한국전자현미경학회지 제 31 권 제 2 호 2001
Korean J. Electron Microscopy 31(2), 207~214(2001)

Salsola collina 엽육조직내 변형된 크란츠구조

김 인 선
계명대학교 자연대학 생물학과

Modified Kranz Structure in Leaves of *Salsola collina*

InSun Kim
Biology Department, Keimyung University, Taegu 704-701, Korea
(Received May 4, 2001)

ABSTRACT

Anatomy and ultrastructure of the modifeid Kranz pattern have been studied in succulent *Salsola collina* Pall. Cylindrical leaves exhibited the Salsoloid Kranz type containing two layers of peripheral chlorenchyma that surrounded the water storage cells and vascular tissues. Small veins were also peripherally arranged, but mostly embedded in the vicinity of the inner chlorenchma without the orderly arrangement of the concentric layering of bundle sheath and mesophyll cells. The current study mainly focused on the chlorenchyma tissue abutting such minor veins. The outer columnar layer exhibited features similar to the characteristics of palisade mesophyll cells, while the inner cuboid layer to the bundle sheath cells of a typical C_4 Kranz pattern. Cellular components of the inner chlorenchyma were centripetal and numerous, but starch-laden chloroplasts were rudimentary in the thylakoidal system. The outer chlorenchyma demonstrated normally developed chloroplasts having well-stacked thylakoids and plastoglobuli. Branched and complicated plasmodesmata frequently occurred in thick interfaces of the two layers, implying the active movement of the photosynthates between them. The present data were mostly congruent with one of the structural features of the C_4 subtypes, NADP-ME type, reported in the C_4 pattern. The Kranz pattern encountered in this *Salsola* probably has been directly related to the structural modification that occurred during a functional adaptation to the C_4 photosynthesis.

Key words : Ultrastructure, *Salsola collina*, Chlorenchyma, Modified Kranz pattern

서 론

C_4 식물 엽육조직의 구조적 인식형질로 알려진 Kranz 구조는 유관속 및 엽육세포층이 유관속을 조밀하게 둘러싸서 동심원적으로 배열하는 화관형의 구조이다(Esau, 1979; Fahn, 1990). 유관속 주위에 이러한 방사상의 구조를 이루는 엽육세포와 유관속초의 전형적인 구조와는 달리 명아주과 및 벼과와 사초과 등의 일부 C_4 식물에서는 여러 변형된 구조가 보고되

본 논문은 2000년도 계명대학교의 비사연구비에 의해 지원되었음.
*Correspondence should be addressed to Dr. InSun Kim, Biology Department, Keimyung University, Taegu 704-701, Korea. Ph.: 053-580-5305, FAX: 053-580-5164, E-mail: botany@kmu.ac.kr
Copyright ⓒ 2001 Korean Society of Electron Microscopy

어 있다(Carolin et al., 1975; Voznesenskaya & Gamalei, 1986). Kranz 구조의 특성에 대하여는 사탕수수의 광합성에서 C_4 회로가 해명되면서(Hatch & Slack, 1965; Hatch et al., 1967) C_4 광합성과 관련된 연구가 활발하게 이루어졌다. 이후 많은 연구에서 C_4 광합성에 있어서의 이들 세포 유형의 생리생화학적 기능과 형태적 구조분화와의 밀접한 관계가 밝혀지고 있다. 특히 Kranz 구조내 유관속초 및 엽육세포층에 대한 세포학적 특성연구는 C_4 식물에 있어서 구조와 기능간의 밀접한 관계를 밝히는데 중요한 연구대상이 되고 있으며(Laetsch, 1971, 1974; Voznesenskaya & Gamalei, 1986; Hatch, 1987; Kim & Fisher, 1990; Kim, 1993; Dengler & Nelson, 1999), 변형된 Kranz 구조를 지닌 C_4 식물에 대한 연구 또한 여러 영역에서 매우 활발하게 진행되고 있다(Carolin et al., 1975; Shomer-Ilan et al., 1975; Ueno et al., 1986, 1988; Kim & Fisher, 1990; Fisher et al., 1997; P'yankov et al., 1992, 1997, 1999).

