

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.823:582.52/.59

EDN: DNONUJ

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-132-142



Анатомические особенности строения мезофилла листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae)

Галина Кимовна Зверева^{1, 2}

¹ Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, Краснообск, Россия, labspp@yandex.ru

Аннотация. Изучение пространственной организации хлоренхимы листьев растений как структурной основы фотосинтеза позволяет охарактеризовать ее более полно. Рассмотрена морфология ассимиляционных клеток и структура мезофилла листовых пластинок и листовых влагалищ генеративных побегов *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*. Образцы листьев фиксировались в смеси Гаммалунда. Изучение ассимиляционной ткани проводилось с помощью светового микроскопа на макерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах листьев. Анатомическое строение рассматривали в средней части листовой пластинки и верхней трети влагалищной части листа. Показано, что хлоренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* и листовых влагалищ *Oryza sativa* сложена из плоских складчатых клеток с небольшим участием клеток более сложной ячеисто-лопастной, или складчато-ячеистой формы. Более усложненные по форме клетки имеют лопастные конфигурации на поперечных срезах и ячеистые, состоящие из двух-трех секций, в продольном направлении. В мезофилле листовых влагалищ *Oryza sativa* лопастная форма клеток сохраняется, хлоренхима *Zizania latifolia* состоит преимущественно из клеток простой формы. Строение мезофилла листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* характеризуется как упрощенное бамбузoidное. Проведено сопоставление пространственной конфигурации клеток лопастной формы в листьях злаков с бамбузoidным, арундиноидным и фестукоидным типами листовой анатомии. Показано, что эти клетки могут быть как плоскими, так и более сложными, в основном ячеисто-лопастными.

Ключевые слова: типы листовой анатомии злаков, хлоренхима, клетки сложной формы, лопастные клетки

Для цитирования: Зверева Г. К. Анатомические особенности строения мезофилла листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 132–142. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-132-142>.

Благодарности: автор благодарен канд. биол. наук Е.А. Бондаревичу (Читинская государственная медицинская академия) за отбор и фиксацию листьев *Zizania latifolia*.

BOTANY

Original article

Anatomical features of the leaf mesophyll structure *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae)

Galina K. Zvereva^{1, 2}

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the RAS, Krasnoobsk, Russia, lab-spp@yandex.ru

Abstract. The study of the spatial organisation of plant leaf chlorenchyma, as the structural basis of photosynthesis, allows us to characterize it more fully. The morphology of assimilative cells and the structure of the mesophyll of leaf blades and leaf sheaths of generative shoots of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* are considered. Leaf samples were fixed in Gammalund's mixture. The assimilative tissue was studied using a light microscope on macerated preparations, as well as on transverse and longitudinal sections of leaves. The anatomical structure was considered in the middle part of the leaf blade and the upper third of the sheath part of the leaf. It is shown that the chlorenchyma of the leaf blades of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* and the leaf sheaths of *Oryza sativa* is composed of flat folded cells with a small participation of cells of a more complex cellular-lobed or folded-cellular shape. More complicated in shape, the cells have lobed configurations on the cross sections and

cellular, consisting of two or three sections, in the longitudinal direction. In the mesophyll of the leaf sheaths of *Oryza sativa*, the lobed shape of the cells is preserved, the chlorenchyma of *Zizania latifolia* consists mainly of cells of simple shape. The structure of the mesophyll of the leaf blades of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* is characterized as simplified bambusoid. The spatial configuration of lobed cells in leaves of grasses with bambusoid, arundinoid and festucoid types of leaf anatomy was compared. It is shown that these cells can be both flat and more complex, mainly cellular-lobed.

Keywords: types of leaf anatomy of grasses, chlorenchyma, cells of complex shape, lobed cells

For citation: Zvereva G. K. [Anatomical features of the leaf mesophyll structure *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* (*Oryzeae*, Poaceae)]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 2 (2025): pp. 132-142. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-132-142>.

Acknowledgments: the author is grateful to Cand. Sci. (Biol.) E.A. Bondarevich (Chita State Medical Academy) for collecting and fixation of *Zizania latifolia* leaves.

Введение

Изучение пространственной организации хлоренхимы листьев у разных групп злаков позволяет более полно охарактеризовать их фототрофную ткань как структурную основу фотосинтеза.

Oryza sativa L. и *Zizania latifolia* (Griseb.) Hance ex F.Muell. являются представителями трибы *Oryzeae* Dumort., которая по современным классификациям относится к подсемейству *Oryzoideae* Kunth ex Beilschm. (*Ehrhartoideae* Link) семейства Poaceae Barnhart [Цвелеев, 2006; Soreng et al., 2015; Цвелеев, Пробатова, 2019]. В мезофилле листьев как трибы *Oryzeae*, так и в целом подсемейства *Oryzoideae* широко распространены клетки сложной лопастной формы (arm cells) с выростами и складками по краю [Tateoka, 1963; Renvoize, 1985; Ellis, 1987; Leandro, Scremen-Dias, Arruda, 2016; Watson, Macfarlane, Dallwitz, 2024 и др.], более подробно они исследованы у представителей рода *Oryza* L.

На примере *Oryza sativa* L. показано, что лопастные клетки мелкие, плотно упакованные, число выступов в них изменяется от 3 до 12 и возрастает от нижних листовых пластинок к верхним, это приводит к увеличению отношения клеточной поверхности к ее объему, на тангенциальных сечениях они имеют вид тонких овалов [Chonan, 1967, 1978]. На основании особенностей проекций, числа зеленых пластид и характера их расположения у риса выделяют около 15 основных типов ассимиляционных клеток [Бурундукова и др., 2003]. Считается, что архитектура хлоренхимы листьев риса, связанная с высокой густотой устьиц, а также с разветвленностью и малым размером клеток в сочетании с плотно прижатыми хлоропластами к их периферии и покрытию ими более 95% клеточной поверхности, способствует компенсации высокого фотодыхательного потенциала и усилию фотосинтетической активности в более теплых условиях [Tsunoda, 1984; Evans, Loreto, 2000; Sage, Sage, 2009].

