

ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА ЛИСТЬЕВ РИСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ ПЛОИДНОСТИ

П. И. Костылев, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства риса, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

Е. Ю. Черпакова, агроном лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0002-6268-7915;

Н. В. Яновская, агроном лаборатории клеточной селекции, ORCID ID: 0000-0001-6198-6270

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская область, г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3.; e-mail: vniizk30@mail.ru

В статье приводятся данные по изучению проводящей системы флаговых листьев растений риса, выращенных в условиях теплицы в период 2022–2023 годов. Объектами исследования были 24 образца риса, созданные в ФГБНУ «АНЦ «Донской» методом андрогенеза и культуры клеток. Целью этой работы являлось определение степени развития проводящей системы флаговых листьев растений-регенерантов риса с различным уровнем ploidy (1n, 2n, 4n). При изучении проводящей системы листьев растений (количество и площадь пучков) было установлено, что у гаплоидных растений проводящие пучки были меньше по сравнению с ди- и тетраплоидными образцами. Средний диаметр пучка имел размеры 59,5, 69,3 и 75,3 мкм, площадь одного пучка – 2815,6, 3827,2 и 4540,5 мкм² соответственно. В листьях образцов риса с увеличением уровня ploidy формируется большее количество мелких и крупных проводящих пучков. У гаплоидов их количество составило 36–44, у диплоидов – 40–52, у тетраплоидов – 52–60 шт. Среднее количество пучков было 40,3, 46,6 и 55,2 шт. соответственно. Рисунок жилкования индивидуален для каждого образца. Между одиночными крупными пучками размещаются от одного до семи мелких жилок, чаще всего 4–6 шт. Таким образом, образцы с различным уровнем ploidy отличаются по анатомическому строению листьев, что в конечном счете влияет на их морфологию и продуктивность.

Ключевые слова: рис, сорт, образец, проводящая система, лист.

Для цитирования: Костылев П. И., Черпакова Е. Ю., Яновская Н. В. Проводящая система листьев риса в зависимости от уровня ploidy // Зерновое хозяйство России. 2024. Т. 16, № 1. С. 61–69. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-90-1-61-69.



VASCULAR SYSTEM OF RICE LEAVES DEPENDING ON PLOIDY LEVEL

P. I. Kostylev, Doctor of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for rice breeding and seed production, ORCID ID: 0000-0002-4371-6848;

E. Yu. Cherpakova, agronomist of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0002-6268-7915;

N. V. Yanovskaya, agronomist of the laboratory for cell breeding, ORCID ID: 0000-0001-6198-6270

FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

The current paper has provided data on the study of the vascular system of flag leaves of rice plants grown in a greenhouse in the period 2022–2023. The objects of the study were 24 rice samples developed at the FSBSI "ARC "Donskoy" using the method of androgenesis and cell culture. The purpose of the work was to determine the degree of development of the vascular system of flag leaves of regenerated rice plants with different ploidy levels (1n, 2n, 4n). When studying the vascular system of plant leaves (the number and area of bundles), it was found that haploid plants had smaller vascular bundles compared to di- and tetraploid samples. The average bundle diameter had dimensions of 59.5, 69.3 and 75.3 μm, the area of one bundle was 2815.6, 3827.2 and 4540.5 μm², respectively. In the leaves of rice samples, a larger number of small and large vascular bundles have been formed with increasing ploidy level. Their number was 36–44 in haploids, 40–52 in diploids, 52–60 in tetraploids. The average number of bundles was 40.3, 46.6 and 55.2, respectively. The venation pattern was individual for each sample. Between single large bundles there are from one to seven small veins, most often 4–6 pieces. Thus, samples with different ploidy levels differ in the anatomical structure of the leaves, which ultimately affects their morphology and productivity.

Keywords: rice, variety, sample, vascular system, leaf.

Введение. Листья являются основным местом фотосинтеза и ключевым фактором, определяющим архитектуру растения, тесно связанную с факторами окружающей среды, такими как интенсивность освещения, температура и влажность. Эти факторы влияют на транспирацию растений, устойчивость к стрессу, эффективность фотосинтеза и другие физиологические характеристики (Kubo et al., 2016; Tanaka et al., 2023; Wang et al., 2020).

Понимание механизмов, лежащих в основе архитектуры растений, обеспечивает теоретическую основу для дальнейшего улучшения селекции не только риса, но и других сельскохозяйственных культур (Salsinha et al., 2021; Ионина и др., 2011).

Морфологию листьев определяет трехмерная осевая полярность, которая включает адаксиально-абаксиальную, проксимально-дистальную и срединно-латеральную полярность. У риса образуются тонкие листья, которые со-

стоят из листовой пластинки и влагалища, соединенные воротником, несущим язычок и ушки. Два типа сосудистой сети, большой и малый сосудистые пучки, проходят параллельно вместе с прочной структурой – средней жилкой. Ширина листа влияет на количество жилок, как крупных, так и мелких (Itoh et al., 2005).

Нормальное развитие сосудистых пучков, включающих флоэму и ксилему, луковичеобразных клеток, эпидермиса, устьиц, склеренхимы, мезофилла и др. формирует предпосылки для поддержания архитектуры изобилатерального листа риса (рис. 1).