C_4 식물 엽육조직에 발달하는 Kranz 구조는 다양한 식물군에서 출현하는데, 많은 명아주과의 식물들이 이러한 양상을 보이고 있다(Voznesenskaya & Gamalei, 1986; Sage et al., 1999). 명아주과 내 대부분의 C_4 식물은 전형적인 Kranz 구조를 발달시키나 일부 종은 다른 유형을 지니고 그 유형은 식물 종에 따라 다르게 나타난다(Shomer-Ilan et al., 1975; Bil' & Gedemov, 1980; P'yankov et al., 1992, 1997, 1999; Fisher et al., 1997; Dengler & Nelson, 1999). 특히, 이들의 변형된 Kranz 구조는 다시 Atriplicoid, Kochioid, Salsoloid, Kranz-Suaedoid type의 네 가지 유형으로 세분되어 알려져 있다(Carolin et al., 1975; P'yankov et al., 1997, 1999; Dengler & Nelson, 1999). 우리나라에는 *Salsola* 식물로 C_4 구조를 지니는 종은 *S. collina*를 비롯하여 두 종이 분포하나 이들의 엽육조직 내 C_4 구조적 특성에 대해서는 어느 영역에서도 자세히 연구된 바 없다. 이에 본 연구는 *S. collina* 엽육조직의 C_4 Kranz 구조 및 인접하고 있는 세포유형의 발달 및 미세구조 분화특성을 자세히 밝혀보고자 한다.

재료 및 방법

본 연구에 사용한 재료 *Salsola collina* Pall (Lee, 1983, 1996)은 다육질성 식물로 1999년 7~9월에 걸쳐 경상남도 합천군 황강 일대의 모래사장에서 수차례 채집되었다. 이들은 실험실로 옮겨진 직후, 약 3~4 cm 길이의 성숙한 잎이 전자현미경적 연구를 위한 시료제작을 위하여 sampling 되었다.

엽육조직은 다육질성 식물에 시행된 전자현미경 시료제작법 (Kim & Fisher, 1990; Kim, 1993)을 일부 변형하여 다음과 같이 처리되었다. 선형의 잎 중앙부위를 1 mm 폭으로 sampling한 후, 3~5% glutaraldehyde 용액으로 실온에서 3 hr 전고정시킨 후, 2% OsO_4로 후고정 (4°C, 4~12 hr)하였다. Buffer 및 세척액으로는 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8~7.2)가 사용되었다. 세척된 시료는 acetone series로 탈수되어 치환과정을 거친 후, Spurr's resin 용액에 포매되어 60°C에서 48 hr 중합되었다. 이들 시료는 Reichert Ultracut S Ultramicrotome에 의해 후박절편 (ca. 0.5~1 μm) 및 초박절편 (ca. 60~90 nm)으로 제작되어, 전자는 toluidine blue에 염색되어 Jenalumar 현미경으로 조사되었다. 후자는 diamond knives로 제작되어 2~4% uranyl acetate와 lead citrate로 각각 45분 이중 염색시킨 후, Hitachi H-7100 투과전자현미경으로 75 kV에서 관찰되었다. 일부 엽육조직은 동일한 조건의 3% glutaral-dehyde의 혼합액에서 전고정 및 2% OsO_4에서 후고정된 후 0.1 M sodium phosphate buffer에 세척되고 acetone series로 탈수되어 4°C에서 보관되었다. 이 후 임계점 건조 (CPD: Critical Point Drying)를 거친 후, 8~10 nm의 금속피막을 입혀 Hitachi S-4200 주사전자현미경으로 15 kV에서 관찰하였다.

결 과

1. 형태적 특성

다육질성 *Salsola collina* 잎의 향축면 및 배축면에는 평행형 기공 (paracytic stomata)이 발달하며, 표피에는 납질이 싸여 표피각피층 (epicuticular wax)을 이루었다. 이들의 엽육조직은 유관속 및 엽육세포층이 각각의 유관속을 조밀하게 동심원적으로 둘러싸는 화관형의 전형적 Kranz 구조가 아닌 변형된 Kranz pattern인 Salsoloid 형으로, Kranz 구조내 광합성 엽육

조직은 표피 바로 밑에서 외부 엽육조직 (outer chlorenchyma)과 내부 엽육조직 (inner chlorenchyma)의 두 층을 이루었다 (Fig. 1). 이들 내부에는 여러 층의 수분저장 조직과 커다란 중맥 (central vein)이 있으며, 내부 엽육조직층과 바로 인접하고 있는 수분저장 세포사이에는 다수의 세맥들이 (minor vein) 분포하였다 (Fig. 2). 외부 엽육조직층을 이루는 장방형의 세포들은 커다란 세포간극 (intercellular space)을 접하고 있으며 세포내 소기관들은 세포벽 주변부위를 따라 배열하고 있었다 (Figs. 2, 3). 내부 엽육조직층은 유관속초형 세포 (bundle sheath-like cells)가 조밀하게 배열되어 있고 세포내 함유물들이 구심적으로 배열되어 있었다 (Fig. 4). 유관속초형 세포는 전형적인 Kranz 구조내 유관속초세포와 거의 유사하여 유관속초세포 (bundle sheath cell)라 하고, 외부 엽육조직층은 Kranz 구조내 엽육세포층과 유사하여 이후 엽육세포 (mesophyll cell)라 하였다. 수분저장 세포들은 중앙의 큰 액포로 인해 세포질은 세포벽 주변부위를 따라 아주 얇게 분포하였으며, 이들 세포의 액포 내에는 결정체가 흔히 발견되었다 (Fig. 5).

