

ЭКОЛОГИЯ

ECOLOGY

УДК 582.4/9-18

DOI: 10.21209/2500-1701-2018-13-1-6-15

Галина Кимовна Зверева,
доктор биологических наук,
Новосибирский государственный педагогический университет
(630126, Россия, г. Новосибирск, ул. Вилюйская, 28),
e-mail: labsp@ngs.ru

Сравнительно-анатомическое изучение ассимиляционной ткани у *Crypsis aculeata* (L.) Aiton и *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke с C_4 -фотосинтетическим метаболизмом

Анализировалась структура хлоренхимы листовых пластинок и стеблей у однолетних растений *Crypsis aculeata* (Poaceae) и *Juncellus pannonicus* (Cyperaceae), произрастающих на юго-западе Алтайского края. *Crypsis aculeata* имеет более широкое распространение по сравнению с *Juncellus pannonicus*. Для обоих видов растений характерно проявление C_4 -коронарного синдрома. *Crypsis aculeata* относится к аспартатной НАД-МЭ биохимической группе и отличается повышенной устойчивостью к засолению. У *Juncellus pannonicus* наблюдается проявление малатного варианта C_4 -синдрома (НАДФ-МЭ группа) и в условиях солевого стресса отмечается усиление суккулентности. В вегетативных органах *Juncellus pannonicus* содержится в 1,2–2,6 раза больше крахмала по сравнению с *Crypsis aculeata* из-за их меньших размеров и более частого расположения проводящих пучков. Показано, что в клеточной организации хлоренхимы имеются различия, обусловленные особенностями C_3 -строения мезофилла как более древнего признака. В структуре хлоренхимы вегетативных органов *Crypsis aculeata* сохраняются сложные ячеистые и полужаеистые формы клеток, радиально расположенных вокруг крахмалобласта. Развитие шарнирной ткани сопровождается укрупнением размеров и упрощением клеточных конфигураций в межвенцовой зоне. Хлоренхима листьев и стеблей *Juncellus pannonicus* образована клетками простой формы.

Ключевые слова: Poaceae, Cyperaceae, листовая пластинка, стебель, крахмал-анатомия, хлоренхима, ячеистые клетки

Введение. Большинство растений с C_4 -фотосинтетическим метаболизмом встречается среди однодольных и более всего их, примерно 4600 видов, в семействе Poaceae [24; 25 и др.]. Среди представителей семейства Cyperaceae C_4 -растений около 1500 видов [19]. Считается, что C_4 -коронарный синдром имеет полифилетическое происхождение от C_3 -предков, то есть он возник параллельно и независимо не только внутри семейств, но даже и в пределах отдельных родов растений [22; 23 и др.].

У C_4 -растений наблюдается дифференциация ассимиляционной паренхимы на две ткани: внутреннюю специализированную обкладку проводящих пучков и наружную палисаду. Клетки хлорофиллоносной обкладки, или крахмал-клетки, обычно выделяются большими размерами, высоким содержанием органелл и часто утолщёнными оболочками [2; 17 и др.]. Вокруг крахмал-клеток в один ряд, нередко прерываемый склеренхимой, расположены радиально ориентированные удлинённые клетки хлоренхимы, которые относят к палисадному мезофиллу [3; 4; 6].

По особенностям расположения краенц-обкладки и клеток мезофилла выделяют три типа C_4 -строения в семействе *Poaceae* [20; 21] и 4 типа C_4 -структурной анатомии в семействе *Cyperaceae* [18; 28; 29]. Сравнительный количественно-анатомический анализ фотосинтетических тканей листьев C_4 -злаков и C_4 -осоковых показал, что, несмотря на различия в строении, они приблизительно равновелики по расстоянию между краенц-обкладками и клетками мезофилла, хотя наименьшие значения и доля межклеточного пространства, находящегося в контакте с венцовыми клетками, больше у C_4 -*Cyperaceae* [27].

Нами рассмотрены основные формы ассимиляционных клеток и их пространственное расположение в листьях некоторых видов C_4 -злаков [9]. Задачей настоящей работы было сопоставление структуры хлоренхимы у C_4 -растений – *Crypsis aculeata* (L.) Aiton (*Poaceae*) и *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke (*Cyperaceae*).

Материалы и методы исследования. Анализировалась анатомическая структура хлоренхимы листовых пластинок и стеблей у однолетних растений *Crypsis aculeata* (*Poaceae*) и *Juncellus pannonicus* (*Cyperaceae*), находящихся в состоянии цветения и произрастающих на солончаковатом лугу на юго-западе Алтайского края в районе Малинового озера. На небольших по высоте, до 10–15 см, генеративных побегах у *Crypsis aculeata* формируется 5–7 стеблевых листьев с длиной пластинок до 2,0–3,5 см, при основании стеблей *Juncellus pannonicus* имеется 3–4 влагалища, из которых только верхнее с листовой пластинкой длиной 1,5–3,5 см.