Для листьев гибридных линий риса отмечали, что усиление плотности лопастных клеток и развитости их долей приводит к увеличению проводимости мезофилла для CO₂ и возрастанию уровня фотосинтеза [Adachi et. al., 2013; He et al., 2017]. На примере листьев 50 сортов *Oryza sativa* также показано, что интенсивность фотосинтеза растений высоко коррелирует с индексом поверхности наружных мембран этих клеток (ИМК) и числом хлоропластов в единице листовой поверхности [Бурундукова, Холупенко, 2017]. Созданные с помощью электронной и световой микроскопии трехмерные модели клеток мезофилла *Oryza sativa* выглядят как эллипсоидные диски с неровными противоположными поверхностями и несколькими лопастями по периферии [Oi et al., 2017, 2020].

Для мезофилла листьев рода *Zizania* L. также характерно присутствие клеток лопастной формы [Metcalfe, 1960; Watson, Macfarlane, Dallwitz, 2024]. При описании анатомического строения листьев *Zizania latifolia* в основном обращают внимание на толстую кутикулу на обеих поверхностях, развитие воздухоносных полостей и фузоидных клеток, а также на особенности строения сосудисто-волокнистых пучков [Yang et al., 2014].

Для подсемейства *Oryzoideae* характерен бамбусоидный тип листовой анатомии, отличающийся, в частности, утолщенной клеточной оболочкой паренхимной обкладки пучков с небольшим числом хлоропластов и не радиально расположенной ассимиляционной тканью, состоящей из продолговатых или равносторонних лопастных клеток [Brown, 1958; Carolin, Jacobs, Vesk, 1973].

Задачей настоящей работы было на основе сравнительного исследования листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* как представителей трибы *Oryzeae* более подробно рассмотреть морфологию ассимиляционных клеток и пространственную организацию мезофилла листьев.

Материалы и методы исследования

Исследована структура хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок и листовых влагалищ *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, расположенных в средней части генеративных побегов, находящихся в состоянии цветения. Основные формы ассимиляционных клеток и их расположение в листовом про-

странстве изучены с помощью светового микроскопа на макерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах листьев, фиксированных в смеси Гаммалунда [Possingham, Saurer, 1969; Гродзинский, Гродзинский, 1973]. Продольные срезы осуществлялись как параллельно нижней листовой поверхности (парадермальный срез), так и перпендикулярно к ней (продольный боковой срез). Анатомическое строение рассматривали в средней части листовой пластинки и верхней трети влагалищной части листа. Высота и ширина клеток измерялись на поперечных срезах листьев, толщина – на продольных срезах. Образцы *Oryza sativa* отбирались в оранжерее Сибирского ботанического сада Томского государственного университета, *Zizania latifolia* – в пойме р. Аргунь в окрестностях с. Аргунск Нерчинско-Заводского р-на Забайкальского края.

При описании формы ассимиляционных клеток использовали усовершенствованную нами классификацию [Зверева, 2009, 2011], при которой сложные клеточные проекции, характеризующиеся присутствием выраженных складок и выростов, разделялись на ячеистые (состоящие из клеточных ячеек или секций, похожих на палисадные клетки) и лопастные (с удлиненными или округлыми выростами). Ячеистые клетки расположены вдоль листа, лопастные клетки проявляются на поперечных срезах. Клетки сложной формы могут быть как плоскими (наличие выростов и складок в одной плоскости), так и более усложненными (наличие выростов и складок в двух-трех направлениях), при этом чаще встречаются ячеисто-лопастные клетки, у которых лопастные проекции проявляются на поперечных срезах, а ячеистые – на продольных сечениях.

При определении числа клеток в единице площади листа использовали подходы, предложенные Т.К. Горышиной [1989]. Количественно-анатомические признаки обработаны статистически общепринятыми методами с помощью программы Snedecor [Сорокин, 2004], сравнение данных осуществлялось с помощью t-критерия Стьюдента, в таблицах показаны средние значения и стандартные ошибки. Названия видов растений приведены по базе World Flora Online [World Flora Online: эл. ресурс].

Результаты и их обсуждение

Oryza sativa и *Zizania latifolia* относятся к световым гигрофитам, листья *Zizania latifolia* более толстые и отличаются присутствием фузоидных клеток (табл. 1). Листовые пластинки у обоих злаков амфистоматические, с многочисленными устьицами, слабым развитием склеренхимы и крупными моторными клетками на верхней стороне, они близки по толщине эпидермы и ее наружной стенки, утолщение которой составляет 28–35% (рис. 1). Во влагалищной части листьев имеются крупные воздухоносные полости, у *Zizania latifolia* они нередко заполнены бесцветными клетками с вытянутыми отростками. Верхняя треть влагалищ толще листовых пластинок в 3.2–3.8 раза и характеризуется сильно утолщенными наружными стенками абаксиальной эпидермы, особенно у *Zizania latifolia* (рис. 2).

Таблица 1
Количественно-анатомическая характеристика листьев злаков трибы *Oryzeae* на поперечном срезе
[Quantitative-anatomical characterization of the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe on a cross-section]

Вид	Толщина, мкм				листа в области проводящих пучков	
	эпидермы		наружной стенки эпидермы			
	адаксиальной	абаксиальной	адаксиальной	абаксиальной		
Листовая пластинка						
<i>Oryza sativa</i>	12.2±0.42	11.5±0.23	4.3±0.20	4.0±0.15	88.1±1.61	
<i>Zizania latifolia</i>	11.2±0.25	12.5±0.43	3.8±0.20	3.5±0.18	120.9±1.70	
Листовое влагалище						
<i>Oryza sativa</i>	14.0±0.85	13.0±0.40	2.5±0.18	5.1±0.20	284.0±12.8	
<i>Zizania latifolia</i>	10.2±0.30	11.0±0.58	2.2±0.10	6.6±0.35	456.2±30.2	

Длина замыкающих клеток устьиц у обоих злаков достоверно возрастает от пластинок к влагалищам (табл. 2). Более мелкие устьица у *Oryza sativa*, лишь на верхней поверхности влагалищной части листьев они близки по размерам у обоих видов. Отметим, что в листовых влагалищах устьица встречаются преимущественно на нижней стороне и значительно реже – на адаксиальной эпидерме. Вокруг проводящих пучков расположены клетки паренхимной обкладки, имеющие округлые или овальные очертания на поперечных срезах и вытянутые в виде полосок формы – в продольном направлении. У рассматриваемых злаков они достаточно короткие и отличаются отсутствием или слабым содержанием хлоропластов.