2. 미세구조적 특성

외부의 길게 신장된 엽육세포의 세포내 세포질은 중앙의 커다란 액포에 의해 세포벽 주위에 매우 얇게 나타났으며 (Figs. 6, 7), 여기에 비교적 소수의 엽록체와 미토콘드리아 및 미소체가 분포하였다. 엽록체는 일반적으로 잘 발달된 그라나를 형성하고 있으며, 녹말입자를 거의 포함하고 있지 않은 반면 많은 지질입자 (lipid droplet)를 함유하였다 (Fig. 8). 또한 protein body로 추정되는 단일막으로 둘러싸인 격자무늬의 구조가 흔히 관찰되었다 (Figs. 7, 8). 반면에 C_4 식물 엽록체내 구조적 인식형질로 알려진 엽록체 기질내 망상구조인 peripheral reticulum은 거의 발달하지 않았다. 내부의 등방형 (cuboid) 유관속초세포들은 다른 세포에 비해 세포간극 없이 치밀하게 배열하고 있으며, 세포질에는 다수의 큰 엽록체, 미토콘드리아 등의 세포소기관들이 구심적으로 위치하였다 (Fig. 7). 특히, 미토콘드리아는 주로 수분저장세포를 향한 내벽 또는 방사면 세포벽에 엽록체 및 미소체와 인접하여 구심적으로 분포하였다. 엽록체 내에는 다수의 녹말입자와 그라나가 거의 형성되어 있지 않은 상태의 틸라코이드가 발달하였으며 (Figs. 7, 9, 10), peripheral reticulum은 거의 분화되지 않았다. 유관속초세포들과 인접하고 있는 외부 엽육세포와의 1차 공역 (primary pit field) 세포벽에는 내강 (medium cavity)을 형성한 복잡한 원형질연락사 (plasmodesmata)가 특징적으로 관찰되었다 (Fig. 11).

고 찰

C_4 Kranz 구조는 유관속초 및 엽육세포가 각각의 유관속을 동심원적으로 포위하는 구조이나, *Salsola collina*는 변형된 Kranz 구조를 보여 엽육조직층과 세맥들이 엽연부위를 따라 배열하는 Salsoloid Kranz type 이었으며, 광합성을 수행하는 엽육조직은 유관속 및 수분저장조직의 외측에 두 층으로 발달하였다. 내부 엽육세포층은 전형적인 Kranz 구조내 유관속초세포층의 특성과 거의 일치하여 조밀한 큰 세포들 내에 구심적으로 배열되어 있는 세포소기관 들을 포함하였다. 외부 엽육세포층은 C_4 Kranz 구조의 엽육세포층과 같이 많은 세포간극과 커다란 액포로 인해 소기관들은 세포벽 주변으로 밀려나 있었다. 본 연구에서는 특히 내부 엽육조직인 유관속초와 외부 엽육조직인 엽육세포의 특성에 초점을 두었으며, 이들의 특성은 C_4식물 내에서 알려진 생리생화학적 유형과 비교 연구되었다.

전형적인 C_4 Kranz 구조내 유관속초 엽록체들은 구심적 또는 원심적으로 배열하는 것으로 알려져 있다 (Hatch, 1987; Kim & Fisher, 1990; Dengler & Nelson, 1999). 그러나 이러한 배열 pattern의 C_4 광합성에서의 역할에 대하여는 자세히 알려진 바 없다. C_4 식물내 Kranz 형은 미세구조적 특성 및 생리생화학적 특성에 의해서 세 유형으로 나뉘어지는데, 1) NADP-ME (NADP-malic enzyme) 유형은 구조적으로 유관속초세포내 소기관들이 구심적으로 배열하고 그라나가 거의 형성되어 있지 않은 엽록체를 가지고 있는 구조적 특징을, 2) NAD-ME (NAD-malic enzyme) 유형은 유관속초세포내 소기관들과 그라나를 가진 엽록체가

