

## Экологические особенности строения хлоренхимы у злаков с $C_3$ -фотосинтетическим метаболизмом (Poaceae)

### Ecological features of the chlorenchyma structure at grasses with $C_3$ -photosynthetic metabolism (Poaceae)

Зверева Г. К.<sup>1,2</sup>Zvereva G. K.<sup>1,2</sup><sup>1</sup>Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: labspp@yandex.ru<sup>1</sup>Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup>Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, п. Краснообск, Россия.<sup>2</sup>Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Russia

**Реферат.** Мезофилл листьев злаков считается недифференцированным. Целью работы было обобщение сведений о проявлении световых и теневых признаков в организации хлорофиллоносной паренхимы у злаков с фестукоидным, арундиноидным и бамбузоидным типами листовой анатомии. Рассмотрено пространственное расположение и форма клеток мезофилла в листовых пластинках у 59 видов семейства Poaceae, относящихся к подсемействам *Pooideae*, *Arundinoideae*, *Oryzoideae* и *Bambusoideae* и имеющих  $C_3$ -фотосинтетический метаболизм. Дополнительно у 30 видов изучено строение хлоренхимы чешуй колоса и цветка. Исследование проведено с помощью светового микроскопа на поперечных и продольных срезах органов. В пространственной организации мезофилла листовых пластинок злаков выявляются признаки дифференциации на ткани, аналогичные палисадной и губчатой. Световые черты проявляются в присутствии под эпидермой палисадообразных клеток простой формы, ячеистых клеток первой группы, отчасти плоских лопатных клеток и возможно удлинённых клеток, плотно расположенных поперёк органа. Усиление увлажнения и затенённости местообитаний способствует развитию уплощённых клеток с широким основанием и ячеистых клеток второй группы. У злаков с широкой экологической амплитудой наблюдается сочетание этих клеток в разных рядах вдоль листа. Экологические различия в строении хлоренхимы наиболее выражены в листовых пластинках злаков, а менее всего – в цветковых чешуях.

**Ключевые слова.** Анатомия, злаки, лопатные клетки, форма ассимиляционных клеток, хлоренхима, ячеистые клетки.

**Summary.** The mesophyll of grasses leaves is considered undifferentiated. The aim of this study was to summarize information on the manifestation of light and shade characteristics in the organization of chlorophyll-bearing parenchyma at grasses with festucoid, arundinoid, and bambusoid types of leaf anatomy. The spatial arrangement and form of mesophyll cells in leaf blades of 59 species of the Poaceae family, belonging to the subfamilies *Pooideae*, *Arundinoideae*, *Oryzoideae* and *Bambusoideae* and having  $C_3$ -photosynthetic metabolism are considered. Additionally, the structure of the chlorenchyma in the glumes and flower glumes at 30 species was studied. The research was conducted using a light microscope on transverse and longitudinal sections of organs. In the spatial organization of the mesophyll of leaf blades of grasses signs of differentiation into tissues similar to palisade and spongy tissues are revealed. Light features are manifested by the presence under the epidermis of palisade-shaped cells of simple form, cellular cells of the first group, partly flat lobed cells and possibly elongated cylindrical cells, densely located across the organ. Increased moisture and shade in habitats promote the development of flattened cells with a broad base and the cellular cells of the second group. In grasses with a wide ecological amplitude, a combination of these cells is observed in different rows along the leaf. Ecological differences in the structure of chlorenchyma are most pronounced in the leaf blades of grasses, and least of all in the flower glumes.

**Key words.** Anatomy, cellular cells, chlorenchyma, grasses, lobed cells, shape of assimilative cells.

**Введение.** В листьях большинства двудольных растений с  $C_3$ -фотосинтетическим метаболизмом сочетание палисадной и губчатой тканей создаёт структуру хлоренхимы, адаптированную к условиям среды. При этом на основе строения мезофилла и обслуживающих его проводящих пучков

выделяются типы анатомического строения листьев (Василевская, Бутник, 1981; Гамалей, Шийрэвдамба, 1988; Бутник и др., 2015). Считается, что мезофилл листьев злаков недифференцированный, его характеризуют как гомогенный тип анатомии у мезофитов и плотногогоменый – у ксерофитов (Шийрэвдамба, 1990).