В листовых пластинках обоих видов число слоев мезофилла составляет 6–8 в области сосудисто-волокнистых пучков и 3–4 – в области моторных клеток. На поперечных срезах клетки мезофилла мелкие, плотно сомкнутые и имеют лопастную, или складчатую форму. Ассимиляционные клетки, опирающиеся на верхнюю и нижнюю эпидермы, у *Oryza sativa* близки к изодиаметрическим, а у *Zizania latifolia*

их высота в среднем превышает ширину в 1.2 раза (табл. 3). Глубина рассечения этих клеток со стороны эпидерм более равномерная у *Oryza sativa* и составляет 16–18% от их высоты (табл. 4). У *Zizania latifolia* более сильно рассечены клетки под адаксиальной эпидермой. В глубине листовых пластинок между паренхимными обкладками соседних проводящих пучков у обоих злаков протягиваются в 1.4–1.8 раза более широкие клетки по сравнению с расположеннымими субэпидермально.

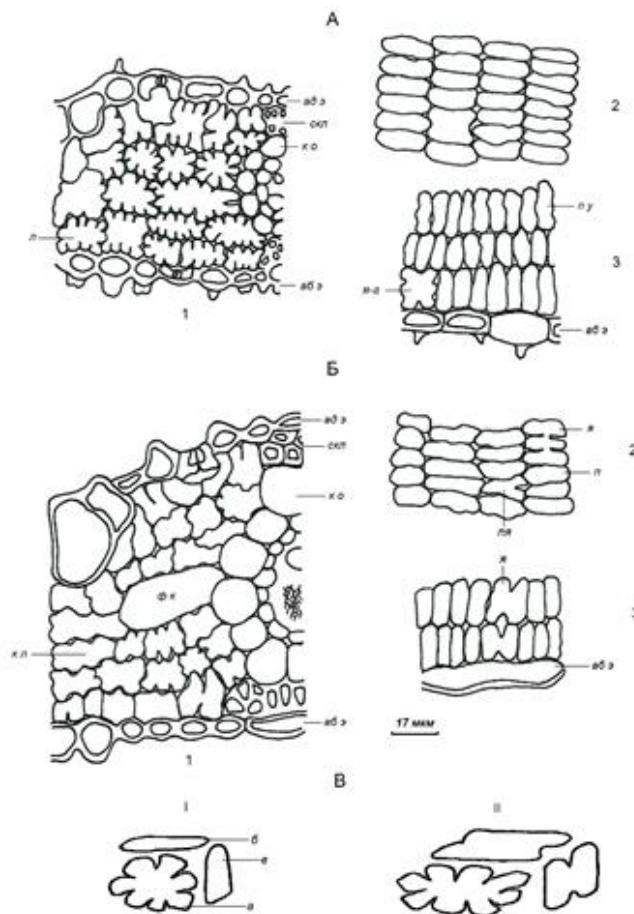


Рис. 1. Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Oryza sativa* (А) и *Zizania latifolia* (Б)

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы; 3 – продольный боковой у абаксиальной эпидермы. *ад э* – адаксиальная эпидерма; *аб э* – абаксиальная эпидерма; *скл* – склеренхима; *м к* – моторные клетки, *ко* – клетки паренхимной обкладки, *ф к* – фузоидные клетки. Форма проекций ассимиляционных клеток: *л* – лопастная; *н у* – простая удлиненная; *я* – ячеистая; *я-я* – полуячеистая; *я-г* – ячеисто-губчатая. В – пространственная форма клетки: I – плоская лопастная; II – ячеисто-лопастная. Срез: *а* – поперечный; *б* – парадермальный; *в* – продольный боковой

[The anatomical structure of the assimilative of leaf blades of *Oryza sativa* (A) and *Zizania latifolia* (Б)
Section: 1 - transverse; 2 - paradermal at the abaxial epidermis; 3 - longitudinal lateral at the abaxial epidermis. *ад э* - adaxial epidermis; *аб э* - abaxial epidermis; *скл* - sclerenchyma; *м к* - bulliform cells, *ко* - cells of bundle sheath; *ф к* - fusoid cells. The shape of the projections of assimilatory cells: *л* - lobed; *н у* - simple elongated; *я* - cellular; *я-я* - semi-cellular; *я-г* - cellular-spongy. В - spatial shape of the cell: I - flat lobed; II - cellular-lobed. Section: *а* - transverse; *б* - paradermal; *в* - longitudinal lateral]

В влагалищной части листьев хлоренхима сосредоточена у нижней поверхности, в 2–4 слоя у проводящих пучков и в 1–2 слоя между ними, и состоит преимущественно из клеток, ширина которых в 1.2–1.5 раза больше высоты, при этом у *Oryza sativa* сохраняется их лопастная форма, а для клеточных проекций *Zizania latifolia* в подавляющем большинстве характерны простые овальные конфигурации.

На продольных сечениях листовых пластинок обоих злаков и влагалищной части листьев риса ассимиляционные клетки выглядят в виде плотно расположенных удлиненных узких овалов, часто с небольшой волнистостью боковых стенок, особенно это проявляется у *Oryza sativa*. На парадермальных срезах они перпендикулярны к клеткам паренхимной обкладки, на продольных боковых – к эпидермам. Такие

клетки можно описать как плоские лопастные, или плоские складчатые. Но наряду с простыми вытянутыми проекциями в одном ряду встречаются и более усложненные, имеющие выемчатую, полужеистую, слабо ячеистую или реже хорошо выраженную ячеистую форму, состоящую из двух или очень редко трех секций. Эти проекции более толстые, их рассеченность на тангенциальных срезах листьев *Oryza sativa* составила 10–15% от высоты. В листовых пластинках *Zizania latifolia* более часты простые или выемчатые утолщенные проекции. В целом, такие клетки имеют более сложное пространственные формы и их можно охарактеризовать как выемчато-лопастные или ячеисто-лопастные.

