

УДК 581.823:582.52/.59

doi: 10.21685/2307-9150-2023-3-1

Сравнительное исследование хлоренхимы вегетативных органов у *Phragmites australis* и *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae)

Г. К. Зверева

Новосибирский государственный педагогический университет,
Новосибирск, Россия;

Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН,
Краснообск, Новосибирская обл., Россия

labspp@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Описание ассимиляционной ткани у злаков подсемейства Arundinoideae проводилось на поперечных сечениях надземных органов. Целью работы было сравнительное изучение пространственной формы ассимиляционных клеток и структуры хлоренхимы вегетативных органов у *Phragmites australis* и *Molinia caerulea* как представителей подсемейства Arundinoideae, имеющих арундиноидный тип листовой анатомии. *Материалы и методы.* У *P. australis* и *M. caerulea* исследовалось анатомическое строение хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок и листовых влагалищ, расположенных в средней части генеративного побега, а также стебля в верхней его части на поперечных и продольных срезах под световым микроскопом. Растительные образцы фиксировались в смеси Гаммалунда. *Результаты.* Хлоренхима вегетативных органов *P. australis* представлена преимущественно разными вариантами ячеистых и лопастных клеток, как плоскими, когда сложные проекции имеются только в одном направлении, так и более усложненными, имеющими сложные контуры в двух и трех направлениях. Ассимиляционная ткань вегетативных органов *M. caerulea* в основном состоит из плоских ячеистых клеток. *Выводы.* В вегетативных органах *P. australis* и *M. caerulea* наблюдается достаточно плотное расположение небольших по размерам клеток хлоренхимы, особенно под эпидермами, листья обоих видов близки по плотности заполнения их хлоропластами. В то же время эти злаки различаются по строению мезофилла листовых пластинок и разнообразию форм ассимиляционных клеток в хлоренхиме вегетативных органов.

Ключевые слова: арундиноидный тип листовой анатомии злаков, хлоренхима, ячеистые клетки, лопастные клетки, сложные ячеисто-лопастные формы клеток

Для цитирования: 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

Comparative study of chlorenchyma of vegetative organs in *Phragmites australis* and *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae)

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 description of assimilatory tissue in grasses of the subfamily Arundinoideae was carried out on cross-sections of aboveground organs. The purpose of the work was a comparative study of the spatial form of assimilatory cells and the structure of the chlorenchyma of vegetative organs in *Phragmites australis* and *Molinia caerulea*, as representatives of the subfamily Arundinoideae, which have an arundinoid type of leaf anatomy. *Materials and methods.* At *P. australis* and *M. caerulea*, the anatomical structure of the chlorophyll-bearing parenchyma of leaf blades and leaf sheaths located in the middle part of the generative shoot, as well as the stem in its upper part, was studied in transverse and longitudinal sections under a light microscope. Plant samples were fixed in mixture of Hammalunda. *Results.* The chlorenchyma of vegetative organs of *P. australis* is represented by different variants of cellular and lobed cells, both flat, when complex projections are available only in one direction, and more complicated, having complex contours in two and three directions. The assimilation tissue of the vegetative organs of *M. caerulea* mainly consists of flat cellular cells. *Conclusions.* In the vegetative organs of *P. australis* and *M. caerulea*, a fairly dense arrangement of small-sized chlorenchyma cells, especially under the epidermis, is observed, the leaves of both species are close in their density of filling with chloroplasts. At the same time, these grasses differ in the structure of the mesophyll of leaf blades and the variety of forms of assimilatory cells in the chlorenchyma of vegetative organs.

Keywords: arundinoid type of leaf anatomy of grasses, chlorenchyma, cellular cells, lobed cells, complex cellular-lobed forms of cells

For citation: Zvereva G.K. Comparative study of chlorenchyma of vegetative organs in *Phragmites australis* and *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2023;(3):3–18. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-3-1

Введение

У злаков подсемейства Arundinoideae выделяют арундиноидный тип листовой анатомии, для которого характерно наличие крупноклетной паренхимной обкладки пучков без хлоропластов и относительно слабое развитие внутренней обкладки, при этом клетки мезофилла расположены плотно и отчасти радиально вокруг пучков [1, 2]. В то же время отмечалось, что это подсемейство является таксономически проблематичной группой, не имеющей надежных диагностических признаков [3]. Так, для листьев многих видов этого таксона выделялось отсутствие радиального расположения мезофилла, состоящего в основном из равносторонних клеток, но у *Phragmites australis* описывают клетки со впячиваниями [4]. В то же время в качестве характерных признаков подсемейства рассматривают наличие ассимиляционных клеток с выростами внутрь полости (armcells) и отсутствие фузоидных клеток (fusoidcells) [5].

В рамках подсемейства Arundinoideae в классификации Н.Н. Цвелёва [2] *Phragmites australis* (Cav.) Steud. и *Molinia caerulea* Moench относились соответственно к трибам Arundineae и Molinieae, в современной классификации с использованием методов молекулярной филогенетики родство этих видов усиливается, так как они включены в кладу PACMAD, трибу Molinieae и подтрибу Moliniinae [6].

Считается, что *P. australis* относится к числу древнейших из современных злаков [7]. Это мощное влаголюбивое многолетнее корневищное растение, часто доминирующее в травостое, может приспосабливаться к различным условиям среды, формируя экотипы с разной фенотипической пластичностью [8]. Листья *P. australis* широкие, но жесткие и достаточно ксероморфные, строение их мезофилла описывается как состоящее из однородных плотно сомкнутых вытянутых палисадообразных клеток [9], в то же время отмечается широкое присутствие клеток сложной формы «armcells» [10]. В сложении ассимиляционной ткани листовых пластинок выделяют также внешнюю и внутреннюю части мезофилла [11]. Внешняя часть присутствует под обеими поверхностями листа и состоит из нескольких слоев плотно прижатых клеток, внутренняя часть представлена более крупными и рыхло расположенными клетками нерегулярной формы. В фотосинтетической паренхиме листьев тростника нами были выделены ячеистые и лопастные клетки, по-разному ориентированные в листовом пространстве [12].

