

ОСОБЕННОСТИ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА СПЛАХНОВЫХ МХОВ ON THE STOMATAL PATTERNS IN THE SPLACHNACEAE (MUSCI)

Е. Е. ДЕМИДОВА¹

E. E. DEMIDOVA¹

Резюме

Изучены морфология и характер расположения на апофизе устьиц шести энтомохорных видов сплахновых из родов *Tayloria*, *Splachnum* и *Tetraplodon*. Изученные виды и роды существенно различаются по числу, типу и расположению устьиц на апофизе; делается вывод о диагностической и таксономической значимости этих признаков у сплахновых. Из изученных видов четыре имеют как устьица с круглым устьичным отверстием, так и устьица с продолговатой устьичной щелью. Высказывается предположение о различии функций у двух типов устьиц. Возможно, устьица с круглым устьичным функционируют подобно устьицам гидатод сосудистых растений, и принимают участие в секреции веществ, привлекающих насекомых.

Abstract

Morphology and distribution of the stomata on the apophysis were studied in six entomochorous species of genera *Tayloria*, *Splachnum* and *Tetraplodon*. Significant differences occur between the species and genera in number of stomata per capsule, type of stomata and its distributional pattern. Stomatal features in Splachnaceae appear to have diagnostic and taxonomic value. Among the six species investigated, four have both round-pored (type 1) and long-pored (type 2) stomata. The fact of this dimorphism and also the similarity of round-pores with water pores of hydathodes in vascular plants, allow to suggest, that round-pored stomata act like water-pores and, probably, take part in secretion of insect attractants.

Постоянно соединенный с гаметофитом и ведущий на нем полупаразитический образ жизни спорогоний мхов на определенных этапах своего развития, как правило, способен фотосинтезировать. При этом у не имеющих устьиц мхов газообмен спорогония с окружающей средой, очевидно, идет только через наружные стенки клеток эпидермиса. У тех же мхов, на апофизе которых есть устьица, газообмен осуществляется и через устьичные щели, хотя в механизме движения замыкающих клеток многое еще остается неясным. Так, согласно J. Paton и J. Pearce (1957), устьица молодых коробочек закрываются при подсыхании коробочки, степень же освещенности и наличие или отсутствие углекислого газа не влияют на долю открытых устьиц, т. е. поведение устьиц мхов отличается от обычного поведения устьиц у цветковых. В то же время наблюдения D. Garner и D. Paolillo (1973)

над поведением устьиц у *Funaria hygrometrica* Hedw. позволяют предполагать, что у молодых коробочек устьица все же регулируют фотосинтез, открываясь на свету и закрываясь в темноте; по мере же созревания коробочки значительная часть (до 50 %) устьиц остаются открытыми независимо от чередования дня и ночи.

Согласно исследованиям, проведенным в конце прошлого века (Haberlandt, 1886; Buenger, 1890), у мхов имеется два типа устьиц. Устьица типа 1 характеризуются наличием небольшого округлого в очертании устьичного отверстия, замыкающие клетки обычно мелкие, их клеточные стенки часто утолщены. Устьица типа 2 - с удлинённой широкой устьичной щелью, замыкающие клетки устьиц обычно крупные, тонкостенные. Основным разграничительным признаком между двумя типами устьиц является очертание устьичного отверстия. Два типа устьиц у мхов впослед-

¹ - Россия, 125219 Москва, ул. Усиевича, 20 А, ВИНТИ, ОНИ по биологии и биотехнологии - Russia, 125219 Moscow, Usievich st., 20 A, All-Russian Inst. of Sci. and Techn. Information (VINITI), Dept. of Biology.