Хлорофиллоносная паренхима листовых влагалищ *Zizania latifolia* представлена клетками простой формы, среди которых можно выделить плоские и более утолщенные.

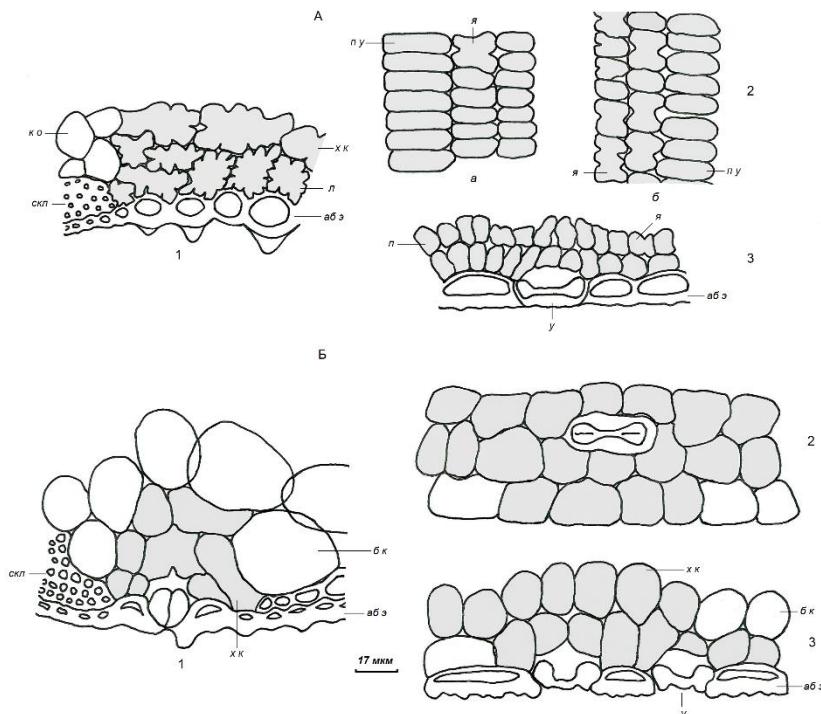


Рис. 2. Расположение ассимиляционных клеток в листовых влагалищах *Oryza sativa* (A) и *Zizania latifolia* (Б)

Срез у абаксиальной эпидермы: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (*а* – у абаксиальной эпидермы; *б* – в середине листа); 3 – продольный боковой. Клетки мезофилла: *хк* – хлорофиллоносные, *бк* – бесцветные. *у* – устьице, *п* – простая форма проекций. Остальные обозначения см. рис. 1

[The location of assimilative cells in leaf sheaths *Oryza sativa* (A) и *Zizania latifolia* (B)]

Section at the abaxial epidermis: 1 – transverse; 2 – paradermal; 3 – longitudinal lateral. Paradermal section: *a* – at the abaxial epidermis; *b* – in the middle of the leaf. Mesophyll cells: *xk* – chlorophyll-bearing cells, *bk* – colourless; *y* – the stoma. Other designations see Fig. 1]

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика листьев злаков трибы *Oryzeae* на продольном срезе, мкм
[Quantitative-anatomical characterization of the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe on a longitudinal section, μm]

Вид	Длина замыкающих клеток устьиц на эпидерме		Размеры клеток паренхимной обкладки	
	адаксиальной	абаксиальной	длина	ширина
Листовая пластинка				
<i>Oryza sativa</i>	21.8 \pm 0.30	21.7 \pm 0.20	32.4 \pm 1.77	11.9 \pm 0.33
<i>Zizania latifolia</i>	23.5 \pm 0.26	24.5 \pm 0.26	45.8 \pm 2.63	20.9 \pm 0.58
Листовое влагалище				
<i>Oryza sativa</i>	29.6 \pm 0.85	24.9 \pm 0.28	31.1 \pm 1.27	19.5 \pm 0.43
<i>Zizania latifolia</i>	28.4 \pm 0.47	27.6 \pm 0.28	42.0 \pm 3.85	13.7 \pm 0.46

Уплощенная форма ассимиляционных клеток, упакованных в стопки, приводит к высокой насыщенности ими единицы площади листа. Так, в листовых пластинках *Oryza sativa* содержится 4.04 млн/см² клеток,

что близко к данным, полученными ранее [Бурундукова, 1993; Бурундукова и др., 1993], в листовых влагалищах их в 4.5 раза меньше. Плотность ассимиляционных клеток в листовых пластинках *Zizania latifolia* – 4.56 млн/см², во влагалищной части листьев ввиду укрупнения клеток она резко снижается и составляет 0.89 млн/см². Считается, что при небольшой толщине листьев подобное расположение ассимиляционных клеток с многочисленными боковыми выростами создает большую ассимиляционную поверхность и систему воздухоносных каналов, необходимую для интенсивного газообмена [Бурундукова, 1993].

