

ЭЛЕКТРОННАЯ МИКРОСКОПИЯ ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТОК УСТЬИЦ

Применение сканирующего электронного микроскопа в палеоботанике открывает возможность более детального изучения замыкающих клеток. Описаны различные варианты расположения устьиц в устьичных ямках и утолщения полюсов замыкающих клеток. У голосеменных чаще всего развиты эластичные кутиновые пластинки или жесткие балки (Т-образные окопчания). Они обеспечивают два типа сочленения замыкающих клеток с околоустьичными — гибкое, допускающее вертикальные движения, и жесткое, фиксирующее апертуру на определенном расстоянии от поверхности.

Изучение устьичных аппаратов — стоматография находит применение в систематике, филогенетике, исследовании проблем морфогенеза. В палеоботанике листья некоторых порядков растений (например, беннеттитовых и саговниковых) различают в первую очередь по стоматографическим признакам. За последние годы разработаны обстоятельные классификации устьиц отдельных групп растений (Stebbins and Khush, 1964; Dunn et al., 1965; Stace, 1965; Van Cotthem, 1971; Голышева, 1974). Основное значение в этих классификациях имеет организация околоустьичных клеток. Гораздо меньше внимания уделено собственно устьицу, т. е. замыкающим клеткам с апертурой между ними. Применение электронной микроскопии заметно расширило возможности стоматографии. Сканирующий электронный микроскоп в отличие от светового позволяет детально исследовать характер кутинизации и рельеф как наружной, так и внутренней поверхности кутикулы. Если при описании кутикулы с помощью светового микроскопа приходится ограничиться утверждением, что побочные клетки утолщены, или пытаться реконструировать объемную структуру по срезам, то электронная микроскопия непосредственно показывает, какова природа утолщений.

Околоустьичные утолщения в ряде случаев видоспецифичны. Показано также, что микрорельеф кутикулы имеет определенное экологическое и таксономическое значение (Lange, 1969; Barker, 1970; Alvin and Boulter, 1974). Однако еще более перспективно, на мой взгляд, широкое применение электронной микроскопии в сравнительной морфологии замыкающих клеток. Среди клеток высших растений замыкающие клетки занимают уникальное положение: они совершают определенные движения, в связи с чем у них развилась система утолщений клеточной оболочки — некое подобие опорного скелета подвижных животных. В этом плане замыкающие клетки еще недостаточно изучены.

В ходе палеофлористических исследований я получил электронные микрофотографии устьиц саговника, нилссонии, беннеттитовых *Nilssoniopteris* и *Pterophyllum*, кейтониювых *Sagenopteris*, гинкговых, хвойных *Podozamites*, *Araucaria* (три вида), *Elatides*, *Sequoia*, *Cupressinocladus*, *Protophyllocladus* и покрытосеменных *Laurophyllum*, *Araliaephyllum*, *Debeya* (два вида) и *Sredneria* из юры и нижнего мела Буреинского бассейна, юры Мали, нижнего мела Монголии, верхнего мела Сахалина и палеогена Приморья. Подготовка препаратов к электронной микроскопии заключалась в следующем: мацерированные кутикулы помещали в каплю дистиллированной воды на поверхности не вполне затвердевшей лаковой пленки, ориентировали наружной или внутренней стороной кверху (в зависимости от поставленной задачи), приклеивали к пленке, удаляли воду и опыляли золотом по общепринятой методике. Некоторые результаты этих работ кратко суммированы в настоящей статье.

У ископаемых растений доступны наблюдению главным образом кутинизированные части замыкающих клеток — околоапертурные и полярные утолщения (если таковые имеются), однако в ряде случаев сохраняется карбонизированная клетка, в которой различимы хлоропласты (табл. XII,

фиг. 6). У голосеменных диагностическое значение, по крайней мере на родовом уровне, имеет положение погруженных замыкающих клеток в устьичной ямке. Различны следующие варианты:

1) замыкающие клетки находятся на дне устьичной ямки и частично перекрыты наружными кутинизированными выступами побочных клеток (у нилсониевых, беннеттитовых, гинкговых, некоторых таксодиевых и кипарисовых);

2) внутренние кутинизированные выступы побочных клеток заходят в подустьичную полость под замыкающие клетки (у *Sagenopteris*);

3) замыкающие клетки занимают срединное положение и прикрыты как снаружи, так и изнутри выступами побочных клеток (у *Araucaria* и некоторых других хвойных);

4) более сложная структура, например у *Sucas*, где замыкающие клетки приподняты над пододвинутыми под них побочными и перекрыты сводом, образованным вепечными клетками.

Стоит отметить, что эти признаки в эволюционном плане весьма консервативны, и чем сложнее организация устьичного аппарата, тем она устойчивее: устьица *Sucas* из сенона Сахалина имеют такое же строение, как и у современной *S. revoluta*.

Другая категория признаков связана с утолщением оболочки замыкающих клеток, с их кутиновым скелетом. Благодаря этим утолщениям, как известно, замыкающие клетки изгибаются при изменении тургора, раскрывая и закрывая апертуру. Периклиальные стенки могут быть кутинизированы вдоль всей длины, как у *Araucaria* из верхнего мела Сахалина. У этого хвойного замыкающие клетки имеют веретеновидную форму и равномерно кутинизированы. Внутренние гребни возле апертуры едва намечены (табл. XII, фиг. 5). Гораздо чаще замыкающие клетки имеют хорошо развитые кутинизированные срединные утолщения округлой или эллиптической формы. Срединные утолщения или дорсальные пластины практически одинаковы у растений из различных классов и порядков, изменяется лишь характер околоапертурных гребней. Существует мнение, что в ходе эволюции от саговникообразных предков к примитивным покрытосеменным и затем к более прогрессивным представителям этого класса происходила редукция дорсальных пластин (Баранова, 1969). Действительно, у всех исследованных в этом плане меловых цветковых замыкающие клетки имеют крупные дорсальные пластины. Внутренние околоапертурные гребни, отделяющие внутренний дворик устьица от подустьичной полости, как правило, хорошо развиты у беннеттитовых, гинкговых и цветковых. Они гораздо слабее выражены у хвойных.