Рис. 1. Поперечный разрез листа риса (фото авторов)
Fig. 1. Cross section of a rice leaf (the authors' photo)

Луковичеобразные, или моторные, клетки – это большие пузырьковидные эпидермальные клетки, которые расположены группами на верхней поверхности листьев. При нехватке влаги они сокращаются, и лист скручивается в трубку.

Проводящая система растений обеспечивает поступление, движение воды в растениях и ее испарение. Проводящие пучки являются основным структурным и функциональным компонентом листьев растений риса. Они обеспечивают реализацию трофической, транспирационной, регуляторной и механической функций растения. Передвигается вода в растениях по клеткам коровой паренхимы до центрального цилиндра корня, затем по проводящей системе до листовой паренхимы. Вода и растворенные в ней минеральные соли поступают в растение благодаря слаженной работе двух концевых двигателей: нагнетающего корневого и присасывающего листового (Sage et al., 2009).

Архитектура жилкования листьев представляет собой идеальную, высокоструктурированную и эффективную систему водоснабжения и является ключевым фактором, определяющим гидравлическую проводимость, которая жизненно важна для роста растений, особенно в условиях дефицита воды.

Проводящие ткани в листьях объединены в закрытые коллатеральные пучки, которые вместе с окружающими их тканями называются жилками. Крупные жилки сильно выдаются над поверхностью листа, мелкие пучки полностью погружены в мезофилл. Проводящие пучки составляют основу жилкования листа, обеспечивают мезофилл растворами солей и водой, а также осуществляют отток пластических веществ, представляющих собой ор-

ганические соединения, которые являются конечными продуктами в процессе фотосинтетической фиксации и восстановления углекислоты в растениях.

Развитие проводящих пучков как основных элементов проводящей системы влияет на продуктивность растений и их адаптацию к условиям произрастания и устойчивость к стресс-факторам. Число и параметры проводящих пучков в значительной мере определяются видовыми и сортовыми особенностями риса. Сосудистые пучки можно разделить в зависимости от их размера на жилки первого порядка (более развитые и крупные) и второго порядка, менее развитые и меньших размеров (Scarpella et al., 2003; Жайлыбай и др., 2014). Жилки состоят из сосудов флоэмы и ксилемы, окруженных клетками оболочки пучка. Они размещаются в паренхиме, соприкасаясь со склеренхимой. Ксилема повернута к верхней, а флоэма – к нижней стороне листа. При такой организации проводящие ткани стебля и листьев образуют единую непрерывную систему (Sakaguchi and Fukuda, 2008).

Последовательность и повторяющийся рисунок второстепенных и главных жилок обычно симметричны относительно средней жилки и хорошо сохраняются между листьями, при этом вариации обычно наблюдаются только вблизи краев листа. Обычно две второстепенные жилки присутствуют рядом со средней жилкой перед первой основной жилкой, после чего между каждой основной жилкой повторяется рисунок из пяти второстепенных жилок, пока последняя главная жилка не достигнет края листа. Таким образом, соотношение крупных и мелких жилок в листьях риса составляет 1 : 3,3. Продемонстрированы значительные различия в расположении жилок и последо-

вательном распределении крупных и второстепенных жилок по ширине листа, хотя существует значительная корреляция между общим количеством присутствующих жилок и шириной листа (Smillie et al., 2012).

Листовые жилки различаются по размерам и функциям. Толстые жилки обладают лучшей способностью к транспортировке воды и перемещению сахара из-за большего размера сосудов ксилемы и флоэмы. Небольшое количество проводящих пучков и малые размеры их площади задерживают движение и накопление ассимилятов в листьях растений, снижаются функции дыхания, транспирации, фотосинтеза и замедляется рост. Детальное понимание координации анатомии листьев, ассимиляции углерода и переноса воды может обеспечить более четкую способность переходить от физиологических процессов к функционированию всего листа. Необходимы дальнейшие исследования, чтобы понять эволюционную основу для такой координации, особенно в динамичных условиях окружающей среды (Xiong et al., 2017).

И поэтому исследование строения проводящей системы листьев растений риса является актуальным.

Цель исследований – определение степени развития проводящей системы флаговых листьев растений-регенерантов риса с различным уровнем пloidности.

Материалы и методы исследований.

В работе были использованы 24 андрогенных растения регенеранта риса, выращенных в теплице АНЦ «Донской» в 2022–2023 гг.: 4641 [(Inbara-3 x Контакт) x (Khao Hlan On x Кубояр)] – 14 шт., 4565 (IR64 x Магнат) – 2 шт., 5009 [(Inbara 3 x Новатор) x Контакт] – 3 шт., 5010 [(Inbara 3 x Новатор) x Контакт] – 6 шт. Их развитие продолжалось в 2023 г. до цветения, образования семян и созревания.

Для световой просвечивающей микроскопии делали поперечные срезы флаговых листьев риса. Они имеют большое значение для оттока ассимилятов в метелку. Это последние листья побега, поэтому их легко сравнивать между собой у разных растений. Срезы ли-

ста были сделаны вручную из самой широкой средней части листа в трех местах с помощью лезвия бритвы, помещены на предметное стекло и окрашены 1%-м раствором метиленового синего в течение 15 с, а затем промыты дистиллированной водой (Ионова и др., 2011). Срезы просматривали с помощью микроскопа Soptor SZX12, а изображения снимали цифровой камерой DXM 1200 (Nikon). Изображения срезов листьев были получены с помощью компьютерной программы ToupView.Ink Optiphot.

