ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1968 № 1

УДК 56.581

В. А. КРАСИЛОВ

О КЛАССИФИКАЦИИ УСТЬИЧНЫХ АППАРАТОВ

Интенсивное развитие эпидермально-кутикулярного анализа ископаемых растений требует разработки классификации и номенклатуры эпидермальных структур. С. В. Мейен (1965) предпринял попытку унифицировать применяемую в этой области терминологию. Предложенные им названия и сокращения в большинстве случаев очень удачны. Излишним кажется нам только термин «соседние клетки», вместо которого можно использовать давно применяемый в русской ботанической литературе термин «околоустьичные клетки». Эпидермальные клетки, не принадлежащие устьичным аппаратам, часто называют покровными (костальные и интеркостальные клетки Мейена). Вместо названия «внешнее отверстие устьица» лучше было бы ввести термин «устьичная ямка» (stomatal pit, Ausseratemhöhle), как более точно передающий сущность данного понятия. Некоторые дополнительные термины необходимы для описания стенок эпидермальных клеток:

1) испещренные периклинальные стенки — кутинизированный слой неровный, различной толщины, с неправильно расположенными слабо кутинизированными участками;

2) лакуны — слабо кутинизированные участки периклинальных стенок (овальной, округлой, неправильной и другой формы);

3) ребристые антиклинальные стенки — выражены на кутикуле в виде ребра или гребня (можно говорить о тонкоребристых, толсторебристых, отчетливо ребристых стенках и т. д.);

4) извилистые антиклинальные стенки — с изгибами равной амплитуды (в зависимости от амплитуды — мелко- и крупноизвилистые);

5) волнистые антиклинальные стенки — с изгибами неравной амплитуды.

Два последних термина в работе С. Ф. Захаревича (1954) имеют противоположный смысл, но мы используем их в более привычном значении.

Несомненно, понадобятся и другие дополнительные термины. Назрела также необходимость в разработке терминологии для описания устьичных аппаратов (напомним, что устьице — это замыкающие клетки с щелевидным межклетником между ними, а устьичный аппарат — это устьице + + околоустьичные клетки). Отсутствие такой терминологии препятствует точному, краткому и общепонятному описанию этих важнейших эпидермальных структур.

Общеизвестны два основных типа устьичных аппаратов, выделенные Р. Флорином. Мы процитируем его определения, так как они понадобятся в ходе дальнейших рассуждений: «1. Первоначальный тип, который характеризуется тем, что протодермальная материнская клетка (Urmutterzelle) функционирует непосредственно как материнская клетка замыкающих клеток и делится продольной стенкой на две клетки; латеральные побочные клетки представляют собой соседние, равноценные материнской клетке замыкающих эпидермальные клетки или происходят от них; 2. Продвинутый тип, отличающийся тем, что протодермальная клетка обычно сначала дважды делится, средняя из образовавшихся клеток функциони-

рует как материнская клетка замыкающих и образованием продольной стенки делится на две замыкающие клетки; латеральные околоустьичные клетки по своему происхождению принадлежат той же протодермальной клетке и непосредственно функционируют как побочные клетки или же таковые отделяются от них образованием продольной стенки. Для первого типа я предлагаю сейчас для краткости обозначение гаплохейльный (простогубый) тип, а для второго типа обозначение синдетохейльный (сложногубый) тип» (Florin, 1933, стр. 14).

Таким образом, в основу выделения этих двух типов положены различия в онтогенезе, хотя их названия (гаплохейльный и синдетохейльный) отвечают строению сформировавшихся устьичных аппаратов. Это противоречие в дальнейшем послужило причиной некоторых терминологических недоразумений. Одновременно Флорин предложил околоустьичные клетки гаплохейльных аппаратов именовать перигенными, а околоустьичные клетки, происходящие из той же материнской клетки, что и замыкающие, мезогенными.