Клеточная организация хлоренхимы исследовалась в средней части стебля, а также в листовых пластинках, расположенных у *Juncellus pannonicus* в верхней, а у *Crypsis aculeata* – в средней части генеративного побега. Образцы растений фиксировались в смеси Гаммалунда. Продольные сечения листьев осуществлялись параллельно листовой поверхности (парадермальный срез) и вдоль органа, но перпендикулярно эпидерме (продольный боковой срез). Продольные срезы стебля проводили перпендикулярно радиусу (тангентальный срез) и по его диаметру (радиальный срез).

При характеристике ассимиляционных клеток будем опираться на предложенную нами ранее классификацию формы клеточных проекций для листьев злаков [8–9]. Клеточные проекции могут быть простыми (округлыми или вытянутыми без выраженных складок) и сложными (с хорошо выраженными выростами и складками). Среди сложных форм выделяются ячеистые, состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки [1]. Они расположены вдоль органа и образуют две группы [8]. Клетки первой группы ориентированы своими ячейками перпендикулярно поверхности органа и по аналогии с мезофиллом двудольных растений соответствуют палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными секциями располагаются параллельно эпидерме и по своей роли приближаются к губчатой ткани. Проекция с узкой складкой на одном конце (полужаеистые) рассматриваем как полусложные.

Для *Crypsis aculeata* и *Juncellus pannonicus* характерно наличие краенц-анатомии, поэтому среди клеток хлоренхимы выделяли клетки венцовой обкладки, радиально ориентированные к проводящим пучкам, и клетки межвенцовой зоны, находящиеся между соседними коронарными структурами. Для определения плотности клеток и хлоропластов в надземных органах использовались подходы, предложенные рядом авторов [1; 7 и др.].

Результаты и их обсуждение. В Сибири *Crypsis aculeata* и *Juncellus pannonicus* встречаются на юге Алтайского края по берегам озёр, на солончаковых и солонцеватых лугах, при этом для *Juncellus pannonicus* известны лишь отдельные местонахождения в Кулундинской степи и Туве [10; 14; 15].

У *Juncellus pannonicus* утолщённые листовые пластинки из-за сильного развития водонесной ткани под крупноклеточной адаксиальной эпидермой (рис. 1; табл. 1).

На верхней поверхности листьев *Crypsis aculeata* хорошо выражены моторные клетки, высота которых составляет примерно 30 % от толщины поперечного среза, в области адаксиальной эпидермы отмечаются многочисленные выросты конической формы, предположительно, это солевывделяющие желёзки. У обоих видов слабое утолщение наружных оболочек эпидермальных клеток по отношению к их высоте, но чуть больше оно у *Crypsis aculeata* (17–21 %) по сравнению с *Juncellus pannonicus* (8–14 %).

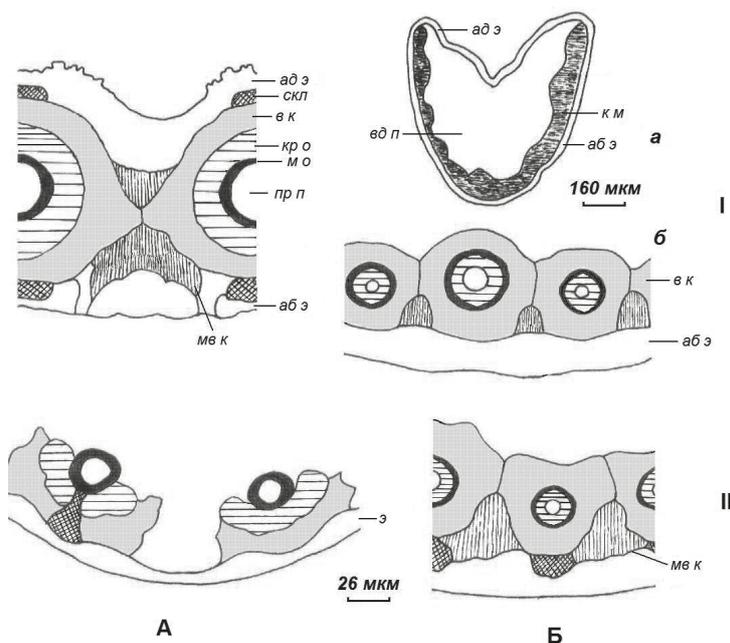


Рис. 1. Схема расположения хлорофиллоносной паренхимы в листовых пластинках (I) и стеблях (II) *Crypsis aculeata* (A) и *Juncellus pannonicus* (Б) на поперечных срезах. Ассимиляционная ткань на поперечном срезе: а – всей листовой пластинки, б – у абаксиальной эпидермы; ад э – адаксиальная эпидерма; аб э – абаксиальная эпидерма; пр п – проводящий пучок; скл – склеренхима; м о – механическая обкладка; кр о – клетки Kranz-обкладки; клетки хлоренхимы: в к – венцовые; мв к – межвенцовые; вд п – водозапасающая паренхима; к м – клетки мезофилла