В ходе исследования с помощью микрометра были измерены архитектура жилкования листьев, включая количество больших и малых пучков на срезе листа, их диаметр, площадь одного и всех пучков на срезе листа, а также толщина листа, в том числе центральной жилки.

Результаты и их обсуждение. Фертильные растения риса с нормальными морфологическими признаками являлись дигаметами. Гаметами растения имели малую высоту растений, узкие листья и очень мелкие стерильные колоски. Тетраплоиды отличались высоким ростом, формировали широкие листья, крупные колоски с остевидными отростками и низкой фертильностью. Из 14 растений-регенерантов гибрида 4641 9 были диплоидными и образовали нормальные семена, а 5 – тетраплоидными. Образец 4565 был представлен двумя гаплоидами, 5009 – одним диплоидом и двумя гаплоидами, 5010 – одним диплоидом и четырьмя гаплоидами. Гаметами растений было изучено 8, диплоидных – 11, тетраплоидных – 5.

Листья растений имели нормальную продолговато-ланцетную форму и типичный рисунок полосатого жилкования, в котором основные продольные жилки трех порядков – средняя, большие и малые жилки лежат параллельно вдоль оси листа и соединены поперечными мелкими спаянными жилками.

Оценка степени развития проводящей системы флаговых листьев риса показала значительные различия среди образцов по общему количеству проводящих пучков на листьях, соотношению крупных и мелких второстепенных жилок и их размерам (табл. 1).

Таблица 1. Средние величины параметров пучков проводящей системы флаговых листьев растений риса
Table 1. Average values of the parameters of the bundles of the vascular system of flag leaves of rice plants

№ образца	Количество пучков, шт.	Диаметр пучка, мкм	Площадь одного пучка, мкм ²	Площадь всех пучков, мкм ²	Толщина листа, мкм	Толщина центральной жилки листа, мкм
Гаплоиды						
5009/1	41	59,2	2751	112797	181,0	479,5
5009/3	39	67,0	3524	137431	170,5	451,8
4565/1	44	54,4	2322	102188	167,0	442,7
4565/2	36	50,0	1963	70650	126,3	371,9
5010/1	43	52,9	2193	94317	160,2	424,5
5010/2	42	58,0	2641	110911	159,4	388,4
5010/3	36	68,6	3690	132838	165,9	439,5
5010/5	41	66,2	3441	141073	147,1	389,9
Средние	40,3	59,5	2815,6	112776	159,7	423,5
Ошибка	1,1	2,7	249,1	9067,8	6,3	14,0

Продолжение табл. 1

№ образца	Количество пучков, шт.	Диаметр пучка, мкм	Площадь одного пучка, мкм ²	Площадь всех пучков, мкм ²	Толщина листа, мкм	Толщина центральной жилки листа, мкм
Диплоиды						
4641/1	45	72,0	4069	183125	184,1	459,0
4641/2	48	71,1	3968	190480	182,0	482,2
4641/3	40	57,4	2586	103455	165,8	439,3
4641/5	49	67,0	3524	172669	192,8	504,2
4641/7	49	72,0	4069	199403	162,9	464,1
4641/8	52	62,3	3047	158434	180,0	477,1
4641/10	48	78,8	4874	233972	185,8	492,3
4641/11	47	80,2	5049	237310	192,5	510,1
4641/12	46	55,1	2383	109630	178,6	473,2
5009/2	43	64,6	3276	140865	160,0	424,1
5010/6	48	81,8	5253	252126	272,4	722,0
Средние	46,6	69,3	3827,2	180134	187,0	495,2
Ошибка	1,0	2,8	306,6	15745,7	9,6	25,2
Тетраплоиды						
4641/4	52	58,2	2659	138267	189,5	502,1
4641/6	60	71,7	4036	242136	230,0	609,5
4641/9	55	74,5	4357	239632	165,4	438,4
4641/13	54	83,3	5447	294140	188,1	510,9
4641/14	55	88,9	6204	341221	291,1	727,7
Средние	55,2	75,3	4540,5	251079	212,8	557,7
Ошибка	1,5	5,9	680,9	37846,2	24,8	56,5

Установлено, что гаплоидные растения отличаются меньшими количеством пучков, их диаметрами и площадью поперечного сечения по сравнению с диплоидами и тетраплоидами. Среднее количество пучков у гаплоидов составило 40,3 шт., у диплоидов – 46,6 шт., а у тетраплоидов – 55,2 шт. Средний диаметр пучка имел размеры 59,5, 69,3 и 75,3 мкм, площадь одного пучка – 2815,6, 3827,2 и 4540,5 мкм² соответственно. В зависимости от уровня плоидности увеличивается и толщина листа (от 159,7 до 212,8 мкм), и толщина его центральной жилки (от 423,5 до 557,7 мкм). Эти два признака имели очень высокую корреляцию между собой ($r = 0,99 \pm 0,03$). Корреляция их с уровнем плоидности составила $0,53 \pm 0,18$ и $0,54 \pm 0,18$ соответственно.

