При этом между интенсивностью фотосинтеза и проводимостью мезофилла у пшеницы наблюдалась достоверная положительная корреляция.

Ассимиляционная ткань в листьях фестукоидных злаков описывается преимущественно как гомогенная (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988; Нагалецкий, 2001; и др.), а расположение клеток в мезофилле – как диффузное или неупорядоченное (Brown, 1958; Николаевский, 1972; Carolin et al., 1973), при этом у ряда видов допускалась возможность выделения палисадной и губчатой паренхимы (Николаевский, 1970; и др.). Нами показано широкое распространение клеток сложной конфигурации у дикорастущих фестукоидных злаков, упорядочена классификация их формы и выявлены некоторые особенности пространственного строения хлоренхимы в листьях и генеративных органах (Зверева, 2009, 2011, 2017а,б; и др.). Задачей данной работы было сопоставление строения фотосинтетической ткани, а также параметров и формы ассимиляционных клеток в листьях и чешуях колосков у фестукоидных злаков как структурной основы функционирования их побегов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сравнительный анализ ассимиляционной ткани листьев и чешуй колосков проведен у 25 видов фестукоидных злаков разных экологических групп, произрастающих в Западной Сибири и представляющих 23 рода (табл. 1).

Таблица 1

### Изученные виды фестукоидных злаков

Studied species of festucoid grasses

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты и гигромезофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol., <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern., <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv., * <i>Melica nutans</i> L.
Мезофиты и ксеромезофиты	Дикорастущие злаки: <i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub, <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv., * <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg., * <i>Hordeum jubatum</i> L., <i>Lolium perenne</i> L., <i>Milium effusum</i> L., <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst., * <i>Poa angustifolia</i> L., * <i>Poa sibirica</i> Roshev. Культурные злаки: <i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4), <i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80), <i>Secale cereale</i> L. (сорт Крупнозерная), <i>Triticum aestivum</i> L. (сорт Новосибирская 89)
Ксерофиты	* <i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski, <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevski, * <i>Puccinellia tenuissima</i> Litv. ex Krecz., <i>Stipa pennata</i> L.

Примечание. \* Изучены цветковые чешуи, у остальных видов – колосковые чешуи.

Note. \* The flower glumes were studied; at the other species were studied glumes.

Анатомическое строение хлоренхимы листьев исследовалось в средней части генеративных побегов злаков, находящихся в фазе колошения или начала цветения. Отбор колосковых или цветковых чешуй также производился в средней части соцветия злаков. Анатомические срезы проводили в средней части листовых пластинок и чешуй и в верхней трети листовых влагалищ. Растительные образцы фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Конфигурации клеток хлоренхимы рассматривали на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах листьев и чешуй. Продольные сечения проводились параллельно поверхности органа (парадермальный срез) и в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной наружной эпидерме (продольный боковой срез). В статье сопоставлены размеры ассимиляционных клеток, расположенных под абаксиальной эпидермой в листьях и под наружной (абаксиальной) эпидермой в колосковых и цветковых чешуях. Высота и ширина клеток определялись под световым микроскопом с помощью шкалы окуляр-микрометра на поперечных срезах, толщина – на продольных сечениях в 30-кратной повторности. Средние размеры клеток для фестукоидных злаков выводили из средних показателей для отдельных видов растений.

По трехмерным конфигурациям выделяли клетки простой (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложной (отличающиеся наличием выростов и складок) формы (Зверева, 2009, 2011). Клетки сложной формы подразделялись на ячеистые, состоящие из более или менее равномерных секций или клеточных ячеек, и лопастные, имеющие разнообразные выросты оболочки. Ячеистые клетки расположены вдоль органа и своими секциями могут быть ориентированы как перпендикулярно (клетки первой группы), так и параллельно (клетки второй группы) к его поверхности, при этом возможны и более разнообразные конфигурации (губчато-ячеистые, слабо-ячеистые). Лопастные клетки обнаруживаются на поперечных срезах. У плоских клеток сложные проекции проявляются только в одном направлении, у многосложных – в двух или трех плоскостях. Среди последних наиболее часты трижды сложные ячеисто-лопастные клетки, в которых сочетаются лопастные контуры в поперечнике и ячеистые – в продольном направлении. Типы строения мезофилла листовых пластинок у фестукоидных злаков определены с учетом наличия или отсутствия ячеистых форм и на основе расположения ассимиляционных клеток у абаксиальной и

абаксиальной эпидерм. По аналогии с двудольными растениями ячеистые клетки первой группы приближаются к палисадной ткани, а второй группы – к губчатой паренхиме.

Для определения плотности хлоропластов в листьях и чешуях злаков использовались подходы, предложенные рядом авторов (Березина, Корчагин, 1987; Горышина, 1989; и др.). Названия видов растений приведены по “Конспекту флоры Азиатской России: Сосудистые растения” (2012). Количественные показатели обработаны статистически общепринятыми методами с помощью программы STATISTICA 6. Различия между показателями определялись по критерию Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В фотосинтетической ткани надземных органов фестукоидных злаков широко участие клеток сложной формы, проявляющихся как в продольном (ячеистые клетки и их варианты), так и поперечном направлениях (лопастные клетки) (Chonan, 1970; Parker, Ford, 1982; Березина, Корчагин, 1987; Зверева, 2009; и др.). По наличию, степени выраженности и частоте встречаемости ячеистых клеток в листьях нами выделены три группы злаков (Зверева, 2009, 2011). Так, среди рассмотренных растений у *Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Puccinellia tenuissima*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica*, *Phleum phleoides* мезофилл листовых пластинок в подавляющем большинстве состоит из клеток простой формы. В листьях *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Hierochloa odorata*, *Melica nutans* и *Milium effusum* ячеистых клеток немного, и часто они слабо выражены. Многочисленные и хорошо развитые ячеистые клетки имеются в листовых пластинках *Agropyron cristatum*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Hordeum jubatum*, *Lolium perenne*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa pennata*, а также у *Avena sativa*, *Hordeum sativum*, *Triticum aestivum* и *Secale cereale*.