ствии отмечали также J. Paton (1957) и A. Egunyomi (1982). Было обнаружено, что движение замыкающих клеток наблюдается у устьиц обоих типов, но у устьиц типа 2 эти движения намного активнее (Paton & Pearce, 1957). Одни исследователи считали, что тип устьиц связан с фенологией и экологией вида (Buenger, 1890), другие (Egunyomi, 1982) - таких корреляций не обнаружили, третьи (Paton, 1957), признавая определенное влияние экологических факторов на строение устьичного аппарата, указывали на возможность использования данного морфологического признака в систематике Bryales. Однако до настоящего времени признаки строения устьиц редко использовались в таксономии (Vitt, 1973; Lewinsky, 1984), что в определенной степени объясняется слабой стоматографической изученностью мхов. В этом отношении не являются исключением и сплахновые, данные по строению устьиц которых скудны. Так, изображение устьиц некоторых видов *Splachnum* приводят F. Wettstein (1921) и W. Lorch (1931), данные по числу устьиц на коробочку и краткие сведения по морфологии устьиц у родов *Tayloria*, *Tetraplodon*, *Haplodon* и *Splachnum* содержит работа J. Paton (1957). Между тем в биологии этих мхов устьица играют исключительно важную роль, выполняя, очевидно, различные функции на разных этапах развития коробочки (Wettstein, 1921).

Как известно, многие сплахновые произрастают чаще всего на субстратах животного происхождения - на экскрементах и разложившихся трупах животных, погадках хищных птиц (Бардунов, 1984; Коропен, 1990). Заселение этих субстратов сплахновыми происходит в результате переноса спор мхов мухами, активно посещающими такие субстраты. К зрелым коробочкам сплахновых мхов, содержащим споры, мух привлекает выделяемый коробочкой неприятный запах, а также часто крупный размер (до 1 см в диаметре) и яркая окраска (желтая, красная или фиолетовая) апофизы, которая, по мнению исследователей, и является органом,

выделяющим пахучие вещества (Wettstein, 1921; Erlanson, 1930). На апофизе сплахновых, как и у многих других мхов, располагаются устьица, которые, по видимому, как и у родственных сплахновым фунариевых, на ранних этапах развития коробочки регулируют фотосинтез, а при созревании коробочки, как полагают, через устьичную щель выделяются пахучие вещества (Wettstein, 1921) или даже пахучий жидкий секрет (Erlanson, 1930).

В целях получения дополнительных сведений по морфологии устьиц сплахновых нами был изучен эпидермис апофизы шести энтомохорных видов этого семейства: *Tayloria tenuis* (With.) Schimp., *Tetraplodon angustatus* Bruch et Schimp. in B. S. G., *T. mnioides* Bruch et Schimp. in B. S. G., *Splachnum luteum* Hedw., *S. rubrum* Hedw. и *S. vasculosum* Hedw. Использовали как свежий материал, собранный на полуострове Киндо Кандалакшского залива Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ, так и материал из гербария мохообразных, хранящегося на кафедре высших растений Биологического факультета МГУ.

У изученных видов коробочка имеет более или менее вздутую апофизу. Устьица на апофизе располагаются неравномерно; продольная ось устьица обычно совпадает с продольной осью коробочки. Если апофиза зонтиковидная, устьица приурочены исключительно к ее верхней стороне, располагаясь более густо близ основания урночки (рис. 2А, 3А). Если апофиза сфероидальная или эллипсоидальная, устьица располагаются преимущественно в ее верхней, ближайшей к урночке половине (рис. 1А, 4А, 5А, 6А).

Устьица поверхностные, имеют длину от 20 до 60 мкм и ширину от 30 до 55 мкм. Обычно устьичный аппарат состоит из двух замыкающих клеток, но иногда одна из замыкающих клеток устьица делится поперечной перегородкой (рис. 3Б, 6Е). Толщина антиклинальных стенок клеток эпидермиса апофизы 1,5 - 3 мкм, стенки замыкающих клеток устьиц, обращенные к клеткам эпидермиса, часто замет-

но утолщены (рис. 1Б, 5Б-Г, 6Б-Е), а стенки, ограничивающие устьичную щель, иногда неравномерно и сильно утолщены (рис. 5Б-Г, 6Б-Е). Околоустьичные клетки обычно расположены звездчато (радиально) относительно замыкающих клеток устьица (рис. 2Б-Д, 3Б-В, 4Б-В).