있는 구조적 특징을, 3) PCK (PEP carboxykinase) 유형은 유관속초세포에 원심적 배열을 하는 소기관들과 그라나를 갖는 엽록체, 세포유형간 세포벽에 suberin lamella를 발달시키는 것으로 알려져 있다 (Hatch, 1987). *Salsola*와 같이 유관속초세포가 녹말입자를 함유하고 그라나가 거의 형성되어 있지 않은 틸라코이드를 가진 엽록체는 녹말을 함유하지 않고 그라나가 잘 발달되어 있는 엽육세포 엽록체와는 구조적으로 큰 차이를 보이는데 이들은 구조적이나 기능적인 측면에 있어 amyloplasts의 역할을 수행하는 것으로 추정되고 있다 (Laetsch, 1971). 따라서 이들 유관속초세포와 엽육세포 사이에는 뚜렷한 엽록체 이형현상이 나타나는데, 이러한 구조적 이형현상은 사탕수수 및 옥수수 등의 여러 NADP-ME 유형 Kranz 구조에서 보고되어 있다 (Laetsch, 1974; Dengler & Nelson, 1999). 이와 같은 엽록체의 구조적인 분화는 아마도 이들 식물이 광포화와 광호흡에 대처하여 효율적으로 광합성을 수행할 수 있도록 도와주기 위한 것으로 추정된다 (Hatch, 1987). NAD-ME 유형의 유관속초 내에는 크고 많은 미토콘드리아가 잘 발달된 cristae를 지니고 있는 것으로 알려져 있는데 (Hatch, 1987; Kim & Fisher, 1990), *Salsola*의 유관속초세포 내 미토콘드리아는 cristae가 정상적으로 발달하고 엽육세포와 비교하여 현저한 차이를 보이지 않는 등 NADP-ME 유형에 가까운 특성을 보여주었다. 일반적으로 유관속세포에 분포하는 다수의 미토콘드리아는 C_4 광합성물질을 유관속으로 수송할 때 에너지를 공급하는 pumping station으로 추정되고 있다 (Hatch, 1987). 따라서 C_4 식물의 유관속초층은 인접하고 있는 유관속 세포들과의 대사물질 수송에 있어서의 에너지 공급원이라 간주된다 (Laetsch, 1974; Hatch, 1987; Kim & Fisher, 1990).

*Salsola collina*의 유관속초세포와 엽육세포 사이의 비후된 세포벽에는 특히 복잡한 형태의 원형질연락사 들이 많이 분포하였다. 광합성산물은 원형질연락사를 통해서 엽육세포로부터 유관속초세포와 관속으로 이동한다고 알려져 있고, C_4 식물 내 세포유형간에 분포하는 원형질연락사의 특성 및 기능을 규명하기 위해 활발한 연구가 수행되고 있다 (Botha & Evert, 1988; Botha, 1992; Dengler & Nelson, 1999). 또한 유관속초 세포벽에는 suberin 층이 존재하는데 쌍자엽 C_4 식물에서는 발견되지 않으며 (Hatch, 1987; Botha, 1992; Dengler & Nelson, 1999), *S. collina* 유관속초 세포벽에서도 전혀 관찰되지 않았다. *Salsola* 식물은 유관속초세포 내 소기관들이 구심적으로 배열하고, 그라나가 형성되지 않는 유관속초 엽록체를 지니며. 세포유형간 크기 및 구조적인 이형현상이 나타나지 않는 미토콘드리아 등은 C_4 식물의 NADP-ME 유형이 지닌 구조적 특성과 거의 일치하였다. 이와 같이 변형된 Kranz 구조를 가진 *Salsola* 종들도 엽육세포 내에 들어온 CO_2의 탄소가 C_4 화합물로 되어 유관속초로 이동한 후 C_3 회로를 거쳐 광합성산물이 생성되는 C_4 대사과정으로 광합성을 수행할 것으로 추정된다.

이상의 결과로 볼 때 C_4 광합성을 수행하는데 있어 반드시 조밀한 유관속초 세포층이 각각의 유관속을 둘러싸고 이를 다시 방사상의 엽육세포가 포위하는 전형적인 Kranz 구조만이 C_4 광합성의 구조적 인식형질이 아님을 알 수 있었다. 한편 엽육조직의 outline을 따라 분포하는 세맥들과 중앙의 커다란 맥을 중심으로 조밀한 유관속초 세포층이 둘러싸고 있으므로 각 유관속을 유관속초 및 엽육세포층이 화관형으로 포위하지 않고 효율적으로 기능을 수행하고 엽육조직을 보호할 수 있는 구조인 한층으로 연결된 내부의 엽육조직층과 외부의 엽육조직층 전체가 산재된 유관속을 둘러싸고 있는 Kranz 구조라고 볼 수 있다. 자엽 (seed leaves)에서의 이러한 구조적인 연구와 함께 엽육세포에서 생성되는 초기 광합성산물의 유형을 추적하는 생화학적 분석 등은 추후 연구되어야 할 과제라 사료된다.

