

Особенности анатомического строения различных видов рода *Salsola* L. The anatomical structure peculiarities of various species of the genus *Salsola* L.

Осмонали Б. Б.^{1,2}, Ахтаева Н. З.¹, Веселова П. В.², Кудабаева Г. М.², Курбатова Н. В.¹

Osmonali B. B.^{1,2}, Akhtaeva N. Z.¹, Vesselova P. V.², Kudabayeva G. M.², Kurbatova N. V.¹

¹Казахский национальный университет им. Аль-Фараби, г. Алматы, Казахстан. E-mail: be96ka_kz@mail.ru

¹Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan

²Институт ботаники и фитоинтродукции, г. Алматы, Казахстан. E-mail: pol_ves@mail.ru

²Institute of Botany and Phytointroduction, Almaty, Kazakhstan

Реферат. Представлены особенности анатомического строения солянок: *Salsola arbuscula* Pall. (солянка дервцевидная), *S. tragus* L. (солянка сорная), *S. paulsenii* Litv. (солянка Паульсена). Отмечено, что листовые пластинки у исследуемых видов относятся к сальзолоидному типу. Мезофилл листа – центрический. Гиподерма играет роль водоносной паренхимы. В водоносной паренхиме наличие друз оксалата кальция у *S. tragus* и *S. paulsenii*. В центральной части листа расположен одиночный проводящий пучок коллатерального типа у всех видов. Характерным признаком в анатомическом изучении стебля *S. tragus* является особенность колленхимы, которая залегает только в области выступов и образует до 7 слоев клеток. Общими чертами организации у изучаемых видов является сходство в суккулентном строении листовой пластинки, которое обуславливает крупноклеточность водоносной паренхимы и округлую форму клеток у трех изученных видов солянок.

Ключевые слова. Анатомическое строение листа и стебля, галофиты, палисадная паренхима, покровная ткань, род *Salsola*, суккуленты, эвгалофиты.

Summary. The features of the anatomical structure of *Salsola arbuscula* Pall., *S. tragus* L., *S. paulsenii* Litv. are presented. It is noted that the leaf blades of the studied species belong to the salsoloid type. The mesophyll of the leaf is centric. The hypoderma plays the role of the water-bearing parenchyma. In the water-bearing parenchyma of *S. tragus* and *S. paulsenii* calcium oxalate crystals have been found. In the central part of the leaf there is a single conducting beam of the collateral type in all species. A characteristic feature in the anatomical study of the stem of *S. tragus* is the peculiarity of the collenchyma, which lies only in the area of protrusions and forms up to 7 layers of cells. The general features of the organization of the studied species are the similarity in the succulent structure of the leaf blade, which causes large-cell water-bearing parenchyma and the rounded shape of the cells in the three studied species of saltwort.

Key words. Anatomical structure of the leaf and stem, eugalophytes, halophytes, integumentary tissue, genus *Salsola*, palisade parenchyma, succulents.

Род *Salsola* L. – является самым крупным родом семейства Chenopodiaceae во флоре Казахстана, насчитывающего 33 вида. Для его представителей характерно произрастание на засоленных местобитаниях пустынных территорий. Виды этого рода широко используются в традиционной медицине против многих заболеваний благодаря содержанию в них различных биологически активных соединений, таких как фенольные соединения, алкалоиды, флавоноиды, сапонины, витамины, каротиноиды и т. д. (Аминова и др., 2016).

Галофитный суккулентный характер представителей рода обусловлен их способностью накопления воды в виде сока в надземной части во время сезона дождей. Это позволяет им довольно длительное время обходиться без поступления влаги извне. Влага накапливается преимущественно в стеблях или в листьях. В первом случае растения называются стеблевыми, а во втором листовыми суккулентами.

Согласно анатомо-физиологической классификации галофитов (Тайсумов и др., 2014), виды рода *Salsola* относятся к группе настоящих галофитов (эвгалофиты), которые характеризуются как наиболее солеустойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные концентрации солей.

Анатомическое строение листьев суккулентных растений, в частности солянок (*Salsola*), значительно отличается от строения типичного листа. Листья листовых суккулентных растений отличаются особой сочностью (суккулентностью); листья толсты, мясисты, часто цилиндричны, светлы, более или менее прозрачны. Это обуславливается отчасти обилием клеточного сока и бедностью хлорофилла, отчасти незначительностью размеров межклеточных пространств. Толщина листьев обуславливается преимущественно увеличением клеток мезофилла, которые делаются крупными, круглыми. Внутренние клетки становятся бедными хлорофиллом, очень светлыми и превращаются почти в настоящую водную ткань, окруженную палисадной тканью. При этом палисадная ткань достигает сильного развития. Отдельные клетки делаются более высокими, и часто происходит их поперечное деление. У очень многих видов мы находим восковой налет, который придает им голубоватый, тусклый цвет (Варминг, 1902).