При этом количество проводящих пучков варьировало в широких пределах в каждой группе. У гаплоидов колебания составили от 36 (5010/3) до 44 шт. (4565/1), у диплоидов – от 40 (4641/3) до 52 шт. (4641/8), у тетраплоидов – от 52 (4641/4) до 60 шт. (4641/6). Чем больше сосудистых пучков в листе, по которым проходят питательные вещества, тем лучше развивается растение и формируется больше колосков в метелке.

Толщина листа, а также средней жилки тоже показали значительные различия между образцами. Гаплоиды в среднем по группе имели значительно меньшие значения этих параметра (159,7 и 423,5 мкм), чем диплоиды (187,0 и 495,2 мкм), а тетраплоиды значительно увеличили их (212,8 и 557,7 мкм).

Корреляция уровня плоидности составила с количеством пучков $0,87 \pm 0,11$, диаметром

пучка – $0,53 \pm 0,18$, площадью одного пучка – $0,54 \pm 0,18$, площадью всех пучков – $0,72 \pm 0,15$, количеством мелких пучков – $0,90 \pm 0,09$, количеством крупных пучков – $0,33 \pm 0,20$, соотношением по количеству М/К – $0,68 \pm 0,16$, диаметру мелкого пучка – $0,50 \pm 0,18$, диаметру крупного пучка – $0,67 \pm 0,16$. Таким образом, максимальная корреляция была с количеством мелких пучков, минимальная – крупных. Этот признак можно использовать в качестве диагностического при определении плоидности.

В качестве примера на рисунке 2 представлены поперечные срезы листа у гаплоида, диплоида и тетраплоида.

У гаплоида (5010/2) толщина средней жилки и листа рядом с ней составила 388,4 и 159,4, у диплоида (4641/7) – 464,1 и 162,9, у тетраплоида (4641/13) – 510,9 и 188,1 мкм соответственно.

Количество, размеры и расположение трех классов проводящих пучков следуют определенной регулярной схеме структуры жилкования. Одиночные крупные жилки чередуются с несколькими мелкими (рис. 3).

Количество мелких пучков (М) у гаплоидов варьировало от 27 до 33 шт. (в среднем 30,5 шт.), у диплоидов – от 32 до 40 шт. (в среднем 35,8 шт.), у тетраплоидов – от 42 до 48 шт. (в среднем 44,2 шт.) (табл. 2). Таким образом, наблюдается значительное повышение их числа при увеличении уровня плоидности. Если рассматривать крупные пучки (К), то разница была незначительной: у гаплоидов в среднем 9,8 шт., у остальных – по 11,0 шт. Соотношение количества крупных и мелких пучков К/М варьировало у всех образцов от 2,6 до 4,4, в среднем 3,4.

