

ВЛИЯНИЕ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКОГО КОЛЬЦА НА УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ У *POPULUS MEXICANA* (SALICACEAE)

© 2023 г. А. А. Паутов^{1,*}, С. М. Бауэр¹, О. В. Иванова¹, Е. Г. Крылова¹, Ю. О. Сапач¹,
А. Н. Иванова^{1,2}, О. В. Яковлева², Г. Р. Трухманова¹, И. А. Паутова²

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: a.pautov@spbu.ru

Поступила в редакцию 22.10.2023 г.

После доработки 03.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Световая и сканирующая электронная микроскопия использованы для изучения устьичных комплексов *Populus mexicana*, листья которого имеют ксероморфное строение. Устьичные комплексы этого тополя латероцитные и парацитные. Стенки побочных клеток образуют перистоматическое кольцо, которое опирается сверху в наружные тангентальные стенки замыкающих клеток. Для выяснения функции перистоматического кольца мы применили моделирование, используя метод конечных элементов. Моделирование показало, что в процессе открывания устьища выгибаются наружные и внутренние тангентальные стенки его замыкающих клеток. Перистоматическое кольцо ограничивает движение наружных тангентальных стенок замыкающих клеток. Благодаря перистоматическому кольцу открытая устьичная щель погружается глубже в эпидерму. Она уже и больше прикрыта наружными устьичными выступами, чем в комплексе без кольца. Обсуждается возможное влияние устьичной механики *P. mexicana* на потери воды при транспирации.

Ключевые слова: устьичный комплекс, перистоматическое кольцо, устьичные движения, моделирование

DOI: 10.31857/S0006813623120086, **EDN:** CYHOLN

Рельеф поверхности листьев разнообразен у цветковых растений. Поверхность может нести в разной степени выраженные углубления, на дне которых располагаются устьища. Или, напротив, устьища приподняты над эпидермой (Guttenberg, 1959). Для многих видов растений типично наличие складок поверхности, имеющих разное строение и расположение. Очень часто складки образованы кутикулой, а их субкутикулярное пространство заполнено пектиновыми веществами или фибриллярным материалом. Оно может также содержать кристаллы окислов кремния или оксалата кальция. Наконец, складчатость является у части видов следствием волнистости целлюлозных стенок (Cheng et al., 1986; Koch et al., 2009). Складки могут располагаться на стенках замыкающих клеток, опоясывая устьице (устьичные кольца) (Pautov et al., 2019). В свою очередь, перистоматические кольца образованы стенками побочных или соседних клеток (Wilkinson, 1979).

Нередко складки равномерно расходятся во все стороны от устьища (расходящиеся складки) или отходят в стороны от дорсальных стенок за-

мыкающих клеток (латеральные складки) (Stace, 1965). Возможны и иные варианты расположения складок возле устьища (Pautov et al., 2022). Наконец, они могут покрывать всю поверхность эпидермы. К числу распространенных вариантов рельефа поверхности этой ткани относится образование ее клетками папилл.

Существенно, что разным вариантам рельефа поверхности приписывается выполнение конкретных функций. Так, плотное расположение складок и наличие папилл резко снижает смачиваемость поверхности листовой пластинки. Это обеспечивает полноценное функционирование устьищ, предотвращая их заливание водой у растений, произрастающих в условиях большого количества осадков и повышенной влажности (Barthlott, Neinhuis, 1997; Neinhuis, Barthlott, 1997). Согласно результатам моделирования, наличие на клетках устьичных комплексов латеральных складок и устьичных колец влияет как на гидропассивные, так и на гидроактивные устьичные движения (Pautov et al., 2002, 2019). Расположение устьищ в устьичных камерах и индивидуальных устьичных

криптах может приводить к резкому сокращению потерь воды при транспирации (Roth-Nebelsick et al., 2013). Поверхность таких листьев испещрена мелкими отверстиями, пронизывающими наружные стенки камер и крипт. Сильное развитие складчатости поверхности эпидермы, при которой складки пересекают по несколько клеток, увеличивает прочность и жесткость ткани. Последнее может иметь существенное значение для подвижных тонких листьев. Имеются данные, согласно которым сгибание листовых пластинок тополей вызывает массовый поток водяного пара через них и понижает общее сопротивление на пути его движения приблизительно на 25% (Kramer, Kozłowski, 1983). Формирование крупных складок, как полагают, влияет на турбулентность воздушных потоков возле листовой пластинки и, как следствие, на температуру ее поверхности и транспирацию (Bargel et al., 2006).