В. Х. Тутаюк (1980), представляя общую схему анатомического строения *Salsola dendroides* Pall., указывает что снаружи лист покрыт эпидермой, клетки которой растянуты поперек длины листа. Имеется гиподерма, которая везде подстилает эпидерму, прерываясь под устьицами. Устьица лежат на одном уровне с поверхностью, не будучи погружены в ткань. Гиподерма здесь играет роль водоносной паренхимы. Хлоренхима двухслойная: клетки наружного слоя продолговатые, клетки внутреннего слоя – в виде четырехгранника, растянуты в тангенциальном направлении и по форме напоминают кирпич. В них хлоропластов меньше. Расположение клеток хлоренхимы – один слой поперек другого, что усиливает механическую прочность и скрепляет сочные ткани листа. Вся центральная часть листа занята крупноклеточной водоносной паренхимой, в середине которой проходит один проводящий пучок. Боковые мелкие пучки плотно примыкают к хлоренхиме.

Целью данной работы является, выяснение особенностей анатомического строения различных видов рода *Salsola* L.

Поперечные срезы растений были сделаны по общепринятой методике Р. П. Барыкиной (2004) на замораживающем устройстве ОЛ–ЗСО 30 (ИНМЕДПРОМ, Россия). Сырье для анатомических срезов было зафиксировано в 40%-м спирте. Поперечные срезы были сделаны с помощью обычных лезвий. Готовые срезы временно фиксировались с помощью глицерина. Снимки поперечных срезов делались на микроскопе МС–300 (MICROS, Austria) с увеличениями $\times 180$.

Для анатомического анализа были выбраны три вида рода *Salsola*: *S. arbuscula* Pall. (солянка деревцевидная), *S. tragus* L. (солянка сорная), *S. paulsenii* Litv. (солянка Паульсена). Для *Salsola arbuscula* был сделан анатомический срез листовой пластинки, а для *Salsola tragus* и *S. paulsenii* сделаны анатомические срезы стебля и листьев.

Следует отметить, что рассматриваемые виды рода *Salsola* относятся к разным секциям: *S. arbuscula* входит в состав секции *Arbuscula*, а два других – в секцию *Salsola*. Диагностические признаки этих секций характеризуются существенными морфологическими отличиями.

Секция *Arbuscula* представлена исключительно кустарниками и полукустарниками. Виды характеризуются отсутствием настоящего опушения; листьями без горбика в основании; обычно одиночными цветками; мелкими, плотными, гладкими придатками пыльников; горизонтальными семенами с сухим околоплодником (Бочанцев, 1969).

Секция *Salsola* имеет в своем составе только однолетние виды. Они лишены настоящего опушения; их листья без горбика в основании, но с хрящеватым острием на верхушке; цветки одиночные (иногда по 3); придатки пыльников плотные, мелкие, гладкие; семена горизонтальные или иногда вертикальные с сухим околоплодником (Бочанцев, 1969).

Сравнение морфологических признаков изучаемых видов демонстрирует достаточную обособленность видовых характеристик.

Salsola arbuscula – стебель высотой 40–100 см, сильно растопыренно-ветвистый, с беловатыми, сильно удлиненными, прямыми, голыми или коротко волосистыми ветвями. Листья очередные, 5–35

мм длины, линейные, мясистые, полувальковатые, сизоватые или зеленые, чуть выше основания с перетяжкой, ниже расширенные, по перетяжке опадающие (Поляков, Голоскоков, 1960).

Salsola tragus – стебель 10–100 см высотой, растение от самого основания сильноветвистое, жестковатое, голое или шершавое, надземная часть имеет шаровидную или полушаровидную форму. Листья очередные, полуцилиндрические, колючие, сидячие, прицветные листья более короткие, у основания сильно расширенные, с крепкими шипиками (Поляков, Голоскоков, 1960).

Salsola paulsenii – стебель 15–60 см выс. от основания сильно ветвистый, густо покрытый весьма короткими щетинками; листья очередные, узколинейные, полувальковатые, в основании расширенные, на верхушке с колючкой, верхние прицветные шире и длиннее стеблевых; прицветнички остроколючные, как и прицветные листья, отклоненные от стебля (Поляков, Голоскоков, 1960).

При анатомическом изучении отмечено, что лист *Salsola arbuscula* в поперечном срезе имеет округлую форму. Клетки эпидермы округло-овальной формы и сравнительно более крупные, располагаются в 1 ряд, за ним представлена гиподерма. Далее – палисадный мезофилл, клетки которого имеют прямоугольную форму и расположены плотно в один ряд (практически сплошным кольцом), затем Kranz клетки (обкладка из мелких кубических клеток). Под ними расположена водоносная ткань – это рыхлая ткань, составленная из крупных сильно вакуолизированных клеток. В центральной части поперечного среза листа расположен одиночный проводящий пучок коллатерального типа. Имеются также друзы оксалата кальция, которые сконцентрированы в основном под эпидермой и отмечаются также в водоносной ткани (рис. 1).



Рис. 1. Поперечный срез листа *Salsola arbuscula* (x180). Условные обозначения: 1–эпидерма; 2 – друзы; 3 – гиподерма; 4 – палисадные клетки; 5 – Kranz клетки; 6 – водоносная ткань; 7 – проводящий пучок.

Виды *Salsola tragus* и *Salsola paulsenii* характеризуются крайне сходным анатомическим строением поперечного среза листьев. Поперечный срез листьев обоих видов имеет округло-овальную форму. На наружной поверхности эпидермы представлены мелкие выросты в виде волосков или щетинок. По сравнению с *Salsola arbuscula* клетки эпидермы имеют более овальную форму, представлены также одним рядом клеток. Мезофилл сложен из клеток палисадного типа, длина которых уменьшается от наружного к внутренним слоям. Палисадные клетки образуют один ряд, имеются кранц клетки. Водоносная ткань представляет такую же форму, как у листа *Salsola arbuscula*, но слой водоносной ткани меньше. Следует отметить наличие друз у обоих видов в водоносных тканях, которые весьма крупные. В центральной части листа расположен одиночный проводящий пучок коллатерального типа (рис. 2; 3).