Анализируемые злаки также различаются по строению мезофилла листовых пластинок (табл. 2). У гигрофитов, гигромезофитов и некоторых лесных мезофитов основная часть ассимиляционных клеток простой или ячеистой формы обращена наибольшей поверхностью к эпидермам. Для злаков засушливых местообитаний в основном характерно наличие плотного мезофилла с хорошим развитием палисадообразных клеток простой формы или ячеистых клеток первой группы. В листовых пластинках мезофитов сочетаются разные варианты соотношения палисадной и губчатой тканей.

Таблица 2

**Строение мезофилла листовых пластинок и основные формы ассимиляционных клеток в листьях и чешуях колосков у фестукоидных злаков**

The structure of the mesophyll of leaf blades and the main forms of assimilative cells in the leaves and glumes of spikelets at festucoid grasses

Вид	Тип строения мезофилла листовых пластинок	Основные формы клеток у абаксиальной эпидермы в		
		листовых пластинках	листовых влагалищах	чешуях колосков
Гигрофиты и гигромезофиты Hygrophytes and Hygromesophytes				
<i>Alopecurus aequalis</i>	я( <i>u-z</i> )	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>c-я<sub>n</sub>, n</i>
<i>Beckmannia syzigachne</i>	я( <i>u-z</i> )	<i>n, z, c-я<sub>n</sub></i>	<i>n, z, c-я<sub>n</sub></i>	<i>n, c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>
<i>Hierochloe odorata</i>	я( <i>u-z</i> )	<i>n</i>	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, n</i>
<i>Melica nutans</i>	я( <i>u-z</i> )	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, n</i>	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>
Мезофиты и ксеромезофиты Mesophytes and Xeromesophytes				
<i>Brachypodium pinnatum</i>	я( <i>в+u-z<sub>аб</sub></i> )	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n, z, c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
<i>Bromopsis inermis</i>	я( <i>u-n + в<sub>МК</sub></i> )	<i>я<sub>n</sub>, c-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, c-я<sub>n</sub></i>	<i>я-л, я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
<i>Dactylis glomerata</i>	я( <i>u-n + в<sub>МК</sub></i> )	<i>n, c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>n, c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, z</i>
<i>Elytrigia repens</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, я-л</i>
<i>Festuca pratensis</i>	<i>u-n + в<sub>МК</sub></i>	<i>n</i>	<i>n, c-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, c-я<sub>n</sub>, я-л</i>
<i>Helictotrichon pubescens</i>	<i>u-n</i>	<i>n, z</i>	<i>n, z</i>	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n, z</i>
<i>Hordeum jubatum</i>	я( <i>u-n + в<sub>МК</sub></i> )	<i>c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>z, c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>
<i>Lolium perenne</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я-л</i>	<i>я<sub>n</sub>, я-л</i>	<i>я-л, я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
<i>Milium effusum</i>	<i>u-z</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>z, c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
<i>Phleum phleoides</i>	<i>u-n + в<sub>МК</sub></i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>
<i>Poa angustifolia</i>	<i>u-n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, n</i>
<i>P. sibirica</i>	<i>u-n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>
<i>Avena sativa</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, c-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, c-я<sub>n</sub>, n</i>	<i>я<sub>n</sub></i>
<i>Hordeum sativum</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, я-л</i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
<i>Secale cereale</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я-л</i>
<i>Triticum aestivum</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я-л</i>	<i>я-л, я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>
Ксерофиты Xerophytes				
<i>Achnatherum splendens</i>	<i>u-n + в<sub>МК</sub></i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>z, c-я<sub>n</sub></i>
<i>Agropyron cristatum</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я-л</i>
<i>Psathyrostachys juncea</i>	я( <i>u-n + в<sub>МК</sub></i> )	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub></i>	<i>я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я-л</i>
<i>Puccinellia tenuissima</i>	<i>u-n + в<sub>МК</sub></i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>
<i>Stipa pennata</i>	я( <i>u-n</i> )	<i>c-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub>, n</i>	<i>c-я<sub>n</sub>, z-я<sub>n</sub>, я<sub>n</sub></i>

*Примечание.* Тип строения мезофилла: *u-n* – изолатерально-палисадный; я(*u-n*) – ячеисто-изолатерально-палисадный; *u-n+в<sub>МК</sub>* – сочетание изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и вентродорсального (в области моторных клеток); я(*u-n+в<sub>МК</sub>*) – сочетание ячеисто-изолатерально-палисадного (в области проводящих пучков) и ячеисто-вентродорсального (в области моторных клеток); я(*в+u-z<sub>аб</sub>*) – сочетание ячеисто-вентродорсального с элементами ячеисто-изолатерально-губчатого; *u-z* – изолатерально-губчатый; я(*u-z*) – ячеисто-изолатерально-губчатый. Форма клеток хлоренхимы: простая (*n* – с ровными стенками, *z* – губчатая), ячеистая плоская (*я<sub>n</sub>* – хорошо выраженная, *c-я<sub>n</sub>* – слабо ячеистая, *z-я<sub>n</sub>* – губчато-ячеистая), *я-л* – ячеисто-лопастная.