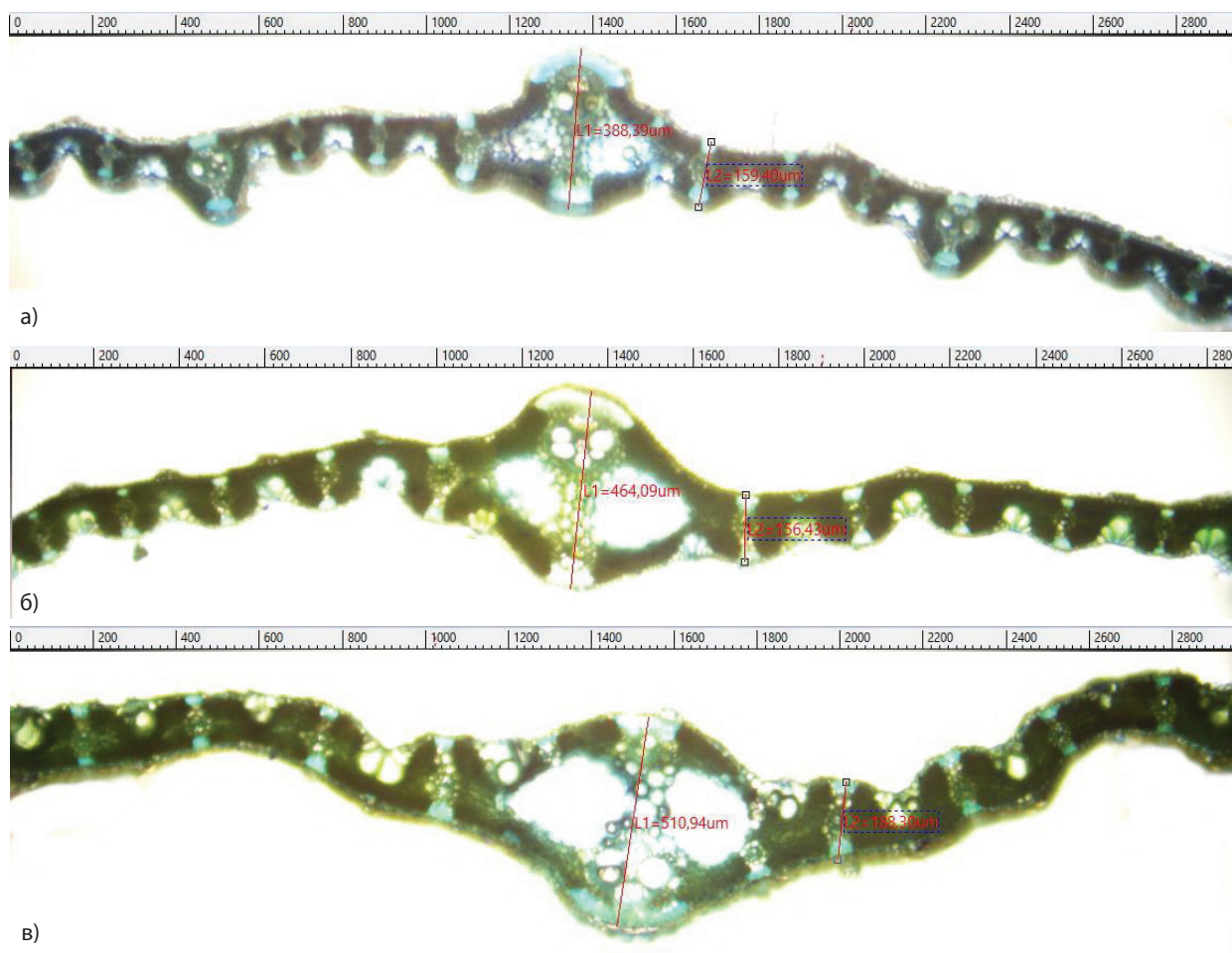


Рис. 2. Поперечные срезы флаговых листьев образцов риса с расположенной по центру средней жилкой:
а – 5010/2 (гаплоид), б – 4641/7 (диплоид), в – 4641/13 (тетраплоид)

Fig. 2. Cross sections of flag leaves of rice samples with a centrally located midvein:
а – 5010/2 (haploid), б – 4641/7 (diploid), в – 4641/13 (tetraploid)

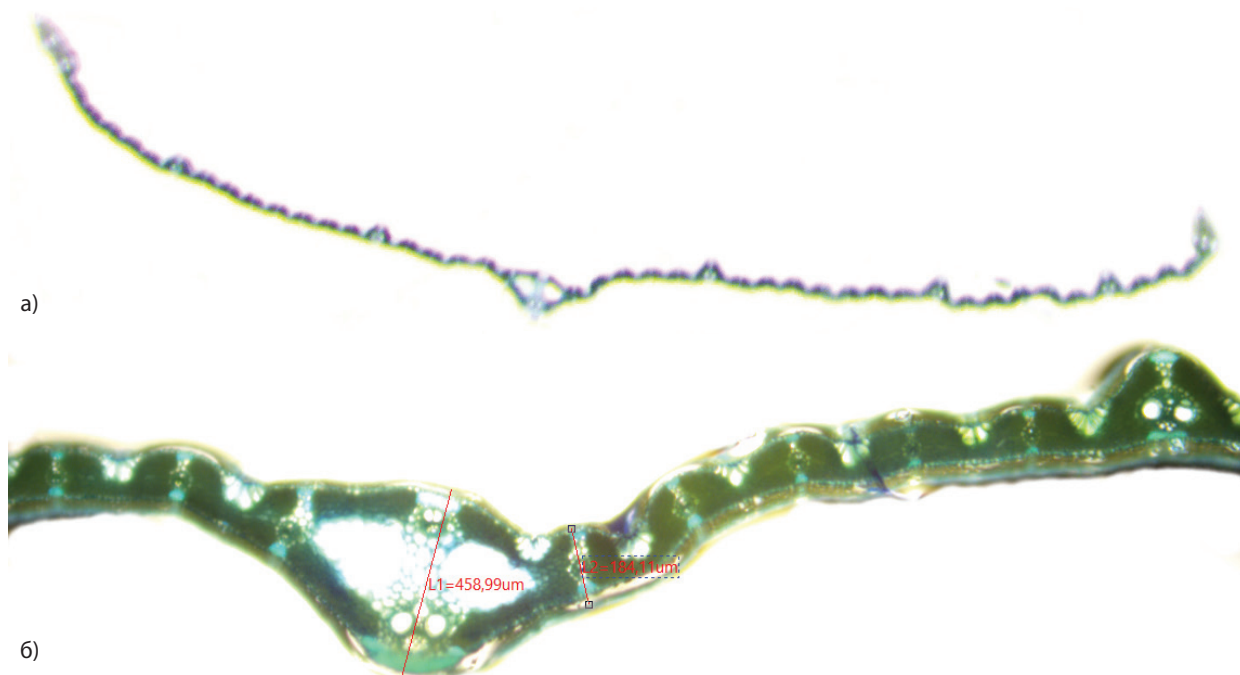


Рис. 3. Поперечный разрез середины листа образца 4641/1 при разном увеличении:
а – $\times 15$, б – $\times 70$, ширина листа в месте среза – 12 мм

Fig. 3. Cross section of the middle of a leaf of sample 4641/1 at different magnifications:
а – $\times 15$, б – $\times 70$, leaf width at the cut point – 12 mm

Средняя толщина крупных жилок составляла у гаплоидов 117,2 мкм с диапазоном от 98,8 до 144,4 мкм. У диплоидов толщина крупных жилок увеличилась в среднем до 139,7 мкм, варьируя от 116,6 до 172,0 мкм, а у тетраплоидов – до 161,1 мкм в пределах от 135,7 до 191,4 мкм (табл. 2). Толщина мелких

жилок в среднем по группам была в 2,72–2,95 меньше основных. У гаплоидов она варьировала от 35,1 до 54,0, в среднем 43,0 мкм, у диплоидов – от 38,9 до 61,7, в среднем 51,7 мкм, у тетраплоидов – от 45,1 до 63,8, в среднем 54,8 мм.