Molinia caerulea – рыхлодерновинное многолетнее растение с укороченным и утолщенным корневищем, отличается высокой морфологической пластичностью, нередко образует молиниевые луга, произрастает в основном на бедных кислых почвах на болотах, влажных лугах и в сырых лесах, отличается светолюбием и достаточной устойчивостью к выпасу скота [13]. В узких листьях *M. caerulea* выделяют крупные моторные клетки и устьица на обеих сторонах, а также мелкие, плотно сомкнутые и многоугольные клетки хлорофиллоносного мезофилла на поперечных сечениях и более рыхлое их расположение на продольных срезах [14–15]. Нами показано, что мезофилл листовых пластинок этого вида представлен мелкими ячеистыми клетками [12].

В стеблях *P. australis* и *M. caerulea* хлоренхима развита слабо и при изучении их анатомического строения основное внимание уделялось расположению и мощности покровных и проводящих тканей, а также воздухоносных каналов и склеренхимы [14, 16–18 и др.].

Задачей настоящей работы было сравнительное изучение формы ассимиляционных клеток и структуры хлоренхимы вегетативных органов у *P. australis* и *M. caerulea* как представителей подсемейства Arundinoideae, имеющих арундиноидный тип листовой анатомии.

Материал и методика

Анатомическое строение ассимиляционной ткани листьев и стеблей генеративных побегов *P. australis* и *M. caerulea* изучали на поперечных и продольных срезах под световым микроскопом. Образцы растений *P. australis* отбирали в Приобской лесостепи Западной Сибири, а *M. caerulea* – в Ботаническом саду Поволжского государственного технологического университета (г. Йошкар-Ола) и фиксировали в смеси Гаммалунда [19].

Исследовали организацию хлоренхимы листовых пластинок и листовых влагалищ, расположенных в средней части генеративного побега и стебля в верхней его части. Продольные срезы листа осуществляли параллельно поверхности (тангентальный срез) и, в частности, около эпидермы (парадермальный срез), а также в плоскости, параллельной проводящим пучкам и перпендикулярной эпидерме (продольный боковой срез). Продольные срезы стебля проводили перпендикулярно радиусу под эпидермой (парадермальный срез) и через его середину по диаметру (радиальный срез).

При описании формы ассимиляционных клеток выделяли простые (округлые или вытянутые без выраженных складок) и сложные (отличающиеся наличием хорошо выраженных выростов и складок) проекции [12, 20]. Клетки сложных конфигураций, в свою очередь, подразделяли на ячеистые (состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (с многочисленными округлыми или овальными выростами). При этом возможны промежуточные формы, сочетающие ячеистые или лопастные очертания с элементами губчатости. Лопастные клетки своими наибольшими проекциями обнаруживаются на поперечных сечениях, ячеистые клетки расположены вдоль органа и образуют две группы. Клетки первой группы ориентированы эллипсоидными секциями перпендикулярно поверхности органа и по аналогии с мезофиллом двудольных растений соответствуют палисадной ткани. Ячеистые клетки второй группы своими звеньями располагаются параллельно эпидерме и по своей роли приближаются к губчатой паренхиме. Клетки сложной формы могут быть плоскими, если сложные контуры имеются только в одном направлении, и сверхсложными, если они обнаруживаются в двух или трех направлениях, основными среди последних являются ячеисто-лопастные.

Число хлоропластов в клетке подсчитывали на мацерированных препаратах [21]. Для определения плотности клеток и хлоропластов в единице поверхности органов и их частей использовали подходы, предложенные рядом авторов [22, 23]. Количественные показатели обработаны методами вариационной статистики, в таблицах показаны средние значения и стандартные ошибки. Достоверность различий между показателями определяли по *t*-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Листовые пластинки рассматриваемых злаков амфистоматические, для них характерны слабая ребристость верхней поверхности и хорошо выраженные моторные клетки, высота которых на поперечных срезах у *P. australis* колеблется от 100 до 150 мкм, а у *M. caerulea* – от 40 до 60 мкм, что составляет 36–73% от толщины листа в этом месте (рис. 1 и 2). Толщина листовых пластинок в области проводящих пучков у *P. australis* в 1,9 раза больше по сравнению с *M. caerulea*. Достоверно более мощная эпидерма у обоих видов наблюдается в листовых влагалищах, особенно это проявляется у тростника (табл. 1). От листовых пластинок к стеблю возрастает утолщение наружных стенок эпидермы по отношению к ее толщине: у *P. australis* от 35 до 44 %, а у *M. caerulea* – от 22 до 39 %.

Под эпидермой располагается ассимиляционная ткань, которая у злаков представлена клетками хлорофиллоносной паренхимы и клетками паренхимной обкладки.