Ивовые не являются исключением в отношении наличия у них различных вариантов рельефа поверхности листа (Pautov, 2002). Так, основные клетки *Idesia polycarpa* Maxim несут головчатые папиллы. Их головки соединены друг с другом перемычками, стенки которых образованы кутикулой, а полость — пектиновыми веществами. Перемычки образуют густую сеть над тканью, а головки папилл могут смыкаться над устьищами (Pautov et al., 2003). Папиллярность свойственна также эпидерме представителя крупнолистных тополей (секция *Leucoides* Spach) — *Populus heterophylla* L. Папиллы у этого вида меньше, не дифференцированы на ножку и головку и соединены друг с другом не перемычками, а складками кутикулы. Эпидерма *P. heterophylla* напоминает незавершившую развитие эпидерму *Idesia polycarpa* (Pautov et al., 2003). Для представителя секции бальзамических тополей (*Tacamahaca* Spach) — *Populus szechuanica* Schneid. и *P. tremula* L. (подсекция *Trepidae* Dode) типичны отходящие от устьиц складки. Кроме этого, у осины складки покрывают поверхность основных клеток. У *P. pruinosa* Schrenk, представляющего пустынные тополя (секция *Turanga* (Bunge) Dode), устьища слегка погружены в эпидерму, которая, включая клетки устьичных комплексов, сильно завоскована. У другого тополя из этой секции, *P. ilicifolia* (Engl.) Rouleau, растущего по долинам рек, пересекающим районы с господством акациевой саванны в Восточной Африке, побочные клетки образуют выросты, прикрывающие устьища (Pautov, 2002).

В большинстве случаев рельеф поверхности эпидермы листьев постоянен в пределах вида (Ahmad, 1962). По этой причине его особенности часто предлагается использовать в качестве диагностических (Wilkinson, 1979; Dehgan, 1980; Fontenelle et al., 1994; Klimko, Truchan, 2006; Srinual, Thammathaworn, 2008; Akçin, 2013). Однако в случае произрастания представителей вида в суще-

ственно различающихся условиях возможны изменения в его строении. Так, выше было отмечено, что для устьичных комплексов *P. tremula* типичны латерально отходящие от устьиц складки. На безлесных островах Белого моря встречаются стелющиеся растения этого вида. Они имеют более мелкие размеры листьев. В отличие от типичных для осины устьичных комплексов с латеральными складками у них можно наблюдать тенденцию к кольцообразному расположению складок вокруг устьиц, увеличение наружных устьичных выступов, уменьшение апертуры между ними (Pautov et al., 2021).

В ходе изучения поверхности листьев тополей, у *P. mexicana* Wesm. ex DC из секции черных тополей (*Aegeiros* Duby) были обнаружены перистоматические кольца (рис. 1a–c). Поскольку рельеф поверхности выполняет, в зависимости от его организации, ту или иную функциональную нагрузку, представляется целесообразным определить возможные функции перистоматического кольца, взяв за основу устьичный комплекс *P. mexicana*. Цель работы — оценка влияния перистоматического кольца на устьичную механику у *P. mexicana*. Задачи работы: 1. Охарактеризовать строение листьев *P. mexicana*. 2. Описать строение устьичного комплекса *P. mexicana*. 3. Сопоставить, используя методы моделирования, устьичные движения в комплексах с перистоматическим кольцом и без него.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучено строение листьев *Populus mexicana*, взятых с образцов, хранящихся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE 00018228, LE 00018229). Исследованы фрагменты из средней части листовой пластинки, расположенные между главной жилкой и краем листа. Предварительно они были размочены в смеси, состоящей из равных частей спирта (96%), глицерина и воды.

Для определения типов устьичных комплексов, длины устьиц и их числа на 1 мм² поверхности листа эпидерма листьев была отделена методом мацерации (Ker, 1990) и окрашена сафранином.

Материал для изготовления поперечных срезов листьев и устьичных комплексов фиксировали в 3%-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с постфиксацией в 2%-ном растворе OsO₄ на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0). После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов возрастающих концентраций материал заключали в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы толщиной 0.75 мкм были изготовлены на ультратоме Leica UC7 (Austria) и окрашены толудиновым синим. Препараты эпидермы и поперечных

