

0. Eppley R. M. Growth and culture of diatoms. — Bot. Monographs. 1977, v 13, p. 24.

Рекомендована Карадагским отделением Института биологии южных морей АН УССР Поступила 16 февраля 1981 г.

УДК 581.821:582.663

БОТАНИКА

АТИПИЧНОЕ СТРОЕНИЕ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ AMARANTHUS L.

А. К. Тимонин, Л. И. Лотова

Описаны разные типы отклонений от типичного — цикло-мезоперигенного — строения устьичного аппарата стеблей у 9 видов *Amaranthus*. Приведены литературные сведения о возможных причинах возникновения атипичных устьичных аппаратов и высказано предположение, что у исследованных видов их появление обусловлено какими-то внутренними факторами.

Наряду с типичными устьичными аппаратами стеблей у 9 видов рода *Amaranthus* [3] мы обнаружили отклонения от нормального их строения, проявляющиеся в числе и расположении побочных клеток, в числе и развитии замыкающих клеток, а также в расположении устьиц. Хотя большинство отклонений от типичного строения, по-видимому, не может быть использовано для целей систематики [5], их изучение позволит расширить наши знания о морфогенетических возможностях формирующегося устьичного аппарата у представителей этого рода. В известных нам литературных источниках очень мало сведений о нетипичных устьичных аппаратах у представителей центральных.

Причины отклонений в строении устьичных аппаратов окончательно не установлены. Предполагают, что их появление вызвано поражением растения грибами, химическими веществами или воздействием неблагоприятных условий внешней среды [1]. Согласно другой точке зрения [11], условия внешней среды не оказывают никакого влияния на формирование атипичных устьичных аппаратов. У исследованных нами растений не обнаружены признаки поражения, а условия их существования не были неблагоприятными, поскольку в местах сбора растения произрастали обильно и многие экземпляры были мощно развиты. Это позволяет считать, что отклонения в строении устьичных аппаратов были вызваны какими-то внутренними факторами. Одним из них считают старение органов [5], однако мы наблюдали атипичные устьичные аппараты и у молодых стеблей.

Отклонения от типичного строения затрагивают разные элементы устьичного аппарата, поэтому их можно разделить на следующие группы.

Отклонения в числе и расположении побочных клеток. У *A. albus* и *A. blitoides* иногда возникает не одна околоустьичная мезогенная клетка, а несколько (рис. 1, А, Б) У *A. blitoides* мы обнаружили устьичный аппарат с линейно расположенными мезогенными околоустьичными клетками (рис. 1, В), такими же, как в атипичных перигенных устьичных аппаратах у *Momordica dioica* Roxb. (Cucurbitaceae) [11]. У *A. blitoides* иногда встречаются устьичные аппараты, в которых одна из побочных клеток разделена косо-тангентальной перегородкой (рис. 1, Г, Д).