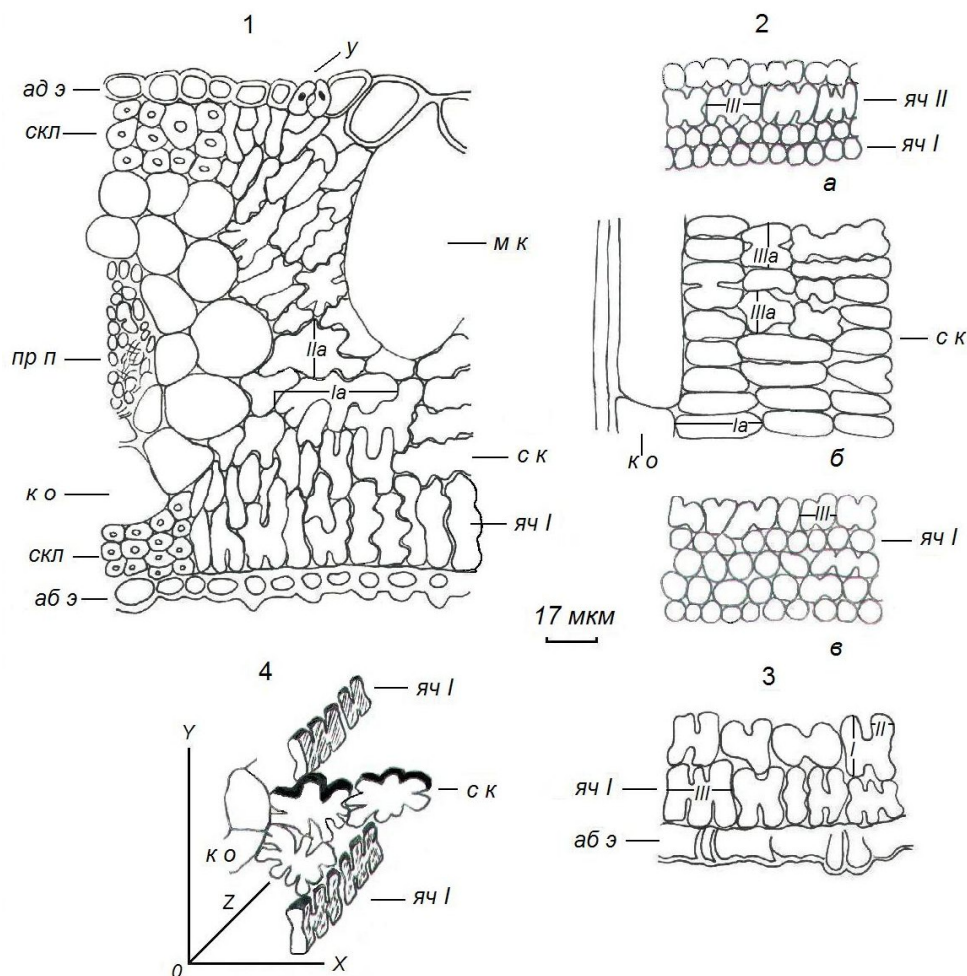


Рис. 1. Анатомическое строение мезофилла (1–3) и схема расположения ассимиляционных клеток (4) в листовых пластинках *Phragmites australis*. Срез: 1 – поперечный; 2 – тангентальный (а – у адаксиальной эпидермы; б – в центре листа; в – у абаксиальной эпидермы); 3 – расположение клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на продольном боковом срезе; аб э – абаксиальная эпидерма; пр п – проводящий пучок; ск – склеренхима; м к – моторные клетки, ко – клетки паренхимной обкладки, у – устьице. Проекция: яч I – ячеистых клеток первой группы; яч II – ячеистых клеток второй группы; с к – срединных клеток. Размеры ячеистых клеток на продольных срезах: I – высота секции; II – ширина секции; III – длина клетки. Размеры срединных клеток: Ia – длина; IIa – ширина; IIIa – толщина. Оси листовой пластинки: OX – ширина; OY – толщина; OZ – длина

Клетки паренхимной обкладки вытянуты вдоль проводящих пучков, часто они плохо различимы в стебле, в среднем их длина превышает ширину в 2–4 раза (табл. 2). Считается, что у арундиноидных злаков в этих клетках хлоропласты отсутствуют [1]. В то же время многие исследователи отмечали наличие зеленых пластид в клетках обкладки листьев *P. australis* [11, 24, 25], при этом в разных местообитаниях эти клетки различаются по длине на продольных срезах [26]. У рассмотренных нами *P. australis* и *M. caerulea* немногочисленные хлоропласты содержались в отдельных клетках паренхимной

обкладки вегетативных органов. Наибольшая плотность этих клеток характерна для листовых пластинок, в листовых влагалищах и стеблях она в 1,7–2,3 раза меньше, при этом более высокие значения наблюдались у *M. caerulea*, что, вероятно, обусловлено их мелкими размерами.