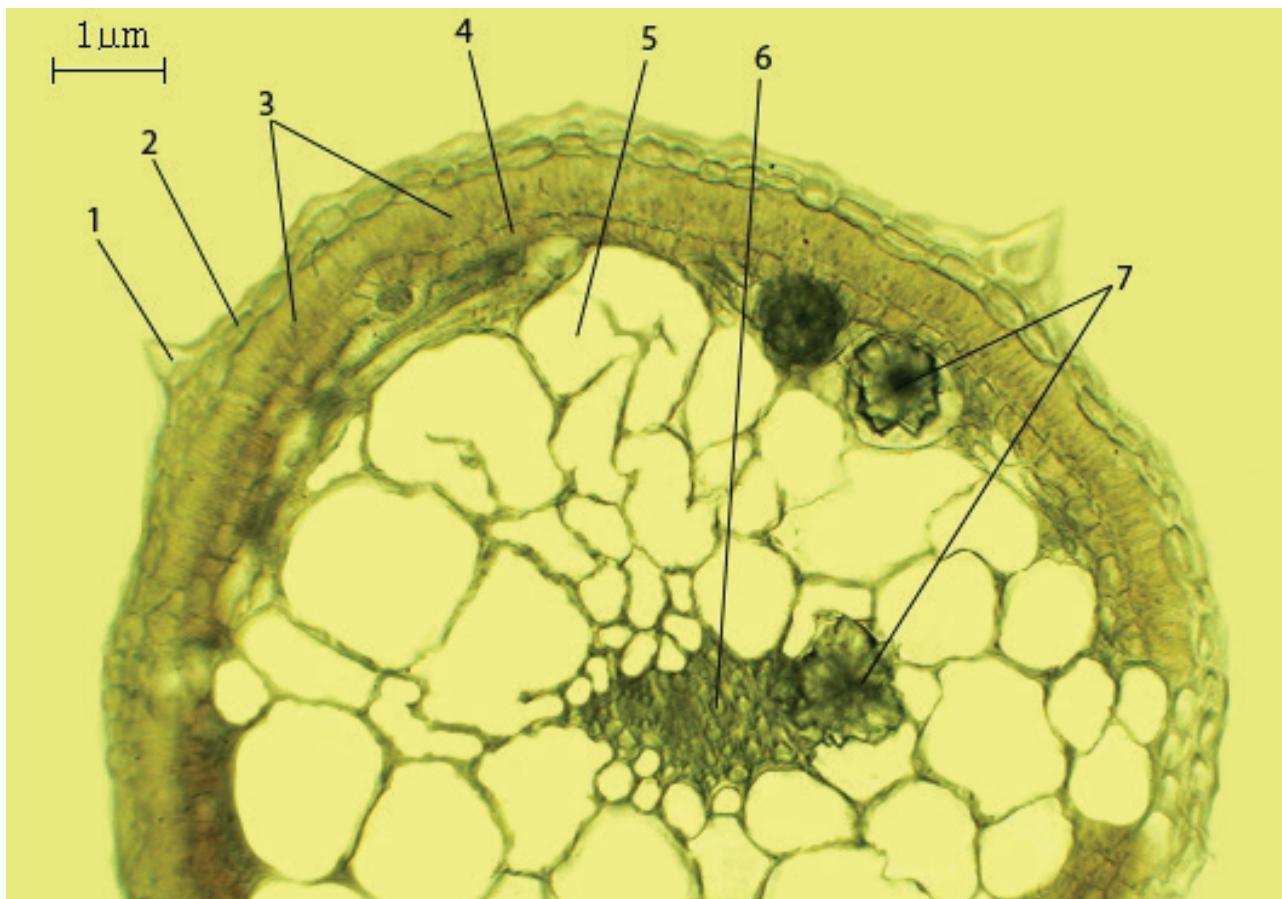


Рис. 2. Поперечный срез листа *Salsola tragus* (x180). Условные обозначения: 1 – щетинка; 2 – эпидерма; 3 – палисадные клетки; 4 – кранц клетки; 5 – водоносная ткань; 6 – проводящий пучок; 7 – друзы.

При анатомическом изучении стебля *Salsola tragus* отмечены следующие особенности: покровная ткань – эпидерма расположена в один ряд, для нее характерно наличие утолщенной кутикулы. Под слоем клеток эпидермы расположена колленхима углового и рыхлого типа. Характерным признаком является то, что колленхима залегает только в области выступов и образует до 7 слоев клеток. В зонах между выступами сразу под покровной тканью располагается ассимиляционная паренхима, клетки которой имеют вытянутую форму и расположены в один ряд, затем следует кранц клетки. Следующая зона представлена паренхимными клетками (коровая паренхима), в которой присутствуют друзы оксалата кальция. Проводящая система состоит из сближенных проводящих пучков, расположенных по кругу. Сердцевина представлена паренхимными клетками округлой или овальной формы (рис. 4).