У изученных видов представлены оба типа устьиц. Устьица типа 1 мелкие, круглые, имеют длину 20-40 мкм и ширину 25-45 мкм, отверстие между замыкающими клетками округлое, замыкающие клетки более или менее почковидные, общие стенки замыкающих клеток и стенки, ограничивающие устьичное отверстие, утолщены равномерно и более сильно по сравнению со стенками устьиц типа 2. Устьица типа 2 крупные, эллипсовидные, имеют длину 40-60 мкм и ширину 45-55 мкм, устьичная щель узко эллипсовидная, замыкающие клетки почковидные; стенки замыкающих клеток, примыкающие к устьичной щели, обычно слабо утолщены. Одни виды имеют довольно четко различающиеся устьица обоих типов (*Splachnum luteum* - рис. 2, *S. vasculosum* - рис. 4), другие - только устьица типа 1 (*S. rubrum* - рис. 3) или типа 2 (*Tayloria tenuis* - рис. 1), у третьих - граница между типами устьиц нерезкая (*Tetraplodon angustatus* - рис. 5, *T. mnioides* - рис. 6).

Данные по числу и размерам устьиц у изученных видов представлены в таблице 1; ниже следует краткая характеристика родов и видов в отношении особенностей строения устьиц и их расположения на апофизе.

Tayloria

T. tenuis (рис. 1). Устьица только типа 2, расположены по всей апофизе, звездчатое расположение околоустьичных клеток слабо выражено.

Splachnum

Общими для изученных видов этого рода признаками являются более или менее резкая граница между двумя типами устьиц и звездчатое расположение околоустьичных клеток.

S. luteum (рис. 2). Устьица располагаются в ближней к урночке части апофизы. Устьиц типа 1 примерно столько

же, сколько устьиц типа 2; последние часто располагаются группами (рис. 2Б-В).

S. rubrum (рис. 3). Устьица только типа 1, расположены по кольцу близ места прикрепления урночки. Один раз обнаружено устьице, одна из замыкающих клеток которого разделена поперечной перегородкой на две клетки (рис. 3Б).

S. vasculosum (рис. 4). Устьица располагаются в верхней, ближайшей к урночке половине апофизы. Устьиц типа 1 примерно столько же, сколько устьиц типа 2. Устьица типа 1 часто располагаются группами (рис. 4В).

Tetraplodon

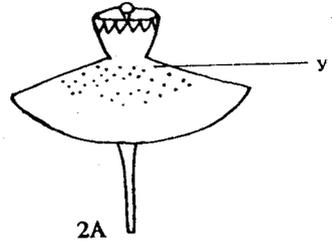
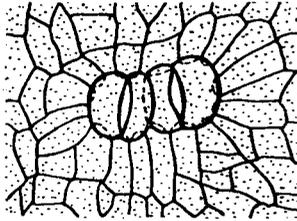
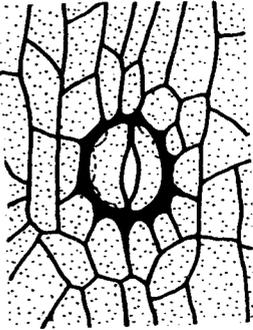
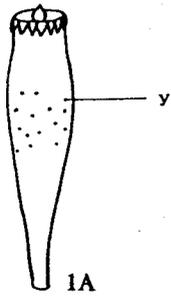
Изученные виды этого рода характеризуются наличием у замыкающих клеток сильно и неравномерно утолщенных стенок. Устьица в основном типа 2, по направлению к основанию коробочки они становятся мельче, переходя в устьица типа 1. Звездчатое расположение околоустьичных клеток слабо выражено.