В последнее время строение и развитие устьичных аппаратов различных покрытосеменных, голосеменных и споровых растений интенсивно изучают индийские ботаники — Д. Пант и его сотрудники В. Верма, П. Кидваи, Б. Мера и др. Основные достижения этой группы сводятся к следующему:

1. Онтогенетический тип устьиц невозможно определить по строению сформировавшихся устьичных аппаратов. Во многих случаях (листья Gnetum, бамбука, маиса, сахарного тростника и др.) устьичные аппараты выглядят синдетохейльными, т. е. латеральные побочные клетки параллельны замыкающим, хотя в действительности являются гаплохейльными: сначала испытывают деление протодермальные клетки, окружающие инициальную клетку устьица, и образуются побочные клетки, а потом уже инициальная клетка устьица делится, образуя замыкающие клетки (Macheshwari and Vasil., 1961). И наоборот, некоторые устьичные аппараты, выглядящие гаплохейльными, образуются синдетохейльно, например устьичные аппараты Notonia grandiflora с тремя побочными клетками (Pant and Verma, 1963). Поэтому высказывается сомнение в том, что устьица беннеттитов (цикадеоидных) действительно являются синдетохейльными (Pant and Mehra, 1963, 1964а).

2. Подчеркивается, что основное различие между двумя типами онтогенеза устьичных аппаратов заключается в различной последовательности клеточных делений: у гаплохейльных аппаратов деление протодермальной клетки, являющейся материнской для замыкающих клеток, наступает после того, как формирование побочных клеток из соседних протодермальных клеток уже завершилось (Pant and Mehra, 1964б).

3. Возможен промежуточный тип онтогенеза устьичных аппаратов, когда часть побочных клеток возникает из той же протодермальной клетки, что и замыкающие, а часть — из соседних протодермальных клеток. Так, у Ranunculaceae и Onagraceae обычно инициальная клетка устьица делится сначала на две неравные части, затем меньшая из дочерних клеток образует замыкающие, а более крупная — одну или две побочные. Остальные побочные являются перигенными (Pant and Mehra, 1964а; Kidwai, 1965).

4. Возможно сочетание нескольких типов онтогенеза устьичных аппаратов на листьях одного растения или даже на одном листе. Так, у Phyla nodiflora обычно устьица развиваются синдетохейльно, но встречаются также гаплохейльные и промежуточного типа (Pant and Kidwai, 1964). У Basella rubra часть устьиц на листьях образуется гаплохейльно, а часть синдетохейльно (Paliwall, 1965).

5. Предлагается новая классификация устьичных аппаратов: мезогенные (околоустьичные и замыкающие клетки возникают из одной протодермальной клетки), перигенные (возникают из разных протодермальных клеток) и мезоперигенные (промежуточного типа). Термины Флорина «синдетохейльный» и «гаплохейльный» не являются онтогенетическими и могут употребляться лишь как морфологические (топографические). Так, термин «синдетохельный» употребляется как топографический, для обозначения сложной губовидной структуры устьиц цикадеоидных (Pant and Mehra, 1964a) [1].

В таком смысле устьичные аппараты Cycadeoidales, Welwitschia, Gnetum можно и впредь именовать синдетохейльными, хотя у Welwitschia они мезогенные, у Gnetum — перигенные, а у Cycadeoidales тип онтогенеза не выяснен.

Полностью признавая большое значение открытий в области онтогенеза устьиц, сделанных Пантом и его соавторами, мы все же не совсем уверены в том, что следует отказаться от терминологии Флорина в онтогенетической классификации.

Дальнейшим развитием кратко изложенных выше взглядов явилась детально разработанная онтогенетическая классификация устьичных аппаратов, предложенная недавно Пантом (Pant, 1965). Три названных выше типа устьиц подразделены на ряд подтипов (например, мезогенный тип делится на тетралабратный, трилабратный, унилабратный, долабратный подтипы, а последний в свою очередь на мезопарацитный, мезодиацитный и тип Pyrrosia).