참 고 문 헌

Bil' KY, Gedemov T: Structural and functional properties of assimilation apparatus in *Suaeda arcuata* Bunge (Chenopodiaceae) related to cooperative photosynthesis. Proc Acad Sci (USSR) 250 : 9-13, 1980.

Botha CEJ: Plasmodesmatal distribution, structure and frequency in relation to assimilation in C_3 and C_4 grass in southern Africa. Planta 187 : 348-358, 1992.

Botha CEJ, Evert RF: Plasmodesmatal distribution and frequency in vascular bundles and contiguous tissues of the

leaf of *Themeda triandra*. Planta 173 : 433-441, 1988.

Carolin RC, Jacobs SWR, Vesk M: Leaf structure in Chenopodiaceae. Bot Jahrb Syst Pflanzrngesch Pflanzengeogr 95 : 226-255, 1975.

Dengler NG, Nelson T: Leaf structure and development in C_4 plants. In: Sage RW, Monson RK, ed, C_4 Plant Biology, pp. 133-172, Academic Press, San Diego, 1999.

Esau K: Anatomy of Seed Plants. John Wiley & Sons, New York, pp. 242-246, 1979.

Fahn A: Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford, pp. 240-240, 1990.

Fisher DD, Schenk HJ, Thorsch JA, Ferren Jr WR: Leaf anatomy and subgeneric affiliations of C_3 and C_4 species of *Suaeda* (Chenopodiaceae) in North America. Amer J Bot 89 : 1198-1210, 1997.

Hatch MD, Slack CR: Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction pathway of sugar information. Biochem J 101 : 101-103, 1965.

Hatch MD, Slack CD, Johnson HS: Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar cane and its occurrence in other plant species. Biochem J 102 : 417-422, 1967.

Hatch MD: C_4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. Bioch Biophys Acta 895 : 81-106, 1987.

Kim I: Foliar ultrastructure of Korean *Portulaca oleracea* L. (Portulacaceae). Kor Soc Electron Micro 23 : 16-29, 1993.

Kim I, Fisher DG: Structural aspects of the leaves of seven species of *Portulaca* growing in Hawaii. Can J Bot 68 : 1803-1811, 1990.

Laetsch WM: Chloroplast structural relationships in leaves of C_4 plants. In: Hatch MD, Osmond CB, Slatyer RO, ed, Photosynthesis and Photorespiration, pp. 323-349, Wiley, New York, 1971.

Laetsch WM: The C_4 syndrom: a structural analysis. Ann Rev Plant Physiol 25 : 27-52, 1974.

Lee TB: Illustrated Flora of Korea. Hyangmunsa, Seoul, pp. 314-319, 1983.

Lee YN: Flora of Korea. Kyo-Hak Publishing Co., Seoul, pp. 140-146, 1996.

P'yankov VI, Black CC Jr, Artyusheva EG, Voznesenskaya EV, Ku MSB, Edwards G: Features of photosynthesis in *Hyloxylon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in Central Asia deserts. Plant Cell Physiol 40 : 125-134, 1999.

P'yankov VI, Kuzmin AN, Demidov ED, Maslov Ai: Deversity of biochemical pathways of CO_2 fixation in plants of the families Poaceae and Chenopodiaceae from arid zone of Central Asia. Soviet Plant Physiol 39 : 411-420, 1992.

P'yankov VI, Voznesenskaya EV, Kondratschuk AV, Black CC Jr.: A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (Chenopodiaceae) species with and without a Kranz type leaf anatomy: A possible reversion of C_3 to C_4 photosynthesis. Amer J Bot 84 : 597-606, 1997.

Sage RW, Li M, Monson RK: The taxonomic distribution of C_4 photosynthesis. In: Sage RW, Monson RK, ed, C_4 Plant Biology, pp. 551-584, Academic Press, San Diego, 1999.

Shomer-Ilan A, Beer S, Waisel Y: *Suaeda monica*, a C_4 plant without typical bundle sheaths. Plant Physiol 56 : 676-679, 1975.

Ueno O, Takeda T, Maeda E: Leaf ultrastructure of C_4 species possessing different Kranz anatomical types in the Cyperaceae. Bot Mag 101 : 141-152, 1988.

Ueno O, Takeda T, Murata T: C_4 acid decarboxylating enzyme acytivities of C_4 species possessing different anatomical types in the Cyperaceae. Photosynthetica 20 : 111-116, 1986.