В то же время в хлоренхиме листьев злаков широко представлены клетки сложной формы (Tuan, 1962; Chonan, 1965; 1970 и др.). Нами описаны основные типы пространственной структуры мезофилла листьев фестукоидных злаков с учетом наличия в них ассимиляционных клеток простой и ячеистой формы (Зверева, 2011). Задачей настоящей работы было обобщение сведений о проявлении световых и теневых признаков в организации хлорофиллоносной паренхимы у злаков с фестукоидным, арундиноидным и бамбузоидным типами листовой анатомии.

**Методы исследования.** Исследовано пространственное расположение и форма ассимиляционных клеток в листовых пластинках у 59 видов семейства Poaceae Barnhart с фестукоидным, арундиноидным и бамбузоидным типами листовой анатомии (Brown, 1958; Carolin et al., 1973) (табл. 1). Дополнительно у 30 видов рассмотрено строение хлоренхимы в чешуях колоса и цветка. Рассматриваемые злаки относятся к подсемействам *Pooideae* Benth., *Arundinoideae* Kunth ex Beilschm., *Oryzoideae* Kunth ex Beilschm. и *Bambusoideae* Luer. (Soreng et al., 2015) и имеют  $C_3$ -фотосинтетический метаболизм.

Таблица 1. Изученные виды злаков

| Экологическая группа | Тип листовой анатомии                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |                               |                                                              |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------------------------------|
|                      | Фестукоидный                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | Арундиноидный                 | Бамбузоидный                                                 |
| Гигрофиты            | <i>Alopecurus aequalis</i> *, <i>Beckmannia syzigachne</i> *, <i>Calamagrostis salina</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | <i>Phragmites australis</i> * | <i>Oryza sativa</i> *, <i>Zizania latifolia</i>              |
| Гигро-мезофиты       | <i>Agrostis capillaris</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>Alopecurus arundinaceus</i> , <i>A. pratensis</i> , <i>Anthoxanthum nitens</i> *, <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Dactylis glomerata</i> subsp. <i>glomerata</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Hordeum brevisubulatum</i> , <i>Lolium giganteum</i> , <i>Melica nutans</i> *, <i>Sibirotrisetum sibiricum</i>                                                                                | <i>Molinia caerulea</i>       |                                                              |
| Мезофиты             | <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Avena sativa</i> *, <i>Avenula pubescens</i> *, <i>Brachypodium pinnatum</i> *, <i>Bromus inermis</i> *, <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Dactylis glomerata</i> *, <i>Elymus repens</i> *, <i>E. sibiricus</i> , <i>Festulolium</i> *, <i>Hordeum jubatum</i> *, <i>H. vulgare</i> *, <i>Lolium pratense</i> *, <i>Milium effusum</i> *, <i>Secale cereale</i> *, <i>Poa sibirica</i> *, <i>Triticum aestivum</i> *       |                               | <i>Phyllostachys reticulata</i> , <i>Pseudosasa japonica</i> |
| Ксеро-мезофиты       | <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Elymus lolioides</i> *, <i>Phleum phleoides</i> *, <i>Poa angustifolia</i> *                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |                               |                                                              |
| Ксерофиты            | <i>Agropyron cristatum</i> *, <i>Festuca pseudosulcata</i> , <i>F. pseudovina</i> , <i>F. valesiaca</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Koeleria pyramidata</i> *, <i>Leymus chinensis</i> , <i>Neotrinia splendens</i> *, <i>Poa attenuata</i> , <i>P. glauca</i> *, <i>Psathyrostachys juncea</i> *, <i>Puccinellia hauptiana</i> , <i>P. macranthera</i> , <i>P. tenuissima</i> *, <i>Stipa krylovii</i> , <i>S. pennata</i> *, <i>S. zaleskii</i> |                               |                                                              |

Примеч.: У всех видов проведено изучение листовых пластинок, \* – показано дополнительное изучение колосковых или цветковых чешуй.