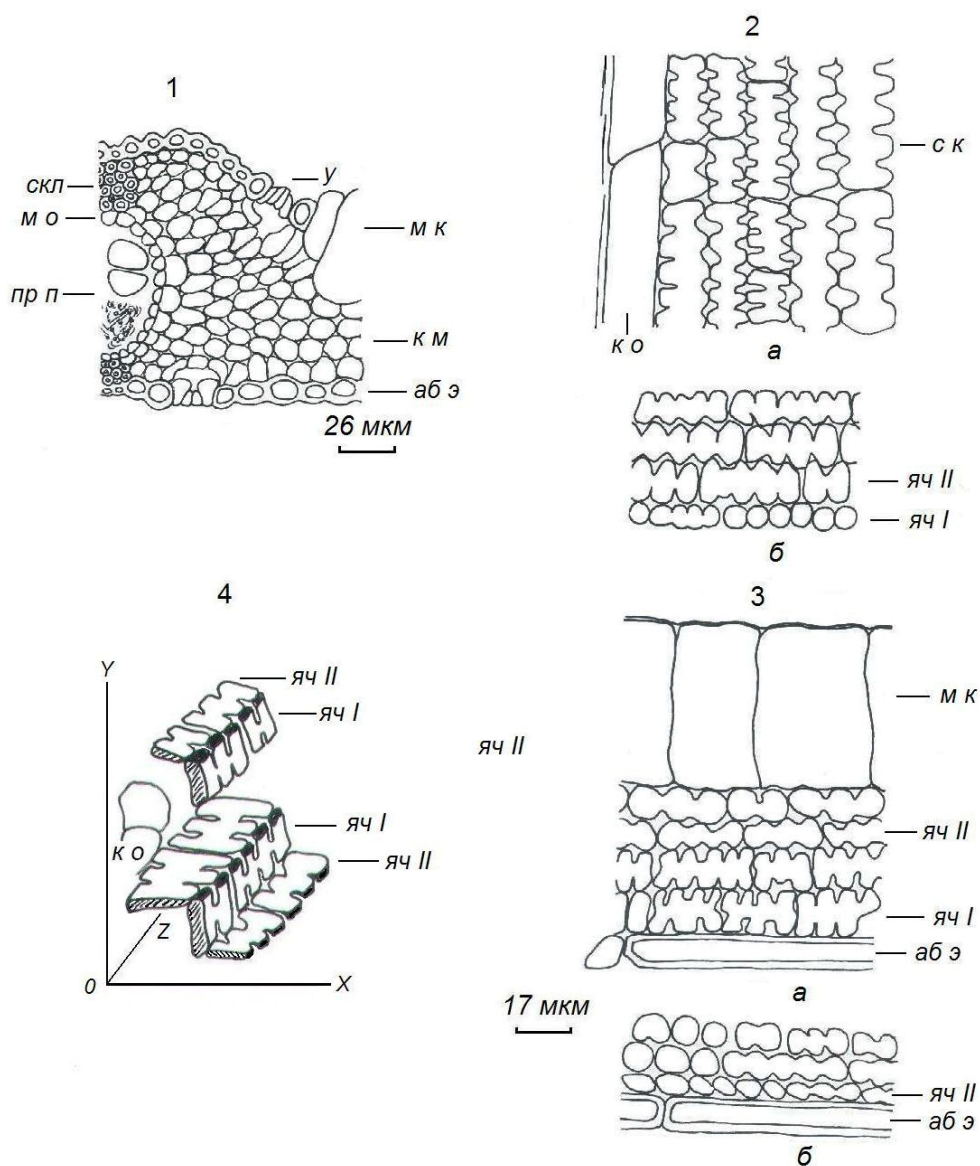


Рис. 2. Строение мезофилла листовых пластинок *Molinia caerulea*. Срез: 1 – поперечный; 2 – тангентальный (а – в середине листа; б – у абаксиальной эпидермы); 3 – продольный боковой (а – в зоне моторных клеток, б – у абаксиальной эпидермы); м о – клетки механической, или склеренхимной, обкладки, к м – клетки мезофилла. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1

Ассимиляционная ткань наиболее многослойна в листовых пластинках, менее всего ее в стебле, при этом более резкое ослабление мощности хлоренхимы от листьев к стеблю наблюдается у *P. australis*.

Таблица 1

Количественно-анатомические показатели эпидермы
и мезофилла генеративных побегов арундиноидных злаков
(*Phragmites australis* и *Molinia caerulea*)

Орган, часть органа	Толщина, поперечный срез, мкм			Число слоев хлорен- химы
	абаксиальной эпидермы	наружной стенки абаксиальной эпидермы	мезофилла в области прово- дящего пучка	
<i>Phragmites australis</i>				
Листовая пластинка	13,8 ± 0,57	4,9 ± 0,35	182,3 ± 4,78	12–15
Листовое влагалище	18,2 ± 0,45	7,7 ± 0,28	55,1 ± 4,03	2–5
Стебель	14,7 ± 0,48	6,5 ± 0,23	31,2 ± 2,02	1–5
<i>Molinia caerulea</i>				
Листовая пластинка	14,1 ± 0,58	3,2 ± 0,22	121,4 ± 3,67	12–18
Листовое влагалище	15,7 ± 0,38	5,0 ± 0,21	100,6 ± 5,82	5–10
Стебель	14,7 ± 0,18	5,7 ± 0,15	54,4 ± 2,10	5–8

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика клеток
паренхимной обкладки генеративных побегов арундиноидных злаков
(*Phragmites australis* и *Molinia caerulea*)

Орган, часть органа	Размеры на продольных срезах, мкм		Число клеток обкладки, тыс./см ²
	Длина	Ширина	
<i>Phragmites australis</i>			
Листовая пластинка	88,3 ± 3,16	29,2 ± 1,38	59,09
Листовое влагалище	60,1 ± 2,01	30,7 ± 1,44	34,66
Стебель	95,7 ± 8,32	21,2 ± 0,55	25,43
<i>Molinia caerulea</i>			
Листовая пластинка	72,3 ± 4,81	14,7 ± 0,48	97,39
Листовое влагалище	75,7 ± 4,05	23,4 ± 1,65	42,51
Стебель	76,2 ± 5,56	19,0 ± 1,17	38,78

Мезофилл листовых пластинок *P. australis* состоит преимущественно из ячеистых клеток первой группы и срединных клеток. Так, на поперечных срезах под обеими эпидермами в 1–2 слоя расположены вытянутые палисоднообразные клетки, часто с волнистыми боковыми стенками, большинство из которых являются плоскими ячеистыми клетками первой группы. Они плотно сомкнуты и состоят в основном из двух-четырех узких секций, высота которых в 2,6–2,9 раза превышает ширину (табл. 3). Ячеистые клетки второй группы изредка образуют отдельные ряды, у небольшой доли клеток с такими проекциями возможно сочетание ячеистых контуров на поперечных и парадермальных сечениях, их можно описать как дважды сложные ячеистые.

Внутреннее пространство мезофилла между проводящими пучками, в том числе и под моторными клетками, занимают ассимиляционные клетки, названные нами срединными. Их конфигурации на поперечных срезах листо-

вых пластинок очень разнообразны – от губчатых и губчато-лопастных до дольчато-лопастных. На тангентальных сечениях в своём большинстве они выглядят как узкие овалы, у которых длина больше толщины в 2,5–2,9 раза (табл. 4). Часть из них имеет более сложные объёмные формы, сочетающие лопастные проекции в поперечнике и ячеистые контуры из двух-трёх звеньев в продольном направлении. Такие клетки изредка присутствуют и у эпидермы, их можно описать как трижды сложные ячеисто-лопастные.