Fig. 1. The scheme of the location of the chlorophyllous parenchyma in leaf blades (I) and stems (II) *Crypsis aculeata* (A) and *Juncellus pannonicus* (B) on transverse sections

Таблица 1

Количественно-анатомические показатели листовых пластинок *Crypsis aculeata* (I) и *Juncellus pannonicus* (II), мкм

Вид	Толщина на поперечном срезе			Тангентальный срез	
	эпидермы	наружной стенки эпидермы	листа	длина устьиц на абакс. эпидерме	клетки обкладки
	адакс. абакс.	адакс. абакс.			длина ширина
I	24,3±1,11 21,5±0,90	5,0±0,75 4,0±0,18	166,7±1,59	24,5±0,37	22,0±0,95 21,5±1,05
II	33,2±2,00 28,1±0,70	2,7±0,23 3,8±0,15	501,1±3,92	40,7±0,45	27,6±1,28 12,0±0,28

Примечание: адакс. – адаксиальной, абакс. – абаксиальной

В листовых пластинках *Juncellus pannonicus* устьица расположены на абаксиальной эпидерме вровень с её поверхностью или чуть приподнимаются, они крупные и немногочисленные, их число на 1 мм² изменяется от 28 до 40. В листьях *Crypsis aculeata* устьица более мелкие, в основном немного погружённые, встречаются на обеих сторонах, их плотность на абаксиальной эпидерме – 90–116. Склеренхима в листьях обоих видов растений развита слабо и представлена островками под абаксиальной эпидермой у *Juncellus pannonicus* и небольшими тяжами над и под проводящими пучками у *Crypsis aculeata*.

Центральную часть стебля *Juncellus pannonicus* занимает бесцветная водоносная паренхима, механическая ткань протягивается в виде небольших полосок между проводящими пучками и эпидермой. В стеблях *Crypsis aculeata*, напротив, наблюдается мощное развитие склеренхимы между сосудисто-волокнистыми пучками. Эпидерма стебля в отличие от листьев у обоих видов имеет более толстые наружные стенки и более крупные, но менее многочисленные устьица (табл. 2).

Количественно-анатомическая характеристика средней части стебля *Crypsis aculeata* (I) и *Juncellus pannonicus* (II), мкм

Вид	Толщина на поперечном срезе		Тангентальный срез		
	эпидермы	наружной стенки эпидермы	длина устьиц	клетки обкладки	
				длина	ширина
I	16,4±1,11	7,2±0,70	33,2±0,38	27,6±2,25	21,0±0,80
II	26,4±0,80	4,5±0,15	44,4±0,70	29,9±2,17	10,5±0,75

Ассимиляционная ткань вегетативных органов *Crypsis aculeata* и *Juncellus pannonicus* сконцентрирована вблизи проводящих пучков, при этом они различаются по взаимному расположению обкладок. Так, у *Crypsis aculeata* – хлоридоидный, или эрагристоидный, тип анатомической структуры листа, который характеризуется крупноклеточной внутренней склеренхимной и наружной коронарной обкладками пучков, а также венцовым расположением клеток хлоренхимы из одного ряда удлинённых и плотно сомкнутых клеток. У *Juncellus pannonicus* ципероидный (chlogосурсгоид) тип строения листьев, при котором проводящие пучки окружены внутренней специализированной хлоренхимой и наружной местомной обкладками. Вокруг последней располагается один слой радиально ориентированных клеток мезофилла, не имеющих контакта с краенц-клетками. Рассматриваемые виды растений относятся к разным структурно-биохимическим группам С₄-синдрома: у *Crypsis aculeata* наблюдается проявление аспартатного варианта (НАД-МЭ группа), а *Juncellus pannonicus* относится к малатной НАДФ-МЭ группе [26; 30].

Клетки краенц-обкладки в листьях и стеблях вытянуты вдоль проводящих пучков, у *Crypsis aculeata* их длина часто приближается к ширине, а у *Juncellus pannonicus* они более узкие и имеют в 1,4–1,8 раза меньшую площадь сечения в продольном направлении.

Венцовые клетки вегетативных органов *Crypsis aculeata* отличаются небольшими размерами и сложными ячеистыми формами, которые проявляются на продольных сечениях. На поперечных срезах у них вытянутые палисадные проекции, у которых высота превосходит ширину в листьях в 2,1–2,4 раза, в стебле – в 1,4–1,9 раза (табл. 3). Под эпидермами листовых пластинок расположены преимущественно ячеистые клетки первой группы с мелкими палочкообразными секциями (рис. 2; табл. 4).