*Note.* The type of structure of the mesophyll of leaf blades: *u-n* – isolateral-palisade; я(*u-n*) – cellular-isolateral-palisade; *u-n+в<sub>МК</sub>* – combination of isolateral-palisade (in the area of the vascular bundles) and ventrodorsal (in the area of bulliform cells); я(*u-n+в<sub>МК</sub>*) – combination of cellular-isolateral-palisade (in the area of the vascular bundles) and cellular-ventrodorsal (in the area of bulliform cells); я(*в+u-z<sub>аб</sub>*) – combination of cellular-ventrodorsal with elements cellular- isolateral-spongy; *u-z* – isolateral-spongy; я(*u-z*) – cellular-isolateral-spongy. Chlorenchyma cell form: simple (*n* – with smooth walls, *z* – губчатая), cellular flat (*я<sub>n</sub>* – well pronounced, *c-я<sub>n</sub>* – weakly cellular, *z-я<sub>n</sub>* – spongy-cellular); *я-л* – cellular-lobed.

В листовых пластинках фестукоидных злаков ассимиляционная ткань наиболее многослойная, в ней можно выделить три группы клеток, которые своими наибольшими проекциями расположены

во взаимно перпендикулярных плоскостях и создают основу ее пространственной организации (Зверева, 2009, 2011). Во влагалищной части листьев мезофилл расположен в несколько рядов у абак-

сиальной эпидермы, при этом у злаков с более многослойной хлоренхимой, так же как и в листовых пластинках, обнаруживаются основные группы клеток. Считается, что колосковые и цветковые чешуи злаков имеют листовую природу (Цвелёв, 1976), вместе с тем в связи с мелкими размерами и особенностями функционирования они отличаются слабым развитием хлоренхимы, например, у большинства рассматриваемых видов ассимиляционная ткань протягивается под наружной эпидермой в 1–3 ряда, ее структура в основном более упрощенная (Зверева, 2017а,б). В целом, наиболее полно экологические особенности злаков отражаются в строении мезофилла их листовых пластинок, значительно меньше это проявляется при рассмотрении хлоренхимы листовых влагалищ и чешуй колосков.

Сокращение слоистости фототрофной паренхимы приводит к уменьшению толщины мезофилла в области проводящих пучков в листовых влагалищах по сравнению с их пластинками в 1.1–4.6 раза (рис. 1). Толщина хлоренхимы в колосковых и цветковых чешуях по отношению к листовым пластинкам снижается в среднем в 1.1–8.6 раза, а по сравнению с листовыми влагалищами – в 1.3–4.8 раза. Различия по этому показателю между пластинками листьев, их влагалищами и чешуями достоверны (табл. 3).

Содержание хлоропластов в 1 см<sup>2</sup> листовых пластинок у фестукоидных злаков изменяется в очень широких пределах – от 9.3 до 81.2 млн/см<sup>2</sup>, что обусловлено разной мощностью развития мезофилла, размерами и плотностью упаковки клеток, при этом наиболее высокие значения харак-

терны для крупнодерновинных ксерофитов, а наиболее низкие – для гигрофитов, гигромезофитов и лесных мезофитов. Сопоставление плотности хлоропластов в разных органах генеративных побегов показало постепенное ее снижение от листовых пластинок к чешуям колосков с достоверными различиями между органами и их частями. В среднем по сравнению с пластинками концентрация зеленых пластид во влагалищной части листьев уменьшается в 2.9 раза, а в чешуях – в 4.3 раза, при этом размах варьирования показателя сокращается в 3.7–6.5 раза, а экологические различия слабо выражены.

Между толщиной хлоренхимы и густотой хлоропластов у фестукоидных злаков наблюдаются линейные корреляции средней силы с достоверными коэффициентами, при этом наиболее тесно эти показатели взаимосвязаны в листовых пластинках ( $r = 0.72^*$ ), а более низкие значения были характерны для листовых влагалищ и чешуй колосков ( $r = 0.47–0.56^*$ ). Уменьшение толщины ассимиляционной ткани и густоты хлоропластов может свидетельствовать об ослаблении фотосинтетической способности листовых влагалищ и чешуй колоса по сравнению с листовыми пластинками.

Сопоставление размеров и формы первого ряда ассимиляционных клеток, расположенных под абаксиальной эпидермой в листьях и чешуях колосков, выявило следующее.

На поперечных срезах листовых пластинок злаков открытых местообитаний субэпидермальные клетки мезофилла нередко имеют палисадообразные проекции, высота которых превышает

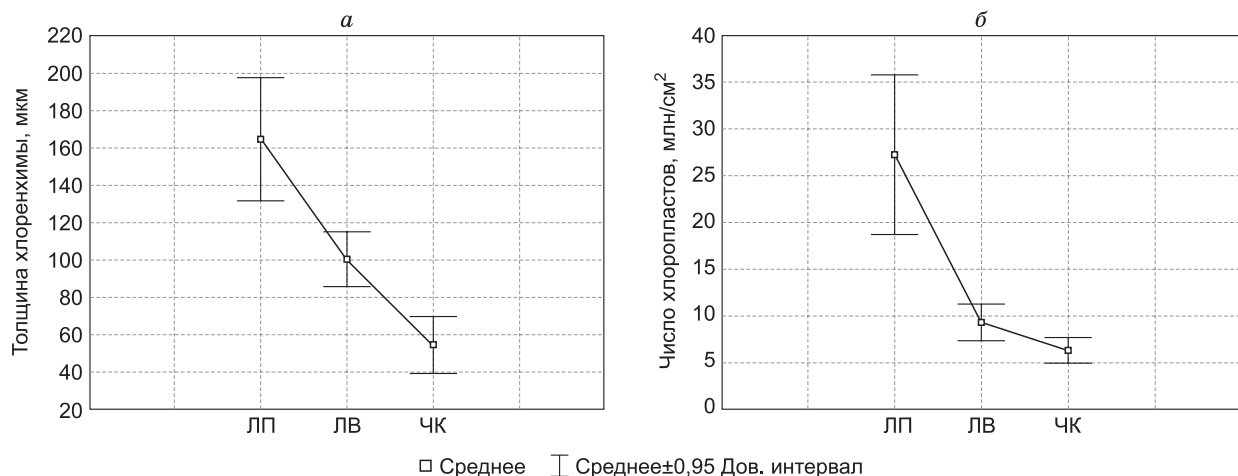


Рис. 1. Толщина хлоренхимы в области проводящих пучков (а) и число хлоропластов в 1 см<sup>2</sup> (б) в листовых пластинках (ЛП), листовых влагалищах (ЛВ) и чешуях колосков (ЧК) у фестукоидных злаков.