Ясно, однако, что онтогенетическая классификация неприменима к готовым устьичным аппаратам ископаемых растений, онтогенез которых нам неизвестен (как указывает Пант, в некоторых случаях на ископаемой кутикуле сохраняются недоразвитые структуры, дающие некоторое представление о ходе онтогенеза, но они весьма редки). Здесь необходима иная классификация, чисто морфологическая. Такая классификация для устьиц покрытосеменных уже имеется (Metcalfe, Chalk, 1950) и имеет следующий вид:

1) аномоцитный тип (anomocytic, нерегулярно-клеточный): устьице окружено ограниченным числом клеток, неотличимых от остальных эпидермальных клеток;

2) анизоцитный тип (anisocytic, непараллельно-клеточный): устьице окружено тремя клетками, из которых одна меньше двух других;

3) парацитный тип (paracytic, параллельно-клеточный): клетки, окружающие устьице, параллельны длинной оси замыкающих;

4) диацитный тип (diacytic, поперечно-клеточный): устьице окружено парой клеток, чья общая стенка перпендикулярна длинной оси замыкающих;

5) актиноцитный тип (actinocytic, звездчато-клеточный): околоустьичные клетки располагаются радиально.

Палеоботаники, однако, чаще всего изучают кутикулы голосеменных, устьичные аппараты которых имеют более однообразную топографию побочных клеток, окружающих более или менее правильным кольцом погруженные замыкающие, но существенно различаются по строению побочных клеток и устьичной ямки. Эти признаки мы и предлагаем использовать для классификации внутри двух крупных типов — гаплохейльного и синдетохейльного. Предлагаемая ниже классификация основана на изучении главным образом мезозойских голосеменных и открыта для всевоз-

[1] В работах многих зарубежных авторов названию Cycadeoidales (цикадеоидные) обычно отдается предпочтение перед Bennettitales (беннеттитовые), как более раннему.

можных дополнений и исправлений. Мы выделяем следующие типы гаплохейльных устьиц:

1. Маргоцитный (от margo *лат.*— кайма; табл. XII, фиг. 10; рис. 1, *а*). Побочные клетки расположены правильным кольцом, их дистальные и проксимальные стенки образуют концентрические окружности. Периклинальные стенки сильно кутинизированы, плоские, выпуклые или