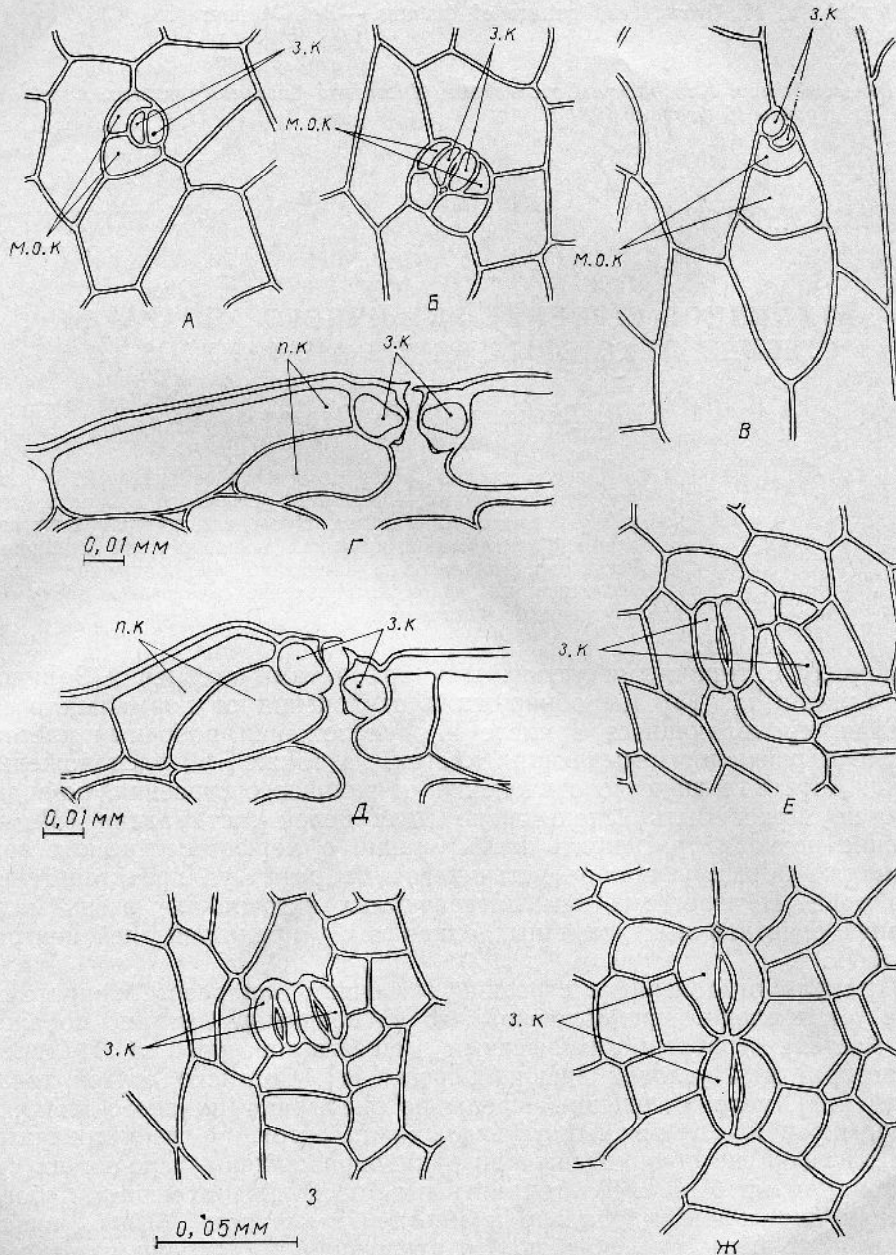


Рис. 1. Устьичные аппараты атипичного строения. А, Б — увеличенное число мезогенных околоустьичных клеток; В — линейное расположение мезогенных околоустьичных клеток; Г, Д — побочные клетки, разделившиеся косо-тангентальной перегородкой; Е—З — разные типы взаимного расположения соприкасающихся устьиц (А — Д — *Amaranthus blitoides*; Е—З — *A. cruentus*):

з. к — замыкающие клетки, м. о. к — мезогенные околоустьичные клетки, п. к — побочные клетки

Атипичное расположение устьиц. У всех исследованных видов иногда развиваются парные устьица, длинные оси которых расположены под небольшим углом друг к другу (рис. 1, Е) Иногда устьица соприкасаются полюсами (рис. 1, Ж) или расположены параллельно (рис. 1, З) Возникновение соприкасающихся устьиц объясняют по-разному: образованием их на поздних стадиях развития органа, когда исчезает ингибиторная зона вокруг формирующегося устьица [5], возобновлением образовательной активности эпидермы при возоб-

новлении роста органа [7], отделением меристемоида не от эпидермальной клетки, а от замыкающей клетки зрелого устьица, одновременной деятельностью двух соприкасающихся меристемоидов [10], смещением замыкающих клеток при механической деформации стебля [2]. Последнее объяснение нам представляется наименее вероятным. Так как у всех обнаруженных нами парных устьиц замыкающие клетки находились на одной стадии развития, можно предположить, что они возникли одновременно из двух соприкасавшихся меристемоидов.