Таблица 3

Размеры секций ячеистых клеток ассимиляционной ткани вегетативных органов у арундиноидных злаков (*Phragmites australis* и *Molinia caerulea*)

Орган, часть органа	Ячеистые клетки первой группы			Ячеистые клетки второй группы		
	Число секций	Размеры секций, мкм		Число секций	Размеры секций, мкм	
		Высота	Ширина		Высота	Ширина
<i>Phragmites australis</i>						
Первый ряд клеток у адаксиальной эпидермы						
Листовая пластинка	2–4	21,9 ± 0,80	7,5 ± 0,33	2–3	13,4 ± 0,45	6,5 ± 0,30
Первый ряд клеток у абаксиальной эпидермы						
Листовая пластинка	2–7	20,3 ± 0,25	7,7 ± 0,64	2–3	15,7 ± 0,66	7,8 ± 0,35
Листовое влагалище	2–6	17,0 ± 1,20	8,0 ± 0,43	2–4	13,0 ± 0,47	9,4 ± 0,33
Первый ряд клеток у эпидермы						
Стебель	2–5	13,9 ± 0,85	8,2 ± 0,35	2–6	13,7 ± 0,65	8,7 ± 0,42
<i>Molinia caerulea</i>						
Первый ряд клеток у адаксиальной эпидермы						
Листовая пластинка	2–5	11,7 ± 0,60	7,7 ± 0,22	2–8	11,0 ± 0,72	7,8 ± 0,47
Первый ряд клеток у абаксиальной эпидермы						
Листовая пластинка	2–7	11,9 ± 0,51	6,6 ± 0,36	2–5	11,4 ± 0,43	7,2 ± 0,22
Листовое влагалище	2–4	18,5 ± 0,93	8,8 ± 0,50	2–4	20,9 ± 1,03	11,0 ± 0,36
Первый ряд клеток у эпидермы						
Стебель	2–5	16,7 ± 0,81	8,7 ± 0,21	2–4	12,7 ± 0,97	6,3 ± 0,33

Примечание. Размеры секций ячеистых клеток первой группы измерялись на продольных боковых и радиальных срезах, а секций ячеистых клеток второй группы – на парадермальных срезах.

По расположению ассимиляционных клеток мезофилл листовых пластинок *P. australis* характеризуется как плотный, ячеисто-изолатерально-палисадный в области проводящих пучков и ячеисто-вентродорсальный в зоне моторных клеток. Большое участие узких лопастных клеток усиливает палисадность фотосинтетической ткани. На рис. 1 представлена схема строения хлорофиллоносной паренхимы из плоских клеток сложной формы.

На поперечных срезах листовых пластинок *M. caerulea* клетки мезофилла мелкие, плотно сомкнуты и часто имеют проекции, близкие к изодиаметрическим в основном с прямыми или реже с чуть волнистыми стенками.

Около проводящих пучков можно отметить слабую радиальность в их расположении. Рассмотрение ассимиляционных клеток на продольных сечениях позволило выявить, что в подавляющем большинстве они представлены плоскими ячеистыми формами с достаточно многочисленными узкими секциями, высота которых больше ширины в 1,4–1,8 раза. При этом под эпидермами наблюдается чередование рядов ячеистых клеток первой и второй групп, из которых более часто встречаются последние. В центральной части около проводящих пучков располагаются преимущественно плоские ячеистые клетки второй группы, но с чуть более крупными ячейками и числом секций от 2 до 7. Незначительная часть срединных клеток, возможно, имеет более сложные конфигурации – ячеисто-слаболопастные. В области моторных клеток и верхней эпидермы встречаются удлиненные губчато-ячеистые формы второй группы. Система межклетников образуется через соприкосновение вершин секций ячеистых клеток. Мезофилл листовых пластинок *M. caerulea* можно описать как плотный, в котором наблюдается чередование в разных местах листа ячеисто-изолатерально-губчатого, ячеисто-вентродорсального и ячеисто-изолатерально-палисадного строения.

Таблица 4

Размеры срединных клеток около проводящих пучков в мезофилле листьев арундиноидных злаков (*Phragmites australis* и *Molinia caerulea*)

Часть органа	Расположение клеток от абаксиальной эпидермы	Размеры клеток, мкм			
		Длина	Ширина	Толщина	
				плоских	утолщенных
Phragmites australis					
Листовая пластинка	2–4 ряды	28,1 ± 1,35	19,0 ± 0,60	11,3 ± 0,58	15,9 ± 0,75
Листовое влагалище	2–4 ряды	28,7 ± 1,72	25,0 ± 1,23	13,5 ± 0,55	19,6 ± 1,44
Molinia caerulea					
Листовая пластинка	5–7 ряды	16,7 ± 0,78	9,5 ± 0,42	7,2 ± 0,41	36,1 ± 3,19
Листовое влагалище	4–6 ряды	21,9 ± 1,16	17,4 ± 0,70	14,0 ± 1,62	28,4 ± 1,97

Примечание. Длина и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Мезофилл листовых влагалищ у обоих злаков сосредоточен у нижней его поверхности и отличается меньшей слойностью. Так, у *P. australis* под абаксиальной эпидермой сохраняется 1–2 слоя палисадной ткани, образованной столбчатыми клетками простой формы и ячеистыми клетками первой группы, при этом они часто значительно крупнее во втором ряду по сравнению с первым (рис. 3). Ячеистые клетки второй группы встречаются редко. Далее в 2–4 слоя располагаются в основном плоские срединные клетки весьма разнообразных губчатых и лопастных очертаний на поперечных срезах, по мере углубления их размеры резко возрастают. Присутствие дважды сложных ячеисто-лопастных клеток незначительное.

Хлоренхима листовых влагалищ *M. caerulea* более многослойна у проводящих пучков, между ними число слоев составляет 2–4. Под нижней эпидермой сохраняется чередование разных вариантов плоских ячеистых клеток

первой и второй групп при преобладании последних. Внутреннее пространство заполнено преимущественно ячейстыми и ячейсто-губчатыми клетками второй группы, при этом часть клеток отличается простыми вытянутыми формами.