Таблица 2. Характеристики крупных и мелких пучков проводящей системы листьев риса
Table 2. Characteristics of large and small bundles of the vascular system of rice leaves

№ образца	Количество мелких пучков (М), шт.	Количество крупных пучков (К), шт.	Соотношение М/К	Диаметр мелкого пучка, мкм	Диаметр крупного пучка, мкм	Соотношение К/М
Гаплоиды						
5009/1	31	10	3,1	40,9	116,1	2,84
5009/3	29	10	2,9	40,3	144,4	3,59
4565/1	33	11	3,0	43,7	108,3	2,48
4565/2	28	8	3,5	35,1	98,8	2,81
5010/1	33	10	3,3	39,0	110,0	2,82
5010/2	32	10	3,2	44,4	109,7	2,47
5010/3	27	9	3,0	47,0	111,0	2,36
5010/5	31	10	3,1	54,0	139,2	2,58
Средние	30,5	9,8	3,1	43,0	117,2	2,74
Ошибка	0,9	0,3	0,1	2,2	6,0	0,1
Диплоиды						
4641/1	35	10	3,5	50,9	141,5	2,78
4641/2	37	11	3,4	51,3	137,8	2,69
4641/3	32	8	4,0	45,6	119,2	2,62
4641/5	39	10	3,9	48,3	140,1	2,90
4641/7	39	10	3,9	53,0	145,9	2,75
4641/8	40	12	3,3	44,3	132,3	2,99
4641/10	35	13	2,7	56,7	129,8	2,29
4641/11	34	13	2,6	61,5	143,9	2,34
4641/12	35	11	3,2	38,9	116,6	3,00
5009/2	32	11	2,9	61,7	172,0	2,79
5010/6	36	12	3,0	56,4	158,1	2,80
Средние	35,8	11,0	3,3	51,7	139,7	2,72
Ошибка	0,9	0,5	0,2	2,3	5,1	0,1
Тетраплоиды						
4641/4	42	10	4,2	47,9	148,0	3,09
4641/6	48	12	4,0	45,1	148,1	3,28
4641/9	44	11	4,0	54,4	135,7	2,49
4641/13	44	10	4,4	63,8	191,4	3,00
4641/14	43	12	3,6	62,8	182,5	2,91
Средние	44,2	11,0	4,0	54,8	161,1	2,95
Ошибка	1,1	0,5	0,1	4,2	12,1	0,1

Таким образом, вариационные ряды этих признаков перекрывались между группами образцов, однако средние значения повышались с увеличением уровня пloidности.

Сравнение листьев разных образцов показало, что у них отличаются все параметры рисунка жилкования. Фактически, количество мелких жилок между двумя крупными у гаплоидов уменьшено по сравнению с ди- и тетраплоидами (рис. 4).

Количество мелких жилок между двумя крупными жилками у гаплоидов варьировало от 3 до 5, у диплоидов и тетраплоидов – от 1 до 7, однако чаще всего 5–6. Центральная жилка у всех образцов самая крупная, однако не намного больше, чем остальные крупные

пучки. Расстояние между крупными жилками в центре и по краям листа меньше, чем в других его частях. Наблюдается также небольшая срединно-латеральная асимметрия листа. Так, у образца 4565/2 из 36 пучков центральный – № 17, у 4641/1 из 45 – № 25, у 4641/14 из 55 – № 26 (рис. 4).

Развитие проводящей системы тесно связано с органогенезом. Общие размеры растений гаплоидов были значительно меньше, чем у ди- и тетраплоидов. Длина метелки у гаплоидов была в среднем 11,3 см, у диплоидов – 14,1 см, у тетраплоидов – 15,3 см, количество колосков на метелке – 85,0, 94,0 и 48,8 шт., длина колоска – 5,0, 7,5 и 9,0 мм, его масса – 3,0; 26,1 и 34,5 мг соответственно (у гаплоидов пустые колоски).