Voznesenskaya EV, Gamalei YV: Ultrastructural characteristics of leaves with Kranz anatomy. Bot Z 71 : 1291-1306, 1986.

<국문초록>

Salsola collina 엽육조직의 C_4 Kranz 구조내 세포유형의 발달 및 미세구조 분화특성을 연구하였다. 선형의 다육질성 잎은 표피, 광합성 엽육조직, 수분저장조직, 유관속으로 이루어져 있으며, 두 층의 엽육조직은 변형된 Salsoloid Kranz 구조를 나타내었다. 내부의 엽육조직층은 전형적인 C_4 구조의 Kranz 유관속초세포의 특성을 보이고, 외부의 엽육세포층은 Kranz 엽육세포의 특성을 보였다. 세포소기관들은 유관속초 세포에서는 구심적으로 배열하였고 엽육세포에서는 세포벽 주위를 따라 분포하였다. 또한 이들 세포유형 사이에는 엽록체 이형현상이 뚜렷하여 유관속초세포의 엽록체는 전분입자가 잘 발달

하고 그라나가 거의 형성되어 있지 않았다. 반면, 외부 엽육세포의 엽록체에는 그라나와 protein body 들이 잘 발달되어 있었다. 유관속초세포의 세포벽은 비후되어 있으나 엽육세포의 경우에는 얇고, 특히 이들 두 세포층은 복잡한 구조를 지니는 원형질연락사로 연결되어 있었다. 이러한 구조들은 C_4 광합성과정에서 생성되는 물질이 유관속초세포와 엽육세포 간에 원활하게 수송되고 이동됨을 암시한다. 본 연구에서 밝혀진 *Salsola* 식물의 미세구조는 C_4 식물의 NADP-ME 유형의 구조적 특성과 거의 일치하는 것이며, 구조적 이형현상을 보이는 유관속초와 엽육세포 간의 특성은 엽육조직 분화시 C_4 기능과 밀접하게 연계하여 적응한 결과로 나타난 현상으로 추정된다.

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Transverse section of *Salsola collina* leaf. The □ indicates two layers of chlorenchyma. CV = central vein, W = water storage cell. Bar = 0.5 mm.

Fig. 2. Higher magnification of Fig. 1 illustrating minor veins (arrow heads) adjacent to the inner bundle sheath layer. BS = Inner chlorenchymatous bundle sheath layer, E = epidermis, M = outer chlorenchymatous mesophyll layer, W = water storage cell. Bar = 40 μm.

Fig. 3. Cross sectional view of a leaf showing water storage tissuel (W), inner bundle sheath layer (BS), outer mesophyll layer (M), and epidermis (E). Bar = 30 μm.

Fig. 4. Centripetally arranged cellular organelles in the bundle sheath layer. C = chloroplast. Bar = 20 μm.

Fig. 5. A druse crystal (D) frequently found in the vacuole of the water storage cell. Bar = 50 μm.

Fig. 6. Mesophyll cell with a large vacuole (Vc) and peripherally arranged organelles. I = intercellular space. Bar = 2 μm.