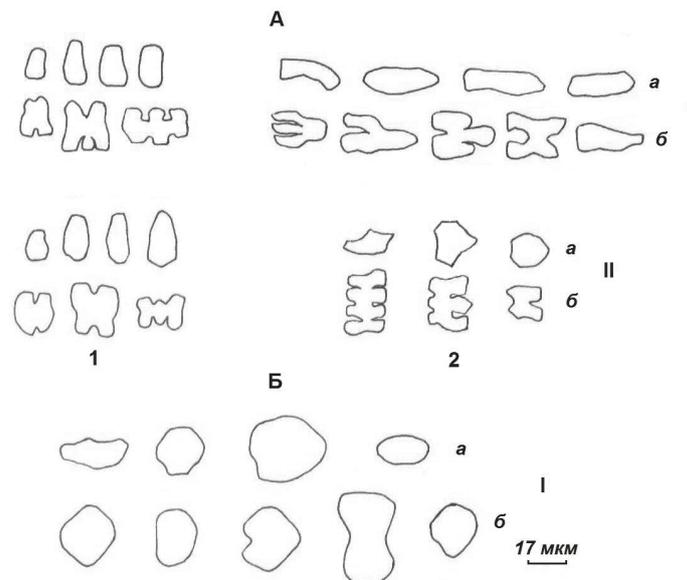


Рис. 2. Основные проекции клеток венцовой обкладки (А) и межвенцовой зоны (Б) в листовых пластинках (I) и стеблях (II) *Crypsis aculeata*. Срез: а – поперечный; б – тангентальный. Венцовые клетки: 1 – у эпидермы (в листовых пластинках у абаксиальной); 2 – в центральной части проводящего пучка. Б – межвенцовые клетки у абаксиальной эпидермы

Fig. 2. The main projections of the cells radially located around the Kranz bundle sheath (A) and the cells between coronary structures (Б) in leaf blades (I) and stems (II) *Crypsis aculeata*

В центральной части листьев они крупнее и ориентированы своими ячейками параллельно нижней поверхности, среди них много полуячейстых форм. В стеблях *Crypsis aculeata* венцовые клетки образуют полукруг под кранц-обкладкой и представлены разными вариантами ячейстых и полуячейстых форм, изредка встречаются и простые удлинённые конфигурации.

Таблица 3

Размеры клеток венцовой обкладки вегетативных органов *Crypsis aculeata* (I) и *Juncellus pannonicus* (II), мкм

Вид	Клетки у абаксиальной эпидермы			Клетки в центре венцовой обкладки		
	высота	ширина	толщина	длина	ширина	толщина
Листовая пластинка						
I	20,2±1,25	9,7±0,36	29,2±2,84	26,7±1,03	11,2±0,47	18,4±0,68
II	17,1±0,87	12,5±0,28	12,4±0,27	24,6±0,48	14,9±0,58	14,5±0,75
Стебель						
I	20,4±1,57	10,3±0,45	20,5±1,99	19,4±1,03	13,7±0,31	31,7±1,94
II	19,2±0,97	12,2±0,53	14,5±0,40	23,8±0,70	17,7±0,24	23,9±1,05

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

Таблица 4

Размеры секций ячейстых клеток венцовой обкладки на продольных сечениях вегетативных органов *Crypsis aculeata*, мкм

Орган	Венцовые клетки у эпидермы		Венцовые клетки в центре обкладки	
	длина	ширина	длина	ширина
Листовая пластинка	16,7±0,72	8,4±0,55	23,4±2,03	9,2±0,74
Стебель	16,0±0,82	7,7±0,45	19,2±0,94	10,0±0,85

В вегетативных органах *Juncellus pannonicus* венцовая обкладка более рыхлая и состоит из клеток простой формы, у которых длина превышает ширину в 1,3–1,9 раза (рис. 3).

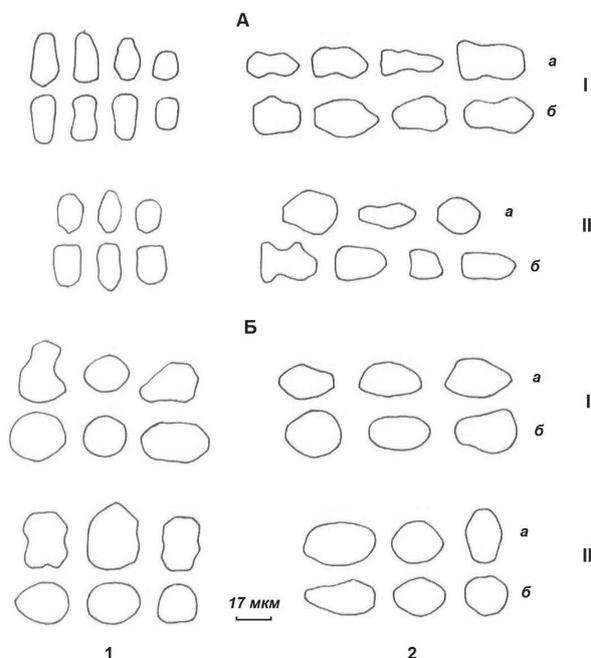


Рис. 3. Основные проекции клеток венцовой обкладки (А) и межвенцовой зоны (Б) в листовых пластинках (I) и стеблях (II) *Juncellus pannonicus*. Срез: а – поперечный; б – тангентальный. Клетки: 1 – у эпидермы (в листовых пластинках у абаксиальной); 2 – в центральной части проводящего пучка

Fig. 3. The main projections of the cells radially located around the Kranz bundle sheath (A) and the cells between coronary structures (B) in leaf blades (I) and stems (II) *Juncellus pannonicus*

Под эпидермой это преимущественно цилиндрические палисадные формы с округлыми или чуть овальными основаниями, в центральной части проводящего пучка они крупнее, с широкими, иногда слегка волнистыми стенками на поперечных сечениях.