Fig. 1. The thickness of the chlorenchyma in the region of the vascular bundles (a) and the number of chloroplasts in 1 cm<sup>2</sup> (b) in the leaf blades (ЛП), leaf sheaths (ЛВ) and glumes of spikelets (ЧК) in festucoid grasses.

Таблица 3

**Достоверность различий между листьями и чешуями колосков  
по показателям хлоренхимы и плотности хлоропластов у фестукоидных злаков**

Significance of differences between leaves and glumes of spikelets on parameters  
of chlorenchyma and chloroplast density at festucoid grasses

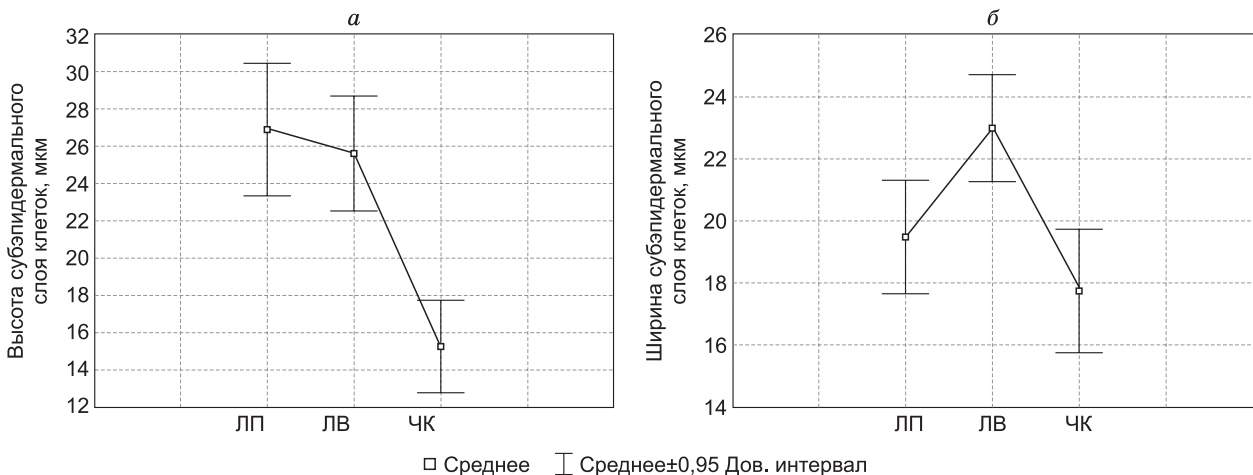
Показатель	Достоверность различий между		
	ЛП и ЛВ	ЛП и ЧК	ЛВ и ЧК
Толщина хлоренхимы в области проводящих пучков The thickness of the chlorenchyma in the region of the vascular bundles	***	***	**
Число хлоропластов в 1 см <sup>2</sup> The number of chloroplasts in 1 cm <sup>2</sup>	***	***	*
Высота клеток хлоренхимы The chlorenchyma cell height	Нет No	***	***
Ширина клеток хлоренхимы The chlorenchyma cell width	**	Нет No	***
Толщина клеток хлоренхимы The chlorenchyma cell thickness	Нет No	*	*

*Примечание.* Различия достоверны при: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ . Нет – различия не достоверны. Высота и ширина клеток измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных. В листовых пластинках анализировались ассимиляционные клетки у абаксиальной эпидермы, в чешуях колосков – под наружной эпидермой. ЛП – листовые пластинки; ЛВ – листовые влагалища; ЧК – чешуи колосков.

*Note.* The differences are significant at: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ . No – the differences are not reliable. The height and the width were measured on cross-sections, the thickness – on longitudinal sections. In the leaf blades, assimilatory cells were analyzed at the abaxial epidermis, in the glumes of spikelets – under the outer epidermis. ЛП – leaf blades; ЛВ – leaf sheaths; ЧК – glumes of spikelets.

ширину в 1.2–2.0 раза у мезофитов и мезоксерофитов и в 1.5–2.3 раза – у ксерофитов. У растений затененных и влажных местообитаний, напротив, ширина этих клеток приближается к высоте или превосходит ее в 1.1–1.6 раза. Из-за разнообразия формы изменчивость размеров клеточных проекций в листовых пластинках достаточно высокая

(рис. 2, табл. 4). Во влагалищной части листьев ширина клеток преимущественно увеличивается при небольшом снижении их высоты, в палисадообразных формах проекций высота больше ширины в основном в 1.1–1.5 раза. Ширина ассимиляционных клеток чешуй у подавляющего большинства злаков близка к высоте или превышает ее в



**Рис. 2.** Высота (а) и ширина (б) субэпидермального слоя клеток хлоренхимы в разных органах фестукоидных злаков. ЛП – листовые пластинки; ЛВ – листовые влагалища; ЧК – чешуи колосков.

**Fig. 2.** Height (a) and width (b) of the subepidermal layer of chlorenchyma cells in different organs of festucoid grasses. ЛП – leaf blades; ЛВ – leaf sheaths; ЧК – glumes of spikelets.