Таблица 3

**Размеры клеток мезофилла в листьях злаков трибы *Oryzeae*
[The sizes of mesophyll cells in the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe]**

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм					
	высота	ширина	толщина			
			плоских	утолщенных		
Листовая пластинка						
Первый ряд у адаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	17.4±0.62	15.5±0.58	6.7±0.51	13.4±0.25		
<i>Zizania latifolia</i>	17.4±0.38	14.0±0.51	9.8±0.23	16.7±0.91		
В центре у паренхимной обкладки						
<i>Oryza sativa</i>	16.9±0.60	24.0±0.95	7.7±0.62	14.4±0.91		
<i>Zizania latifolia</i>	18.7±0.92	21.6±0.77	8.8±0.28	15.9±0.93		
Первый ряд у абаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	15.7±0.36	16.2±0.51	7.2±0.25	12.0±0.43		
<i>Zizania latifolia</i>	16.2±0.60	13.8±0.86	8.4±0.32	15.7±0.95		
Листовое влагалище						
В центре у паренхимной обкладки						
<i>Oryza sativa</i>	18.4±0.78	29.6±2.24	13.9±1.38	18.4±1.67		
<i>Zizania latifolia</i>	32.1±0.85	41.3±1.02	20.9±0.61	36.4±2.32		
Первый ряд у абаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	15.0±0.36	22.6±0.85	9.8±0.29	17.3±0.28		
<i>Zizania latifolia</i>	21.9±0.60	26.4±1.56	15.9±0.92	30.2±1.75		

Примечание: высота и ширина определены на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Таблица 4

**Размеры лопастей клеток мезофилла первого ряда на поперечных срезах листовых пластинок злаков трибы *Oryzeae*, мкм
[Sizes of the lobes of the first row mesophyll cells on cross sections of leaf blades of grasses of the *Oryzeae* tribe, μm]**

Вид	Клетки у эпидермы (первый ряд)			
	адаксиальной		абаксиальной	
	глубина рассечения со стороны эпидермы	ширина выступов у эпидермы	глубина рассечения со стороны эпидермы	ширина выступов у эпидермы
<i>Oryza sativa</i>	2.9±0.21	6.3±0.28	2.8±0.27	5.5±0.50
<i>Zizania latifolia</i>	3.7±0.33	7.5±0.25	2.5±0.23	7.2±0.26

Таким образом, хлоренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* и листовых влагалищ *Oryza sativa* состоит из плоских складчатых клеток с небольшим участком клеток более сложной ячеисто-лопастной, или складчато-ячеистой формы. В листовых влагалищах *Zizania latifolia* мезофилл сложен из крупных клеток простой овальной формы.

Наличие двух форм клеток мезофилла в листьях *Oryza sativa* было описано ранее [Chonan, 1970], первая из которых, более многочисленная, имеет лопастные контуры на поперечных срезах и удлиненные овалы – на продольных сечениях, во второй, редко встречающейся, в этих направлениях сочетаются лопастные и слабо ячеистые очертания. Но в дальнейшем при описании хлоренхимы и детальном составлении моделей клеток и мезофилла трехмерно более сложные клетки не отмечались [Oi et al., 2017; Ouk, Oi, Taniguchi, 2020; Ouk et al., 2022]. Клетки хлоренхимы видов *Oryza* в основном описываются как вытянутые или сплюснутые сфероиды с неровными вогнуто-выпуклыми поверхностями [Scarfaro et al., 2011; Oi et al., 2020; Ouk et al., 2022; Yamane, Oi, Taniguchi, 2022]. Расщепление лопастной клетки на два сегмента в продольном направлении показано лишь в одной из многочисленных представленных 3D-моделей для *Oryza sativa* [Oi, 2023]. При изучении анатомии листьев у 24 видов *Oryza* было выделено два типа клеток мезофилла по степени развитости лопастей: без долек на клеточной

стенке и с их наличием, и на этой основе построены модели их ассимиляционной ткани [Chatterjee et al., 2016].

Из клеток лопастной формы (arm cells) сложен также мезофилл листьев злаков подсемейства *Bambusoideae* [Calderon, Soderstrom, 1973; Soderstrom, Ellis, 1988; Vieira et al., 2002 и др.]. На примере листьев *Phyllostachys reticulata* (Rupr.) K.Koch и *Pseudosasa japonica* (Siebold & Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai нами показано, что лопастные клетки, выявляющиеся на поперечных срезах, могут быть как плоскими, так и утолщенными, последние отличаются преимущественно ячеистыми проекциями в продольном направлении [Зверева, 2011]. У *Phragmites australis* (Cav.) Steud., как представителя арундиноидного строения, в клетках хлоренхимы, занимающих внутреннее пространство листа между сосудисто-волокнистыми пучками, сочетаются разнообразные лопастные очертания на поперечных срезах и овальные или реже ячеистые конфигурации из двух-трех секций на тангенциальных сечениях [Зверева, 2023]. Хорошо выраженные или слабо лопастные ассимиляционные клетки нередко встречаются и в листьях фестукоидных злаков, особенно увлажненных местообитаний [Зверева, 2009, 2011], при этом они могут быть как плоскими, так и ячеисто-лопастными в основном с 2–4 секциями на тангенциальных срезах. По сравнению с фестукоидными злаками-гигофитами плоские лопастные клетки *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, расположенные в глубине листа около проводящих пучков, близки по высоте, но меньше по ширине в 1.2–1.6 раза, а по толщине – в 1.8–2.6 раза.

Таким образом, группа клеток лопастной формы, более или менее многочисленная, проявляется в листьях злаков с фестукоидным, арундиноидным и бамбузиондным типами листовой анатомии, при этом выявляются как плоские, так и более усложненные ячеисто-лопастные клетки, что может свидетельствовать об общих чертах построения их хлоренхимы.

Заключение

Ассимиляционная паренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* состоит из мелких плоских складчатых клеток с небольшим участием утолщенных выемчато-лопастных и ячеисто-лопастных. По сравнению с бамбуками, хлоренхима листьев которых сложена из более разнообразных по трехмерной форме складчатых клеток, строение мезофилла у *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* можно рассматривать как упрощенное бамбузиондное, что, вероятно, способствует усилению специализации листа для функционирования в условиях повышенной влажности и часто интенсивной инсоляции.

В листовых влагалищах *Oryza sativa* однообразное и упрощенное строение мезофилла сохраняется, а у *Zizania latifolia* в этой части листа хлоренхима состоит преимущественно из клеток простой формы.

Группа лопастных клеток, проявляющаяся своими складчатыми проекциями на поперечных срезах, в той или иной степени развитости наблюдается в листьях фестукоидных злаков, более выраженные и многочисленные их формы характерны для представителей арундиноидного и бамбузиондного типов листовой анатомии. Как в листьях *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, так и в целом в листьях C₃-злаков наряду с плоскими формами лопастных клеток выявляются и более сложные, в основном, ячеисто-лопастные.