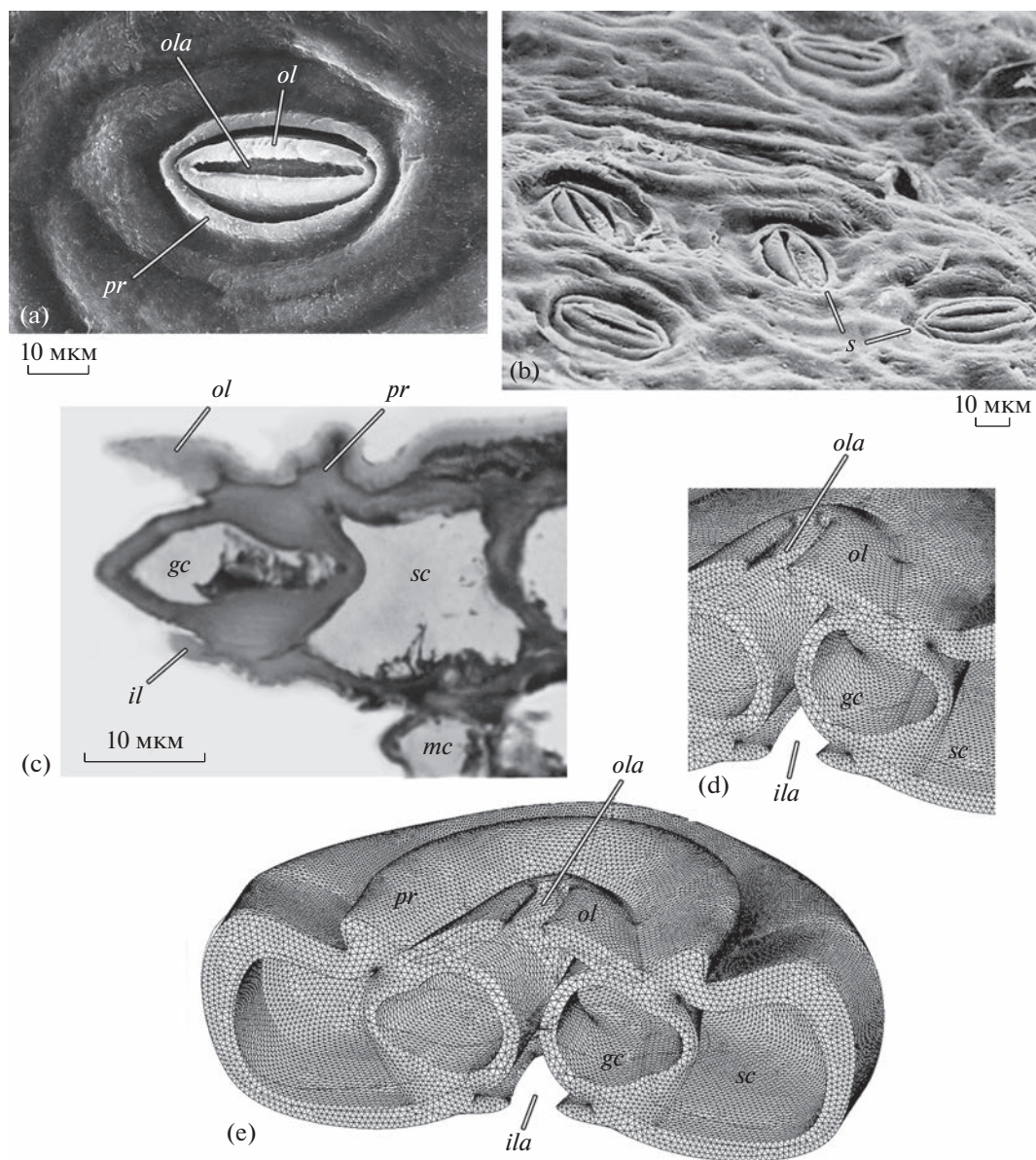


Рис. 1. Строение устьичного комплекса *Populus mexicana*. а – поверхность устьичного комплекса по данным СЭМ, б – общий вид поверхности эпидермы листа по данным СЭМ, с – фрагмент поперечного среза устьичного комплекса по данным световой микроскопии, д, е – фрагменты реконструированных устьичных комплексов без перистоматического кольца (д) и с кольцом (е). s – устьице, gc – замыкающая клетка, sc – побочная клетка, mc – клетка мезофилла, pr – перистоматическое кольцо, ol – наружный устьичный выступ, ola – апертюра наружных устьичных выступов, il – внутренний устьичный выступ, ila – апертюра внутренних устьичных выступов.

Fig. 1. Stomatal complex structure in *Populus mexicana*. a – surface of the stomatal complex under SEM, b – general view of the leaf epidermis surface under SEM, c – fragment of the stomatal complex cross section under light microscopy, d, e – fragments of modelled stomatal complexes with (e) and without (d) peristomal rim. s – stoma, gc – guard cell, sc – subsidiary cell, mc – mesophyll cell, pr – peristomal rim, ol – outer stomatal ledge, ola – outer stomatal ledge aperture, il – inner stomatal ledge, ila – inner stomatal ledge aperture.

срезов листьев изучены на световом микроскопе Leica DM 1000 (Wetzlar, Germany).

Для сканирующей электронной микроскопии объекты исследования обезжизняли в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата со спиртом и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой

углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе JSM-6390LA (Akishima, Japan).

При оценке качественного проявления количественных признаков строения листа использована их классификация из работы Б.Р. Васильева (Vasiliev, 1988).

Чтобы определить влияние перистоматического кольца на устьичные движения у *P. mexicana* мы использовали метод конечных элементов (Lawrence, 2006; Madenci, Guven, 2006). Конечно-элементное моделирование неоднократно применялось для изучения движения замыкающих клеток (Woolfenden, 2017; Carter et al., 2017; Pautov et al., 2019). Моделирование проведено с использованием программного комплекса ANSYS (ANSYS v.13.0). Оно включало в себя следующие шаги:

1. **Построение 3D-моделей.** По всей длине устьичных комплексов *P. mexicana* была сделана серия полутонких срезов. На основе их анализа были получены данные о взаимном расположении замыкающих и побочных клеток, форме этих клеток, толщине их стенок, положении устьичных выступов и перистоматического кольца, их величине. На основе этих сведений были построены устьичные комплексы с перистоматическим кольцом и без него (рис. 1d, e, 2a, b).

2. **Разбиение клеток устьичных комплексов на конечные элементы** (рис. 1d, e). Разбиение было выполнено с применением элементов PLANE42, SOLID45 и SOLID95, представленных в программном обеспечении ANSYS.