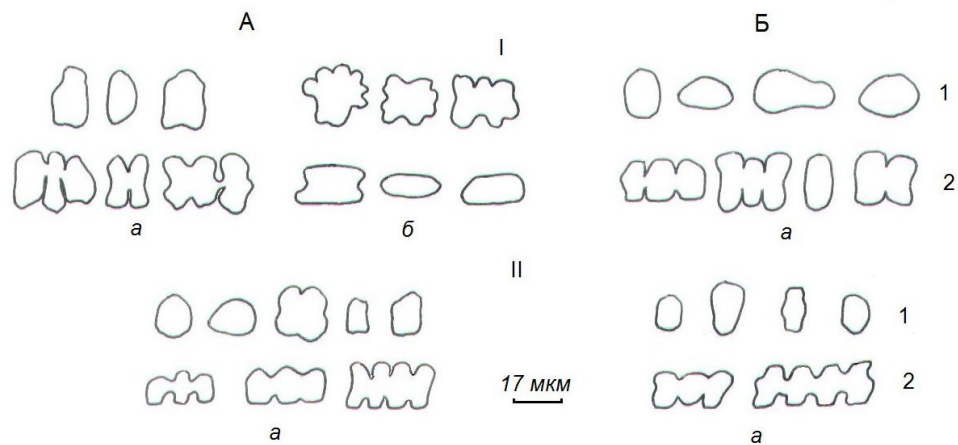


Рис. 3. Основные формы проекций клеток хлоренхимы в листовых влагалищах (I) и стеблях (II) *Phragmites australis* (A) и *Molinia caerulea* (Б) на поперечных (1) и продольных (2) срезах. Расположение клеток: а – у абаксиальной эпидермы; б – в центре листа у клеток обкладки

В стеблях *P. australis* хлоренхима протягивается в виде отдельных тяжей лишь в верхней, более открытой его части, при этом между эпидермой и хлоренхимой имеется сплошной или прерывистый слой мелкоклеточной склеренхимы. Ассимиляционная ткань стеблей *M. caerulea* более многослойная, достигает до 7–8 рядов около проводящих пучков и располагается в 3–4 слоя между ними. На поперечных сечениях стебля у обоих видов ассимиляционные клетки мелкие, плотно сомкнутые, с округлыми или овальными простыми контурами, в более глубоких слоях иногда со слаболопастными очертаниями. Под эпидермой наблюдается чередование рядов ячейстых клеток первой и второй групп при резком превалировании клеток первой группы. В более глубоких слоях клетки крупнее, но доля ячейстых клеток второй группы также небольшая.

В сложении ассимиляционной ткани листьев *P. australis* и верхних частей стебля у обоих видов отмечаются хорошо выраженные световые черты. В листовых пластинках *P. australis* они проявляются в первую очередь за счет сильного развития ячейстых клеток первой группы у обеих поверхностей. Усилению палисадности мезофилла также способствует и то, что лопастные клетки во внутренней части листьев обращены к эпидермам узкими вытянутыми проекциями. В листовых влагалищах под более мощной абаксиальной эпидермой с мелкими устьицами преобладание палисадной ткани сохраняется, несмотря на некоторое уменьшение высоты клеток.

В хлоренхиме листьев *M. caerulea*, состоящей преимущественно из плоских ячейстых клеток, наблюдается преобладание клеток второй группы, что может свидетельствовать о сочетании световых и теневых признаков в организации ассимиляционной ткани. Отметим, что секции ячейстых клеток

второй группы отличаются широкими, часто изодиаметрическими стенками на поперечных сечениях листьев и узкими проекциями, проявляющимися на продольных срезах.

В верхних частях стебля у обоих злаков усилена столбчатая ткань, роль которой выполняют прежде всего плоские ячеистые клетки первой группы.

Плотность сложения и мощность развития фотосинтетической ткани в надземных органах во многом определяют насыщенность их хлоропластами. Так, наибольшие и близкие значения густоты зелёных пластид у обоих видов наблюдаются в листовых пластинках, в листовых влагалищах и стебле их плотность снижается в 2,7–6,9 раза, менее всего хлоропластов содержится в стебле *P. australis* (табл. 5).

Таблица 5

Показатели ассимиляционного аппарата хлоренхимы вегетативных органов арундиноидных злаков (*Phragmites australis* и *Molinia caerulea*)

Орган, часть органа	Число хлоропластов	
	в секции ячеистой клетки	в 1 см ² органа, млн
<i>Phragmites australis</i>		
Листовая пластинка	11,6 ± 0,58	50,19
Листовое влагалище	14,8 ± 1,01	18,42
Стебель	5,5 ± 0,23	7,32
<i>Molinia caerulea</i>		
Листовая пластинка	6,6 ± 0,51	51,98
Листовое влагалище	8,7 ± 0,49	13,31
Стебель	4,5 ± 0,21	18,05

В связи с разрушением пластид в клетках обкладки пучков выделяют признаки их дегенерации у представителей подсемейства Arundinoideae, такие как фрагментация тонопласта и накопление липидных шариков в вакуолях [27]. У рассматриваемых нами злаков процентное содержание клеток обкладки по отношению к числу клеточных секций хлоренхимы в единице поверхности органа было близко и составило 0,9–2,8 %.

Известно, что с уменьшением размеров фототрофных клеток и увеличением их суммарной поверхности возрастает проводимость мезофилла для углекислого газа и интенсивность фотосинтеза [28–31 и др.]. На примере клеточных моделей было показано, что отношение площади их поверхности к объёму у плоских ячеистых клеток в 1,1–1,5 раза больше по сравнению с клетками цилиндрической формы [32]. На основе определения диффузного сопротивления устьиц и мезофилла листьев для *P. australis* была рассчитана высокая интенсивность теоретически возможного фотосинтеза [33]. Вероятно, сочетание плотного сложения ячеистых клеток первой группы у эпидерм и чуть более разреженных лопатных клеток внутри листовых пластинок *P. australis* способствует хорошему проникновению света и диффузии углекислого газа. Усилению газообмена *M. caerulea* может способствовать пористая структура ассимиляционной ткани, состоящая из ячеистых клеток с мелкими секциями, соприкасающимися своими вершинами. Этому же благоприятствует небольшая слоистость хлоренхимы в листовых влагалищах и стеблях у обоих видов.

Заключение

Фотосинтетическая паренхима листьев и стеблей генеративных побегов *Phragmites australis* и *Molinia caerulea* в подавляющем большинстве состоит из клеток сложной формы, при этом более разнообразны они у тростника.