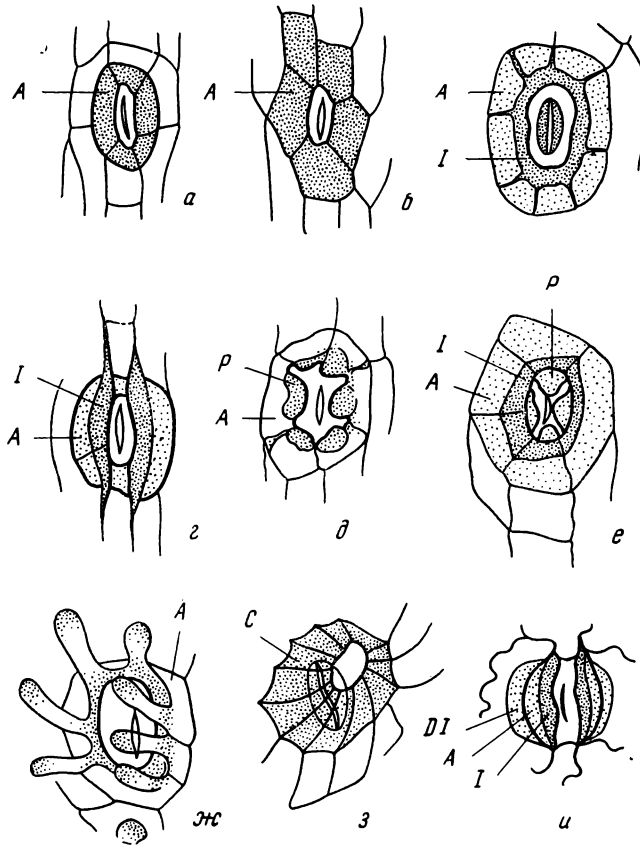


Рис. 1. Морфологические типы устьиц: *а* — маргоцитный (Sequoia sempervirens (Lambert) Endlicher; *б* — петалоцитный (Leptostrobus laxiflorus Heer); *в* — югатоцитный (Sphenobaiera sp.); *г* — фузоцитный (Pseudotorellia angustifolia Doludenko); *д* — югатопапиллоцитный (Eretmophyllum glandulosum (Samylina) Krassilov); *е* — вентропапиллоцитный (Baiera manchurica Yabe et Oishi); *ж* — пилозоцитный (Ginkgoites ex gr. adiantoides (Sternberg) Seward); *з* — коноцитный (Cycas revoluta); *и* — синдетохейльный эврицитный (Pterophyllum sp.). Условные обозначения: *A* — побочные клетки, *C* — венечные клетки, *I* — кутиновое ребро, *P* — папиллы, *DL* — дорсальные пластины. Кутинизация показана точками

в центральной части папиллообразно вздутые, сливаются в сплошную кутиновую кайму, обрамляющую устьичную ямку. Часто отдельные клетки в пределах каймы неразличимы. Такие устьичные аппараты характерны для таксодиевых и некоторых других хвойных. Ярко выражен маргоцитный тип устьиц у покрытосеменных из рода Quercus и некоторых других.

2. Петалоцитный (от petalum *лат.*— лепесток; табл. XII, фиг. 4;

рис. 1, *б*). Побочные клетки располагаются радиально, подобно лепесткам цветка, их дистальные стенки образуют угловатый контур, причем отдельные клетки значительно выступают за его пределы. Периклинальные стенки сильно и более или менее равномерно кутинизированы. Характерен для Czekanowskiales (Czekanowskia, Leptostrobus), некоторых гинкговых, хвойных из рода Taxodium.

3. Югатоцитные (от jugatus *лат.*— ребристый; табл. XII, фиг. 14; рис. 1, *в*). Побочные клетки располагаются радиально, периклинальные стенки по степени кутинизации не отличаются (или мало отличаются) от неспециализированных клеток, только внешнее отверстие устьичной ямки окружено более или менее толстым, сплошным или прерывистым кутиновым ребром, в образовании которого в равной мере принимают участие все побочные клетки. Характерен для многих птеридоспермов, гинкговых и хвойных.

4. Фузоцитный (от fusus *лат.*— веретено; табл. XII, фиг. 15; рис. 1, *г*). Подобен предыдущему, но кутиновое обрамление устьичной ямки в виде двух прямых или серповидно изогнутых веретенообразных ребер, образованных утолщениями латеральных побочных клеток, тогда как полярные ограничения устьичной ямки слабо утолщены. Концы веретенообразных ребер часто выступают за пределы обрамления устьичной ямки, продолжаясь вдоль границы латеральных и полярных побочных клеток. Этот тип устьичных аппаратов встречается у некоторых гинкговых.

5. Югатопапиллоцитный (табл. XII, фиг. 12; рис. 1, *д*). Как югатоцитный, но ребро, окаймляющее устьичную ямку, осложнено хорошо выраженными папиллами, обращенными в сторону устьичной щели. Характерен для многих гинкговых и хвойных.

6. Вентропапиллоцитный (от ventralis *лат.*— брюшной; табл. XII, фиг. 13; рис. 1, *е*). Побочные клетки с проксимальными папиллами, нависающими над замыкающими клетками (т. е. с папиллами на проксимальной антиклинальной стенке; речь идет о хорошо выраженных папиллах, а не о папиллообразном вздутии проксимальной стенки, которое обычно для устьиц всех типов). Вентропапиллоцитное строение может сочетаться с югатопапиллоцитным и другими типами. Встречается у цикадовых, гинкговых, хвойных.

7. Пилозоцитный (от pilus лат.— волосок; табл. XII, фиг. 8, 9; рис. 1, *ж*). Побочные клетки с волосовидными выростами, нависающими над устьичной ямкой. Встречается у гинкговых и Torreya.