Несмотря на достаточное сходство в строении поперечного среза стеблей *Salsola tragus* и *Salsola paulsenii*, отмечено, что *Salsola paulsenii* имеет некоторые анатомические особенности. Так, наружная поверхность эпидермы обильно покрыта весьма короткими щетинками, похожими на мелкие образова-

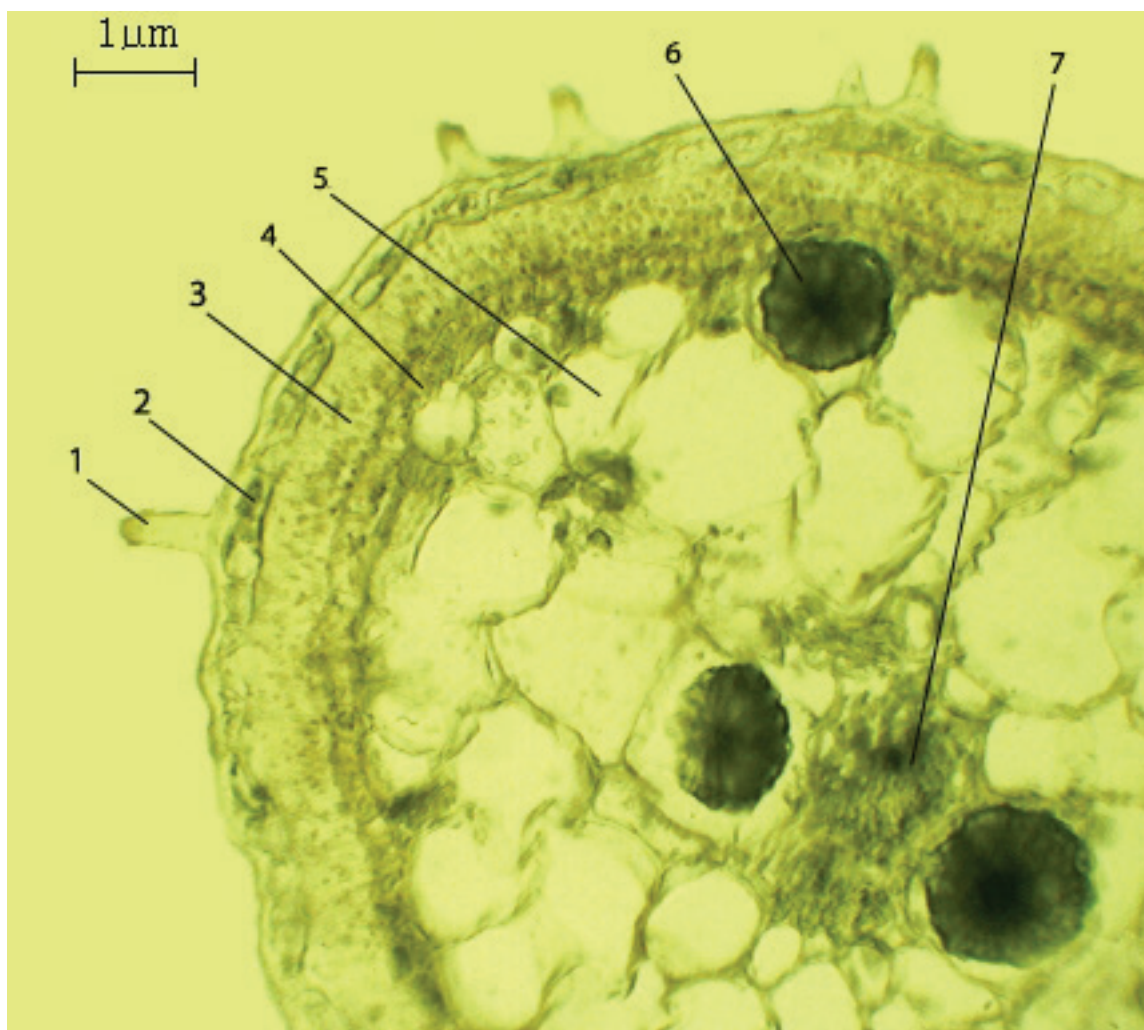


Рис. 3. Поперечный срез листа *Salsola paulsenii* (x180). Условные обозначения: 1 – волосок (щетинка); 2 – эпидерма; 3 – палисадные клетки; 4 – Kranц клетки; 5 – водоносная ткань; 7 – друза; 6 – проводящий пучок.

ния эпидермиса. Сама эпидерма состоит из одного ряда овальных клеток, колленхима залегает только в области выступов и образует от 4 до 7 слоев клеток. В зонах между выступами под клетками эпидермы располагаются клетки ассимиляционной паренхимы, также имеют по одному ряду палисадных клеток и Kranц клеток. Клетки коровой паренхимы имеют обычную тонкостенную структуру. Проводящая система такая же, как у предыдущего вида, состоит из сближенных проводящих пучков, расположенных по кругу. Клетки паренхимы сердцевинки имеют округлую или овальную форму (рис. 5).