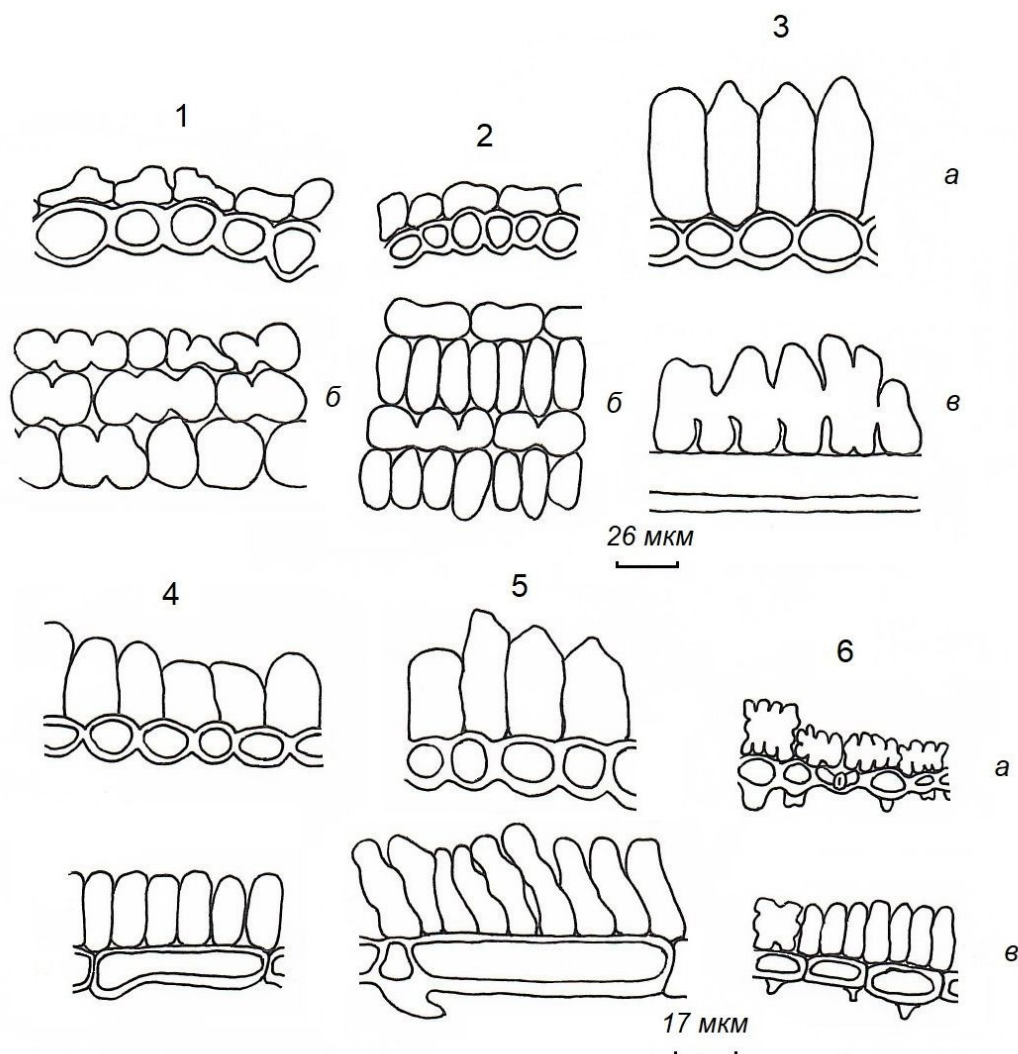
Растительные образцы фиксировались в смеси Гаммалунда (Гродзинский, Гродзинский, 1973). Изучение ассимиляционной ткани средней части листьев, а также колосковых и цветковых чешуй злаков проведено под световым микроскопом на поперечных и продольных срезах органов и на мацерированных препаратах, при этом использованы методические подходы разных авторов (Possingham, Saurer, 1969; Березина, Корчагин, 1987; Зверева, 2011). Продольные сечения осуществляли как параллельно поверхности органа (парадермальный срез), так и перпендикулярно эпидерме (продольный боковой срез). Ширину и высоту ассимиляционных клеток определяли на поперечных срезах, а толщину – на продольных.

В хлоренхиме злаков выделяются клетки простой (не имеющие выраженных выростов и складок, округлые или вытянутые как вдоль, так и поперёк органа) и сложной (имеющие ячеистые или лопастные очертания) формы. Ячеистые клетки вытянуты вдоль органа и состоят из более или менее

выраженных клеточных ячеек или секций, которые могут быть ориентированы как перпендикулярно (клетки первой группы), так и параллельно (клетки второй группы) поверхности органа. Первая группа выполняет роль палисадной паренхимы, а вторая функционально более близка к губчатой ткани. Клетки лопастной формы своими разнообразными выростами и складками проявляются на поперечных срезах, а на продольных сечениях имеют более или менее удлинённые овальные проекции. В наиболее усложнённых ячеисто-лопастных клетках наблюдается сочетание лопастных конфигураций в поперечнике и ячеистых контуров – в продольном направлении.

Видовые названия растений даны согласно базе «World Flora Online» (URL: <http://www.worldfloraonline.org/>).

