

Е. А. МИРОСЛАВОВ

СУБМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТОК ОТКРЫТЫХ И ЗАКРЫТЫХ УСТЬИЦ

(Представлено академиком Е. М. Лавренко 10 VI 1971)

В настоящее время в связи с разработкой теории механизма устьичных движений уделяется большое внимание электронномикроскопическому исследованию устьичных клеток (^{2, 7, 8, 10}). Однако еще не проводилось сравнительного изучения субмикроскопической морфологии открытых и закрытых устьиц, в то же время именно такие сведения представляют наибольший интерес для понимания механизма открывания и закрывания устьичной щели.

Нами было проведено исследование субмикроскопической организации замыкающих клеток открытых и закрытых устьиц *Verbascum thapsus* L. Для исследования брались сформировавшиеся листья. Материал фиксировался 3% глутаровым альдегидом с добавлением 25 мг/мл сахарозы при комнатной температуре и заливался в эпон. Фиксация проводилась в 10 час. утра в солнечную погоду, когда устьица были широко открыты, и вечером после захода солнца при закрытых устьицах.

Строение замыкающих клеток открытых устьиц. Ядра замыкающих клеток располагаются около внутренней стенки клетки. На срезах, идущих перпендикулярно длинной оси устьица, они имеют форму эллипса (рис. 1 А). Хроматин распределяется неравномерно, образуя скопления в различных участках ядра. Хлоропласты обладают довольно сильно развитой ламеллярной системой. Их граны состоят из 3—7 тилакоидов. В строме пластид находятся осmioфильные глобулы и крахмальные зерна. Многочисленные митохондрии имеют матрикс большой электронной плотности, на фоне которого четко вырисовываются удлинённые вздутые кристы со светлым содержимым (рис. 1 В). Аппарат Гольджи развит довольно хорошо. Диктиосомы состоят из 4—7 цистерн, по периферии которых располагаются отшнуровывающиеся пузырьки (рис. 1 В). В цитоплазме нередко выявляются осmioфильные включения (рис. 1 А) и микротрубочки. Плазмалемма образует лomasомы с большим количеством плотно упакованных субъединиц. Центральную часть клетки занимает крупная вакуоль (рис. 1 А), в которой часто находятся трубчатые структуры. Цитоплазма располагается лишь в виде тонкого пристенного слоя. Гялоплазма электронноплотная, в ней находится большое количество густо расположенных рибосом (рис. 1 Б).

Строение замыкающих клеток закрытых устьиц. Ядра округлые с диффузно расположенным хроматином (рис. 1 Г). Хлоропласты содержат значительно больше крахмала, по сравнению с пластидами открытых устьиц. Митохондрии имеют светлый матрикс, по плотности почти не отличающийся от содержимого крист (рис. 1 Г, Е). Кристы довольно узкие. Нередко выявляются и явно разбухшие митохондрии. Их оболочка на значительном протяжении бывает одинарной. Крист мало. Они, как правило, располагаются лишь по периферии митохондрии. Матрикс таких митохондрий очень сильно просветлен (рис. 1 Д). Аппарат Гольджи существенно не отличается по своей структуре от аппарата Гольджи от-

крытых устьиц. Липидные капли несколько больших размеров, чем у открытых устьиц. Гиалоплазма значительно меньшей электронной плотности, и рибосомы в ней располагаются гораздо реже (рис. 1 Г). Это, вероятно, происходит в результате увеличения объема цитоплазмы, которая в замыкающих клетках закрытых устьиц занимает значительно большую часть площади среза клетки, по сравнению с открытыми устьицами (рис. 1 Б). Вакуолизация развита гораздо слабее (рис. 1 Б). Здесь встречаются лишь отдельные мелкие вакуоли, погруженные в толщу цитоплазмы. Такие изменения в строении вакуолярного аппарата можно наблюдать и на живом материале. Гюи и Юмбер ⁽⁵⁾ показали, что у замыкающих клеток закрытых устьиц *Anemia rotundifolia* вакуоли мелкие, тогда как при открывании щели они становятся значительно крупнее и сливаются. Таким образом, в строении замыкающих клеток открытых и закрытых устьиц наблюдаются весьма существенные различия, которые безусловно в какой-то мере являются отражением определенных физиологических процессов, происходящих при устьичных движениях.