Скрининг литературных источников показал, что многие виды рода *Salsola* уже изучались на предмет их анатомического строения. В этих работах рассматриваются виды: *Salsola iberica* (Sennen et Pau) Botsch., *S. oreophila* Botsch., *S. arbusculiformis* Drob., *S. australis* L. (= *S. tragus*), *S. kali* subsp. *ruthenica*, *S. dendroides* Pall., *S. soda* L., *S. laricifolia* Turcz. et Litv., *S. richteri* (Moq.) Kar. et Litv., *S. paletzkiana* Litv., *S. euryphylla* Botsch., *S. dzhungarica* Iljin, *S. orientalis* S. G. Gmel., *S. incanescens* C.A. Mey., *S. micranthera* Botsch., *S. roshevitzii* Iljin, *S. gemmascens* Pall., *S. implicate* Botsch., *S. titovii* Botsch., *S. gossipina* Bunge, *S. vvedenskyi* Iljin et M. Pop, *S. chiwensis* M. Pop., *S. drobovii* Botsch., *S. montana* Litv., *S. pachyphylla* Botsch., *S. foliosa* (L.) Schrad, *S. aperta* Pauls., *S. praecox* Litv., *S. rosaceae* L., *S. sclerantha* C. A. Mey (Pyankov et al., 1997; Butnik et al., 2001; Bercu, Bavaru, 2004; Kadereit et al., 2003; Voznesenskaya et al., 2003; Toderich et al., 2005; Иванова, Музычко, 2013; Dubravka et al., 2013; Voznesenskaya et al., 2013; Uzma et al., 2014; Wen and Zhang, 2015; Аминова и др., 2016; Butnik et al., 2017; Lauterbach et al., 2017).

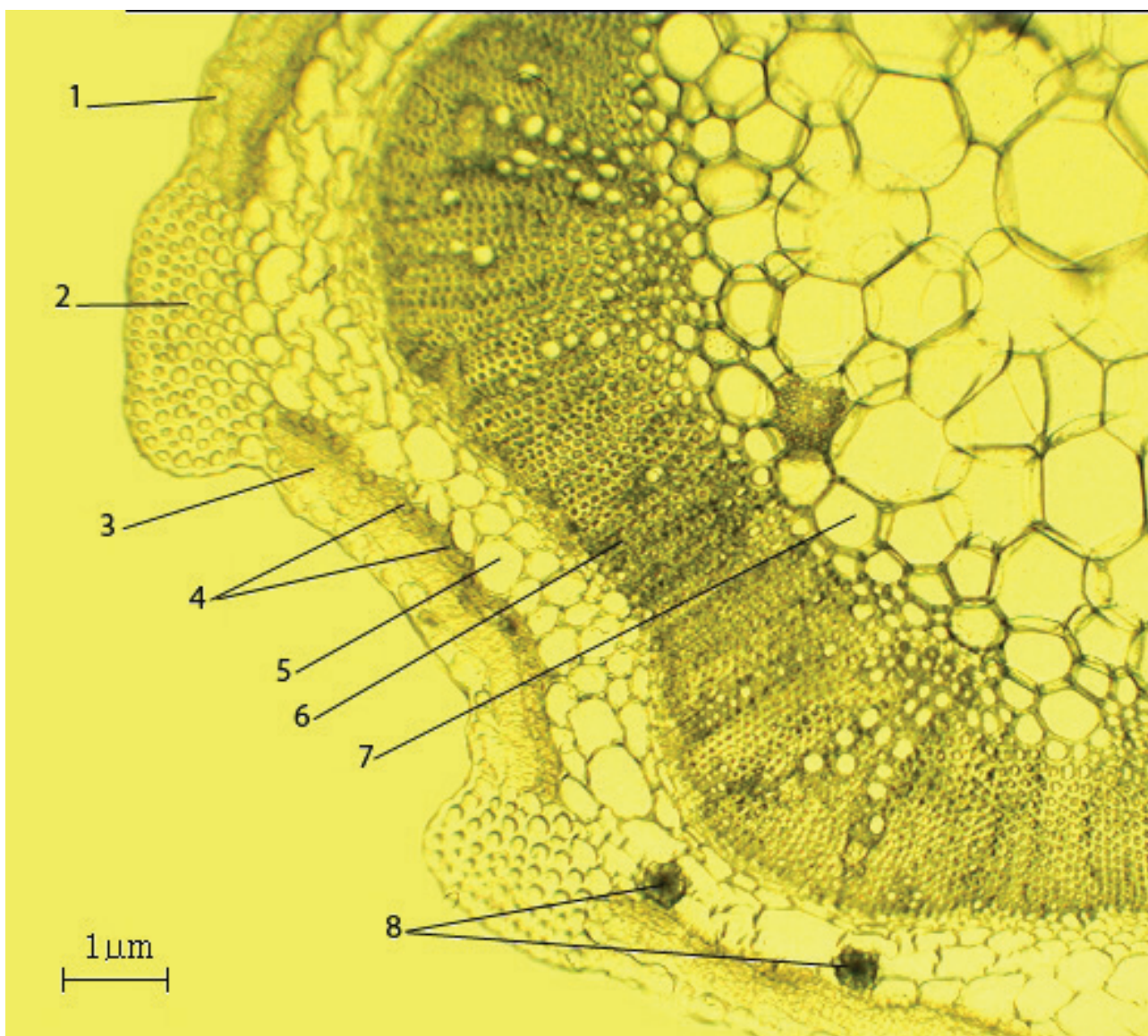


Рис. 4. Поперечный срез стебля *Salsola tragus* (x180). Условные обозначения: 1 – эпидерма, 2 – колленхима, 3 – палисадные клетки, 4 – крапц клетки, 5 – коровая паренхима, 6 – проводящие пучки; 7 – сердцевина, 8 – друзы.