3. **Задание механических параметров.** В работе были приняты параметры, использованные ранее другими авторами при проведении моделирования. Кроме прочего, это полезно для сопоставления различных моделей, вычленения влияния геометрии клеток на устьичные движения. В данной работе модуль Юнга для клеточных стенок составил 108 МПа (Woolfenden et al., 2017), для устьичных выступов — 502 МПа (Wiedemann, Neinhuis, 1998). Тургорное давление в замыкающих клетках имитировалось созданием распределенной по их внутренней поверхности нагрузкой. Оно составило 3 МПа (Franks et al., 1998). Значения коэффициента Пуассона клеточных стенок колеблются у разных авторов от 0.45 до 0.5 (Fung, 1993; Braybrook, 2015). В данной работе оно составило 0.45 для клеточных стенок и 0.48 для устьичных выступов.

4. **Оценка результатов моделирования.** Были получены следующие характеристики моделей с перистоматическим кольцом и без него: изолинии суммарных перемещений клеточных стенок устьичных комплексов, относительная ширина открытых устьичных щелей, их положение относительно поверхности листа, относительная ширина апертур наружных и внутренних устьичных выступов открытых устьиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Листья *Populus mexicana* мелкие (площадь пластинки ~12 см²), очень тонкие (~130 мкм). Мезофил умеренной слойности (~6.5 слоя). Он дифференци-

рован на однослойную гиподерму, подстилающую нижнюю эпидерму и хлоренхиму изолатерального типа. Коэффициент палисадности хлоренхимы очень высокий, около 90%. Верхняя эпидерма очень мелкоклеточная (~3400 клеток/мм²), нижняя — мелкоклеточная (~3500 клеток/мм²). Листья амфистоматные. Устьица практически поровну распределены между нижней и верхней эпидермой (коэффициент амфистоматности ~53%). На единице поверхности как верхней, так и нижней эпидермы насчитывается среднее число устьиц (соответственно ~130 и 150 устьиц/мм²).

Устьица крупные. Их длина около 35 мкм. Они входят в состав устьичных комплексов латеро-цитного и парацитного типов. Характерная особенность комплексов *P. mexicana* — наличие перистоматических колец (рис. 1a). Они образованы целлюлозной стенкой и покрыты кутикулой. У замыкающих клеток утолщены наружные и внутренние тангентальные стенки (рис. 1c, 2c). Их дорсальные и вентральные стенки более тонкие. Устьица обладают развитыми наружными и внутренними выступами. Замыкающие клетки лежат на одном уровне с побочными клетками и частично погружены в них. Устьица слегка приоткрыты в эпидерму (рис. 1b).

Согласно данным моделирования, в ходе открывания устьиц происходит вертикальное движение тангентальных стенок их замыкающих клеток: наружных — в сторону поверхности эпидермы, внутренних — в сторону мезофилла (рис. 2c). При этом основные движения совершают внутренние тангентальные стенки клеток устьичных комплексов (рис. 2a). Максимальные перемещения здесь демонстрируют внутренние устьичные выступы, точнее их участки, расположенные в центральной части устьица. Они ослабевают ближе к полюсам аперттуры внутренних устьичных выступов. Существенные перемещения свойственны также граничащим с внутренними выступами центральным участкам внутренних тангентальных стенок замыкающих клеток. Они постепенно затухают как по направлению к полюсам устьица, так и по направлению к внутренним тангентальным стенкам побочных клеток.

Что касается наружных тангентальных стенок клеток устьичных комплексов, то перемещения претерпевают преимущественно стенки замыкающих клеток, прежде всего — наружные устьичные выступы (рис. 2a).

Вентральные и дорсальные стенки замыкающих клеток существенно менее подвижны по сравнению с тангентальными стенками (рис. 2a). Сравнительно малоподвижно и перистоматическое кольцо. Наиболее же слабые перемещения имеют место в наружных тангентальных стенках побочных клеток вокруг перистоматического кольца, на внешней стороне самого кольца, на