Как показано в настоящее время, открывание устьиц происходит вследствие поступления ионов калия или других одновалентных катионов в вакуоли замыкающих клеток против градиента концентрации ⁽⁴⁾. Эти катионы создают осмотический потенциал, необходимый для открывания устьичной щели. Крахмал же, как полагают, играет второстепенную роль и, очевидно, служит лишь источником энергии, необходимой для активного транспорта ионов ⁽⁴⁾. Поступление калия в замыкающие клетки, по мнению Целича ⁽¹¹⁾, может происходить из соседних эпидермальных клеток, а возможно в какой-то мере и из хлоропластов самих замыкающих клеток.

В этом отношении, вероятно, представляют большой интерес наблюдающиеся при закрывании устьица увеличение объема цитоплазмы и **понижение** ее электронной плотности, что, очевидно, обусловлено повышением гидратации цитоплазмы за счет воды, вышедшей из вакуолей. Однако трудно себе представить, чтобы только вода, выходящая из вакуоли во время закрывания устьица, накапливалась в гиалоплазме замыкающих клеток. Вероятнее всего и растворенные в ней осмотически активные вещества также частично аккумулируются гиалоплазмой.

В аккумуляции ионов, видимо, принимают участие и митохондрии. Как известно, эти органеллы могут осуществлять гомеостатическую регуляцию ионного состава цитоплазмы ⁽¹⁾. Когда при закрывании устьица ионы поступают в цитоплазму, их концентрация в последней увеличивается. Для поддержания концентрации ионов на более или менее постоянном уровне митохондрии, по-видимому, должны аккумулировать их. Это предположение находится в соответствии с данными о различиях в структуре митохондрий открытых и закрытых устьиц. Как известно, изменение структуры митохондрий может обуславливаться осмотическими явлениями ⁽³⁾. Так, например, если поместить митохондрии в раствор, молярность которого ниже молярности их содержимого, матрикс митохондрий становится менее электронноплотным, а при более резких различиях в концентрациях митохондрии разбухают и даже разрушаются ⁽⁹⁾. Этим же объясняется и тот факт, что при фиксации закрытых и открытых устьиц раствором одной и той же молярности митохондрии закрытых устьиц нередко очень сильно набухают вплоть до появления признаков разрушения. И хотя известно, что структура митохондрий может изменяться в зависимости от функционального состояния ⁽⁶⁾, объяснить такое сильное разбухание митохондрий изменением их функции нельзя, так как наблюдаемые нами картины часто не отражают прижизненного состояния митохондрий. Об этом, в частности, свидетельствует то, что оболочки митохондрий закрытых устьиц бывают на значительном протяжении одинарными. Такие изменения могут возникнуть лишь в процессе фиксации материала и, видимо, обуславливаются высоким содержанием ионов в митохондриях закрытых устьиц.