Н. А. Иванова и Л. М. Музычко (2013) на основании сопоставления анатомического строения листьев различных видов суккулентов и других ксерофитных видов приходят к выводу, что виды семейства *Chenopodiaceae* с антриплекоидными, кохиоидными, сальзолоидными листьями входят в одну группу суккулентов, где все они отличаются от других суккулентных групп наличием в листьях хлоренхимной обкладки вокруг проводящих пучков. Мезофилл атриплекоидных и кохиоидных листьев радиальный, сальзолоидных – центрический. Все листья у растений данной группы имеют одинаковое расположение проводящих пучков, хлоренхимных обкладок и хлоренхимы.

А. А. Butnik с соавторами (2017) описывает типы листьев различных видов семейства *Chenopodiaceae* Vent. Виды рода *Salsola* характеризуются тремя типами: сальзолоидный тип (*S. dzhungarica* Iljin, *S. orientalis* S. G. Gmel., *S. incanescens* C. A. Mey., *S. micranthera* Botsch., *S. roshevitzii* Iljin, *S. gemmascens* Pall., *S. implicata* Botsch., *S. titovii* Botsch., *S. gossipina* Bunge, *S. vvedenskyi* Iljin et M. Pop, *S. chiwensis* M. Pop., *S. drobovii* Botsch., *S. foliosa* (L.) Schrad, *S. aperta* Pauls., *S. praecox* Litv., *S. rosaceae* L., *S. sclerantha* C. A. Mey), плосколистно-сальзолоидный (*S. euruphylla*) и симпегмоидный тип (*S. arbusculiformis*, *S. montana*, *S. pachyphylla*).

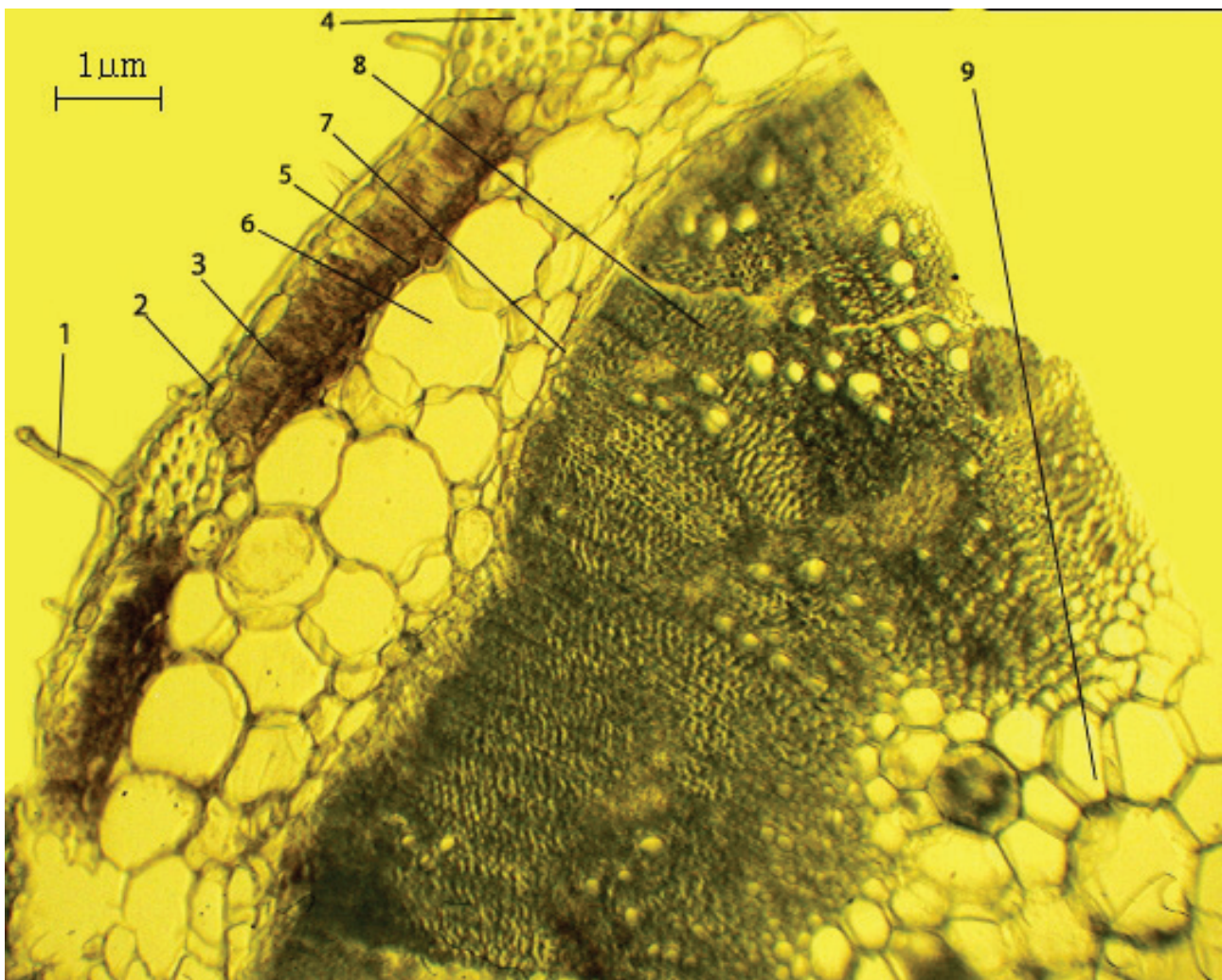


Рис. 5. Поперечный срез стебля *Salsola paulsenii* (x180). Условные обозначения: 1 – волосок (щетинка); 2 – эпидерма; 3 – палисадные клетки; 4 – колленхима; 5 – крапц клетки, 6 – коровая паренхима; 7 – эндодерма; 8 – проводящие пучки; 9 – сердцевина.