**Результаты исследований и обсуждение.** У злаков увлажнённых местообитаний часто наблюдаются плоские лопастные клетки, они могут располагаться в глубине листа, как у фестукоидных и арундиноидных злаков, а также пронизывать всю листовую пластинку, как у представителей подсемейства *Oryzoideae*. Своими долями и узкой стороной они обращены к эпидерме и тем самым близки к палисадной паренхиме, особенно сильно это выражено у световых гигрофитов *Oryza sativa* L. и *Zizania latifolia* (Griseb.) Hance ex F. Muell. (рис. 1). В листьях бамбуков, предпочитающих открытые и полутенённым местообитания, помимо плоских лопастных клеток велико участие разнообразных и более сложных по форме ячеисто-лопастных клеток.



**Рис. 1.** Расположение ассимиляционных клеток у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках злаков на поперечном (а), парадермальном (б) и продольном боковом (в) срезах. Вид: 1 – *Beckmannia syzigachne*; 2 – *Alopecurus aequalis*; 3 – *Secale cereale*; 4 – *Puccinellia macranthera*; 5 – *Koeleria pyramidata*; 6 – *Oryza sativa*.

В листьях фестукоидных злаков затенённых местообитаний клетки мезофилла простой формы своими наибольшими проекциями опираются на эпидерму, они могут быть округлые или вытянутые как вдоль, так и поперёк листа и часто расположены рыхло, что наблюдается, например, у теневыносливого обитателя влажных лесов *Milium effusum* L. К адаптациям к затенению при хорошем увлажнении также можно отнести наличие под эпидермами разных вариантов ячеистых клеток второй группы, это характерно для *Agrostis capillaris* L., *A. stolonifera* L., *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fernald, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y. Schouten et Veldkamp, *Lolium giganteum* (L.) Darbysh. и *Melica nutans* L.

У злаков-ксерофитов и многих луговых мезофитов хорошо выражены палисадообразные клетки простой формы, но чаще эту роль выполняют ячеистые клетки первой группы. У видов многих родов (*Dactylis* L., *Festuca* Tourn. ex L., *Koeleria* Pers., *Phleum* L., *Poa* L. и др.) палисадообразные клетки располагаются не перпендикулярно, а наклонно к эпидерме, это хорошо проявляется на продольных боковых сечениях листьев. Отдельные клетки или секции ячеистых клеток по своей форме приближаются к цилиндру, но преимущественно с эллипсоидным основанием, у которого более короткий радиус вдоль листа. Хорошее развитие под обеими эпидермами палисадообразных клеток наблюдается у *Puccinellia hauptiana* (V. I. Krecz.) Kitag., *P. macranthera* (V. I. Krecz.) Norl. и *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., а ячеистых клеток первой группы – у хлебных злаков, *Stipa capillata* L. и *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski.

В листовых пластинках злаков с широкой экологической амплитудой возможно сочетание теневых и световых признаков в организации ассимиляционной ткани у эпидермы через чередование вдоль листа рядов ячеистых клеток первой и второй групп, подобное отмечено у *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Elymus sibiricus* L. и *Molinia caerulea* (L.) Moench. У *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *F. valesiaca* Schleich. ex Gaudin и *Festulolium* Asch. et Graebn. с преобладанием ассимиляционных клеток простой формы наблюдается чередование рядов палисадообразных клеток и удлинённых в продольном направлении. В строении мезофилла листьев *Alopecurus aequalis* Sobol. сочетаются признаки гигрофильности и гелиофильности, что выражается, в частности, в чередовании под абаксиальной эпидермой рядов клеток простой формы, а также ячеистых первой и второй групп. Среди клеток простой формы имеются как удлинённые вдоль листа, так и узкие в продольном направлении цилиндрические клетки, опирающиеся длинной осью на эпидерму, которые могут усиливать столбчатую паренхиму.

У некоторых злаков (*Elymus lolioides* (P. Candargy) Melderis, *Hordeum vulgare* L., *Phragmites australis* (Cav.) Steud., *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L.) у эпидермы встречаются усложнённые ячеисто-лопастные клетки с ячеистыми секциями лопастной формы.

В чешуях колоса и цветка по сравнению с листьями у фестукоидных злаков происходит усложнение пространственной формы ассимиляционных клеток, при этом с усилением затенения в цветковых чешуях преобладают ячеистые и губчато-ячеистые клетки второй группы (Зверева, 2017а, б). Напротив, хлоренхима цветковых чешуй *Phragmites australis* и *Oryza sativa* построена из более упрощённых по конфигурациям клеток, но также с присутствием разнообразных вариантов ячеистых клеток второй группы (Зверева, 2024).