T. angustatus (рис. 5). Устьица расположены в верхней трети апофизы. Стенки замыкающих клеток, ограничивающие устьичную щель, неравномерно утолщены.

T. mnioides (рис. 6). Устьица расположены по всей апофизе. Стенки замыкающих клеток, примыкающие к устьичной щели, либо извилистые, либо неравномерно утолщенные.

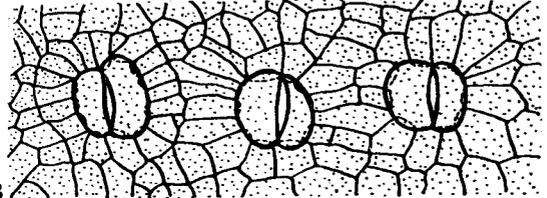
С учетом имеющихся в литературе сведений по морфологии устьиц мхов и полученных нами данных в строении устьичного аппарата сплахновых можно выделить ряд особенностей.

Во-первых, изученные виды сплахновых характеризуются более или менее четко выраженным звездчатым расположением околоустьичных клеток, на что ранее указывала J. Paton (1957). Подобное расположение клеток присуще и некоторым другим мхам (*Bryum*, *Vixbaumia*). Во-вторых, наши данные свидетельствуют о том, что некоторым видам сплахновых свойственно наличие устьиц обоих типов. В этом отношении наши результаты отличаются от данных J. Paton (1957), которая отмечала, что у изученных ею по материалу из Великобритании 8 видов из 4

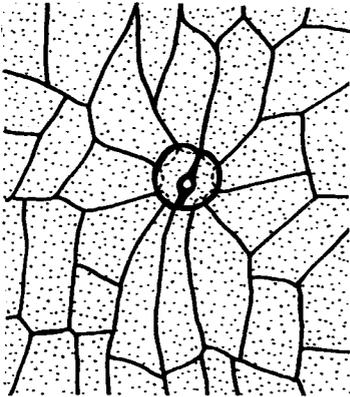


2B

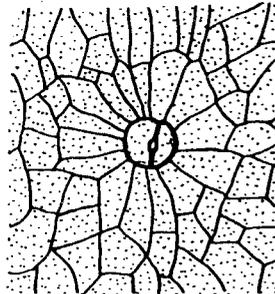
2A



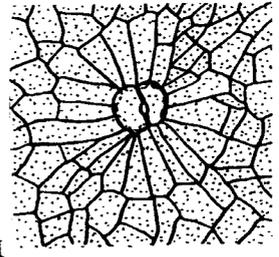
2B



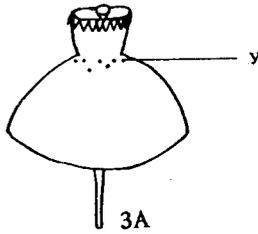
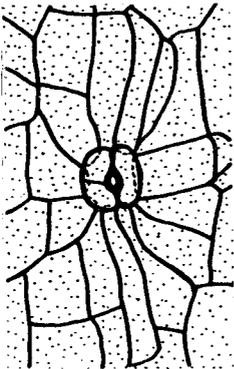
50 μ m