Список источников

1. Бурундукова О.Л. Структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата сортов риса разного происхождения и морфотипа в условиях Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 20 с. EDN: ZJYJEX.
2. Бурундукова О.Л. и др. Методика расчета объема и площади поверхности клеток мезофилла риса // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 144–150. EDN: OOMUXL.
3. Бурундукова О.Л. и др. Структура ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в условиях Приморья // Физиологические основы продуктивности растений и факторы внешней среды (Сб. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 149). СПб., 1993. С. 26–32.
4. Бурундукова О.Л., Холупенко И.П. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата сортов риса интенсивного и экстенсивного типа: поиск способов интенсификации фотосинтеза альтернативных C₄ трансгенозу // Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты: Годичное собрание ОФР. М.: Изд-во АНО Центр содействия научной, образовательной и просветительской деятельности «Соцветие», 2017. 25 с. EDN: YSATYK.
5. Горышнина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
6. Гродзинский А.М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
7. Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215. EDN: OIFNIB.
8. Зверева Г.К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с. EDN: QLDHGV.

9. 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. EDN: FQQWGH.
10. Сорокин О.Д. Прикладная статистика на компьютере. Красноярск, 2004. 162 с.
11. Цвелев Н.Н. Краткий конспект злаков (Poaceae) Восточной Европы: начало системы (трибы Bambuseae - Bromeae) // Новости систематики высших растений. 2006. Т. 38. С. 66–113. DOI: 10.31111/novitates/2006.38.66. EDN: KWRXLB.
12. Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2019. 646 с.
13. Adachi S. et al. The mesophyll anatomy enhancing CO₂ diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis // Journal of Experimental Botany. 2013. Vol. 64, № 4. P. 1061–1072. DOI: 10.1093/jxb/ers382.
14. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178. DOI: 10.1086/335974.
15. Calderon C.E., Soderstrom T.R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra* // Smithsonian Contributions to Botany. 1973. № 11. 55 p. DOI: 10.5479/si.0081024X.11.
16. 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. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1973.tb02174.x.
17. Chatterjee J. et al. The evolutionary basis of naturally diverse rice leaves anatomy // PLoS ONE. 2016. Vol. 11, № 10. Art. e0164532. DOI: 10.1371/journal.pone.0164532. EDN: XUPHUT.
18. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot // Proceedings of the Crop Science Society of Japan. 1967. Vol. 36, № 3. P. 291–296. DOI: 10.1626/jcs.36.3_291.
19. 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. Vol. 39, № 4. P. 418–425. DOI: 10.1626/jcs.39.418.
20. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops // Japan Agricultural Research Quarterly. 1978. Vol. 12, № 3. P. 128–131.
21. Ellis R.P. Leaf anatomy of the genus *Ehrharta* (Poaceae) in southern Africa: the Setacea group // Bothalia. 1987. Vol. 17, № 1. P. 75–89. DOI: 10.4102/abc.v17i1.1017.
22. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves // Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. P. 321–351. DOI: 10.1007/0-306-48137-5_14.
23. He W. et al. Leaf photosynthetic rate and mesophyll cell anatomy changes during ontogenesis in back-crossed indica × japonica rice inbred lines // Photosynthesis Research. 2017. Vol. 134, № 1. P. 27–38. DOI: 10.1007/s11120-017-0403-x. EDN: YGXUCN.
24. Leandro T.D., Scremin-Dias E., Arruda R.C.O. Micromorphology and anatomy of the leaf blade: a contribution to the taxonomy of *Luziola* (Poaceae, Oryzoideae) from the Pantanal, Brazil // Plant Systematics and Evolution. 2016. Vol. 302, № 3. P. 265–273. DOI: 10.1007/s00606-015-1260-8.
25. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press, 1960. 731 p.
26. Oi T. Three-dimensional analysis of internal structures in plant tissues and cells: a case study of rice leaf-blades analyzed by serial section light microscopy // Plant Morphology. 2023. Vol. 35, № 1. P. 59–67. DOI: 10.5685/plmorphol.35.59. EDN: IDKQGF.
27. Oi T. et al. Three-dimensional intracellular structure of a whole rice mesophyll cell observed with FIB-SEM // Annals of Botany. 2017. Vol. 120, № 1. P. 21–28. DOI: 10.1093/aob/mcx036.
28. Oi T. et al. Three-dimensional ultrastructural change of chloroplasts in rice mesophyll cells responding to salt stress // Annals of Botany. 2020. Vol. 125, № 5. P. 833–840. DOI: 10.1093/aob/mcz192.
29. Ouk R. et al. 3-D reconstruction of rice leaf tissue for proper estimation of surface area of mesophyll cells and chloroplasts facing intercellular airspaces from 2-D section images // Annals of Botany. 2022. Vol. 130, № 7. P. 991–998. DOI: 10.1093/aob/mcac133. EDN: WVLMEW.
30. Ouk R., Oi T., Taniguchi M. Three-dimensional anatomy of mesophyll cells in rice leaf tissue by serial section light microscopy // Plant Production Science. 2020. Vol. 23, № 2. P. 149–159. DOI: 10.1080/1343943X.2019.1702470. EDN: TMVDIK.
31. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, № 2. P. 186–194. DOI: 10.1007/bf00379826. EDN: ZAMRVU.
32. Renvoize S.A. A Survey of leaf-blade anatomy in grasses V. The bamboo allies // Kew Bulletin. 1985. Vol. 40, № 3. P. 509–535. DOI: 10.2307/4109612.
33. Sage T.L., Sage R.F. The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice // Plant and Cell Physiology. 2009. Vol. 50, № 4. P. 756–772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033. EDN: MHUBSV.