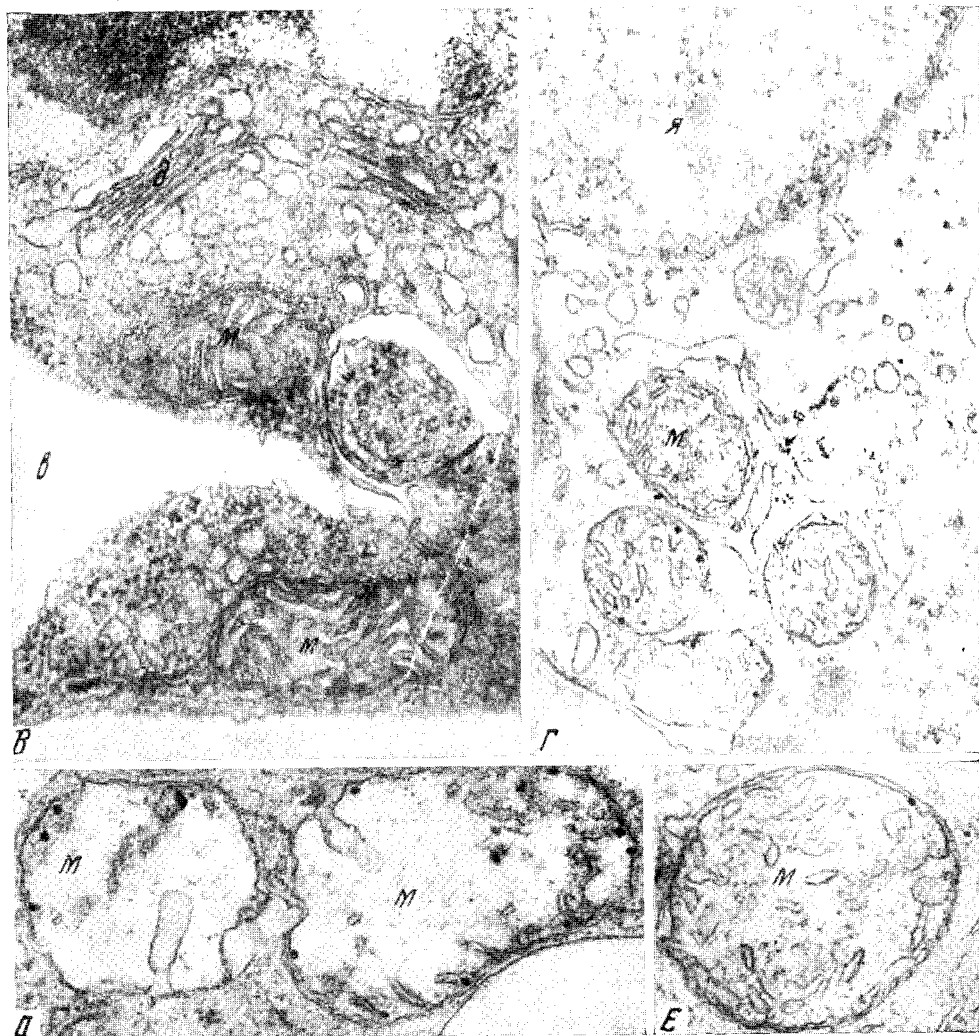
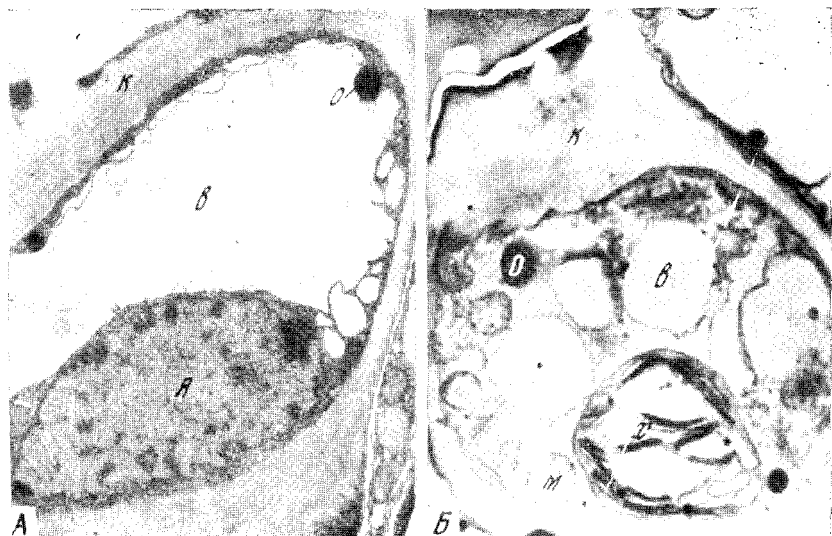