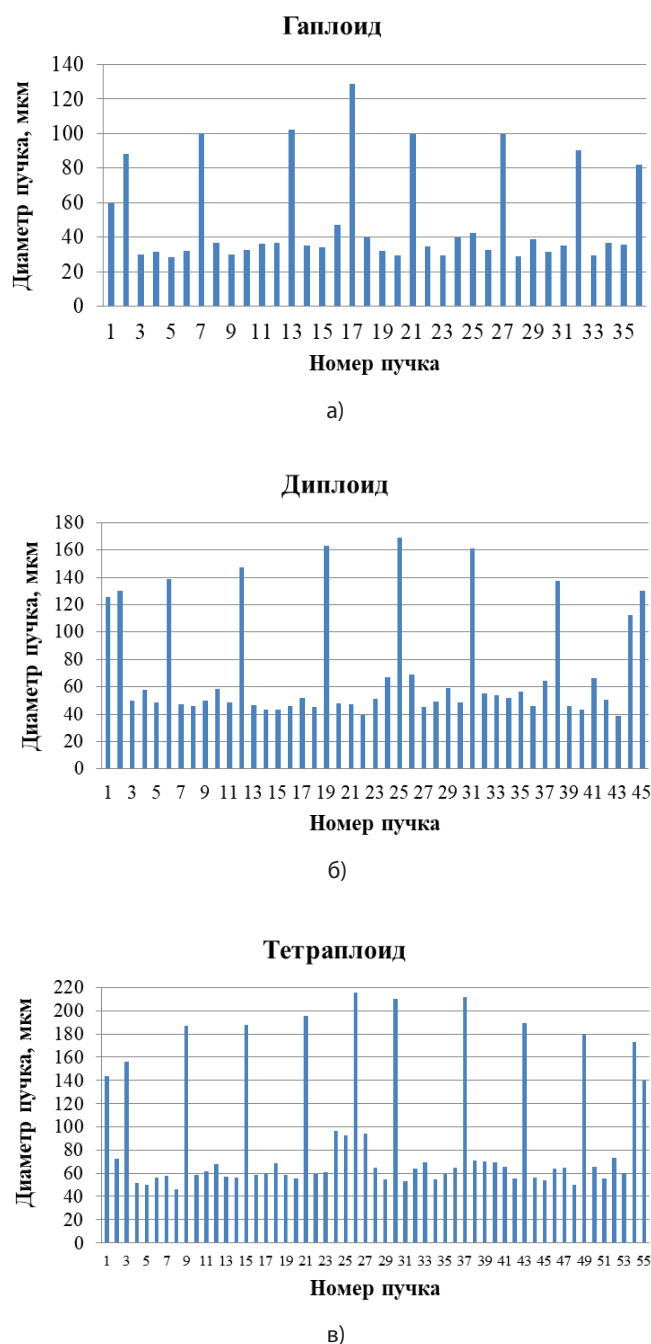


Рис. 4. Порядок чередования крупных и мелких жилок риса и их диаметры:

а – образец 4565/2, б – образец 4641/1, в – образец 4641/14

Fig. 4. The order of alternation of large and small veins of rice and their diameters:

a – sample 4565/2, b – sample 4641/1, c – sample 4641/14

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что образцы с различным уровнем пloidности отличаются по анатомическому строению листьев, что в конечном счете влияет на их морфологию и продуктивность.

Выводы.

1. В результате оценки проводящей системы флагового листа растений риса установлено, что у гаплоидных растений проводящие пучки были меньше по сравнению с ди- и тетраплоидными образцами. Средний диаметр пучка имел размеры 59,5, 69,3 и 75,3 мкм, площадь

одного пучка – 2815,6, 3827,2 и 4540,5 мкм² соответственно.

2. В листьях образцов риса с увеличением уровня пloidности формируется большее количество мелких и крупных проводящих пучков. У гаплоидов их количество составило 36–44, у диплоидов – 40–52, у тетраплоидов – 52–60 шт. Среднее количество пучков было 40,3, 46,6 и 55,2 шт. соответственно.

3. Рисунок жилкования индивидуален для каждого образца. Между одиночными крупными пучками размещаются от одного до семи мелких, чаще всего 4–6 штук.

4. Образцы риса с различным уровнем строения листьев, что в конечном счете влияет на их морфологию и продуктивность.