34. Scafaro A.P. et al. Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34, № 11. P. 1999–2008. DOI:10.1111/j.1365-3040.2011.02398.x.
35. Soderstrom T.R., Ellis R.P. The woody bamboos (Poaceae: *Bambusoideae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study // Smithsonian Contributions to Botany. 1988. № 72. 75 p.
36. Soreng R.J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) // Journal of Systematics and Evolution. 2015. Vol. 53, № 2. P. 117–137. DOI: 10.1111/jse.12150.hdl. EDN: QGPNAS.
37. Tateoka T. Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrhartae, with special reference to leaf anatomy and histology // Botanical Gazette. 1963. Vol. 124, № 4. P. 264–270. DOI: 10.1086/336203.
38. Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution // Biology of Rice. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1984. P. 89–115. DOI: 10.1016/B978-0-444-99615-2.50009-0.
39. Vieira R.C. et al. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species // Brazilian Journal of Biology. 2002. Vol. 62, № 4b. P. 907–922. DOI: 10.1590/S1519-69842002000500021.
40. 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. Version: 25th January 2024. URL: delta-intkey.com.
41. World Flora Online // URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (дата обращения: 15.05.2024).
42. Yamane K., Oi T., Taniguchi M. Evaluation of the validity of large-scale serial sectioning TEM for three-dimensional reconstruction of rice mesophyll cells and chloroplasts // Protoplasma. 2022. Vol. 259, № 5. P. 1219–1231. DOI: 10.1007/s00709-021-01728-9. EDN: XJPPP.
43. Yang C. et al. Anatomy and histochemistry of roots and shoots in wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.) // Journal of Botany. 2014. Vol. 2014. Art. 181727. DOI: 10.1155/2014/181727.

References

1. Burundukova O.L. *Strukturno-funkcional'nye charakteristiki assimilacionnogo apparata sortov risa raznogo proischoždenija i morfotipa v uslovijach Primor'ja*. Avtoref. kand. diss. [Structural and functional characteristics of the assimilation apparatus of rice varieties of different origin and morphotype in the conditions of the Primorye. Abstract Cand. Diss.]. Vladivostok, 1993. 20 p. (In Russ.). EDN: ZJYJEX.
2. Burundukova O.L., Zhuravlev Yu.N., Solopov N.V., P'yankov V.I. [A method for calculating the volume and surface area in rice mesophyll cells]. *Fiziologija rastenij*. V. 50, No. 1 (2003): pp. 144-150. (In Russ.).
3. Burundukova O.L., P'yankov V.I., Zhuravlev Yu.N., Kholupenko I.P., Gorbach V.M. [The structure of the assimilation apparatus of rice varieties of extensive and intensive types in the conditions of the Primorye]. *Fiziologičeskie osnovy produktivnosti rastenij i faktory vnešney sredy (Sbornik trudov po prikladnoj botanike, genetike i selekcii. V. 149)* [Physiological bases of plant productivity and environmental factors (Collected Works on Applied Botany, Genetics and Breeding. V. 149)]. Saint Petersburg, 1993. pp. 26-32. (In Russ.).
4. Burundukova O.L., Kholupenko I.P. [Mesostructure and functional activity of the photosynthetic apparatus of rice varieties of intensive and extensive type: the search for ways to intensify photosynthesis alternative to C4 transgenesis]. *Ekspерimental'naja biologija rastenij: fundamental'nye i prikladnye aspekty: Godichnoe sobranie OFR* [Experimental plant biology: fundamental and applied aspects: Annual Meeting of the Society of Plant Physiologists]. Moscow, 2017. 25 p. (In Russ.). EDN: YSATYK.
5. Goryshina T.K. *Fotosintetičeskij apparat rastenij i uslovija sredy* [The photosynthetic apparatus of plants and ecologic conditions]. Leningrad, 1989. 204 p. (In Russ.).
6. Grodzinskij A.M., Grodzinskij D.M. *Kratkij spravočnik po fiziologii rastenij* [Brief guide on plant physiology]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1973. 591 p. (In Russ.).
7. Zvereva G.K. [Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance]. *Botaničeskij žurnal*. V. 94, No. 8 (2009): pp.1204-1215. (In Russ.).
8. Zvereva G.K. *Anatomičeskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* [Anatomic structure of leaves mesophyll in grasses (Poaceae)]. Novosibirsk, 2011. 201 p. (In Russ.). EDN: QLDHGV.
9. Zvereva G.K. [Comparative study of chlorenchyma of vegetative organs in *Phragmites australis* and *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae)]. *Izvestija vys'sich učebnych zavedenij. Povolžskij region. Estestvennye nauki*. No. 3 (2023): pp. 3-18. (In Russ.). DOI: 10.21685/2307-9150-2023-3-1. EDN: FQQWGH.
10. Sorokin O.D. *Prikladnaja statistika na kompjutere* [Applied statistics on the computer]. Krasnoobsk, 2004. 162 p. (In Russ.).
11. Tsvelev N.N. [A brief summary of grasses (Poaceae) of Eastern Europe: the beginning of the system (tribes Bambuseae - Bromeae)]. *Novosti sistematiki vys'sich rastenij*. V. 38 (2006): pp. 66-113. (In Russ.).
12. Tsvelev N.N., Probatova N.S. *Zlaki Rossii* [Grasses of Russia]. Moscow, 2019. 646 p. (In Russ.).