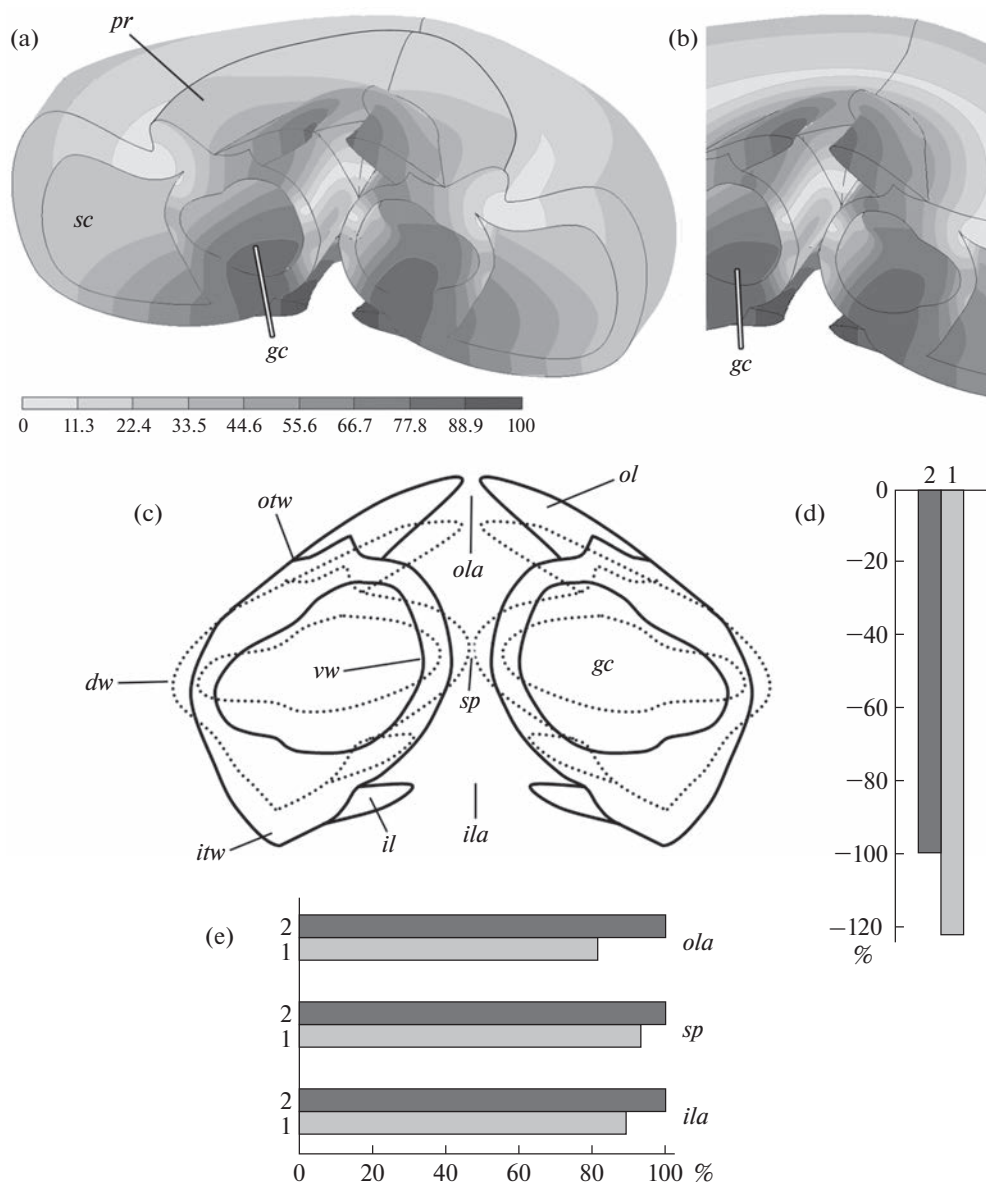


Рис. 2. Устьичные движения у *Populus mexicana*. а, б — изолинии суммарных перемещений клеточных стенок в устьичных комплексах с перистоматическим кольцом (Модель 1) (а) и без него (Модель 2) (б). На шкале показана величина перемещений (%) по отношению к максимальному перемещению в моделях, принятому за 100%, с — деформация замыкающих клеток после изменения в них тургорного давления. Замыкающие клетки закрытого устьища показаны пунктирной линией, открытого устьища — сплошной линией, д, е — диаграммы перемещений устьичной щели и апертур устьичных выступов: д — положение открытой устьичной поры в модели с перистоматическим кольцом по сравнению с ее начальной позицией, когда устьище закрыто. Положение открытой поры в модели без кольца (Модель 2) принято за 100%. Цифры на оси абсцисс — номера моделей. е — ширина устьичной щели и апертур выступов в Модели 1 по сравнению с их шириной в устьичном комплексе без перистоматического кольца (Модель 2) принятой за 100%. Цифры на оси ординат — номера моделей. ola — апертура наружных устьичных выступов, sp — устьичная щель, ila — апертура внутренних устьичных выступов, gc — замыкающая клетка, sc — побочная клетка, ol — наружный устьичный выступ, il — внутренний устьичный выступ, vw — ventral wall, dw — dorsal wall, otw — outer tangential wall, itw — inner tangential wall.

Fig. 2. Stomatal movements in *Populus mexicana*. а, б — isolines of the cell wall total displacements in the stomatal complexes with (Model 1, а) and without (Model 2, б) peristomal rim. On the scale, the percentage of displacement in relation to maximum displacement in the models taken as 100% is shown; с — deformation of the guard cells after turgor pressure change in them. The dotted line indicates the guard cells in the closed stoma, the solid line indicates the guard cells in the open stoma; д, е — charts of displacements of the stomatal pore and stomatal ledge apertures: д — the stomatal pore position in the model with peristomal rim (Model 1) when the stoma is open as compared with its initial position when the stoma is closed. The open stomatal pore position in the model without peristomal rim (Model 2) is taken as 100%. X-axis: the model numbers; е — the stomatal pore and stomatal ledge aperture widths in the Model 1 as compared with their widths in the stomatal complex without peristomal rim (Model 2) taken as 100%. Y-axis: the model numbers; ola — outer stomatal ledge aperture, sp — stomatal pore, ila — inner stomatal ledge aperture, gc — guard cell, sc — subsidiary cell, ol — outer stomatal ledge, il — inner stomatal ledge, vw — ventral wall, dw — dorsal wall, otw — outer tangential wall, itw — inner tangential wall.

участках вентральных стенок замыкающих клеток, расположенных между наружными устьичными выступами и устьичной щелью, а также на локальных участках дорсальных стенок замыкающих клеток, непосредственно граничащих с наружными тангентальными стенками побочных клеток (рис. 2a).

Картина перемещений стенок клеток устьичного комплекса без кольца очень похожа на такую в устьичном комплексе с кольцом. Однако есть и отличия. Так, в модели без кольца более подвижны наружные устьичные выступы и лежащие под ними наружные тангентальные стенки замыкающих клеток (рис. 2b).