Таблица 4

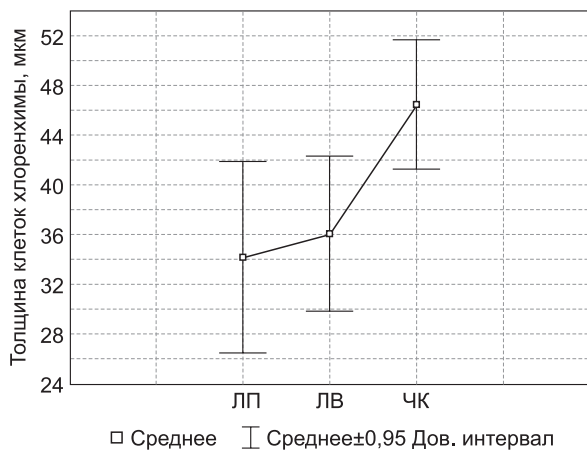
**Коэффициенты вариации (CV, %) размеров ассимиляционных клеток субэпидермального слоя**

Coefficients of variation (CV, %) of the sizes of assimilatory cells of the subepidermal layer

Показатель клетки хлоренхимы	Листовая пластинка	Листовое влагалище	Чешуи колоса и цветка
Высота	32.0	28.9	18.2
Ширина	22.6	18.1	27.2
Толщина	54.5	41.9	28.8

1.2–2.0 раза, лишь у *Lolium perenne* и *Agropyron cristatum* отмечаются хорошо выраженные палисадные проекции в колосковых чешуях. В целом, наименьшие размеры фототрофных клеток на поперечных сечениях наблюдаются в чешуях злаков, причем достоверные различия обнаружены в большей степени по их высоте. Ввиду этого средняя площадь клеточных проекций, рассматриваемых как эллипсы, в чешуях в 1.5–1.7 раза меньше по сравнению с листьями.

Сокращение размеров клеток чешуй в поперечнике сопровождается их удлинением в продольном направлении, по этому показателю они достоверно отличаются от листьев (рис. 3). Выделим, что ассимиляционные клетки чешуй колосков в основном вытянуты вдоль органа и имеют сложные ячеистые формы. Более резкие различия по толщине клеток между листовыми пластинками



**Рис. 3.** Толщина клеток хлоренхимы субэпидермального слоя в разных органах фестукоидных злаков.

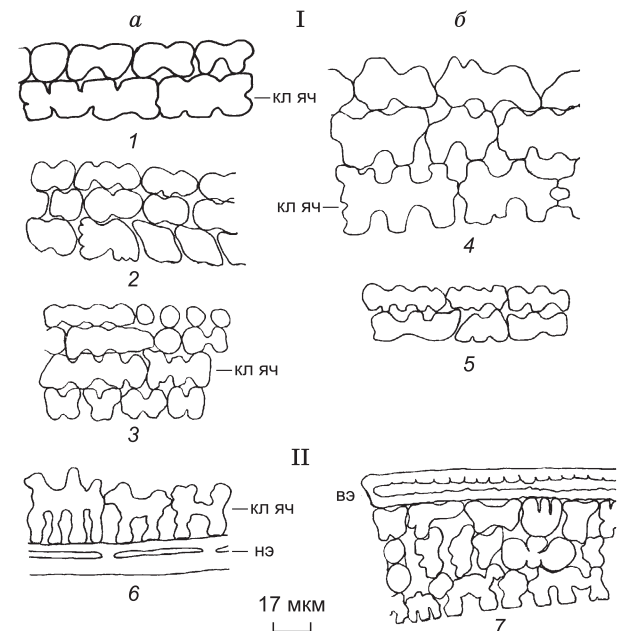
ЛП – листовые пластинки; ЛВ – листовые влагалища; ЧК – чешуи колосков.

**Fig. 3.** The thickness of the chlorenchyma cells of the subepidermal layer in different organs of festucoid grasses.

ЛП – leaf blades; ЛВ – leaf sheaths; ЧК – glumes of spikelets.

ми и чешуями проявляются у злаков, мезофилл листьев которых сложен из клеток простой формы. Менее выраженные изменения характерны для видов, хлоренхима листьев которых в основном состоит из ячеистых клеток.

В пределах вида у фестукоидных злаков от листьев к чешуям генеративных органов утолщение ассимиляционных клеток сочетается с усложнением их формы (см. табл. 1). У злаков с клетками простой формы в листьях обнаруживаются разные варианты ячеистых конфигураций в колосковых и цветковых чешуях, у видов растений с ячеистыми клетками в листовых пластинках наблюдается дальнейшее пространственное усложнение клеточных контуров в чешуях до формирования



**Рис. 4.** Расположение клеток хлоренхимы на парадермальных (I) и продольных боковых (II) срезах чешуй колосков у некоторых фестукоидных злаков

*Примечание.* Клетки хлоренхимы: а – под наружной эпидермой; б – под внутренней эпидермой. Виды: 1 – *Helictotrichon pubescens*; 2 – *Brachypodium pinnatum*; 3 – *Festuca pratensis*; 4 – *Poa angustifolia*; 5 – *Achnatherum splendens*; 6 – *Lolium perenne*; 7 – *Psathyrostachys juncea*. Кл яч – клетки ячеистой и ячеисто-губчатой формы; нэ – наружная эпидерма; вэ – внутренняя эпидерма.

**Fig. 4.** Arrangement of chlorenchyma cells on paradermal (I) and longitudinal (II) sections of the glumes of spikelets at some festucoid grasses.