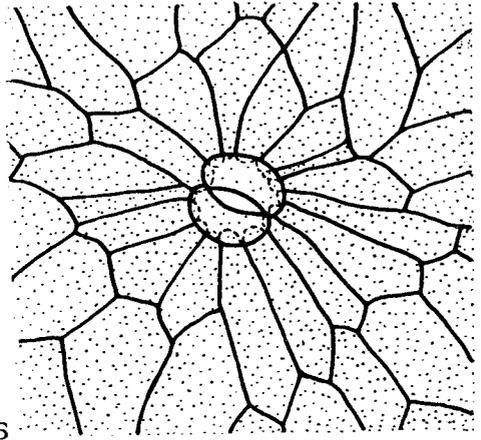
2Д



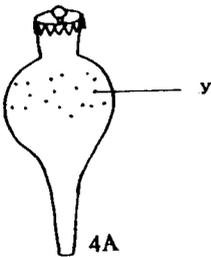
2Г



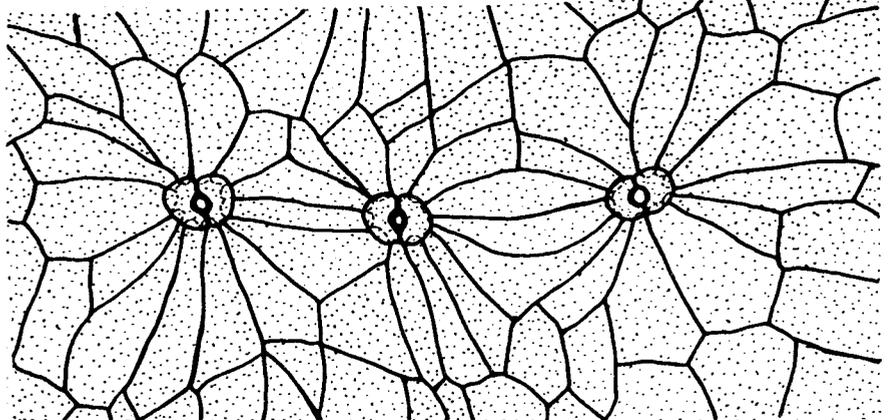
4B



3B



4B



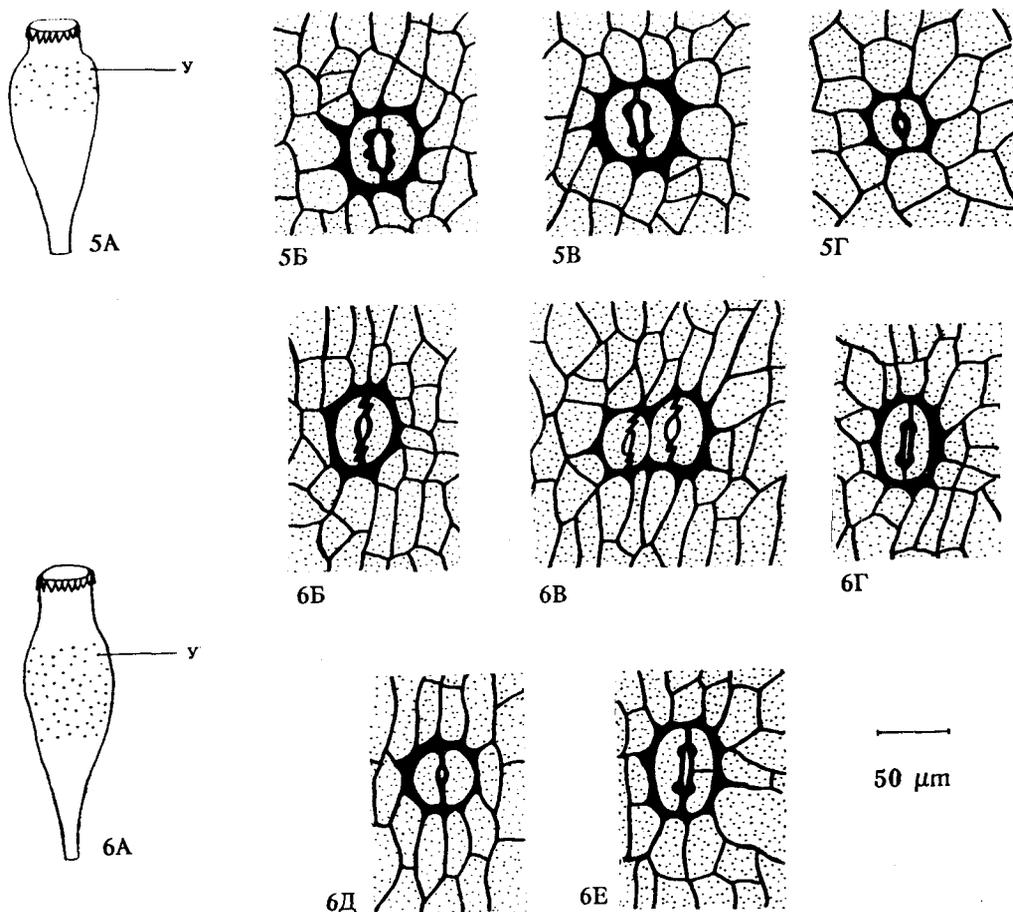


Рис. 1 - 6. Схемы расположения устьиц на апофизе (А) и устьица (Б - Е) у *Tayloria tenuis* (1), *Splachnum luteum* (2), *S. rubrum* (3), *S. vasculosum* (4), *Tetraplodon angustatus* (5) и *T. mnioides* (6). Устьица типа 1 - 2Г, 2Д, 3Б, 3В, 4В, 5Г, 6Д; типа 2 - 1Б, 2Б, 2В, 4Б, 5Б, 5В, 6Б, 6В, 6Г, 6Е. У - устьице. Масштаб 50 мкм для всех рисунков устьиц.

Figs. 1 - 6. The arrangement of stomata on the apophysis (A), a stoma (B - E) of *Tayloria tenuis* (1), *Splachnum luteum* (2), *S. rubrum* (3), *S. vasculosum* (4), *Tetraplodon angustatus* (5) and *T. mnioides* (6). Stomata of the type 1 - 2Г, 2Д, 3Б, 3В, 4В, 5Г, 6Д; of the type 2 - 1Б, 2Б, 2В, 4Б, 5Б, 5В, 6Б, 6В, 6Г, 6Е. У - stoma. Scale bar 50 mkm for all pictures of stomata.

родов *Splachnaceae*, как и у *Funariales* в целом, устьица только типа 2. С нашими наблюдениями согласуются сведения W. Lorch (1931) о том, что устьица у *Splachnum* очень неоднородны по форме и размеру.