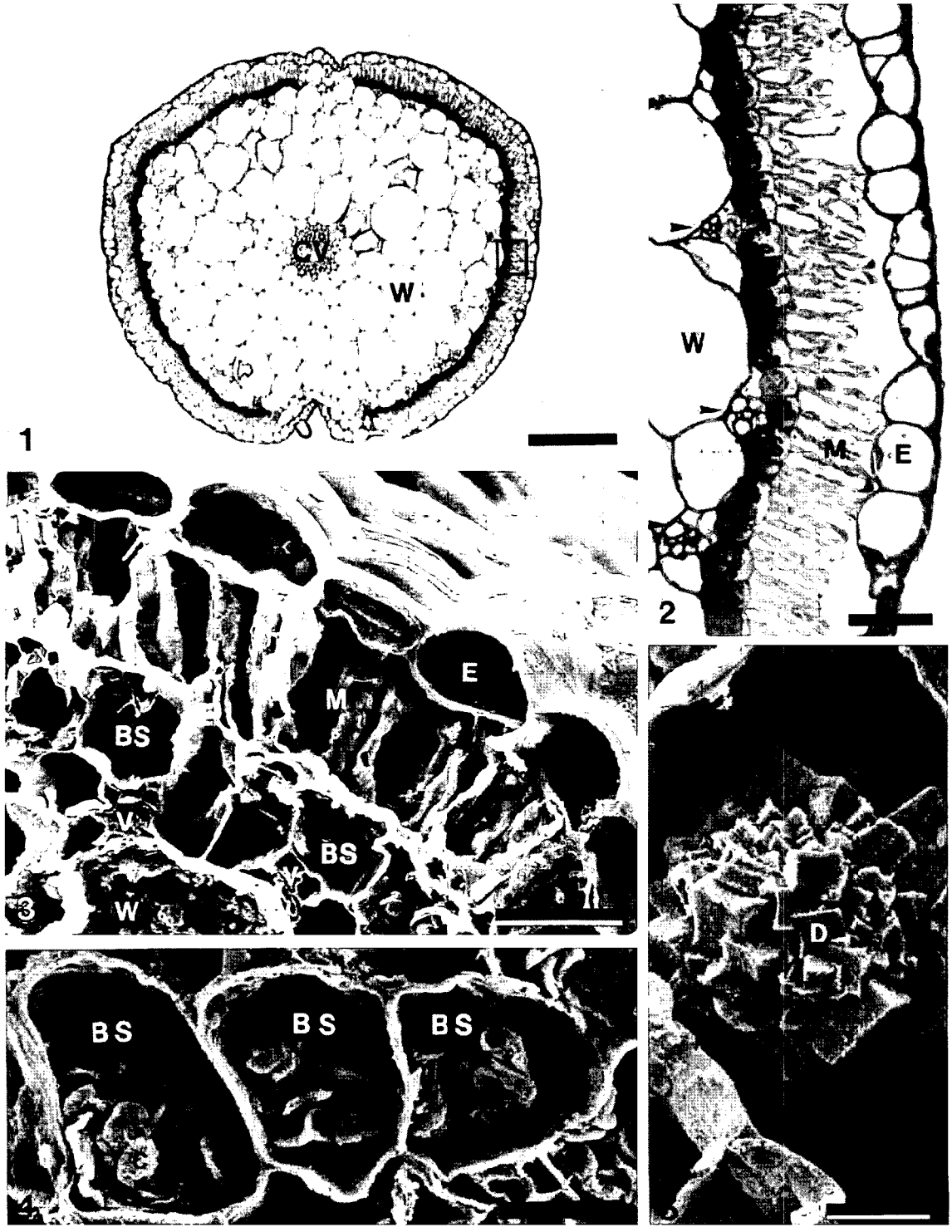
Fig. 7. Centripetally oriented organelles in the bundle sheath and peripheraly oriented organelles in the mesophyll cells. Arrows indicates protein bodies. Bar = 3.5 μm. Inset: closeup of a protein body (P). Bar = 0.8 μm.

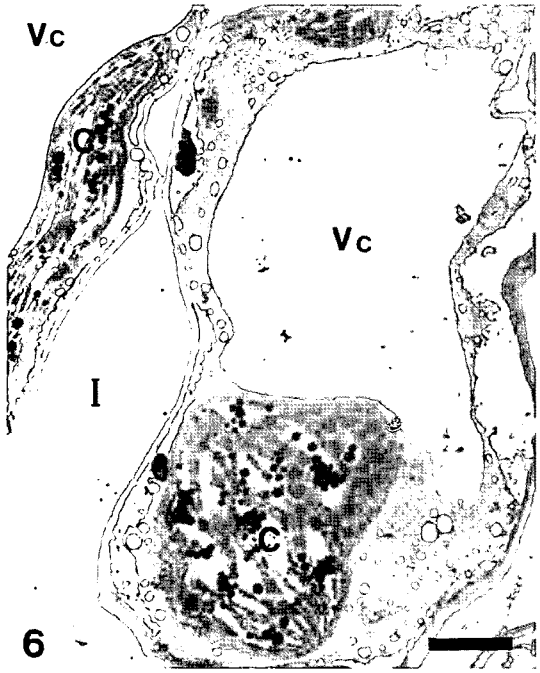
Fig. 8. Well-developed grana (G) in the mesophyll chloroplast. MT = mitochondria, P = protein body. Bar = 1.5 μm.

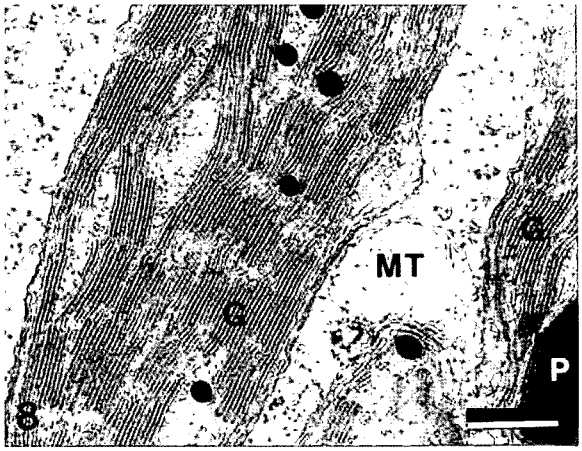
Fig. 9. Bundle sheath chloroplast with numerous starch grains (S). Bar = 0.9 μm.