*The note.* Chlorenchyma cells: а – under the outer epidermis; б – under the inner epidermis. Species: 1 – *Helictotrichon pubescens*; 2 – *Brachypodium pinnatum*; 3 – *Festuca pratensis*; 4 – *Poa angustifolia*; 5 – *Achnatherum splendens*; 6 – *Lolium perenne*; 7 – *Psathyrostachys juncea*. Кл яч – cells of cellular and cellular-spongy form; нэ – the outer epidermis; вэ – the inner epidermis.

трижды сложных ячеисто-лопастных клеток, что способствует возрастанию площади их поверхности. Располагаясь рядами вдоль органа, ячеистые клетки в чешуях колосков соприкасаются с клетками соседнего ряда в основном выпуклыми частями, тем самым увеличивается межклеточное пространство и возможность газообмена (рис. 4). Более отчетливо это проявляется у клеток, расположенных под внутренней эпидермой. На продольных сечениях хорошо заметно, что основная масса хлоропластов сосредоточена по краям клеточных проекций, хотя частично они имеются и в центральной части клеток.

На примере листьев растений разных систематических групп показано, что толщина мезофилла не коррелирует со скоростью фотосинтеза, но вместе с тем с ее уменьшением наблюдалось достоверное снижение площади поверхности клеток и хлоропластов, обращенных к межклеточному пространству, и небольшое возрастание устьичной и мезофилльной проводимости (Ren et al., 2019). В нашем случае резкое уменьшение мощности хлорофиллоносной ткани в чешуях колосков по сравнению с листьями является основой возможного снижения их ассимиляционной активности из-за сокращения плотности зеленых пластид. В то же время на примере пшеницы показано, что ее колос характеризуется фотосинтетической способностью, сравнимой с флаговым листом (Sanchez-Bragado et al., 2014), колосковые чешуи отличаются высокой ферментативной активностью и принимают активное участие в процессах ассимиляции (Kong et al., 2015; Gámez et al., 2020), при этом в газообмене элементов соцветия может использоваться как атмосферный, так и выделяющийся при развитии зерна  $\text{CO}_2$  (Wirth et al., 1977; Gebbing, Schnyder, 2001). Наблюдаемая нами у фестукоидных злаков тенденция к уменьшению толщины поперечного сечения, удлинению и усложнению пространственных конфигураций ассимиляционных клеток в чешуях колосков по сравнению с листовыми пластинками, возможно, свидетельствует о проявлении структурной регуляции фотосинтеза на клеточном и тканевом уровнях.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

От листовых пластинок к чешуям колосков у генеративных побегов фестукоидных злаков наблюдается сокращение числа слоев хлоренхимы, что приводит к уменьшению ее толщины на поперечных срезах и упрощению структуры, в которой менее выражены экологические особенности растений. В листовых пластинках выделяются три группы ассимиляционных клеток, которые своими

наибольшими проекциями расположены во взаимно перпендикулярных плоскостях, в меньшей степени это проявляется в листовых влагалищах и отмечается лишь у немногих видов злаков в чешуях колосков. В листьях разных видов злаков клетки мезофилла можно описать как простые палисоднообразные и губчатые, и как сложные ячеистые и лопастные, вплоть до трижды сложных ячеисто-лопастных. В хлоренхиме чешуй колосков в подавляющем большинстве присутствуют более или менее выраженные ячеистые клетки, у некоторых видов можно выделить и многосложные ячеисто-лопастные. Резкое снижение концентрации хлоропластов в колосковых чешуях по сравнению с листьями также свидетельствует об ослаблении их фотосинтетической активности. В то же время утолщение клеток хлоренхимы в чешуях колосков и усложнение их трехмерных конфигураций по сравнению с листьями приводит к возрастанию ассимиляционной поверхности и свободного межклеточного пространства, что может создавать структурную основу для более интенсивного газообмена и до некоторой степени компенсировать снижение мощности хлорофиллоносной ткани.

Таким образом, структурная регуляция процессов фотосинтеза в генеративных побегах фестукоидных злаков, вероятно, частично может осуществляться за счет изменения размеров и пространственной формы ассимиляционных клеток, а также строения хлоренхимы в отдельных органах.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Березина О.В., Корчагин Ю.Ю.** К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток. *Бот. журн.* 1987;72(4): 535-541.  
[Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. On the method of leaf mesostructure evaluation in the species of the genus *Triticum* (Poaceae) in connection with structural features of its chlorophyll bearing cells. *Botanicheskij Zhurnal = Botanical Journal*. 1987;72(4):535-541. (in Russian)]
- Гамалей Ю.В., Шийрэвдамба Ц.** Структурные типы пустынных растений. Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. Л.: Наука, 1988. С.45-66.  
[Gamaley Yu.V., Shiyrevdamba Ts. Structural types of desert plants. *Deserts of the Trans-Altai Gobi: Characteristics of dominant plants*. Leningrad, 1988. P.45-66. (in Russian)]
- Горышина Т.К.** Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.