8. Коноцитный (от конус; табл. XII, фиг. 11; рис. 1, *з*). Побочные клетки, расположенные радиально, как в петалоцитных аппаратах, образуют конусовидную структуру над устьичной щелью. У амфициклических устьичных аппаратов (т. е. обладающих венечными клетками — в отличие от моноциклических с одинарным кольцом околоустьичных клеток) конусовидная структура нередко образована не побочными, а венечными клетками. Внешнее отверстие устьичной ямки часто асимметрично по отношению к апертуре. Встречается у Cycas и некоторых ископаемых цикадовых.

В силу изменчивости морфологии устьичных аппаратов, некоторые их типы, например югатоцитный и фузоцитный, могут встречаться в пределах одного листа.

Перейдем теперь к синдетохейльным устьичным аппаратам. Флорин полагал, что у беннеттитов только две побочные клетки, тогда как у относящихся к тому же типу устьичных аппаратов Welwitschia их четыре — мезогенные латеральные, и, очевидно, перигенные полярные (Florin, 1951); Р. Дабер (Daber, 1962), описывая устьица беннеттита Anomozamites marginatus, отметил, что полярно расположенные клетки нависают над устьицем и образуют «перекрывающую передний дворик очень

узкую щель». Иначе говоря, полярно расположенные клетки здесь принимают участие в образовании устьичной ямки. Такое строение устьичного аппарата наблюдается не только у вышеуказанного вида, но и у многих других беннеттитов. Полярные клетки не отличаются от обычных покровных клеток ни формой, ни кутинизацией, но проксимальная стенка, образующая полярное ограничение устьичной ямки, сильно утолщена и выступает в виде резкого ребра. По строению устьичной ямки здесь, так же как и у гаплохейльных аппаратов, можно выделить югатоцитный, югатопапиллоцитный, фузоцитный и вентропапиллоцитный типы (табл. XII, фиг. 6, 7). На поперечном разрезе устьица (табл. XII, фиг. 1, 2) видны дорсальные кутиновые пластины замыкающих клеток. У Pseudocycas polynovii (Novopokr.) ширина этих пластин 23—24 *мк*. Кроме того, замыкающие клетки сильно кутинизированы вокруг переднего дворика. Флорин отмечает, что у беннеттитов, и в частности у Pseudocycas, нет разделения на передний и задний дворик (Florin, 1933), однако на наших препаратах это разделение выражено вполне отчетливо. Рассматривая устьице снаружи (фотографирование при больших увеличениях с иммерсией облегчает изучение деталей), мы видим в первую очередь отчетливо выступающий контур устьичной ямки. На дне ее заметно кутинизированное обрамление апертуры. Между устьичной ямкой и дистальной стенкой побочной клетки проступают очертания дорсальной кутиновой пластины замыкающей клетки. Если побочные клетки очень узкие, то внешний контур дорсальных пластин виден не внутри образуемого ими кольца, а вне его. Для более точного описания синдетохейльных устьичных аппаратов представляется целесообразным выделить два типа по степени редукции побочных клеток:

1) синдетохейльный эврицитный (рис. 1, *и*): ширина латеральных побочных клеток превосходит ширину дорсальных кутиновых пластин замыкающих клеток;

2) синдетохейльный стеноцитный: ширина дорсальных кутиновых пластин замыкающих клеток превосходит ширину латеральных побочных клеток (как у Pterophyllum thomasii: Harris, 1952).