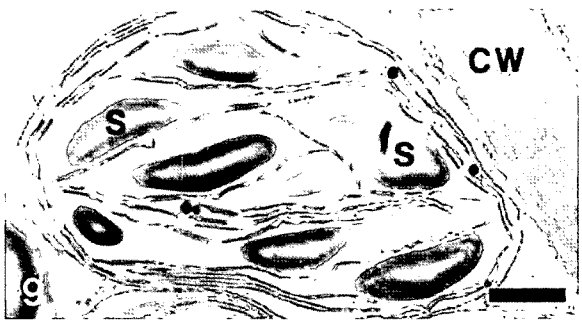
Fig. 10. Agranal thylakoids in the bundle sheath cell chloroplast. Bar = 1.5 μm.

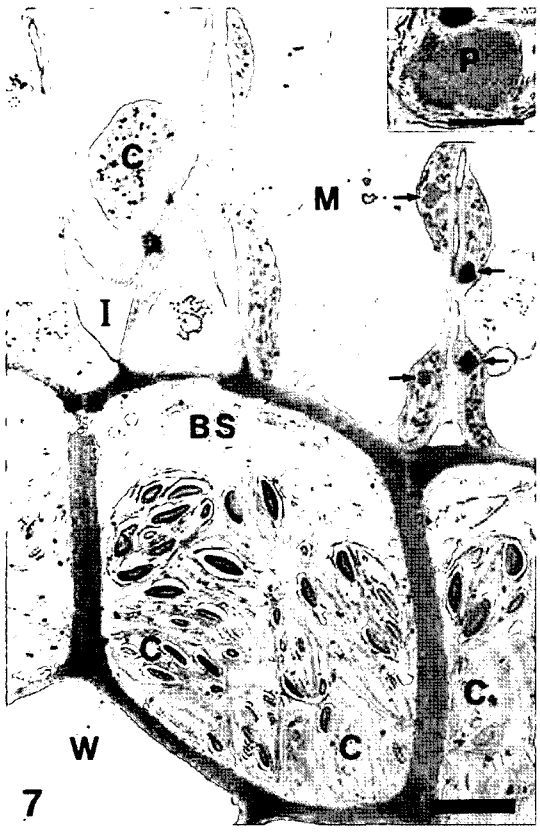
Fig. 11. Branched and complicated plasmodesmata (PD) in the bundle sheath (BS) and mesophyll cell (M) interfaces. Bar = 500 nm.

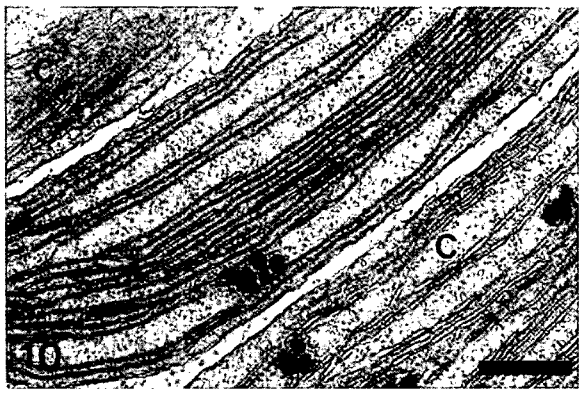

CV
W
1
W
M
E
2
E
M
BS
V
BS
W
3
BS
BS
BS
4
D

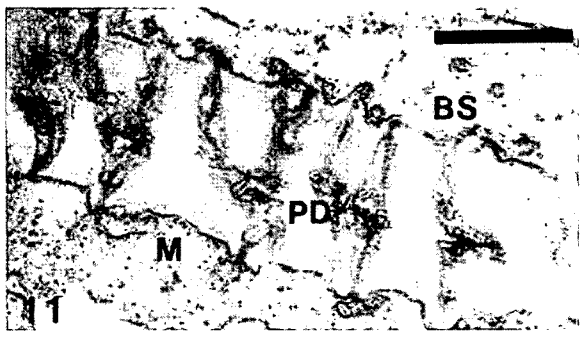

Vc
Vc
I
C
6


MT
P
8


CW
S
S
9


P
C
M
I
BS
C
C
C
C
W
7


C
C
10


BS
PD
M
11