- [Goryshina T.K. The photosynthetic apparatus of plants and ecologic conditions. Leningrad, 1989. 204 p. (in Russian)]
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.** Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 591 с.  
[Grodzinskiy A.M., Grodzinskiy D.M. Brief guide on plant physiology. Kiev, 1973. 591 p. (in Russian)]
- Зверева Г.К.** Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение. *Бот. журн.* 2009;94(8):1204-1215.  
[Zvereva G.K. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 2009;94(8):1204-1215. (in Russian)]
- Зверева Г.К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.  
[Zvereva G.K. Anatomic structure of leaves mesophyll in grasses (Poaceae). Novosibirsk, 2011. 201 p. (in Russian)]
- Зверева Г.К.** Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестукоидных злаков (Poaceae). *Ученые записки ЗабГУ. Серия: Биол. науки.* 2017а;12(1):72-79.  
[Zvereva G.K. Structure of the assimilative parenchyma in flower glumes of festucoid grasses (Poaceae). *Uchenye zapiski ZabGU. Seriya: Biol. Nauki = Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biol. Sci.* 2017а;12(1):72-79 (in Russian)]
- Зверева Г.К.** Строение хлоренхимы колосковых чешуй у дикорастущих фестукоидных злаков (Poaceae). *Раст. мир Азиатской России.* 2017б;2(26):10-18. DOI 10.21782/RMAR1995-2449-2017-2(10-18).  
[Zvereva G.K. Structure of the glumes chlorenchyma at wild-growing festucoid grasses (Poaceae). *Rast. mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia.* 2017b.;2(26):10-18. DOI 10.21782/RMAR1995-2449-2017-2(10-18). (in Russian)]
- Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М.** Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа. *Физиология растений.* 2006;53(3):354-363.  
[Ivanova L.A., Petrov M.S., Kadushnikov R.M. Determination of the diffusion resistance of *Chamaerion angustifolium* mesophyll by the method of three-dimensional reconstruction of leaf cell packing. *Physiologia rasteniy = Plant Physiology.* 2006;53(3):354-363. (in Russian)]
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения.** Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.  
[Synopsis of the flora of Asian Russia: Vascular plants. Novosibirsk, 2012. 640 p. (in Russian)]
- Мокронос А.Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.  
[Mokronosov A.T. Ontogenetic aspect of photosynthesis. Moscow, 1981. 196 p. (in Russian)]
- Нагалецкий В.Я.** Галофиты Северного Кавказа. Краснодар: Кубанск. гос. ун-т, 2001. 246 с.  
[Nagalevsky V.Ya. Halophytes of the North Caucasus. Krasnodar: Kubansk. state un-t, 2001. 246 p. (in Russian)]
- Николаевский В.Г.** Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков. *Бот. журн.* 1970;55(10):1442-1449.  
[Nikolaevsky V.G. Comparative study of xeromorphic and mesomorphic traits in the structure of the leaf of cereals. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 1970;55(10):1442-1449. (in Russian)]
- Николаевский В.Г.** О типах структуры листа у злаков. *Бот. журн.* 1972;57(3):313-321.  
[Nikolaevsky V.G. On the types of leaf structure in cereals. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 1972;57(3):313-321. (in Russian)]
- Цвелёв Н.Н.** Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.  
[Tselev N.N. Cereals of the USSR. Leningrad, 1976. 788 p. (in Russian)]
- Araus J.L., Alegre L., Tapia L., Calafell R., Serret M.D.** Relationship between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. *American Journal of Botany.* 1986;73(12):1760-1770. DOI 10.1093/jxb/erg087.
- Brown W.V.** Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette.* 1958;119(3):170-178.
- Byrne M.C., Nelson C.J., Randall D.D.** Ploidy effects on anatomy and gas exchange of tall fescue leaves. *Plant Physiology.* 1981;68(4):891-893.
- Carolin R.C., Jacobs S. W.L., Vesik M.** The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 1973;66(4):259-275.
- 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. *Japanese Journal of Crop Science.* 1970;39(4):418-425. DOI 10.1626/jcs.39.418.
- Evans J.R., Von Caemmerer S.** Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiol.* 1996;110(2):339-346. DOI 10.1104/pp.110.2.339.
- Filgueira R.R., Golik I.S., Sarli O.G., Jatimlinsky R.J.** Anatomical and physiological characteristics of two argentine wheat cultivars. *Ciencia Rural.* 2003;33(4):641-645.
- Gámez A.L., Vicente R., Sanchez-Bragado R., Jauregui I., Morcuende R., Goicoechea N., Aranjuelo I.** Differential flag leaf and ear photosynthetic performance under elevated (CO<sub>2</sub>) conditions during grain filling period in durum wheat. *Frontiers in Plant*