Сальзолоидный тип является наиболее распространенным. Он характеризуется одним рядом палисадной паренхимы и крапц клетками, расположенными по всей окружности листа. Периферические сосудистые пучки примыкают к крапц клеткам. Главный сосудистый пучок располагается в центре листа среди водоносных клеток. Клетки гиподермы присутствует или отсутствует (*Salsola orientalis*, *S. aperta*, *S. paulsenii*, *S. richteri*) (Butnik et al., 2017).

Плосколистно-сальзолоидный тип близок к листьям сальзолоидного типа, но он плоский и в центре листа находятся 3–5 сосудистых пучков, кроме периферических пучков. G. Kadereit с соавторами (2003) идентифицировал его как отдельный тип, присущий для *Halothamnus auriculus* (Moq.) Botsch., но А. А. Butnik (2017) обнаружил, что листья *Salsola euruphylla* имеют аналогичное строение.

Симпегмоидный тип – оригинальный тип, обнаруженный в мезофилле петрофитных видов, описанных как центрические. В центре находится основной, у некоторых видов склеротизированный, сосудистый пучок и водоносная паренхима. Периферические сосудистые пучки располагаются под палисадной паренхимой и тем самым отделяют от некоторых паренхиматозных клеток (Butnik et al., 2001, 2017).

Анатомическое описание поперечного среза *Salsola arbuscula*, который входит в состав секции *Arbuscula*, практически идентично тому, которое приводится в качестве характеристики секции в статье

Z. Wen и M. Zhang (2015). Однако следует отметить, что видовые характеристики, составляющих секцию таксонов, различаются. Это обусловлено разными анатомическими типами листьев. Так, у *Salsola arbuscula* и *S. richteri* листья сальзолоидного типа, у *S. arbusculiformis* – симпегмоидный, у *S. euruphylla* – плосколистно-сальзолоидный тип (Pyankov et al., 1997; Voznesenskaya et al., 2003, 2013; Wen, Zhang, 2015; Butnik et al., 2017).

Анализ результатов, полученных в ходе изучения *Salsola tragus* и *S. paulsenii*, показал, что все основные признаки анатомического строения листьев этих видов сходны с другими представителями секции *Salsola* (*S. iberica*, *S. kalisubsp. ruthenica*, *S. soda*), за исключением встречающихся одноклеточных простых волосков или щетинок. Что касается анатомических признаков стебля, то у *Salsola iberica*, *S. kali*, *S. tragus* и *S. paulsenii* стебель имеет многогранную форму с выраженными выступами, на которых залегает колленхима, а между ними под слоем покровной ткани располагается ассимиляционная паренхима (палисадная ткань). Эти признаки не наблюдаются в анатомии стебля *Salsola soda* (Pyankov et al., 1997; Dubravka et al., 2013; Uzma et al., 2014; Аминова и др., 2016; Lauterbach et al., 2017).

Отдельные виды рода имеют признаки плосколистно-сальзолоидного и симпегмоидного типа. Некоторые виды характеризуются деталями, отличающимися от типичного описания (наличие гиподермы в листьях кустарников и полукустарников, или друзы под слоем покровной ткани), а другие признаки связаны с морфологическими особенностями (щетинки, волоски и т. д.). Характерный признак в строении листа – расположение палисадного мезофилла под покровной тканью, клетки которого имеют прямоугольную форму и расположены плотно в один, иногда в два ряда, а под ними краенц клетки. В анатомии стебля характерными для большинства видов секции *Salsola* (*Salsola iberica*, *S. kali*, *S. tragus* и *S. paulsenii*) являются особенности морфологического строения (многогранная форма стебля с выраженными выступами). Кроме того, колленхима залегает только в области выступов и образует от 4 до 7 слоев клеток. В зонах между выступами сразу под слоем клеток эпидермы (покровной тканью) располагается ассимиляционная паренхима, представленная, как и в анатомическом строении листа, вытянутыми палисадными клетками, расположенными в 1 ряд, так же и краенц клетками.

Таким образом, полученные результаты изучения анатомического строения листьев видов *Salsola arbuscula*, *S. tragus* и *S. paulsenii* свидетельствуют, что, как и большинство представителей рода *Salsola*, они относятся к сальзолоидному типу: с одним рядом палисадной водоносной паренхимы и краенц клетками; периферическими сосудистыми пучками и одним главным сосудистым пучком в центре листа. Клетки гиподермы присутствуют, прерываясь только под устьицами. Устьица лежат на одном уровне с поверхностью, не будучи погруженными в ткань. Общими чертами изучаемых видов является также сходство в увеличении размера клеток мезофилла, обусловленное суккулентным строением листовой пластинки. Крупные клетки водоносной паренхимы имеют округлую форму. Отмечено, что внутренние клетки более бледные из-за отсутствия хлорофилла или наличия его в незначительном количестве.