В дальнейшем, вероятно, понадобится более детальная морфологическая классификация синдетохейльных устьиц, особенно при изучении дисперсных кутикул, где особенности эпидермальных структур могут стать главными диагностическими признаками формальных таксонов. Е. Л. Майнер, насколько нам известно, был первым, кто ввел бинарное название для дисперсных кутикул. Его род Phylladodermium включает изолированные кутикулы или фрагменты эпидермиса с клетками различной формы. Побочные клетки устьичных аппаратов специализированы или иногда неотличимы от других эпидермальных клеток. Устьица разбросаны по всей поверхности, не обнаруживают определенной ориентировки (Miner, 1935). Составляя родовой диагноз, Майнер учитывал в первую очередь форму клеток, характер побочных клеток, а затем уже расположение и ориентировку устьиц. Мейен (1965) выделил пять родов: 1) Estomia: устьица отсутствуют; 2) Hastomia: устьица гаплохейльные, расположенные в устьичных полосах дисперсно или без образования полос по всей поверхности листа, непогруженные; 3) Imhastomia: то же, что и предыдущий, но устьица погруженные; 4) Strihastomia: устьица гаплохейльные, собраны в компактные полосы, причем в осевой части полосы интеркостальные клетки никогда полностью не окружают устьица, замыкающие клетки непогруженные; 5) Imstrihastomia: то же, что и предыдущий, но замыкающие клетки погруженные.

Таким образом, Мейен считает диагностическими признаками наличие или отсутствие устьиц, их онтогенетический тип, расположение, погружен-

ность замыкающих клеток, степень общности устьиц (т. е. наличие у соседних аппаратов общих околоустьичных клеток).

Существуют две категории эпидермальных признаков: 1) относящиеся к топографии эпидермиса — дифференциация эпидермиса на устьичные и безустьичные зоны или отсутствие таковой, расположение и ориентировка устьиц, взаимоотношения соседних устьичных аппаратов, расположение покровных клеток и т. д.; 2) относящиеся к строению отдельных эпидермальных структур — тип устьичных аппаратов (морфологический и онтогенетический), форма, характер кутинизации и взаимоотношения всех их элементов, форма клеток, строение эпидермальных и кутикулярных папилл, волосков и т. д. Какие же из этих признаков следует считать основными при классификации фрагментов кутикул? Опыт эпидермальных исследований показывает, что у некоторых групп растений, например, у кордаитов, у хвойных с погруженными или во всяком случае четко ограниченными устьичными полосами (Taxaceae, Cephalotaxus) признаки первой категории выдерживаются довольно хорошо. У других растений строение отдельных эпидермальных структур является более постоянным, чем топография эпидермиса, изменчивость которой у многих беннеттитовых, хвойных и покрытосеменных очень велика. Поэтому лишь анализ конкретного материала может показать, каким признакам следует отдавать предпочтение. Мейен при классификации изученных им палеозойских и триасовых кутикул удачно использовал топографические признаки, однако мы полагаем, что при выделении новых родов, в особенности по дисперсным кутикулам из мезозойских и кайнозойских отложений, принадлежащих в основном беннеттитам, гинкговым, хвойным и покрытосеменным, придется в первую очередь учитывать особенности строения отдельных эпидермальных структур.

Опыт разработки классификации дисперсных спор и пыльцы показывает, что наиболее удачным классификационным приемом оказалось выделение формальных родов с узким объемом. Выделение очень крупных родов с огромным количеством входящих в их состав видов не оправдало себя. Нам представляется, что и по дисперсным кутикулам следует в дальнейшем выделять роды с более узким объемом, чем те, которые установлены Майнером и Мейеном, причем здесь так же, как и в других палеоботанических классификациях по органам, можно различать орган-роды, в известной степени отражающие естественное родство, и формальные роды.

Автор весьма признателен С. В. Мейену за ряд ценных указаний, способствовавших написанию настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Захаревич С. Ф. 1954. К методике описания эпидермиса листа. Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол., геогр. и геол., № 4, стр. 65—75.

Мейен С. В. 1965. О классификации дисперсных кутикул. Палеонтол. ж., № 4, стр. 75—87.

Daber R. 1962. Blattreste im Lias Nordostdeutschland. Paläontol. Abhandl., Bd. 1, Nr. 2, S. 125—137.

Florin R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erorterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Hand., Tredje Ser., Bd. 12, Nr. 5, S. 1—134.