- Science*. 2020;11. Article 587958. DOI 10.3389/fpls.2020.587958.
- Gebbing T., Schnyder H.**  $^{13}\text{C}$  Labeling kinetics of sucrose in glumes indicates significant refixation of respiratory  $\text{CO}_2$  in the wheat ear. *Australian Journal of Plant Physiology*. 2001;28:1047-1053. DOI 10.1071/PP01072.
- Jellings A.J., Leech R.M.** Anatomical variation in first leaves of nine *Triticum* genotypes, and its relationship to photosynthetic capacity. *New Phytologist*. 1984;96:371-382.
- Kogami H., Hanba Y.T., Kibe T., Terashima I., Masuzawa T.**  $\text{CO}_2$  transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell and Environment*. 2001;24:529-538.
- Koike T.** Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biology*. 1988;3(2):77-87. DOI 10.1111/j.1442-1984.1988.tb00173.x.
- Kong L., Sun M., Xie Y., Wang F., Zhao Z.** Photochemical and antioxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6. Article 358. DOI 10.3389/fpls.2015.00358.
- Longstreth D.J., Hartsock T.L., Nobel P.S.** Mesophyll cell properties for some C3 and C4 species with high photosynthetic rates. *Physiol. Plant*. 1980;48(4):494-498.
- Nobel P.S.** Physicochemical and environmental plant physiology. Amsterdam: Elsevier, 2009. Fourth edition. 582 p.
- Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K.** Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development of *Plectranthus parviflorus* Henkel. *Plant Physiology*. 1975;55:1067-1070.
- Ouyang W., Struik P.C., Yin X., Yang J.** Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought. *Journal of Experimental Botany*. 2017;68(18):5191-5205. DOI 10.1093/jxb/erx314.
- 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.
- Patton L., Jones M.B.** Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow. *New Phytologist*. 1989;111(4):657-661.
- Possingham J.V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. *Planta*. 1969;86(2):186-194.
- Ren T., Weraduwage S.M., Sharkey T.D.** Prospects for enhancing leaf photosynthetic capacity by manipulating mesophyll cell morphology. *Journal of Experimental Botany*. 2019;70(4):1153-1165. DOI 10.1093/jxb/ery448.
- Retta M.A., Abera M.K., Berghuijs H.N.C., Verboven P., Struik P.C., Nicolai B.M.** In silico study of the role of cell growth factors in photosynthesis using a virtual leaf tissue generator coupled to a microscale photosynthesis gas exchange model. *Journal of Experimental Botany*. 2020;71(3):997-1009. DOI 10.1093/jxb/erz451.
- 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. DOI 10.1093/jxb/eru298.
- Slaton M.R., Smith W.K.** Mesophyll architecture and cell exposure to intercellular air space in alpine, desert, and forest species. *International Journal of Plant Sciences*. 2002;163(6):937-948. DOI 10.1086/342517.
- Terashima I., Hanba Y.T., Tholen D., Niinemets Ü.** Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology*. 2011;155(1):108-116. DOI 10.1104/pp.110.165472.
- Terashima I., Miyazawa S.-I., Hanba Y.T.** Why are sun leaves thicker than shade leaves? – Consideration based on analyses of  $\text{CO}_2$  diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research*. 2001;114:93-105.
- Tholen D., Boom C., Zhu X.G.** Opinion: prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Science*. 2012;197:92-101. DOI 10.1016/j.plantsci.2012.09.005.
- Wilson D., Cooper J.P.** Effect of light intensity and  $\text{CO}_2$  on apparent photosynthesis and its relationship with leaf anatomy in genotypes of *Lolium perenne* L. *New Phytologist*. 1969;68(3):627-644.
- Wilson D., Cooper J.P.** Effect of selection for mesophyll cell size on growth and assimilation in *Lolium perenne* L. *New Phytologist*. 1970;69(2):233-245.
- Wirth E., Kelly G., Fischbeck G., Latzko E.** Enzyme activities and products of  $\text{CO}_2$  fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. 1977;82:78-87.
- Xiao Y., Tholen D., Zhu X.G.** The influence of leaf anatomy on the internal light environment and photosynthetic electron transport rate: exploration with a new leaf ray tracing model. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(21):6021-6035. DOI 10.1093/jxb/erw359.

**Информация об авторе:**

**Зверева Галина Кимовна** – д-р биол. наук, с.н.с., профессор кафедры ботаники и экологии, Новосибирский государственный педагогический университет (630126, г. Новосибирск, ул. Вилуйская, 28); гл.н.с. Сибирского НИИ кормов Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (630501, Новосибирская область, р.п. Краснообск)  
e-mail: labsp@ngs.ru

**CELLULAR ORGANIZATION OF ASSIMILATION TISSUE  
AT GENERATIVE SHOOTS OF FESTUCOID GRASSES****G.K. Zvereva<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Novosibirsk State Pedagogical University,  
28, Viljujsky str., Novosibirsk, 630126, Russia; labsp@ngs.ru*

<sup>2</sup>*Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies, RAS,  
Krasnoobsk, Novosibirsk region, 630501, Russia*

The structural regulation of photosynthesis is based on the features of the organization of plant chlorenchyma at the cellular and tissue levels. In the chlorenchyma of grasses, there is wide presence of cells of complex shape with pronounced folds and projections, among which cellular and lobed cells are distinguished. The aim of this study was to compare the structure of chlorenchyma, parameters and the three-dimensional form of assimilative cells in the vegetative and generative organs at festucoid grasses.

On the example of 25 species of festucoid grasses of different ecological groups growing in Western Siberia, a comparative study of the spatial organization of photosynthetic tissue in leaf blades, leaf sheaths and glumes of spikelets was carried out. Plant samples were fixed in a Gammalund mixture. Transverse and longitudinal sections were made in the middle part of the leaf blades and glumes and in the upper part of the leaf sheaths. In the description of chlorenchyma cells were allocated simple (with straight or slightly wavy walls) and complex (differing in branching of walls) forms of assimilative cells. Cells of complex shape can be flat if complex contours exist only in one direction or multi-complex if they are found in two or three directions.

It is shown that in glumes of spikelets, in comparison with the leaf blades, the thickness is reduced and the structure of the chlorenchyma is simplified, while the density of chloroplasts sharply decreases, which may indicate a weakening of the photosynthetic function. At the same time, for the glumes of spikelets are characterized by the complication of spatial cellular configurations in comparison with leaves, mainly due to the predominance of cellular cells of different degrees of expression up to thrice complex cellular-lobed, having lobular contours in a cross-section and cellular in longitudinal direction. The cells are arranged in rows along the organ and come into contact with the cells of the neighboring row in mainly convex parts, which leads to an increase in the intercellular space. In general, in the glumes of spikelets of festucoid cereals in comparison with leaves the assimilatory cells differ in more complex shapes, smaller cross-sectional area and more elongated in the longitudinal direction, which, possibly, creates a structural basis for enhancing gas exchange and to some extent can compensate for a decrease in the development of chlorenchyma.

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

**For citation:** **Zvereva G.K.** Cellular organization of assimilation tissue at generative shoots of festucoid grasses. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Assian Russia*. 2021;14(3):194-204. DOI 10.15372/RMAR20210302

**Author info:**

**Galina K. Zvereva**, Senior Researcher, Dr. Sci. (Biol.), the Professor of Chair of Biology and Ecology of Novosibirsk State Pedagogical University, Main Researcher, Siberian (Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences, 630501, Novosibirsk region, Krasnoobsk)  
e-mail: labsp@ngs.ru

**Конфликт интересов:** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interest.** The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 22.03.2021

Принята к публикации / Accepted for publication 04.08.2021