Далее, какой-либо связи между строением устьиц и экологией и фенологией видов нами не выявлено. Например, коробочки *Tetraplodon angustatus* и *T.*

mnioides развиваются в разное время года, созревая, соответственно, весной и летом, но при этом имеют однотипные устьица. А развивающиеся синхронно виды *Splachnum luteum* и *S. rubrum*, произрастающие в одних и тех же местообитаниях и часто образующие смешанные дерновины, резко различаются по числу и типу устьиц.

Четкой корреляции между размером устьиц и величиной клеток эпидермиса

нами не обнаружено. Так, у *S. vasculosum* замыкающие клетки устьиц значительно мельче клеток эпидермиса, а у *S. luteum* - крупнее. Нет также однозначной зависимости между числом устьиц и длиной ножки. Так, можно думать, что существует положительная корреляция в случае *Tetraplodon angustatus* (устьиц 50-60, ножка 2-5 мм в высоту) и *T. mnioides* (устьиц 110-115, ножка до 5 см). Однако у *Splachnum rubrum*, вида с очень крупной апофизой (до 1 см в ширину) и очень длинной (до 11-14 см) ножкой устьиц всего 8-15, а у *S. luteum* (размеры апофизы и ножки те же, что у *S. rubrum*) устьиц 40-80.