Рис. 1. Фрагменты замыкающих клеток устьиц листа *Verbascum thapsus* L. А (9000 $\times$), В (40 000 $\times$), Г (35 000 $\times$), Д (40 000 $\times$), Е (55 000 $\times$) — устьица закрыты; Б (9 000 $\times$) — устьица открыты. в — вакуоль, б — диктиосома, к — клеточная оболочка, м — митохондрия, о — осмиофильное включение, х — хлоропласт, я — ядро

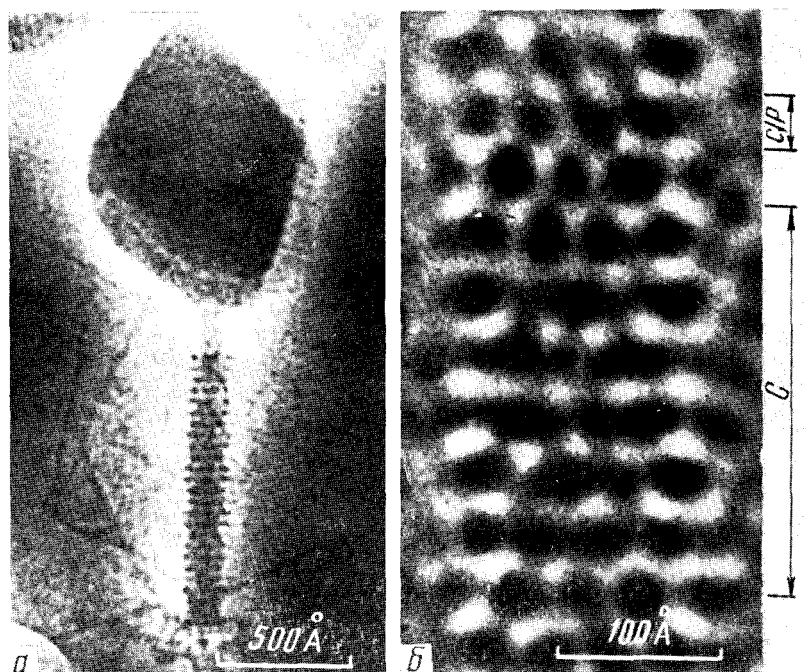


Рис. 1. *a* — микрофотография флага T2 E. coli B; *б* — увеличенный участок хвостового отростка

Таким образом, в митохондриях и гиалоплазме замыкающих клеток закрытых устьиц, по-видимому, может концентрироваться определенное количество осмотически активных веществ, которые при открывании устьица поступают в вакуоли замыкающих клеток.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
4 V 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Лепинджер, Митохондрия, М., 1966. ² Е. А. Мирославов, Бот. журн., 56, № 4 (1971). ³ J. E. Baker, L. G. Elfvin et al., Plant Physiol., 43, 12, 2001 (1968). ⁴ R. A. Fischer, T. C. Hsiao, Plant Physiol., 43, 12, 1953 (1968). ⁵ M. Guyot, C. Humbert, C. R., 270D, 23, 2787 (1970). ⁶ C. R. Hackenbrock, J. Cell Biol., 37, 2, 345 (1968). ⁷ P. B. Kaufman, L. B. Petering et al., Am. J. Bot., 57, 1, 33 (1970). ⁸ Landré Pierre, C. R., 269D, 11, 990 (1969). ⁹ C. D. Stoner, H. D. Sirak, J. Cell. Biol., 43, 3, 521 (1969). ¹⁰ W. W. Thomson, R. DeJournett, Am. J. Bot., 57, 3, 309 (1970). ¹¹ J. Zelitch, Ann. Rev. Plant Physiol., 20, 329 (1969).