Florin R. 1951. Evolution in Cordaites and Coniferes. Acta Horti Bergiani, Bd. 15, Nr. 11, S. 285—388.

Harris T. M. 1952. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 55—57. Ann. and Mag. Natur. Hist., vol. 5, 12 ser., No. 54, p. 614—627.

Kidwai P. 1965. Stomatal ontogeny in some Onagraceae and Trapa. Current Sci., vol. 34, No. 8, p. 260—261.

Macheshwari P. and Vasil. V. 1961. The stomata of Gnetum. Ann. Botan., New ser., vol. 25, No. 99, p. 313—319.

Metcalfe C. and Chalk L. 1950. Anatomy of Dicotyledons. Oxford, p. 1—1500.
Miner E. L. 1935. Paleobotanical examination of Cretaceous and Tertiary coals. Amer. Midl. Natur., vol. 16, p. 585—625.
Paliwall G. S. 1965. The development of stomata in Basella rubra Linn. Phytomorphology, vol. 15, No. 1, p. 50—53.
Pant D. D. 1965. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. Plant. Sci. Ser., vol. 1, p. 1—24.
Pant D. D. and Kidwai P. 1964. On the diversity in the development and organisation of stomata in Phyla nodiflora Michx. Current Sci., vol. 33, No. 21, p. 653—654.
Pant D. D. and Mehra B. 1963. Development of caryophyllaceous stomata in Asteracantha longifolia Nees. Ann. Botan., new ser., vol. 27, No. 108, p. 647—652.
Pant D. D. and Mehra B. 1964a. Ontogeny of stomata in leaves of three species of Cycas and Ginkgo biloba L. J. Linnean Soc. London (Botan.), vol. 58, No. 375, p. 491—497.
Pant D. D. and Mehra B. 1964б. Ontogeny of stomata in some Ranunculaceae. Flora, Bd. 155, Hf. 1, S. 179—188.
Pant D. D. and Verma B. K. 1963. Development of stomata in leaves of Notonia grandiflora DC. J. Indian Botan. Soc., vol. 42, No. 3, p. 384—391.

Дальневосточный геологический институт
ДВ филиала им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
20 I 1966

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1, 2. Синдетохейльные устьица Pseudocycas polynovii (Novopokrovsky) Krassilov, поперечный разрез (×474 и 1026); р. Бурея; верхняя юра.

Фиг. 3. Синдетохейльное устьице Pterophyllum marginatum Schenk с нависающими перигенными клетками, вид изнутри (×1026); Мангышлак; средняя юра.

Фиг. 4. Петалоцитные устьица Leptostrobus laxiflorus Heer (×175); р. Бурея; верхняя юра.

Фиг. 5. Синдетохейльное устьице Pterophyllum (Tyrmia) pectiniforme (Prynada) Krassilov, вид изнутри, отчетливы замыкающие клетки (×1026); р. Бурея; верхняя юра.

Фиг. 6, 7. Синдетохейльные устьица Pterophyllum pterophylloides (Prynada) Krassilov, югатоцитное и фузоцитное, вид снаружи (×474); р. Тырма; нижний мел.

Фиг. 8, 9. Пилозоцитные устьица Ginkgoites sp. (×474); р. Бурея; нижний мел.