Одним из основных признаков, используемых при определении сплахновых, является форма и окраска апофизы (Лазаренко, 1955; Бардунов, 1969, Смирнова, 1970). Однако в одной дерновине можно встретить как растения с хорошо развитой, типичной для вида апофизой, так и растения с еще недоразвитой апофизой; такие случаи затрудняют определение растений и позволяют некоторым исследователям думать, что дерновина образована не одним, а двумя видами (Самерон, 1984), как это нередко бывает у сплахновых. Выявленные нами различия между изученными родами и видами по строению устьиц и их расположению на апофизе в целом подтверждают таксономическую значимость этого признака у мохообразных. Правда, между данными J. Paton (1957) по морфологии и числу устьиц на коробочку у некоторых видов сплахновых из Великобритании и нашими результатами имеются некоторые расхождения, хотя нами был изучен не только евразийский материал, но в ряде случаев и североамериканский. Таким образом, для использования указанных признаков в таксономии сплахновых необходимо изучение большего объема материала. Тем не менее, представленные нами данные уже сейчас могут быть применены при определении сплахновых; в частности, теперь можно с уверенностью различать очень похожие молодые спорофиты *Splachnum luteum* и *S. rubrum*.

Уже отмечено, что некоторым видам сплахновых свойственно наличие устьиц двух типов. Одним из возможных объяснений этого явления может быть выполнение устьицами разных типов различных функций. Интересно, что по своим очертаниям устьица типа 1 очень напоминают устьица (водные поры) гидатод сосудистых растений. Как известно, величина отверстия водной поры гидатод не регулируется замыкающими клетками (Эзау, 1980), но и устьица типа 1 мхов, согласно J. Paton и J. Pearce (1957), значительно менее активны, чем устьица типа 2. В эпителие гидатод передвижению растворов на короткие расстояния способствует деятельность передаточных клеток, для которых характерно наличие направленных внутрь клетки многочисленных выростов клеточной оболочки, многократно увеличивающих поверхность плазмалеммы и, соответственно, число расположенных в ней ионных насосов. Выросты клеточной оболочки были обнаружены и у клеток коры апофизы *Splachnum vasculosum* (Демидова, Филин, 1993), причем не только на внутренней стороне клеточной оболочки, где они имеют вид продольных валиков, но и на внешней, обращенной к межклетнику. Имеют ли эти клетки функции передаточных, предстоит еще выяснить, но если учесть данные J. Bequaert (1921) и C. Erlanson (1930) о том, что через устьица сплахновых выделяется неприятно пахнущий жидкий секрет, то не исключено, что устьица типа 1 и кора апофизы у сплахновых могут функционировать подобно гидатодам. Роль гидатод у сосудистых растений окончательно не выяснена; известно, что гидатоды встречаются чаще у растений влажных местообитаний (хотя отмечены и у такого растения аридных местообитаний, как *Crassula argentea* L. f.), активно функционируют у органов на ранних стадиях развития и молодых растений и служат, видимо, для улучшения их питания (Fahn, 1979). У сплахновых мхов обсуждаемые структуры (устьица типа 1 и кора апофизы) могут также и участвовать в привлечении насекомых путем выделения пахучего секрета.

Таблица 1. Количественные характеристики устьичного аппарата изученных видов сплахновых (по материалам с полуострова Киндо, Северная Карелия, 66° N, 33° E). - Quantitative characteristics of stomata of studied species of Splachnaceae (specimens collected on Kindo Peninsula, Northern Karelia, 66° N, 33° E).

вид species	число изученных коробочек number of capsules examined	число устьиц на коробочку number of stomata per capsule	тип устьиц type of stomata (1-round-pored, 2-long-pored)	длина устьица, мкм stomata length, mkm	ширина устьица, мкм stomata width, mkm
Tayloria tenuis	10	30-35	2	40-60	40-45
Splachnum luteum	4	40-80	1	30-35	30-40
Splachnum luteum	#	#	2	40-60	45-50
Splachnum rubrum	8	8-15	1	30-40	25-45
Splachnum vasculosum	3	30-35	1	20-30	40-45
Splachnum vasculosum	#	#	2	40-50	45-55
Tetraplodon angustatus	10	50-60	2 - 1	30-50	34-50
Tetraplodon mnioides	10	110-115	2 - 1	40-60	30-45