Венцовые обкладки хлоренхимы двух соседних проводящих пучков у обоих видов растений изредка соприкасаются друг с другом, но чаще между ними располагаются 1–2 клетки межвенцовой зоны, часть из которых не содержит хлоропласты и может выполнять водозапасающую функцию [16]. В стеблях *Crypsis aculeata* между коронарными структурами расположена склеренхима и межвенцовые ассимиляционные клетки практически отсутствуют. В листовых пластинках *Crypsis aculeata*, а также в листьях и стеблях *Juncellus pannonicus* клетки межвенцового пространства крупные, нередко шарообразные, но большей частью вытянутые вдоль органа с прямыми или иногда чуть волнистыми стенками (табл. 5). Лишь изредка на продольных сечениях листьев *Crypsis aculeata* встречаются их слабоячеистые проекции.

Таблица 5

Размеры ассимиляционных клеток в межвенцовом пространстве вегетативных органов *Crypsis aculeata* (I) и *Juncellus pannonicus* (II), мкм

Вид	Клетки у абаксиальной эпидермы			Клетки в центре между проводящими пучками		
	длина	ширина	толщина	длина	ширина	толщина
Листовая пластинка						
I	26,7±1,37	18,4±1,25	25,1±0,55	28,1±1,36	18,0±1,90	32,6±1,43
II	23,1±0,85	26,0±2,27	28,1±1,79	23,4±2,80	18,0±0,93	24,5±1,03
Стебель						
II	24,0±0,97	21,0±0,82	36,1±2,27	27,5±1,14	20,5±1,41	34,7±2,18

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

В 1 см² органа у обоих видов более всего клеток венцовой обкладки (у *Crypsis aculeata* – клеточных ячеек) (табл. 6). В вегетативных органах *Juncellus pannonicus* содержится в 1,2–2,6 раза больше краенц-клеток по сравнению *Crypsis aculeata* из-за их меньших размеров и более частого расположения проводящих пучков. В результате число венцовых клеток превышает число краенц-клеток у *Crypsis aculeata* в 6,5–7,5 раза, а у *Juncellus pannonicus* – лишь в 2,4–2,8 раза. Доля межвенцовых клеток в клеточном наполнении хлоренхимы невелика и составляет в листовых пластинках *Crypsis aculeata* 2,4 %, а в вегетативных органах *Juncellus pannonicus* – 7,9–10,7 %. В целом, у обоих видов отмечается невысокая густота хлоропластов в хлоренхиме листьев и стеблей, при этом более равномерное распределение зелёных пластинок наблюдалось у *Juncellus pannonicus*.

Таблица 6

Количественные показатели структуры ассимиляционного аппарата вегетативных органов *Crypsis aculeata* (I) и *Juncellus pannonicus* (II)

Вид	Число клеток (ячеек) в 1 см ² органа, млн			Число хлоропластов		
	венцовой обкладки	межвенцовой зоны	краенц-обкладки	в клетке (ячейке)		в 1 см ² хлоренхимы, млн
				венцовой обкладки	межвенцовой зоны	
Листовая пластинка						
I	2,362	0,057	0,317	7,2±0,27	5,6±0,38	17,33
II	0,933	0,080	0,381	7,0±0,22	6,2±0,49	7,03
Стебель						
I	0,676	Нет*	0,104	6,4±0,39	Нет	4,32
II	0,759	0,091	0,274	8,2±0,36	4,9±0,54	6,67

*Нет – отсутствие клеток межвенцовой зоны

Заключение. Рассматриваемые виды растений, произрастая на солончаковом лугу, формируют небольшую надземную фитомассу, при этом *Juncellus pannonicus* встречается редко, а *Crypsis aculeata* местами образует сплошной покров. Основные адаптации к избыточному засолению почвы у *Crypsis aculeata*, вероятно, связаны с выделением избытка солей через желёзки, расположенные на адаксиальной эпидерме листовых пластинок, а у *Juncellus pannonicus* в связи с мощным развитием водоносной ткани возможно проявление соленакопления.

Одним из признаков галофитизма также считается наличие Kranz-анатомии и C_4 -фотосинтеза [13]. Для сравниваемых нами растений характерно проявление C_4 -коронарного синдрома, при этом *Crypsis aculeata* относится к НАД-МЭ биохимической группе, а *Juncellus pannonicus* – к НАДФ-МЭ группе. Во многих работах показано, что аспартатный вариант C_4 -синдрома (НАД-МЭ) более древний и отличается повышенной устойчивостью к засолению почвы [5; 11; 12 и др.]. Растения с малатным вариантом C_4 -синдрома (НАДФ-МЭ) менее приспособлены, но в условиях солевого стресса возможно ослабление специфики фотосинтетического метаболизма и усиление суккулентности, что, вероятно, в определённой степени проявляется у *Juncellus pannonicus*.