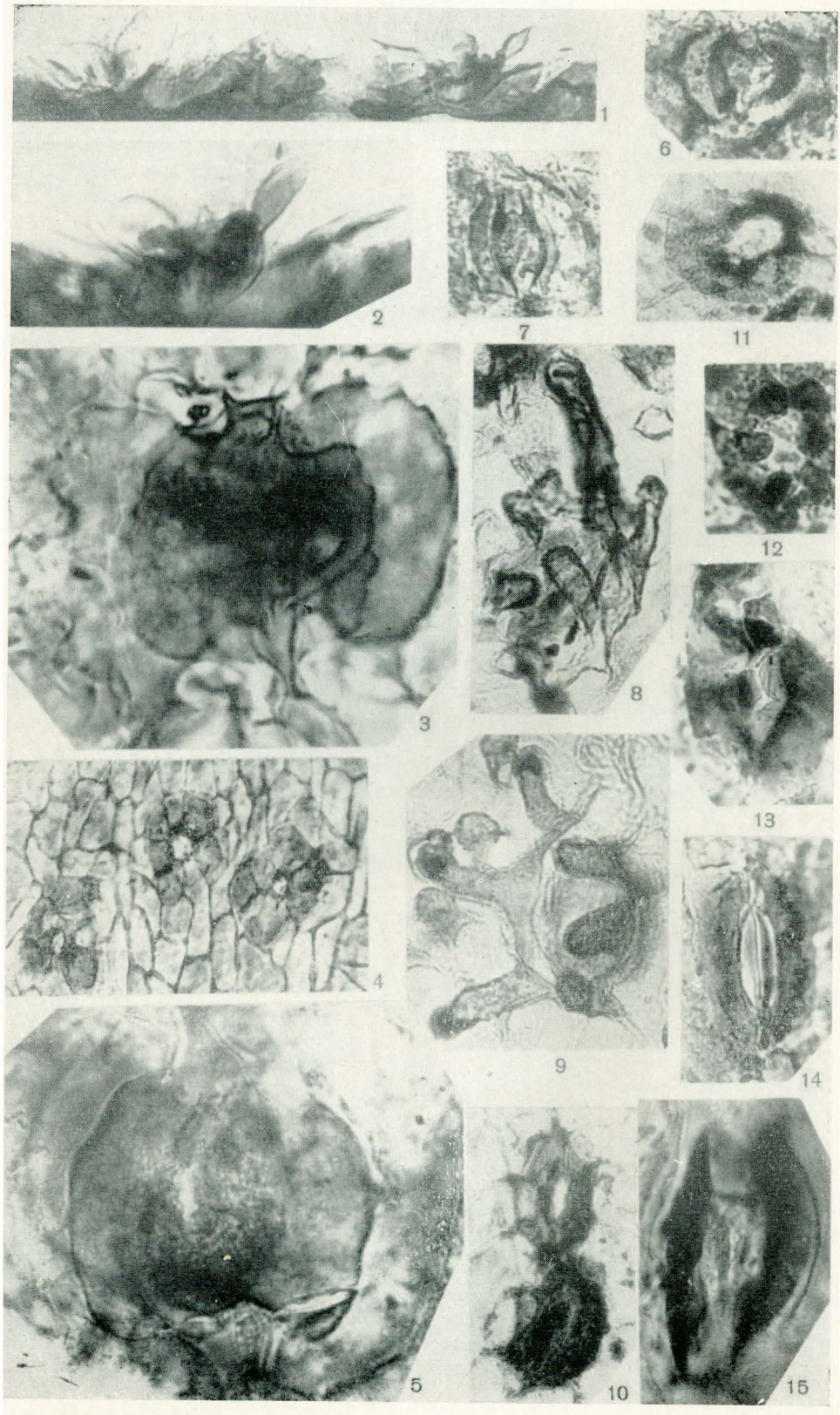
Фиг. 10. Маргоцитные устьица Athrotaxites berryi Bell. (×360); Приморье; нижний мел.

11. Коноцитное устьице Doratophyllum sulcatum (Prynada) Krassilov (×360); Приморье; нижний мел.

Фиг. 12. Югатопапиллоцитное устьице Eretmophyllum sp. (×474); р. Бурея; нижний мел.

Фиг. 13. Вентропапиллоцитное устьице Baiera sp. (×474); р. Бурея; нижний мел.

Фиг. 14. Югатоцитное устьице Pseudotorellia sp. (×474); р. Бурея; верхняя юра.

Фиг. 15. Фузоцитное устьице Pseudotorellia sp. (×1026); р. Бурея; верхняя юра.

К статье В. А. Красилова