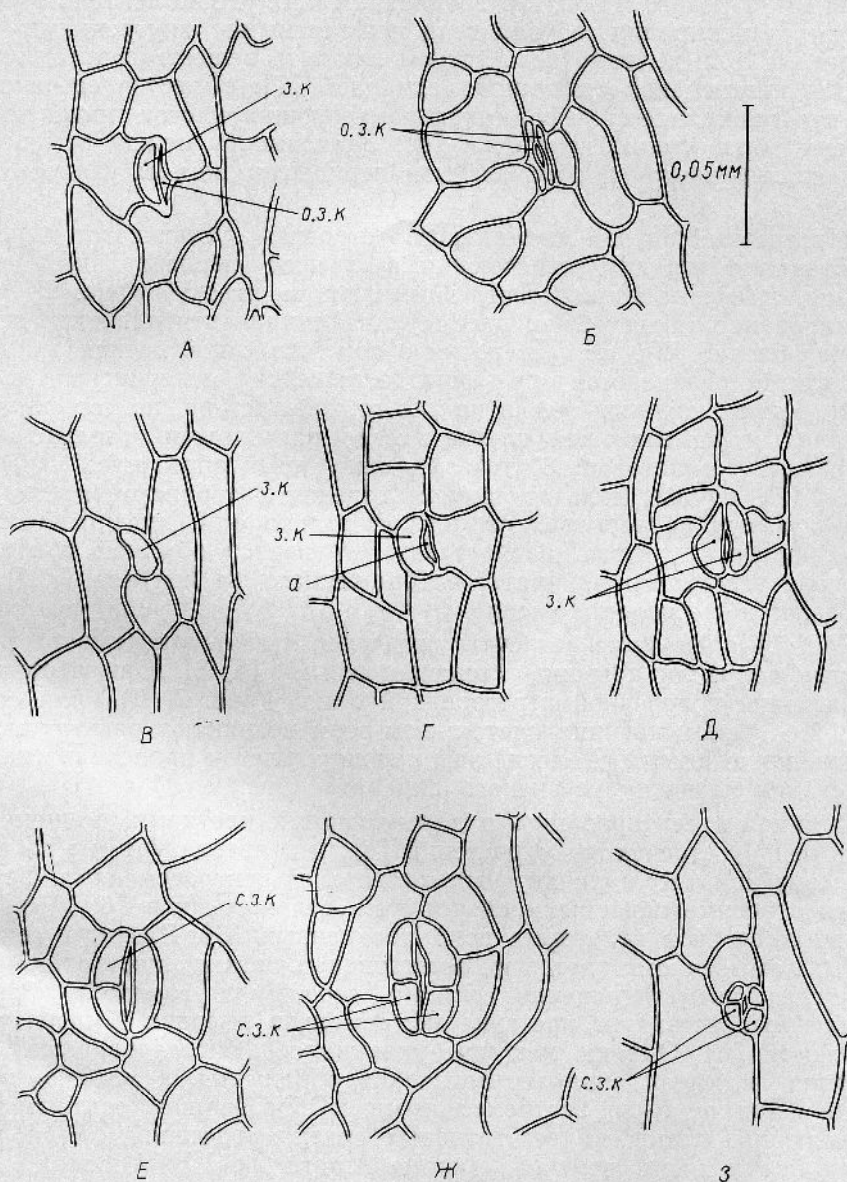


Рис. 2. Устьичные аппараты с атипичными замыкающими клетками. А — устьице с одной отмершей клеткой; Б — устьице с обеими отмершими клетками; В — устьице с одной замыкающей клеткой без апертуры; Г — устьице с одной замыкающей клеткой и апертурой; Д — устьице, одна из замыкающих клеток которого аномально разрослась; Е — устьице с одной септированной клеткой; Ж — устьице с обеими септированными замыкающими клетками; З — деление замыкающих клеток на ранней стадии развития устьичного аппарата (А — Д — *Amaranthus cruentus*; Е — З — *A. blitoides*):

а — апертура, з. к — замыкающие клетки, о. з. к — отмершие замыкающие клетки, с. з. к — септированная замыкающая клетка

Устьица с «запечатанной» апертурой. Такие устьица мы обнаружили у всех исследованных видов. Закрывание устьичной щели «пробкой», состоящей из таниноподобных веществ, смол или воска, обуславливает антитранспирационный эффект и предшествует отмиранию замыкающих клеток [4, 5]

Отклонения в строении замыкающих клеток. Устьица с одной (рис. 2, А) или обеими (рис. 2, Б) отмершими и деформированными замыкающими клетками отмечены у всех исследованных видов. Предполагают, что появление таких устьиц связано с уменьшением транспирации, обусловлено неизвестными «внутренними» причинами [5] или вызвано недостатком каких-то веществ в питании растения и интенсивной солнечной радиацией [7] Имеются сведения о том, что отмирание и деформация замыкающих клеток предшествуют раннему образованию чечевички [8] Зависимость между отмиранием замыкающих клеток и образованием перидермы нам не удалось установить.

Интересный случай аномального строения устьичного аппарата представляют изредка встречающиеся у всех исследованных видов устьица, имеющие только одну замыкающую клетку (рис. 2, В, Г). Формирование таких устьиц рассматривают как антитранспирационное приспособление [5] Есть сведения о том, что единственная замыкающая клетка развивается из неразделившейся материнской клетки [5, 8] Мы не изучали развитие такого типа устьиц, но тот факт, что параллельно замыкающей клетке всегда расположена только одна покровная, а в некоторых случаях между ними образуется апертура (рис. 2, Г), служит доказательством деления материнской клетки. Однако из двух образовавшихся клеток только одна превращается в замыкающую, а другая, разрастаясь, становится обычной покровной. Строение устьичного аппарата, изображенного на рисунке 2, Д, подтверждает наше предположение.