В структуре ассимиляционной паренхимы вегетативных органов *Crypsis aculeata* сохраняются сложные ячеистые и полужаеистые формы венцовых клеток, развитие шарнирной ткани сопровождается укрупнением размеров и упрощением клеточных конфигураций в межвенцовой зоне. Хлоренхима листьев и стебля *Juncellus pannonicus* образована клетками простой формы.

Таким образом, сравнительно-анатомическое изучение ассимиляционной ткани вегетативных органов однолетних галофитов с C_4 -синдромом *Crypsis aculeata* (*Poaceae*) и *Juncellus pannonicus* (*Cyperaceae*) показало, что, несмотря на достаточно близкие количественно-анатомические показатели, в клеточной организации хлоренхимы имеются различия, обусловленные особенностями C_3 -строения мезофилла как более древнего признака, и свойствами биохимического варианта C_4 -растений.

Список литературы

1. 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.
2. Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В. Ультраструктурная характеристика листьев с Kranz-анатомией // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, № 10. С. 1291–1307.
3. Гамалей Ю. В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 5. С. 569–584.
4. Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В. Структурные и биохимические типы C_4 -растений // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 4. С. 802–819.
5. Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В. Экология и эволюция типов C_4 -синдрома в связи с филогенией семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 2. С. 1–11.
6. Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. Л.: Наука, 1988. С. 45–66.
7. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
8. Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и её экологическое значение // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.
9. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с.
10. Пешкова Г. А. Род 65. *Crypsis* Aiton – Скрытница // Флора Сибири (*Poaceae Gramineae*). Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 234–236.
11. Пьянков В. И., Кузьмин А. Н., Демидов Э. Д., Маслов А. И. Разнообразие биохимических путей фиксации CO_2 у растений семейств *Poaceae* и *Chenopodiaceae* аридной зоны Средней Азии // Физиология растений. 1992. Т. 39, вып. 4. С. 645–657.
12. Пьянков В. И., Мокронос А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40, вып. 4. С. 515–531.
13. Розенцвиг О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 251–265.
14. Тимохина С. А., Бондарева Н. В. Род 1. *Juncellus* (Griseb.) Clarke – Ситничек // Флора Сибири (*Cyperaceae*). Новосибирск: Наука, 1990. Т. 3. С. 9–10.
15. Шауло Д. Н., Додук А. Д., Молокова Н. И. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2003. Т. 6, № 4. С. 35–42.
16. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 2. 558 с.
17. Black C. C., Mollenhauer H. H. Structure and distribution of chloroplasts and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis // Plant. Physiol. 1971. Vol. 47, No. 1. PP. 15–23.

18. Bruhl J. J., Stone N. E., Hattersley P. W. C₄ acid decarboxylation enzymes and anatomy in sedge (*Cyperaceae*): first record of NAD-Malic enzyme species // Austral. J. Plant Physiol. 1987. Vol. 14, No. 6. PP. 719–728.
19. Bruhl J. J., Wilson K. L. Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in *Cyperaceae* // Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany. 2007. Vol. 23, is. 1. PP. 99–148.
20. Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. 1958. Vol. 119, No. 3. PP. 170–178.
21. Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae* // J. Linn. Soc., Bot. 1973. Vol. 66, is. 4. PP. 259–275.
22. Kellogg E. A. Phylogenetic aspects of the evolution of C₄ photosynthesis // C₄ plant biology / R. F. Sage, R. K. Monson. San Diego, CA: Academic Press, 1999. PP. 411–444.
23. Monson R. K. Gene duplication, neofunctionalization, and the evolution of C₄ photosynthesis // Intern. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. PP. 43–54.
24. Sage R. F. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C₄ photosynthetic syndrome // Plant Biology. 2001. Vol. 3. PP. 202–213.
25. Sage R. F., Christin P. A., Edwards E. J. The C₄ plant lineages of planet Earth // J. Experimental Botany. 2011. Vol. 62, No. 9. PP. 3155–3169.
26. Soros C. L. Comparative structure, development and evolution of photosynthetic tissues in C₃ and C₄-*Cyperaceae*. Ph. D. dissertation. Toronto: University of Toronto, 1999. 310 p.
27. Soros C. L., Dengler N. G. Quantitative leaf anatomy of C₃ and C₄ *Cyperaceae* and comparisons with the *Poaceae* // International J. of Plant Sci. 1998. Vol. 159, No. 3. PP. 480–491.
28. Takeda T., Ueno O., Agata W. The occurrence of C₄ species in the genus *Rhynchospora* and its significance in Kranz anatomy of the *Cyperaceae* // Botanical Magazine. 1980. Vol. 93, is. 1. PP. 55–65.
29. Ueno O., Takeda T., Maeda E. Leaf ultrastructure of C₄ species possessing different Kranz anatomical types in the *Cyperaceae* // Botanical Magazine. 1988. Vol. 101. PP. 141–152.
30. Watson L., Macfarlane T. D., Dallwitz M. J. 1992 onwards. 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 [Электронный ресурс]. Version: 11th December 2017. Режим доступа: <http://www.delta-intkey.com/grass> (дата обращения: 25.12.2017).