Более изменчива кутинизация полярных окончаний. В некоторых группах цветковых они играют основную роль в функционировании устьица (см. Эсау, 1969). У голосеменных полярные окончания, по-видимому, контролируют положение апертуры относительно околоустьичных клеток. Во всяком случае, можно определенно говорить о корреляции между характером их утолщения и перечисленными выше вариантами расположения замыкающих клеток в устьичных ямках. Устьица, не прикрытые снизу внутренними выступами побочных клеток, обычно гибко сочленены с околоустьичными клетками, как бы подвешены на эластичных кутиновых строилах. Я наблюдал этот тип сочленения у некоторых хвойных (например, у мелового *Protophyllocladus*), но особенно хорошо он выражен у беннеттитовых (табл. XII, фиг. 3, 4). Здесь две мезогенные побочные клетки образуют свод над замыкающими клетками. Апертура окаймлена тонкими гребнями. Срединные утолщения, в плане крыловидные, в профиль имеют бобовидную форму и занимают немногим более половины длины замыкающей клетки. Они подвешены к краям свода с помощью тонких кутиновых пластин, которые в ряде случаев сильно прогнуты, так что апертура опущена в подустьичную полость. Можно предположить, что замыкающие

клетки не только раскрывали апертуру, но и могли подниматься и опускаться под куполом побочных клеток.

Совершенно иной тип сочленения имеют некоторые замыкающие клетки, занимающие фиксированное положение между наружными и внутренними выступами побочных клеток. У них развиты так называемые Т-образные полярные утолщения. Впрочем, Т-образными они выглядят в световом микроскопе. На электронных микрографиях видно (табл. XII, фиг. 1, 2), что на самом деле они имеют форму двутавровой балки, которая одним концом соединена со срединным утолщением замыкающей клетки, а другим — с околоустьичной клеткой. Эти «двутавровые балки» обеспечивают жесткое сочленение устьица со стенкой устьичной ямки и стабилизируют апертуру на определенном расстоянии от поверхности. Вертикальные движения устьица, очевидно, исключены.

Пока трудно судить о таксономическом значении двух типов сочленения замыкающей клетки с околоустьичными — жесткого и гибкого. Не ясно также, в какой степени они контролируются экологическими факторами (и какими именно). В этой связи стоит отметить, что мезозойские араукариевые и таксодиевые (*Elatides*), у которых наиболее ярко выражен жесткий «балочный» тип сочленения, были кодоминантами субтропических хвойных лесов, протянувшихся через всю Евразию приблизительно вдоль параллели 45° с.ш. В эволюционном плане эти структуры интересны как механические приспособления к определенным движениям. Некоторые эволюционисты утверждают, что форма органов животных определяется их движениями. К растениям этот принцип не применим, но устьица, по-видимому, составляют исключение.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова М. А. 1969. Сравнительно-стоматографическое исследование рода *Mangelia* Bl. Ботан. ж., т. 54, № 12, стр. 1952—1964.
- Гольшова М. Д. 1974. О паразитном устьичном типе в листьях покрытосеменных. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 79, № 4, с. 94—104.
- Эсау К. 1969. Анатомия растений. М., «Мир», стр. 1, 564.
- Alvin K. L. and Boulter M. C. 1974. A controlled method of comparative study for Taxodiaceous leaf cuticles. Bot. J. Linn. Soc., vol. 69, № 4, p. 277—286.
- Barker E. A. 1970. The morphology and composition of isolated plant cuticles. New Phytol., vol. 69, p. 1053—1058.
- Dunn D. B., Sharma G. K. and Campbell C. C. 1965. Stomatal pattern of dicotyledons and monocotyledons. Amer. Midl. Natur., vol. 74, p. 185—195.
- Lange R. T. 1969. Concerning the morphology of isolated plant cuticles. New Phytol., vol. 68, p. 423—425.
- Stace C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull. Brit. Museum (nat. history), vol. 4, № 1, p. 1—78.
- Stebbins G. L. and Khush G. S. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Amer. J. Bot., vol. 48, № 1, p. 51—59.
- Van Cotthem W. R. J. 1971. Vergleichende morphologische Studien über Stomata und eine neue Klassifikation ihrer Typen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd 84, H. 3/4, S. 141—168.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
26 IX 1977

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1. Жесткое прикрепление замыкающих клеток: «двутавровые балки» на полюсах замыкающих клеток *Araucaria* из юры Мали (×2000).

Фиг. 2. Устьице того же растения, вид изнутри, видны «двутавровые балки», протягивающиеся от дорсальных пластин замыкающих клеток к краям устьичной ямки (×1800).

Фиг. 3, 4. Гибкое крепление замыкающих клеток беннеттита *Nilssoniopteris* из нижнего мела Бурейского бассейна, сбоку и снизу (×1400).

Фиг. 5. Равномерно кутинизированные замыкающие клетки *Araucaria* из верхнего мела Сахалина (×1500).

Фиг. 6. Карбонизированное устьице *Laurophyllum* из палеогена Приморья (×4500).