В строении ассимиляционной ткани листовых пластинок *P. australis* наблюдается сочетание плоских ячеистых клеток, преимущественно, первой группы у эпидерм с плоскими лопастными и усложнёнными ячеисто-лопастными клетками во внутреннем пространстве. В дополнение можно отметить наличие немногочисленных ячеистых клеток второй группы и объёмно более сложных – дважды ячеистых под эпидермами. Мезофилл листовых пластинок *M. caerulea* в основном состоит из плоских ячеистых клеток с преобладанием клеток второй группы. Таким образом, несмотря на наличие арундиноидного типа листовой анатомии и достаточно близкое родство этих видов злаков согласно последним данным, они различаются по строению мезофилла и разнообразию форм ассимиляционных клеток.

В листовых влагалищах и стеблях сохраняются общие принципы сложения хлоренхимы для каждого вида, при этом проявляются отличительные особенности, связанные со степенью её развития и сложностью пространственных конфигураций клеток. Так, мезофилл листовых влагалищ *P. australis* состоит преимущественно из плоских ячеистых и лопастных клеток, а хлоренхима верхней части стебля в основном представлена уплощенными ячеистыми формами. В хлоренхиме листовых влагалищ *M. caerulea* более всего плоских ячеистых клеток при небольшом участии клеток простой формы, в стеблях преобладают ячеистые клетки первой группы.

В то же время в ассимиляционной паренхиме вегетативных органов у *P. australis* и *M. caerulea* наблюдается сочетание крупноклеточной обкладки пучков без или с малым числом хлоропластов с небольшими и достаточно плотно расположенными клетками хлоренхимы, особенно под эпидермами, при этом листья обоих злаков близки по насыщенности их зелёными пигментами.

Список литературы

1. Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178.
2. Цвелёв Н. Н. Порядок злаки (Poales) // Жизнь растений. М. : Просвещение, 1982. Т. 6. С. 341–378.
3. Clayton W. D., Renvoize S. A. Genera Graminum. Grasses of the World // Kew Bulletin Additional. London : Her Majesty's Stationery Office, 1986. Vol. 13. 389 p.
4. Renvoize S. Grass anatomy // Flora of Australia. Vol. 43. Poaceae 1, Introduction and Atlas. 2002. P. 71–132.
5. Smith Jr J. P. Agrostology; An Introduction to the Systematics of Grasses // Botanical Studies, 10. Humboldt State University, 2005. 220 p.
6. Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K. et al. A world wide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: A nupdate and a comparison of two 2015 classifications // Journal of Systematics and Evolution. 2017. Vol. 55, № 4. P. 259–290. doi: 10.1111/jse.12262
7. Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
8. Eller F., Skálová H., Caplan J. S. et al. Cosmopolitan species as models for ecophysiological responses to global change: the common reed *Phragmites australis* // Frontiers in Plant Science. 2017. Vol. 8, article 1833. doi: 10.3389/fpls.2017.01833

9. Вознесенская Е. В. Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 8. С. 1176–1184.
10. 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: 10th May 2019. URL: <https://www.delta-intkey.com/grass/index.htm>
11. 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.
12. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск : Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.
13. Taylor K., Rowland A. P., Jones H. E. *Molinia caerulea* (L.) Moench // Journal of Ecology. 2001. Vol. 89, № 1. P. 126–144.
14. Jefferies T. A. The vegetative anatomy of *Molinia caerulea*, the purple heath grass // New Phytologist. 1916. Vol. 15, № 3-4. P. 49–71.
15. Farragher M. A. Poaceae – Irish members. Part 5. Anatomy // Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. Series A, 5. 1974. P. 159–198.
16. Николаевский В. Г. Анатомическое строение вегетативных органов тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin) в связи с условиями его произрастания : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1964. 24 с.
17. Adams K. R. Prehistoric reedgrass (*Phragmites*) “cigarettes” with tobacco (*Nicotiana*) contents: A case study from Red Bow Cliff Dwelling, Arizona // Journal of Ethnobiology. 1990. Vol. 10, № 2. P. 123–139.
18. Engloner A. I., Papp M. Vertical differences in *Phragmites australis* culm anatomy along a water depth gradient // Aquatic Botany. 2006. Vol. 85, № 2. P. 137–146.
19. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев : Наукова думка, 1973. 591 с.
20. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
21. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, № 2. P. 186–194.
22. 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.
23. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л. : Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
24. Zheng W. J., Zheng X. P., Zhang C. L. A survey of photosynthetic carbon metabolism in 4 ecotypes of *Phragmites australis* in northwest China: Leaf anatomy, ultra-structure, and activities of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase, phosphoenolpyruvate carboxylase and glycollate oxidase // Physiologia Plantarum. 2000. Vol. 110, № 2. P. 201–208.
25. Zhu X. Y., Xia W. X., Chen L. J. Leaf anatomy and C₄ photosynthetic enzymes in three reed ecotypes // Biologia Plantarum. 2012. Vol. 56, № 1. P. 145–148. doi: 10.1007/s10535-012-0031-4
26. Chen K.-M., Wang F., Wang Y.-H. et al. Anatomical and chemical characteristics of foliar vascular bundles in four reed ecotypes adapted to different habitats // Flora. 2006. Vol. 201. P. 555–569. doi: 10.1016/j.flora.2005.12.003
27. 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.
28. Wilson D., Cooper J. P. Effect of selection for mesophyll cell size on growth and assimilation in *Lolium perenne* L. // New Phytologist. 1970. Vol. 69. P. 233–245.

29. Nobel P. S., Zaragoza L. J., Smith W. K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel // Plant Physiology. 1975. Vol. 55. P. 1067–1070.
30. Longstreth D. J., Hartsock T. L., Nobel P. S. Mesophyll cell properties for some C₃ and C₄ species with high photosynthetic rates // Physiologia Plantarum. 1980. Vol. 48, № 4. P. 494–498. doi: 10.1111/j.1399-3054.1980.tb03293.x
31. Evans J. R., Caemmerer S. Carbon dioxide diffusion in side leaves // Plant Physiology. 1996. Vol. 110, № 2. P. 339–346.
32. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 3. С. 467–480.
33. Лайск А., Оя В., Рахи М. Диффузионные сопротивления листьев в связи с их анатомией // Физиология растений. 1970. Т. 17, № 1. С. 40–48.