У *A. blitoides* часто встречаются устьица с замыкающими клетками, которые получили название «септированных» [5, 6] Они образуются при делении поперечной перегородкой одной (рис. 2, Е) или обеих (рис. 2, Ж) замыкающих клеток; при этом возникают равные или неравновеликие клетки. Деление замыкающих клеток происходит на ранней стадии развития устьичного аппарата (рис. 2, З)

Устьица с септированными замыкающими клетками, по-видимому, очень редко встречаются у растений [5], и в литературе мы не встречали сведений о их наличии у представителей центросеменных. Устьица такого строения описаны у спорогониев зеленых мхов [6, 9] и генеративных органов некоторых покрытосеменных [6]. Развитие септированных замыкающих клеток на вегетативных органах цветковых может быть следствием поражения грибами, насекомыми-галлообразователями или воздействия на растение экстремально высоких температуры и влажности [6] Однако, как уже указывалось, исследованные нами растения не имели видимых признаков поражения, а условия их существования не были экстремальными. Образование септированных замыкающих клеток на вегетативных органах растений, не подвергшихся поражению, отмечено (кроме *Amaranthus*) у *Allocasia* (Araceae) [8] и *Crotalaria* (Papilionaceae) [10]

Таким образом, обнаруженные нами отклонения в структуре устьичного аппарата обусловлены разными модусами его формирования. По-видимому, они представляют собой индивидуальные особенности растений и не имеют систематического значения, поскольку встречаются у далеких друг от друга таксонов [5].

Авторы приносят благодарность Ю. Д. Гусеву и В. Н. Тихомирову за проверку определения исследованных видов и А. В. Чичеву за предоставление материала.

Литература

1. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974.
2. Слепян Э. И., Васильев Н. П. О деформации устьичных аппаратов при фациации стебля и позеленении цветка. — Ботан. журн., 1974, т. 59, № 10, с. 1525.
3. Тимонин А. К., Лотова Л. И. Типичное строение устьичного аппарата стеблей некоторых видов *Amaranthus L.* — Биол. науки, 1982, № 1, с. 69.
4. Fahn A. Some anatomical adaptations of desert plants. — *Phytomorphology*, 1964, v. 14, № 1, p. 93.
5. Farooqui P. (Kidwai N.) On the occurrence of abnormal stomata in plants. — *Current Science (India)*, 1979, v. 48, № 19, p. 841.
6. Gertz O. Über septierte Stomazellen. — *Berichte deutsch. bot. Gesellschaft*, 1919, Bd. 37, H. 8, S. 329.
7. Neubauer H. F., Apandi A. Über Unregelmässigkeiten in der Entwicklung und über Missbildungen des Spaltöffnungsapparates. — *Protoplasma*, 1959, Bd. 50, H. 2, S. 290.
8. Pant D. D., Kidwai P. F. Structure of leaves and stomatal ontogeny in some Pandanales and Spatiflorac. — *Senckenbergiana Biologica*, 1966, Bd. 47, № 4, S. 309.
9. Porsch O. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur phylogenetischen Pflanzenhistologie. — Jena, 1905.
10. Shah G. L., Arabia M. H., Purnimadevi T. Observations on the number, morphology and ontogeny of cotyledonary stomata of *Crotalaria juncea L.* grown in different environmental conditions. — *Flora*, 1974, Bd. 163, H. 5, S. 443.
11. Thanki Y. J., Kothari I. L. Structure and development of endocarpic stomata in the fruit of *Momordica dioica*. — *Flora*, 1980, Bd. 169, H. 4, S. 351.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 31 марта 1981 г.

УДК 57.086+616.006-076.4

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

ТОПОГРАФИЯ ПОВЕРХНОСТИ НОРМАЛЬНЫХ И ОПУХОЛЕВЫХ КЛЕТОК *NICOTIANA TABACUM*, КУЛЬТИВИРУЕМЫХ *IN VITRO*

З. Ю. Ткачук, А. В. Козлов, А. И. Потопальский, В. В. Сарнацкая,
Л. В. Желтоножская, Ф. Л. Калинин, С. И. Чумак

Методом растровой электронной микроскопии изучали топографию поверхности нормальных и опухолевых клеток *Nicotiana tabacum*. Показано, что между этими типами клеток имеются характерные различия. При трансформации происходит усложнение структуры поверхности, вызванное физиологическими особенностями опухолевого роста растений.

Опухолевая трансформация сопровождается нарушением обмена веществ и изменением топографии поверхности клетки, что приводит к ряду новых биологических свойств [1]. Методом растровой электронной микроскопии выявлены отличительные черты поверхности раковых и нормальных клеток животных и человека [3]. Между тем данных об аналогичных исследованиях растительных клеток в литературе нет.

Нами была изучена топография поверхности суспензионных клеток *Nicotiana tabacum* сорта Самсун с опухолевым и нормальным типом роста. Такие исследования, по нашему мнению, могут дополнить картину направленности опухолевого роста клеток и тканей животных и растений, описанную на основе изучения физиолого-биохимических особенностей неопластического роста [2, 4, 5]

Суспензионную культуру клеток получали из пассированной с 1972 г. каллусной ткани табака. Опухолевую ткань вводили в культуру из корончатого галла, вызванного на рапеном стебле табака инокулированием вирулентного штамма *Agrobacteri-*