Считается, что влажность и солнечная радиация способствуют развитию палисадной ткани, а наличие изолатеральной листовой анатомии зависит исключительно от энергии солнца и является признаком ксероморфизма (Руукко, 1966). В нашем случае в мезофилле фестукоидных злаков наибольшая высота палисадообразных клеток и секций ячеистых клеток первой группы наблюдалась у мезофитов, особенно у хлебных злаков.

Клетки губчатой паренхимы у двудольных растений расположены рыхло и более разнообразны по форме, среди них обращают внимание на клетки, вытянутые параллельно листовой поверхности, которые лучше адаптированы к улавливанию слабого света (Иванов, 1931; Fahn, 1990). В листьях, а также в чешуях колоса и цветка злаков эту функцию, вероятно, выполняют уплощённые и прижатые к эпидерме клетки простой и сложной ячеистой формы второй группы.

**Заключение.** В пространственной организации мезофилла листовых пластинок злаков с C<sub>3</sub>-фотосинтетическим метаболизмом выявляются признаки дифференциации на ткани, аналогичные палисадной и губчатой. Световые черты хлоренхимы проявляются в развитии под эпидермой палисадообразных клеток простой формы, ячеистых клеток первой группы, отчасти плоских лопастных клеток и возможно цилиндрических клеток, плотно расположенных поперёк органа. Губчатая паренхима об-

разована удлинёнными вдоль листа уплощёнными клетками простой формы с прямыми или слегка волнистыми стенками, а также ячеистыми клетками второй группы. У злаков с широкой экологической амплитудой наблюдается сочетание этих клеток в разных рядах вдоль листа. Экологические различия в строении хлоренхимы наиболее выражены в листовых пластинках злаков, а менее всего – в цветковых чешуях.

## ЛИТЕРАТУРА

- 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. – Т. 72, № 4. – С. 535–541.
- Бутник А. А., Турсынбаева Г. С., Дусчанова Г. М.** Мезофилл листа двудольных растений (Учебно-методическое пособие). – Ташкент: ТГПУ имени Низами, 2015. – 31 с.
- Василевская В. К., Бутник А. А.** Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн., 1981. – Т. 66, № 7. – С. 992–1001.
- Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц.** Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. – Ленинград: Наука, 1988. – С. 45–66.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.** Краткий справочник по физиологии растений. – Киев: Наукова думка, 1973. – 591 с.
- Зверева Г. К.** Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. – 201 с.
- Зверева Г. К.** Структура ассимиляционной паренхимы в чешуях цветка фестукоидных злаков (Poaceae) // Ученые записки Забайкальского государственного университета, 2017а. – Т. 12, № 1. – С. 72–79.
- Зверева Г. К.** Строение хлоренхимы колосковых чешуй у дикорастущих фестукоидных злаков (Poaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2017б. – № 2 (26). – С. 10–18. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-2\(10-18\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-2(10-18))
- 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. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2024-4-1>
- Иванов Л. А.** Анатомия растений. – Москва-Ленинград: Государственное сельскохозяйственное издательство, 1931. – 142 с.
- Шийрэвдамба Ц.** Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ленинград, 1990. – 19 с.
- Brown W. V.** Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette, 1958. – Vol. 119, № 3. – P. 170–178.
- Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk 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.
- Chonan N.** Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku journal of agricultural research, 1965. – Vol. 16, № 1. – P. 1–12.
- 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.
- Fahn A.** Plant anatomy. – Oxford, New York: Pergamon press, 1990. – 588 p.
- Possingham J. V., Saurer W.** Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta, 1969. – Vol. 86, № 2. – P. 186–194.
- Pyykkö M.** The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants // Annales Botanici Fennici, 1966. – Vol. 3. – P. 453–622.
- Soreng R. J., Peterson P. M., Romschenko K., Davidse G., Zuloaga F. O., Judziewicz E. J., Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O.** A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) // Journal of Systematics and Evolution, 2015. – Vol. 53, № 2. – P. 117–137. <https://doi.org/10.1111/jse.12150>. hdl:11336/25248
- Tuan H. C.** Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta botanica Sinica, 1962. – Vol. 10, № 4. – P. 291–297.
- World Flora Online.** URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 12 February 2026).