ЛИТЕРАТУРА

- БАРДУНОВ, Л. В. [BARDUNOV, L. V.] 1969. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. - [Handbook of mosses of Central Siberia] Л., Наука [Leningrad, Nauka], 329.
- БАРДУНОВ, Л. В. [BARDUNOV, L. V.] 1984. Древнейшие на суше. - [The oldest on the land] Новосибирск, Наука, [Novosibirsk, Nauka], 157.
- ДЕМИДОВА, Е. Е., В. Р. ФИЛИН [DEMIDOVA, E. E. & V. R. FILIN] 1993. К морфологии и биологии сплахновых мхов. - [On morphology and biology of Splachnaceae] Ден. в ВИНИТИ 1.IV.93, No 834 - B93 [Msc. reserved VINITI 1.IV.93 No 834 - B93], 20.
- ЛАЗАРЕНКО, А. С. [LAZARENKO, A.S.] 1955. Определитель листовых мхов Украины. - [Handbook of mosses of Ukraine] Киев, Изд-во АН УССР [Kiev, Izd. Akad. Nauk Ukr. SSR], 468.
- СМИРНОВА, З. Н. [SMIRNOVA, Z. N.] 1970. Семейство Splachnaceae - Сплахновые. - [Family Splachnaceae] В кн.: Савич-Любичская Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхлодные мхи. [In: Savicz-Ljubitskaya, L. I. & Z. N. Smirnova, Handbook of mosses of the USSR. Acrocarpous species] Л., Наука [Leningrad, Nauka]: 536-554.
- ЭЗСАУ, К. [ESAU, K.] 1980. Анатомия семенных растений. Т. 1. - [Anatomy of seed plants. Vol. 1] М., Мир [Moscow, Mir], 218.
- BEQUAERT, J. 1921. On the dispersal by flies of the spores of the family Splachnaceae. - *Bryologist* 24: 1-4.
- BUENGER, E. 1890. Beitrage zur Anatomie der Laubmooskapael. - *Bot. Zentr.* 42: 193.
- CAMERON, R. G. 1984. *Splachnum sphaericum* from Isle Royale, Michigan. - *Bryologist* 87(4): 349-350.
- EGUNYOMI, A. 1982. On the stomata of some tropical African mosses. - *Lindbergia* 8(2): 121-124.
- ERLANSON, C. O. 1930. The attraction of carrion flies to *Tetraplodon* by an odoriferous secretion of the hypophysis. - *Bryologist* 33: 13-14.
- FAHN, A. 1979. Secretory tissues in plants. - London, Academic Press, 302.
- GARNER, D. L. & D. J. PAOLILLO 1973. On the functioning of stomates in *Funaria*. - *Bryologist* 76(3): 423-427.
- HABERLANDT, G. 1886. Beitrage zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. - *Jahrb. wissenschaftliche Botanik* 17(3): 359-498.
- KOPONEN, A. 1990. Entomophily in the Splachnaceae. - *Bot. J. Linn. Soc.* 104(1-3): 115-127.
- LEWINSKY, J. 1984. *Orthotrichum* Hedw. in South America. 1. Introduction and taxonomic revision of taxa with immersed stomata. - *Lindbergia* 10(2): 65-94.
- LORCH, W. 1931. Anatomie der Laubmoose. - In: *Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 2, Teil 1. Bryophyten.* Berlin, 359.
- PATON, J. A. 1957. The occurrence, structure and functions of the stomata in British bryophytes. 1. Occurrence and structure. - *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 3: 228-242.
- PATON, J. A. & J. V. PEARCE 1957. The occurrence, structure and functions of the stomata in British bryophytes. 2. Functions and physiology. - *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 3: 242-259.
- VITT, D. H. 1973. A revision of the genus *Orthotrichum* in North America, north of Mexico. - *Bryoph. Bibl.* 1: 24-25.
- WETTSTEIN, F. 1921. Splachnaceenstudien. 1. Entomophilie und Spaltoeffnungsapparat. - *Oest. bot. Zeitschr.* 70: 65-77.