Статья поступила в редакцию 15.12.2017; принята к публикации 16.01.2018

Библиографическое описание статьи

Зверева Г. К. Сравнительно-анатомическое изучение ассимиляционной ткани у *Crypsis aculeata* (L.) Aiton и *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke с C₄-фотосинтетическим метаболизмом // Учёные записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2018. Т. 13, № 1. С. 6–15. DOI: 10.21209/2500-1701-2018-13-1-6-15.

Galina K. Zvereva,
Doctor of Biology,
Novosibirsk State Pedagogical University
(28 Viluiskaya st., Novosibirsk, 630126, Russia),
e-mail: labsp@ngs.ru

Comparative-anatomical Study of Assimilative Tissue at *Crypsis aculeata* (L.) Aiton and *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke with C₄-Photosynthetic Metabolism

The article analyzes the chlorenchyma structure of leaf blades and stems in annual plants *Crypsis aculeata* (*Poaceae*) and *Juncellus pannonicus* (*Cyperaceae*) growing in the south-west of the Altai Krai. *Crypsis aculeata* is more widespread than *Juncellus pannonicus*. Both plant species are characterized by the manifestation of C₄-coronary syndrome. *Crypsis aculeata* belongs to the NAD-malic enzyme (NAD-ME) biochemical type and is highly resistant to salinity. A malate variant of the C₄-syndrome (NADP-ME subtype) is observed in *Juncellus pannonicus* and strengthening succulence is found in the conditions of salt stress. The vegetative organs of *Juncellus pannonicus* contain 1.2–2.6 times more Kranz-cells in comparison with *Crypsis aculeata* because of their smaller sizes and more frequent arrangement of conducting bunches. The article shows that in the cellular organization of chlorenchyma there are some differences due to the features of the C₃-structure of the mesophyll, as a more ancient characteristic. In the structure of the chlorenchyma of the vegetative organs of *Crypsis aculeata* there are complex cellular and semi-cellular forms of cells that are radially located around the Kranz bundle sheath. The development of tissue from colorless cells is accompanied by the enlargement of the size and simplification of cellular configurations between coronary structures. Chlorenchyma of leaves and stems of *Juncellus pannonicus* is formed by simple cells.

Keywords: *Poaceae*, *Cyperaceae*, leaf blade, stem, Kranz anatomy, chlorenchyma, cellular cells