Результаты моделирования свидетельствуют о том, что открывающаяся устьичная щель погружается в эпидерму глубже при наличии перистоматического кольца, чем без него (рис. 2d). При этом она несколько уже по сравнению с устьичной щелью в комплексе, имеющем кольцо (рис. 2e). Уже не только устьичная щель, но и апертуры как наружных, так и внутренних выступов (рис. 2e).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При проведении сравнительно-анатомического изучения листьев представителей секции *Aegeiros* (черные тополя) было выделено три их морфотипа. Листья *Populus mexicana* относятся к морфотипу *folium isolaterale*, который демонстрирует наиболее ксероморфное строение этого органа в секции. Для данного морфотипа характерны небольшие размеры листьев, высокий уровень изолатеральности хлоренхимы и амфистоматность пластинки, при которой устьица практически поровну распределены между верхней и нижней эпидермой (Pautov, 2002). Листья *P. mexicana* можно отнести к пикноморфному типу, отличительной особенностью которого является плотный мезофилл. Эти же черты строения присущи видам секции *Turanga*, составляющим ксероморфное ядро рода. Пустынные тополя, произрастающие в условиях засушливого климата, входят в состав растительности речных долин, заселяют песчаные почвы в межбарханных понижениях, по склонам и даже на вершинах грядовых песков при условии близкого залегания грунтовых вод (Kogovin, 1934; Komarov, 1936; Besschetnov, Grudinskaya, 1981). Два вида черных тополей *P. mexicana* и *P. fremontii*, имеющие листья f. *isolaterale*, представлены в настоящее время в Мексике и на юго-западе США, где проникают в пустынные районы. Они приурочены здесь к берегам пересыхающих рек, у которых в течение года не иссякает подрусловый поток, а также к местам выхода источников у подножия горных склонов (Walter, 1968). *P. mexicana* — дерево среднего и крупного размера. Встречается в прибрежных местообита-

ниях, вдоль рек, ручьев, канав. Полагают, что наблюдаемое сокращение численности этого вида до разбросанных отдельных деревьев и небольших рощ обусловлено строительством плотин и изменением русел рек (Felger et al., 2001).

Критическая зависимость обладающих неглубокой корневой системой растений *P. mexicana* от уровня залегания водных горизонтов позволяет ожидать наличия у них структурных особенностей, способных снизить потери воды через открытые устьища. Как известно, в ходе “типичных” устьичных движений замыкающие клетки открывающегося устьища совершают латеральные смещения, вдавливаясь в побочные или соседние клетки. В случае *P. mexicana* латерального смещения замыкающих клеток не происходит. Имеет место выгибание их наружных и внутренних тангентальных стенок. В результате клетки приобретают более округлую форму и между ними открывается устьичная щель. Однако, в наружные тангентальные стенки замыкающих клеток *P. mexicana* упирается перистоматическое кольцо, расположенное вокруг наружных устьичных выступов. Как свидетельствуют материалы моделирования, его присутствие ослабляет движения наружных тангентальных стенок. При этом открытая устьичная щель глубже погружена в эпидерму, она уже и сильнее прикрыта наружными устьичными выступами по сравнению с точно таким же устьичным комплексом, но без перистоматического кольца. Перистоматические кольца *P. mexicana* образованы клеточными стенками побочных клеток. Однако, по своему расположению они сходны с краевыми устьичными кольцами, которые образованы стенками замыкающих клеток. Во многом сходно и влияние этих структур на устьичные движения (уменьшение ширины открытой устьичной щели, ее более глубокое погружение в эпидерму (Pautov et al., 2019)).

Согласно широко распространенной точке зрения, погруженность устьиц относится к числу ксероморфных признаков (Vasilevskaya, 1954). Считается, что заглубление устьиц приводит к снижению подвижности воздуха над ними, увеличению сопротивления пограничного слоя воздуха на пути диффундирующего из листовой пластинки пара и, как следствие, к уменьшению потери воды. По мнению ряда исследователей, к числу наиболее эффективных пассивных способов снижения потерь воды при транспирации относится крайнее сокращение апертур наружных выступов и аналогичных им образований, практически до узких точечных отверстий. В этом случае уровень транспирации может быть снижен в несколько раз (Roth-Nebelsick et al., 2013). В то же время хорошо известно, что у растений, произрастающих в условиях сильной инсоляции и сухости воздуха, но при достаточном снабжении корней водой, фиксируется повышенная транспи-