References

1. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*. 1958;119(3):170–178.
2. Tsvelev N.N. Order cereals (Poales). *Zhizn' rasteniy = Plant life*. Moscow: Prosveshchenie, 1982;6:341–378. (In Russ.)
3. Clayton W.D., Renvoize S.A. Genera Graminum. Grasses of the World. *Kew Bulletin Additional*. London: Her Majesty's Stationery Office, 1986;13:389.
4. Renvoize S. Grass anatomy. *Flora of Australia. Vol. 43. Poaceae 1, Introduction and Atlas*. 2002:71–132.
5. Smith Jr J.P. Agrostology; An Introduction to the Systematics of Grasses. *Botanical Studies, 10*. Humboldt State University, 2005:220.
6. Soreng R.J., Peterson P.M., Romaschenko K. et al. A world wide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: A nupdate and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*. 2017;55(4):259–290. doi: 10.1111/jse.12262
7. Tsvelev N.N. *Zlaki SSSR = Cereals of the USSR*. Leningrad: Nauka, 1976:788. (In Russ.)
8. Eller F., Skálová H., Caplan J.S. et al. Cosmopolitan species as models for ecophysiological responses to global change: the common reed *Phragmites australis*. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8(article 1833). doi: 10.3389/fpls.2017.01833
9. Voznesenskaya E.V. Anatomical features of the assimilating organs of plants of the Karakum desert. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1974;59(8):1176–1184. (In Russ.)
10. 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: 10th May 2019. Available at: <https://www.delta-intkey.com/grass/index.htm>
11. Antoneilli M., Pasqualini S., Batini P. et al. Physiological and anatomical characterization of *Phragmites australis* leaves. *Aquatic Botany*. 2002;72(1):55–66.
12. Zvereva G.K. *Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae) = Anatomical structure of mesophyll of cereal leaves (Poaceae)*. No-vosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011:201. (In Russ.)
13. Taylor K., Rowland A.P., Jones H.E. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology*. 2001;89(1):126–144.
14. Jefferies T.A. The vegetative anatomy of *Molinia caerulea*, the purple heath grass. *New Phytologist*. 1916;15(3-4):49–71.
15. Farragher M.A. Poaceae – Irish members. Part 5. Anatomy. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. Series A*, 5. 1974:159–198.

16. Nikolaevskiy V.G. *Anatomical structure of the vegetative organs of common reed (Phragmites communis Trin) in connection with its growing conditions*. PhD abstract. Odessa, 1964:24. (In Russ.)
17. Adams K.R. Prehistoric reedgrass (*Phragmites*) “cigarettes” with tobacco (*Nicotiana*) contents: A case study from Red Bow Cliff Dwelling, Arizona. *Journal of Ethnobiology*. 1990;10(2):123–139.
18. Engloner A.I., Papp M. Vertical differences in *Phragmites australis* culm anatomy along a water depth gradient. *Aquatic Botany*. 2006;85(2):137–146.
19. Grodzinskiy A.M., Grodzinskiy D.M. *Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy = A short guide to plant physiology*. Kiev: Naukova dumka, 1973:591. (In Russ.)
20. Zvereva G.K. Spatial organization of mesophyll of leaf blades of phe-stucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 2009;94(8):1204–1215. (In Russ.)
21. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. *Planta*. 1969;86(2):186–194.
22. Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. On a method for assessing the leaf mesostructure of species of the genus *Triticum* (Poaceae) in connection with the structural features of its chlorophyll-bearing cells. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1987;72(4):535–541. (In Russ.)
23. Goryshina T.K. *Fotosinteticheskiy apparat rasteniy i usloviya sredy = Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions*. Leningrad: Izd-vo LGU, 1989:204. (In Russ.)
24. Zheng W.J., Zheng X.P., Zhang C.L. A survey of photosynthetic carbon metabolism in 4 ecotypes of *Phragmites australis* in northwest China: Leaf anatomy, ultra-structure, and activities of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase, phosphoenolpyruvate carboxylase and glycolate oxidase. *Physiologia Plantarum*. 2000;110(2):201–208.
25. Zhu X.Y., Xia W.X., Chen L.J. Leaf anatomy and C4 photosynthetic enzymes in three reed ecotypes. *Biologia Plantarum*. 2012;56(1):145–148. doi: 10.1007/s10535-012-0031-4
26. Chen K.-M., Wang F., Wang Y.-H. et al. Anatomical and chemical characteristics of foliar vascular bundles in four reed ecotypes adapted to different habitats. *Flora*. 2006;201:555–569. doi: 10.1016/j.flora.2005.12.003
27. 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.
28. Wilson D., Cooper J.P. Effect of selection for mesophyll cell size on growth and assimilation in *Lolium perenne* L. *New Phytologist*. 1970;69:233–245.
29. Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel. *Plant Physiology*. 1975;55:1067–1070.
30. Longstreth D.J., Hartsock T.L., Nobel P.S. Mesophyll cell properties for some C3 and C4 species with high photosynthetic rates. *Physiologia Plantarum*. 1980;48(4):494–498. doi: 10.1111/j.1399-3054.1980.tb03293.x
31. Evans J.R., Caemmerer S. Carbon dioxide diffusion in side leaves. *Plant Physiology*. 1996;110(2):339–346.
32. Ivanova L.A., P'yankov V.I. Structural adaptation of leaf mesophyll to shade. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2002;49(3):467–480. (In Russ.)
33. Laysk A., Oya V., Rakhi M. Diffusion resistance of leaves in connection with their anatomy. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 1970;17(1):40–48. (In Russ.)

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, Вилуйская, 28); главный научный сотрудник, Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН (Россия, Новосибирская область, р.п. Краснообск)

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); principal researcher, Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 14.07.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 31.08.2023

Принята к публикации / Accepted 26.09.2023