ЛИТЕРАТУРА

Аминова А. А., Серебряная Ф. К., Денисенко О. Н. Морфолого-анатомическое исследование солянки иберийской (*Salsola iberica* (Sennen & Pau) Botsch.), произрастающей на территории Республики Дагестан // The Journal of scientific articles “Health and Education Millennium”, 2016. – Vol. 18, № 2. – P. 709–720.

Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.

Бочанцев В. П. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн., 1969. – Т. 54, №7. – С. 989–1001.

Варминг Е. Распределения растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). – СПб.: Акц. Общ. Брогауз–Ефрон, 1902. – 474 с.

Иванова Н. А., Музычко Л. М. Анатомическое строение листьев у растений на засоленных почвах // Вестник Нижневартковского государственного университета, 2013. – № 3. – С. 3–8.

Поляков П. П., Голоскоков В. П. Род *Salsola* L. (Chenopodiaceae) // Флора Казахстана. Т. III. – Алма-Ата, 1960. – С. 262–273.

Тайсумов М. А., Абду А. С., Магомадова Р. С., Астамиров М. А. Классификация галофитов терско-кумской низменности по анатомо-физиологическим признакам // Вестник Академии наук Чеченской Республики, 2014. №1(22). – С. 35–46.

Тутаюк В. Х. Анатомия и морфология растений. – М.: Высш. школа, 1980. – 317 с.

Bercu R., Bavaru E. Anatomical aspects of *Salsola kali* subsp. *ruthenica* (Chenopodiaceae) // *Phytologia Balcanica* Sofia, 2004. – Vol. 10(2–3). – Pp. 227–232.

Butnik A. A., Ashurmetov O. A., Nigmanova R. N., Payzieva S. A. Ecological anatomy of desert plants in Central Asia. (Half-shrubs, shrubs). Tashkent, 2001. – Fan 2. – P. 132.

Butnik A. A., Duschanova G. M., Yusupova D. M., Abdullaeva A. T., Abdinazarov S. H. Types leaf mesophyll species of Chenopodiaceae Vent. Central Asia and their role in the monitoring of desertification // *Journal of Novel Applied Sciences*, 2017. – Vol. 6(1). – P. 13–21.

Dubravka M. M., Jadranka Ž. L., Lana N. Z., Ljiljana S. M. Structural adaptation of *Salsola soda* L. (Chenopodiaceae) from inland and maritime saline area // *Jour. Nat. Sci, MaticaSrpska Novi Sad*, 2013. – № 125. – P. 55–67.

Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of Amaranthaceae and Chenopodiaceae and the evolution of C4 photosynthesis // *Int. Jour. Plant: Sci. University of Chicago*, 2003. – Vol. 164(6). – Pp. 959–986.

Lauterbach M., Billakurthi K., Kadereit G., Ludwig M., Westhoff P., Gowik U. C3 cotyledons are followed by C4 leaves: intra-individual transcriptome analysis of *Salsola soda* (Chenopodiaceae) // *Journal of Experimental Botany*, 2017. – Vol. 68, №2. – Pp. 161–176.

Pyankov V. J., Vosnesenskaya E. V., Kondratschik A., Black C. Comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (Chenopodiaceae) species with and without a kranz type leaf anatomy: a possible reversion of C4 to C3 photosynthesis // *American Journal of Botany*, 1997. – Vol. 84(5). – Pp. 597–606.

Toderich K. N., Li V. V., Black C. C., Yunusov T. R., Shuiskaya E. V., Mardanova G. K., Gismatullina L. G. Linkage studies of structure, isoenzymatic diversity and some biotechnological procedures for *Salsola* species under desert saline environments / *Biosaline Agriculture and Salinity Tolerance in Plants*. – Birkhouser Verlag AG Basel Boston–Berlin, 2005. – Pp. 73–82.

Uzma M., Anjum P., Syeda Q. Comparative Pharmacognostic evaluation of some species of the genera *Suaeda* and *Salsola* leaf (Chenopodiaceae) // *Pak. J. Pharm. Sci.*, 2014. – Vol. 27, № 5. – Pp. 1309–1315.

Voznesenskaya E. V., Franceschi V. R., Artysheva E. G., Black C. C., Pyankov V. I., Edwards G. E. Development of the C4 Photosynthetic Apparatus in cotyledons and leaves of *Salsola richteri* (Chenopodiaceae) // *J. Plant. Sciences*, 2003. – Vol. 164(4). – Pp. 471–487.

Voznesenskaya E. V., Koteyeva N., Akhani H., Roalson E., Edwards G. E. Structural and phylogenical analyses in *Salsola* (Chenopodiaceae) indicate multiple transitions among C3 intermediate and C4 photosynthesis // *Jour. of Experimental Botany*, 2013. – Vol. 64(12). – Pp. 3583–3604.

Wen Z., Zhang M. *Salsola laricifolia*, another C3–C4 intermediate species in tribe *Salsola* s. l. (Chenopodiaceae). // *Photosynth Res*, 2015. – № 123. – Pp. 33–43.