рация, обеспечивающая, в частности, снижение температуры листьев (Kramer, Kozlowski, 1983). Такая картина свойственна, в частности, пустынным тополем (Usmanov, 1971). По сути, у *P. mexicana* имеет место компромиссный вариант строения устьичного комплекса, который, видимо, позволяет снизить потери воды открытыми устьищами, но не сокращает эти потери до крайних пределов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Листья *Populus mexicana* имеют ксероморфное (пикноморфное) строение. Их устьичные комплексы несут перистоматические кольца, которые влияют на устьичные движения. Наличие колец препятствует широкому раскрытию устьичной щели, способствует ее более глубокому погружению в лист, вызывает во время открывания устьища уменьшение отверстия между прикрывающими устьичную щель наружными устьичными выступами. Высказано предположение, что такой характер устьичных движений накладывают определенные ограничения на потери воды при транспирации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00572, <https://rscf.ru/project/22-24-00572/> с использованием оборудования ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета и ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. — *Curr. Sci.* 31: 388–390.
- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64. <https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? — *Funct. Plant Biol.* 33 (10): 893–910. <https://doi.org/10.1071/FP06139>
- Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. — *Planta*. 202: 1–8. <https://doi.org/10.1007/s004250050096>
- [Besschetnov, Grudinskaya] Бессчетнов П.П., Грудзинская Л.М. 1981. Туранговые тополя Казахстана. Алма-Ата. 152 с.
- Braybrook S.A. 2015. Measuring the elasticity of plant cells with atomic force microscopy. — In: *Biophysical Methods in Cell Biology*. 125: 237–254.
- Carter R., Woolfenden H., Baillie A., Amsbury S., Carroll S., Healicon E., Sovatzoglou S., Braybrook S., Gray J.E., Hobbs J., Morris R.J., Fleming A.J. 2017. Stomatal Opening Involves Polar, Not Radial, Stiffening Of Guard Cells. — *Curr. Biol.* 27: 2974–2983.
- Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. — *Can. J. Bot.* 64: 2088–2097. <https://doi.org/10.1139/b86-274>
- Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Felger R.S., Johnson M.B., Wilson M.F. 2001. The trees of Sonora, Mexico. Oxford. 296 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D. 1998. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. — *Plant Cell Environ.* 21: 94–100.
- Fung Y.C. 1993. Biomechanics: mechanical properties of living tissue. New York.
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. — In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 17/1. Berlin, Heidelberg. P. 399–414. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94755-1_18
- Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. — *Palaos*. 5: 548–569.
- Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 75(4): 309–324. <https://doi.org/10.5586/asbp.2006.038>
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- [Komarov] Комаров В.Л. 1936. Род Тополь. — В кн.: *Флора СССР*. Т. 5. М.-Л. С. 215–242.
- [Korovin] Коровин Е.П. 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М., Ташкент. 480 с.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1983. Physiology of woody plants. 462 p.
- Lawrence K.L. 2006. ANSYS workbench tutorial (ANSYS Release 10), SDC Publications, Schoroff Development Corporation.
- Madenci E., Guven I. 2006. The finite element method and applications in engineering using ANSYS. Springer Science+Business Media, LLC.
- Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. — *Ann. Bot.* 79: 667–677. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- [Pautov] Паутов А.А. 2002. Структура листа в эволюции тополей. СПб. 164 с.

- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. — Bot. J. Linn. Soc. 195 (3): 357–379. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — Trees — Structure and Function. 33 (5): 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Сапач Ю.О., Трухманова Г.Р., Яковлева О.В., Крылова Е.Г., Паутова И.А. 2022. Структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец. — Бот. журн. 107 (9): 869–884. <https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Яковлева О.В., Гордиенко Ю.В. 2003. О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств Flacourtiaceae и Salicaceae. — Бот. журн. 88 (2): 84–87.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Яковлева О.В., Колодяжный С.Ф. 2002. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (Salicaceae). — Бот. журн. 87 (1): 63–72.
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrín E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — Plant Cell Environ. 36 (3): 579–589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. — Nat. Hist. J. Chulalongkorn University. 8 (2): 121–134.
- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). 4 (1): 1–78.
- [Usmanov] Усманов А.У. 1971. Тополь. — В кн.: Дендрология Узбекистана. Т. 3. 263 с.
- [Vasilevskaya] Василевская В.К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. 183 с.
- [Vasiliev] Васильев Б.Р. 1988. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л. 208 с.
- [Walter] Вальтер Г. 1968. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. М. 551 с.
- Wiedemann P., Neinhuis C. 1998. Biomechanics of Isolated Plant Cuticles. — Botanica Acta. 111: 28–34.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. 1. Oxford. P. 97–117.
- Woelfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — The Plant Journal. 92: 5–18.

EFFECT OF THE PERISTOMATAL RIM UPON STOMATAL MOVEMENTS IN *POPULUS MEXICANA* (SALICACEAE)

A. A. Pautov^{a, #}, S. M. Bauer^a, O. V. Ivanova^a, E. G. Krylova^a, Yu. O. Sapach^a,
A. N. Ivanova^{a, b}, O. V. Yakovleva^b, G. R. Truchmanova^a, and I. A. Pautova^b

^aSt. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bV.L. Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

[#]e-mail: a.pautov@spbu.ru

Light and scanning electron microscopy were used to study the stomatal complexes of *Populus mexicana*, which has xeromorphic leaf structure. In this poplar, the stomatal complexes are laterocytic and paracytic. The subsidiary cell walls form the peristomatal rim, which rests upon the outer tangential walls of the guard cells. To elucidate the function of the peristomatal rim, we applied modelling using the finite element method. The modelling has shown that the inner and the outer tangential walls of the guard cells bend outward when the stoma is opening. The peristomatal rim hinders the movements of the outer tangential walls of the guard cells. Due to the peristomatal rim, the open stomatal pore sinks deeper into the epidermis. It is narrower and better covered with the outer stomatal ledges, than the one in the stomatal complex without peristomatal rim. The probability of influence of stomatal mechanics in *P. mexicana* upon water losses during transpiration is under discussion.