References

1. Berezina O. V., Korchagin Yu. Yu. K metodike otsenki mezostrukturny listy vidov roda *Triticum* (*Poaceae*) v svyazi s osobennostyami stroeniya ego khlorofillonosnykh kletok // *Botanicheskii zhurnal*. 1987. T. 72, № 4. S. 535–541.
2. Voznesenskaya E. V., Gamalei Yu. V. Ul'trastrukturnaya kharakteristika list'ev s krants-anatomiei // *Botanicheskii zhurnal*. 1986. T. 71, № 10. S. 1291–1307.
3. Gamalei Yu. V. Anatomiya lista u rastenii pustyni Gobi // *Botanicheskii zhurnal*. 1984. T. 69, № 5. S. 569–584.
4. Gamalei Yu. V., Voznesenskaya E. V. Strukturnye i biokhimicheskie tipy C4-rastenii // *Fiziologiya rastenii*. 1986. T. 33, vyp. 4. S. 802–819.
5. Gamalei Yu. V., Glagoleva T. A., Kol'chevskii K. G., Chulanovskaya M. V. Ekologiya i evolyutsiya tipov S4-sindroma v svyazi s filogeniei semeistv *Chenopodiaceae* i *Poaceae* // *Botanicheskii zhurnal*. 1992. T. 77, № 2. S. 1–11.
6. Gamalei Yu. V., Shiirevdamba Ts. Strukturnye tipy pustynnykh rastenii // *Pustyni Zaaltaiskoi Gobi: kharakteristika rastenii-dominantov*. L.: Nauka, 1988. S. 45–66.
7. Goryshina T. K. Fotosinteticheskii apparat rastenii i usloviya sredy. L.: Izd-vo LGU, 1989. 204 s.
8. Zvereva G. K. Prostranstvennaya organizatsiya mezofilla listovykh plastinok festukoidnykh zlakov (*Poaceae*) i ee ekologicheskoe znachenie // *Botanicheskii zhurnal*. 2009. T. 94, № 8. S. 1204–1215.
9. Zvereva G. K. Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (*Poaceae*). Novosibirsk: Izd-vo NGPU, 2011. 201 s.
10. Peshkova G. A. Rod 65. *Crypsis* Aiton – *Skrytnitsa* // *Flora Sibiri (Poaceae Gramineae)*. Novosibirsk: Nauka, 1990. T. 2. S. 234–236.
11. P'yankov V. I., Kuz'min A. N., Demidov E. D., Maslov A. I. Raznoobrazie biokhimicheskikh putei fiksatsii SO₂ u rastenii semeistv *Poaceae* i *Chenopodiaceae* aridnoi zony Srednei Azii // *Fiziologiya rastenii*. 1992. T. 39, vyp. 4. S. 645–657.
12. P'yankov V. I., Mokronosov A. T. Osnovnye tendentsii izmeneniya rastitel'nosti Zemli v svyazi s global'nym potepleniem klimata // *Fiziologiya rastenii*. 1993. T. 40, vyp. 4. S. 515–531.
13. Rozentsvet O. A., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. Strukturnye i fiziologo-biokhimicheskie aspekty soleustoichivosti galofitov // *Fiziologiya rastenii*. 2017. T. 64, № 4. S. 251–265.
14. Timokhina S. A., Bondareva N. V. Rod 1. *Juncellus* (*Griseb.*) Clarke – *Sitnichek* // *Flora Sibiri (Cyperaceae)*. Novosibirsk: Nauka, 1990. T. 3. S. 9–10.
15. Shaulo D. N., Doduk A. D., Molokova N. I. Floristicheskie nakhodki v Respublike Tyva // *Turczaninowia*. 2003. T. 6, № 4. S. 35–42.
16. Ezau K. Anatomiya semennykh rastenii. M.: Mir, 1980. Kn. 2. 558 s.
17. Black C. C., Mollenhauer H. H. Structure and distribution of chloroplasts and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis // *Plant. Physiol.* 1971. Vol. 47, No. 1. PP. 15–23.
18. Bruhl J. J., Stone N. E., Hattersley P. W. C4 acid decarboxylation enzymes and anatomy in sedge (*Cyperaceae*): first record of NAD-Malic enzyme species // *Austral. J. Plant Physiol.* 1987. Vol. 14, No. 6. PP. 719–728.
19. Bruhl J. J., Wilson K. L. Towards a comprehensive survey of C3 and C4 photosynthetic pathways in *Cyperaceae* // *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*. 2007. Vol. 23, is. 1. PP. 99–148.
20. Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // *Bot. Gaz.* 1958. Vol. 119, No. 3. PP. 170–178.
21. Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesik M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae* // *J. Linn. Soc., Bot.* 1973. Vol. 66, is. 4. PP. 259–275.
22. Kellogg E. A. Phylogenetic aspects of the evolution of C4 photosynthesis // *C4 plant biology* / R. F. Sage, R. K. Monson. San Diego, CA: Academic Press, 1999. PP. 411–444.
23. Monson R. K. Gene duplication, neofunctionalization, and the evolution of C4 photosynthesis // *Intern. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164. PP. 43–54.
24. Sage R. F. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C4 photosynthetic syndrome // *Plant Biology*. 2001. Vol. 3. PP. 202–213.
25. Sage R. F., Christin P. A., Edwards E. J. The C4 plant lineages of planet Earth // *J. Experimental Botany*. 2011. Vol. 62, No. 9. PP. 3155–3169.
26. Soros C. L. Comparative structure, development and evolution of photosynthetic tissues in C3 and C4-*Cyperaceae*. Ph. D. dissertation. Toronto: University of Toronto, 1999. 310 p.
27. Soros C. L., Dengler N. G. Quantitative leaf anatomy of C3 and C4 *Cyperaceae* and comparisons with the *Poaceae* // *International J. of Plant Sci.* 1998. Vol. 159, No. 3. PP. 480–491.
28. Takeda T., Ueno O., Agata W. The occurrence of C4 species in the genus *Rhynchospora* and its significance in Kranz anatomy of the *Cyperaceae* // *Botanical Magazine*. 1980. Vol. 93, is. 1. PP. 55–65.
29. Ueno O., Takeda T., Maeda E. Leaf ultrastructure of C4 species possessing different Kranz anatomical types in the *Cyperaceae* // *Botanical Magazine*. 1988. Vol. 101. PP. 141–152.
30. Watson L., Macfarlane T. D., Dallwitz M. J. 1992 onwards. 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 [Elektronnyi resurs]. Version: 11th December 2017. Rezhim dostupa: <http://www.delta-intkey.com/grass> (data obrashcheniya: 25.12.2017).

Received: December 15, 2017; accepted for publication: January 16, 2018

Reference to the article

Zvereva G. K. Comparative-anatomical Study of Assimilative Tissue at *Crypsis aculeata* (L.) Aiton and *Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke with C₄-Photosynthetic Metabolism // Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biological sciences. 2018. Vol. 13, No. 1. PP. 6–15. DOI: 10.21209/2500-1701-2018-13-1-6-15.