Библиографические ссылки

1. Жайлыбай К.Н., Медеуова Г.Ж. Формирование анатомической структуры вегетативных органов риса в зависимости от агроэкологических факторов // Успехи современного естествознания. 2014. № 12–2. С. 25–32.
2. Ионова Е.В., Самофалова Н.Е., Гричаникова Т.А., Газе В.Л. Лист пшеницы и величина его проводящей системы в условиях засухи // Зерновое хозяйство России. 2011. № 5(17). С. 16–18.
3. Itoh J.I., Nonomura K.I., Ikeda K., Yamaki S., Inukai Y., Yamagishi H., Kitano H., Nagato Y. Rice Plant Development: from Zygote to Spikelet // Plant Cell Physiol. 2005. Vol. 46(1), P. 23–47. DOI: 10.1093/pcp/pci501
4. Kubo F.C., Yasui Y., Kumamaru T., Sato Y., Hirano H.Y. Genetic analysis of rice mutants responsible for narrow leaf phenotype and reduced vein number // Genes & Genetic Systems. 2016. Vol. 91(4), P. 235–240. DOI: 10.1266/ggs.16-00018
5. 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, Iss. 4. P. 756–772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033
6. Sakaguchi J., Fukuda H. Cell differentiation in the longitudinal veins and formation of commissural veins in rice (*Oryza sativa*) and maize (*Zea mays*) // Journal of Plant Research. 2008. Vol. 121(6), P. 593–602. DOI: 10.1007/s10265-008-0189-1
7. Salsinha Y.C.F., Maryani, Indradewa D., Purwestri Y.A., Rachmawati D. Leaf physiological and anatomical characters contribute to drought tolerance of Nusa Tenggara Timur local rice cultivars // Journal of Crop Science and Biotechnology. 2021. Vol. 24, P. 337–348. DOI: 10.1007/s12892-020-00082-1
8. Scarpella E., Rueb S., Meijer A. The RADICLELESS₁ gene is required for vascular pattern formation in rice // Development. 2003. Vol. 130(4), P. 645–658. DOI: 10.1242/dev.00243
9. Smillie I.R.A., Pyke K.A., Murchie E.H. Variation in vein density and mesophyll cell architecture in a rice deletion mutant population // Journal of Experimental Botany. 2012. Vol. 63, Iss. 12. P. 4563–4570. DOI: 10.1093/jxb/ers142
10. Tanaka W., Yamauchi T., Tsuda K. Genetic basis controlling rice plant architecture and its modification for breeding // Breeding Science. 2023. Vol. 73(1), P. 3–45. DOI: 10.1270/jsbbs.22088
11. Wang J., Xu J., Qian Q., Zhang G. Development of rice leaves: how histocytes modulate leaf polarity establishment // Rice Science. 2020. Vol. 27(6), P. 468–479. DOI: 10.1016/j.rsci.2020.09.004
12. Xiong D., Flexas J., Yu T., Peng S., Huang J. Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO₂ in *Oryza* // New Phytol. 2017. Vol. 213(2), P. 572–583. DOI: 10.1111/nph.14186

References

1. Zhailybai K.N., Medeuova G.Zh. Formirovaniye anatomicheskoi struktury vegetativnykh organov risa v zavisimosti ot agroekologicheskikh faktorov [Formation of the anatomical structure of the vegetative rice organs depending on agro-ecological factors] // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. 2014. № 12–2. S. 25–32.
2. Ionova E.V., Samofalova N.E., Grichanikova T.A., Gaze V.L. List pshenitsy i velichina ego provodyashchei sistemy v usloviyakh zasukhi [Wheat leaf and the size of its vascular system under drought conditions] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2011. № 5(17). S. 16–18.
3. Itoh J.I., Nonomura K.I., Ikeda K., Yamaki S., Inukai Y., Yamagishi H., Kitano H., Nagato Y. Rice Plant Development: from Zygote to Spikelet // Plant Cell Physiol. 2005. Vol. 46(1), P. 23–47. DOI: 10.1093/pcp/pci501
4. Kubo F.C., Yasui Y., Kumamaru T., Sato Y., Hirano H.Y. Genetic analysis of rice mutants responsible for narrow leaf phenotype and reduced vein number // Genes & Genetic Systems. 2016. Vol. 91(4), P. 235–240. DOI: 10.1266/ggs.16-00018
5. 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, Iss. 4. P. 756–772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033
6. Sakaguchi J., Fukuda H. Cell differentiation in the longitudinal veins and formation of commissural veins in rice (*Oryza sativa*) and maize (*Zea mays*) // Journal of Plant Research. 2008. Vol. 121(6), P. 593–602. DOI: 10.1007/s10265-008-0189-1
7. Salsinha Y.C.F., Maryani, Indradewa D., Purwestri Y. A., Rachmawati D. Leaf physiological and anatomical characters contribute to drought tolerance of Nusa Tenggara Timur local rice cultivars // Journal of Crop Science and Biotechnology. 2021. Vol. 24, P. 337–348. DOI: 10.1007/s12892-020-00082-1
8. Scarpella E., Rueb S., Meijer A. The RADICLELESS₁ gene is required for vascular pattern formation in rice // Development. 2003. Vol. 130(4), P. 645–658. DOI: 10.1242/dev.00243
9. Smillie I.R.A., Pyke K.A., Murchie E.H. Variation in vein density and mesophyll cell architecture in a rice deletion mutant population // Journal of Experimental Botany. 2012. Vol. 63, Iss. 12. P. 4563–4570. DOI: 10.1093/jxb/ers142
10. Tanaka W., Yamauchi T., Tsuda K. Genetic basis controlling rice plant architecture and its modification for breeding // Breeding Science. 2023. Vol. 73(1), P. 3–45. DOI: 10.1270/jsbbs.22088
11. Wang J., Xu J., Qian Q., Zhang G. Development of rice leaves: how histocytes modulate leaf polarity establishment // Rice Science. 2020. Vol. 27(6), P. 468–479. DOI: 10.1016/j.rsci.2020.09.004
12. Xiong D., Flexas J., Yu T., Peng S., Huang J. Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO₂ in *Oryza* // New Phytol. 2017. Vol. 213(2), P. 572–583. DOI: 10.1111/nph.14186

Поступила: 18.01.24; доработана после рецензирования: 15.02.23; принята к публикации: 15.02.23.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Костылев П.И. – научное руководство, постановка цели и задач, анализ литературных данных, формирование методологии исследования, анализ данных, написание текста статьи; Яновская Н.В. – отбор листьев растений для анализа, приготовление препаратов поперечных срезов; Черпакова Е.Ю. – сбор данных, промеры и подсчеты, заполнение таблиц.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.