Keywords: stomatal complex, peristomatal rim, stomatal movements, modelling

ACKNOWLEDGMENTS

The research was funded by the grant of Russian Science Foundation, No. 22-24-00572, <https://rscf.ru/project/22-24-00572/> and carried out using the scientific equipment of the research resource Centre for Molecular

and Cell Technologies of the Research Park of St. Petersburg State University and the Core Facilities center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg, Russia).

REFERENCES

- Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. — *Curr. Sci.* 31: 388–390.
- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64.
<https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? — *Funct. Plant Biol.* 33 (10): 893–910. <https://doi.org/10.1071/FP06139>
- Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. — *Planta*. 202: 1–8.
<https://doi.org/10.1007/s004250050096>
- Besschetnov P.P., Grudzinskaya L.M. 1981. Turangovye topolya Kazakhstana [Turanga Poplars of Kazakhstan]. Alma-Ata. Kazakhstan. 152 p. (In Russ.)
- Braybrook S.A. 2015. Measuring the elasticity of plant cells with atomic force microscopy. — In: *Biophysical Methods in Cell Biology*. 125: 237–254.
- Carter R., Woolfenden H., Baillie A., Amsbury S., Carroll S., Healicon E., Sovatzoglou S., Braybrook S., Gray J.E., Hobbs J., Morris R.J., Fleming A.J. 2017. Stomatal Opening Involves Polar, Not Radial, Stiffening Of Guard Cells. — *Curr. Biol.* 27: 2974–2983.
- Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. — *Can. J. Bot.* 64: 2088–2097.
<http://doi.org/10.1139/b86-274>
- Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Felger R.S., Johnson M.B., Wilson M.F. 2001. *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford. 296 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133.
<https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D. 1998. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. — *Plant Cell Environ.* 21: 94–100.
- Fung Y.C. 1993. *Biomechanics: mechanical properties of living tissue*. New York.
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. — In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 17/1. Berlin, Heidelberg. P. 399–414.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-94755-1_18
- Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 75 (4): 309–324.
<http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2006.038>
- Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. — *Palaeos*. 5: 548–569.
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Komarov V.L. 1936. The Genus *Populus*. — In: *Flora USSR*. Vol. 5. Moscow–Leningrad. P. 215–242 (In Russ.).
- Korovin E.P. 1934. *Rastitel'nost' Sredney Azii i Yuzhnogo Kazakhstana* [Vegetation of Central Asia and Southern Kazakhstan]. Moscow, Tashkent. 480 p. (In Russ.).
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1983. *Physiology of woody plants*. 462 p.
- Lawrence K.L. 2006. *ANSYS workbench tutorial (ANSYS Release 10)*, SDC Publications, Schoroff Development Corporation.
- Madenci E., Guven I. 2006. *The finite element method and applications in engineering using ANSYS*. Springer Science+Business Media, LLC.
- Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. — *Ann. Bot.* 79: 667–677.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. — *Bot. J. Linn. Soc.* 195 (3): 357–379. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees – Structure and Function*. 33 (5): 1459–1474.
<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- Pautov A.A., Sapach Yu.O., Truchmanova G.R., Yakovleva O.V., Krylova E.G., Pautova I.A. 2022. Structural diversity of stomatal rings and peristomatal rims. — *Bot. Zhurn.* 107 (9): 869–884 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- Pautov A.A., Yakovleva O.V., Gordienko Yu.V. 2003. On similarity of the leaf epidermis structure in Flacourtiaceae and Salicaceae. — *Bot. Zhurn.* 88 (2): 84–87 (In Russ.).
- Pautov A.A., Yakovleva O.V., Kolodyazhnyy S.F. 2002. Mikrorel'ef poverkhnosti list'ev u *Populus* (Salicaceae) [Microrelief of the leaf surface in *Populus* (Salicaceae)]. — *Bot. Zhurn.* 87 (1): 63–72 (In Russ.).
- Pautov A.A. 2002. *Leaf structure in the evolution of poplars*. Saint Petersburg. 164 p. (In Russ.).
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrin E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — *Plant Cell Environ.* 36 (3): 579–589.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. — *Nat. Hist. J. Chulalongkorn University*. 8 (2): 121–134.

- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). 4 (1): 1–78.
- Usmanov A.U. 1971. *Populus* [Тополь]. — In: Dendrologiya Uzbekistana [Dendrology of Uzbekistan]. Vol. 3. 263 p. (In Russ.).
- Vasilevskaya V.K. 1954. Formirovanie lista zasukhoustoychivyykh rasteniy [Leaf formation in drought-resistant plants]. Ashgabat. 183 p. (In Russ.).
- Vasiliev B.R. 1988. Stroenie lista drevesnykh rasteniy razlichnykh klimaticheskikh zon [Leaf structure of the wood plants of different climatic zones]. Leningrad. 208 p. (In Russ.).
- Walter H. 1968. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 1. Die tropischen und subtropischen Zonen. Moscow. 551 p. (In Russ.).
- Wiedemann P., Neinhuis C. 1998. Biomechanics of Isolated Plant Cuticles. — Botanica Acta. 111: 28–34.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.
- Woolfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — The Plant Journal. 92: 5–18.