13. Adachi S., Nakae T., Uchida M., Soda K., Takai T., Oi T., Yamamoto T., Ookawa T., Miyake H., Yano M., Hirasawa T. The mesophyll anatomy enhancing CO₂ diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. V. 64, No. 4 (2013): pp.1061-1072. DOI: 10.1093/jxb/ers382.
14. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*. V. 119, No. 3 (1958): pp. 170-178.
15. Calderon C.E., Soderstrom T.R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maculurolyra*. *Smithsonian Contributions to Botany*. No. 11 (1973). 55 p. DOI: 10.5479/si.0081024X.11.
16. 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*. V. 66, No. 4 (1973): pp. 259-275.
17. Chatterjee J., Dionora J., Elmido-Mabilangan A., Wanchana S., Thakur V., Bandyopadhyay A., Brar D.S., Quick W.P. The evolutionary basis of naturally diverse rice leaves anatomy. *PLoS ONE*. V. 11, No. 10 (2016). Art. e0164532. DOI:10.1371/journal.pone.0164532.
18. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*. V. 36, No. 3 (1967): pp. 291-296. DOI: 10.1626/jcs.36.3_291.
19. 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*. V. 39, No. 4 (1970): pp. 418-425. DOI: 10.1626/jcs.39.418.
20. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops. *Japan Agricultural Research Quarterly*. V. 12, No. 3 (1978): pp. 128-131.
21. Ellis R.P. Leaf anatomy of the genus *Ehrharta* (Poaceae) in southern Africa: the Setacea group. *Bothalia*. V. 17, No. 1 (1987): pp. 75-89. DOI: 10.4102/abc.v17i1.1017.
22. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 2000, pp. 321-351. DOI: 10.1007/0-306-48137-5_14.
23. He W., Adachi S., Sage R.F., Ookawa T., Hirasawa T. Leaf photosynthetic rate and mesophyll cell anatomy changes during ontogenesis in backcrossed indica × japonica rice inbred lines. *Photosynthesis Research*. V. 134, No. 1 (2017): pp. 27-38. DOI: 10.1007/s11120-017-0403-x.
24. Leandro T.D., Scremen-Dias E., Arruda R.C.O. Micromorphology and anatomy of the leaf blade: a contribution to the taxonomy of *Luziola* (Poaceae, Oryzoideae) from the Pantanal, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. V. 302, No. 3 (2016): pp. 265-273. DOI: 10.1007/s00606-015-1260-8.
25. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. 1. Gramineae. Oxford, Clarendon Press, 1960. 731 p.
26. Oi T. Three-dimensional analysis of internal structures in plant tissues and cells: a case study of rice leaf-blades analyzed by serial section light microscopy. *Plant Morphology*. V. 35, No. 1 (2023): pp. 59-67. DOI: 10.5685/plmorphol.35.59. EDN: IDKQGF.
27. Oi T., Enomoto S., Nakao T., Arai S., Yamane K., Taniguchi M. Three-dimensional intracellular structure of a whole rice mesophyll cell observed with FIB-SEM. *Annals of Botany*. V. 120, No. 1 (2017): pp. 21-28. DOI:10.1093/aob/mcx036.
28. Oi T., Enomoto S., Nakao T., Arai S., Yamane K., Taniguchi M. Three-dimensional ultrastructural change of chloroplasts in rice mesophyll cells responding to salt stress. *Annals of Botany*. V. 125, No. 5 (2020): pp. 833-840. DOI: 10.1093/aob/mcz192.
29. Ouk R., Oi T., Sugiura D., Taniguchi M. 3-D reconstruction of rice leaf tissue for proper estimation of surface area of mesophyll cells and chloroplasts facing intercellular airspaces from 2-D section images. *Annals of Botany*. V. 130, No. 7 (2022): pp. 991-998. DOI: 10.1093/aob/mcac133.
30. Ouk R., Oi T., Taniguchi M. Three-dimensional anatomy of mesophyll cells in rice leaf tissue by serial section light microscopy. *Plant Production Science*. V. 23, No. 2 (2020): pp. 149-159. DOI:10.1080/1343943X.2019.1702470.
31. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. *Planta*. V. 86, No. 2 (1969): pp. 186-194. DOI: 10.1007/bf00379826. EDN: ZAMRVU.
32. Renvoize S.A. A Survey of leaf-blade anatomy in grasses V. The bamboo allies. *Kew Bulletin*. V. 40, No. 3 (1985): pp. 509-535. DOI: 10.2307/4109612.
33. Sage T.L., Sage R.F. The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice. *Plant and Cell Physiology*. V. 50, No. 4 (2009): pp. 756-772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033.
34. Scafaro A.P., von Caemmerer S., Evans J.R., Atwell B.J. Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness. *Plant, Cell and Environment*. V. 34, No. 11 (2011): pp.1999-2008. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02398.x.
35. Soderstrom T.R., Ellis R.P. The woody bamboos (Poaceae: *Bambusoideae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. *Smithsonian Contributions to Botany*. No. 72 (1988). 75 p.

36. 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*. V. 53, No. 2 (2015): pp. 117-137. DOI: 10.1111/jse.12150.hdl:EDN: QGPNAS.
37. Tateoka T. Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrharteae, with special reference to leaf anatomy and histology. *Botanical Gazette*. V. 124, No. 4 (1963): pp. 264-270.
38. Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution. *Biology of Rice*. Tokyo, Japan Scientific Societies Press, 1984, pp. 89-115. DOI: 10.1016/B978-0-444-99615-2.50009-0.
39. Vieira R.C., Gomes D.M.S., Sarathyba L.S., Arruda R.C.O. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. *Brazilian Journal of Biology*. V. 62, No. 4b (2002): pp. 907-922. DOI: 10.1590/S1519-69842002000500021.
40. 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. Version: 25th January 2024. Available at: delta-intkey.com.
41. World Flora Online. Available at: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 15 May 2024).
42. Yamane K., Oi T., Taniguchi M. Evaluation of the validity of large-scale serial sectioning TEM for three-dimensional reconstruction of rice mesophyll cells and chloroplasts. *Protoplasma*. V. 259, No. 5 (2022): pp. 1219-1231. DOI: 10.1007/s00709-021-01728-9.
43. Yang C., Zhang X., Li J., Bao M., Ni D., Seago Jr.J.L. Anatomy and histochemistry of roots and shoots in wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.). *Journal of Botany*. V. 2014 (2014): pp. 1-9. Art. 181727. DOI: 10.1155/2014/181727.

Статья поступила в редакцию 31.01.2025; одобрена после рецензирования 17.03.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 31.01.2025; approved after reviewing 17.03.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторе

Г. К. Зверева – д-р биол. наук, старший научный сотрудник, профессор кафедры биологии и экологии (Новосибирский государственный педагогический университет), главный научный сотрудник (Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН).

Information about the author

G. K. Zvereva – Dr. Sci. Biol., Senior Researcher, the professor of Chair of Biology and Ecology (Novosibirsk State Pedagogical University), Main Researcher (Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences).