

Что такое «кольцо Флорина»? Не пора ли обратиться к первоисточнику?

А.Г. Платонова, В.Р. Филин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
platon-anna@yandex.ru

Рассмотрена история появления и употребления термина «кольцо Флорина». Его предложили Дж.Бухгольц и Н.Грей [Buchholz, Gray, 1948a] для обозначения отмеченного Р.Флорином [Florin, 1931] окружающего замыкающие клетки устьица прозрачного кольца, обусловленного наличием щелевидной борозды в кутикулярном слое побочных клеток. Впоследствии кольцом Флорина называли локальное утолщение кутикулы побочных клеток [Townrow, 1965], кольцевидный валик, образованный папиллами побочных клеток [Oladele, 1983, и многие другие], и ложбинку на поверхности эпидермы между побочными клетками и соседними с ними основными клетками эпидермы [Knopf et al., 2012]. Во избежание терминологической путаницы целесообразно придерживаться первоначального значения термина.

В опубликованной недавно работе [Knopf et al., 2012] по выявлению родственных связей 137 видов из 18 родов Podocarpaceae на основе анализа ДНК, анатомических и морфологических признаков и биогеографии растений был использован и такой признак эпидермы листа, как кольцо Флорина. Его учитывали при филогенетическом анализе ногоплодниковых и ранее [Kelch, 1997], но, если Д.Келч кольцом Флорина называл окружающий устьичное отверстие кольцевидный валик, то П.Кнопф с соавторами обозначают этим термином расположенную на границе побочных и прилегающих к ним основных клеток эпидермы кольцевидную ложбинку. Так что же такое кольцо Флорина – валик или ложбинка? Чтобы ответить на этот вопрос, проследим историю данного термина.

Р.Флорин [Florin, 1931], изучавший эпидерму фотосинтезирующих органов современных и ископаемых голосеменных, отметил на поверхности кутикулы многих хвойных окружающее надустыичную полость валикообразное возвышение («wallartige Erhöhung»), образованное папиллами побочных клеток. В покрывающей эпидерму устойчивой к мацерации пленке, которую палеоботаники традиционно называют кутикулой [Kerp, 1990], анатомы уже в начале XX столетия выделяли собственно кутикулу и подстилающий ее кутикулярный слой [Wisseling, 1925], ультраструктуру и химический состав которых впоследствии изучали разными методами многие исследователи. Упомянув сводку К.Висселинга,

Р.Флорин в своей работе термин «кутикула» употребляет крайне редко и при описании эпидермы чаще всего пользуется термином «кутикулярный слой» («Kutikularschicht»), замечая, что, поскольку границу между кутикулой и кутикулярным слоем провести трудно, на рисунках в его работе они вместе показаны черным цветом. На поперечных срезах листа многих видов *Podocarpus* L'Hér. ex Pers. s. lat. из секции *Eupodocarpus* Engl. подрода *Protopodocarpus* Engl. (виды этой секции теперь относят к роду *Podocarpus* L'Hér. ex Pers.)¹ в наружной (или верхней, по И.Н. Свешниковой [1970]) папиллозной стенке побочных клеток Р.Флорин различал: а) тонкую часть проксимальной стенки, обращенную к надустыичной полости, б) сильно утолщенную часть проксимальной стенки, сильно утолщенную дистальную часть стенки, примыкающую к вечноной клетке, и щелевидную борозду в кутикулярном слое между б и с (таблица, фиг. 1). При рассматривании окрашенной сафранином или другими основными (катионными) красителями кутикулы (в широком смысле слова) в световой микроскоп с поверхности щелевидная борозда выглядит как светлая узкая полоса² (таблица, фиг. 2).

¹ Современная таксономия Podocarpaceae здесь и далее указана по [Knopf et al., 2012].

² «<...> Zwischen b und c eine innere schlitzzartige Furche in der Kutikularschicht vorhanden, die in Oberflächenansicht als schmale, licht gefärbte Zone hervortritt» [Florin, 1931, S. 579].

Не ставя перед собой в работе 1931 года задачу ревизии рода *Podocarpus*, Р.Флорин замечает, что наличие щелевидной борозды в кутикулярном слое может оказаться полезным признаком при классификации видов секции *Eupodocarpus*, поскольку она есть у видов, обладающих определенной морфологией генеративных органов и распространенных в определенных районах земного шара. Этот признак и был использован Дж.Бухгольцем и Н.Грей при ревизии американских видов ногоплодника. В первой части своей работы [Buchholz, Gray, 1948a] они назвали узкое прозрачное кольцо в кутикуле кольцом Флорина³, подчеркивая, очевидно, не просто тот факт, что Р.Флорин первым отметил важное систематическое значение этого признака, но и громадные заслуги шведского ботаника в изучении современных и ископаемых голосеменных.

Насколько нам удалось установить, впервые за 17 лет после публикации первой части работы Дж.Бухгольца и Н.Грей термин «кольцо Флорина» использует Дж.Таунроу [Townrow, 1965] при описании остатков *Podocarpus* и сближаемой с *Podocarpaceae* под вопросом *Coronelia molinae* Florin из третичных отложений Тасмании. Говоря о кольце Флорина, Дж.Таунроу ссылается на работу Р.Флорина 1931 года и работу Дж.Бухгольца и Н.Грей 1948 года. При этом кольцо Флорина на рисунках кутикулы новых ископаемых видов ногоплодника показано в виде темной, без узкой светлой линии, полосы на белом фоне остальной поверхности наружной стенки побочных клеток. Относя *P. tasmanicus* Townrow к подроду *Stachycarpus* Engl. (теперь род *Prumnopytis* Phil.), Дж.Таунроу замечает, что, хотя кольца Флорина у этого вида нечеткие, они, вероятно, имеются всегда. Но изучивший эпидерму 17 видов этого подрода Р.Флорин щелевидной борозды в кутикулярном слое валикообразного возвышения папиллозных побочных клеток у этих видов не отмечал и писал лишь о сильно кутинозировавшем дистальном участке наружной стенки побочных клеток, который в виде темной полосы и изобразил на рисунке кутикулы *P. tasmanicus* Дж.Таунроу. Характеризуя эпидерму *C. molinae*, у которой папиллы побочных клеток нередко образуют тесную группу, Дж.Таунроу пишет о том, что на одном из листьев наблюдается переход от обособленных папилл к хорошо выраженному кольцу Флорина.

³ «In the cells of the first rank encircling the stoma, there may be a special furrow in the cuticular thickening forming a complete translucent ring. This was described by Florin (1931) and we refer to this character as the Florin ring» [Buchholz, Gray, 1948a, p. 52].

В том, что под кольцом Флорина Дж.Таунроу понимает не узкую светлую кольцевидную полосу, проходящую через побочные клетки при рассмотрении кутикулы с поверхности, а сильно кутинозировавшую часть стенки побочных клеток, убеждают его последующие работы. В диагнозе описанного им из юрских отложений Антарктиды *Nothodacrydium warrenii* Townrow указано, что кольцо Флорина – это утолщение кутикулы вокруг устьичного отверстия⁴. Сравнивая *N. warrenii* с видами выделенной Р.Флорином в пределах рода *Dacrydium* Sol. ex G.Forst. s. lat. группы В (теперь роды *Dacrydium* Sol. ex G.Forst и *Halocarpus* Quinn), Дж.Таунроу еще раз подчеркивает, что у этого ископаемого растения кольца Флорина у большинства устьиц отсутствуют, а на приведенном для сравнения рисунке кутикулы представителя группы В – *D. araucarioides* Brongn. et Gris., кольцо Флорина изображено так же, как у *P. tasmanicus*, то есть в виде темной, без светлой линии, полосы в дистальной части наружной стенки побочных клеток. То же понимание кольца Флорина как утолщения кутикулы стенки побочных клеток без щелевидной борозды в кутикулярном слое, выказано и в диагнозе описанного из юрских отложений Новой Зеландии представителя подокарповых – *Mataia podocarpoides* (Ettinghausen) Townrow⁵. При анализе работ Дж.Таунроу трудно отделаться от мысли, что он не только не прочитал предваряющую ревизию рода анатомическую часть работы Дж.Бухгольца и Н.Грей [Buchholz, Gray, 1948a], но и не обратил внимание на приведенные этими авторами микрофотографии кутикулы видов с кольцом Флорина и без такового [Buchholz, Gray, 1948b].

В опубликованных на протяжении последующих 16 лет работах термин «кольцо Флорина», насколько нам удалось установить, упомянут лишь один раз – в работе И.Н. Свешниковой [1970]. Предлагая латинские названия терминов, используемых при описании эпидермы современных и ископаемых хвойных, стенки побочных клеток с кольцом Флорина она называет «paries anulo Florini praeditus», определяя кольцо Флорина как «светлое кольцо вокруг замыкающих клеток (при рассмотрении устьичного аппарата сверху), проходящее через побочные клетки

⁴ «Lateral subsidiary cells two to four, generally smooth, but rarely bearing a low and obscure Florin Ring (cutin thickening round the stomatal pit)» [Townrow, 1967a, p. 137].

⁵ «Stomatal pit rectangular, normally overhung with separate or somewhat conerescent papillae; continuous ring of thickened cutin round stomatal pit (Florin Ring) absent» [Townrow, 1967b, p. 127].

ближе к границе с вечноными клетками» [Свешникова, 1970, с. 522]. А в тех работах, где упомянуть кольцо Флорина не помешало бы, авторы этот термин не употребляют. Так, характеризуя обнаруженные в эоценовых слоях штата Теннесси листья ногоплодника, отнесенного к подроду *Stachycarpus*, Д.Дилчер [Dilcher, 1969] хотя и упоминает работы Дж.Таунроу [Townrow, 1965] и Дж.Бухгольца и Н.Грей [Buchholz, Gray, 1948a, b], пишет лишь о том, что утолщенное кольцо из кутина у побочных клеток видов этого подрода отмечал еще Р.Флорин в 1931 году.

В.А. Красилов [1965], относя *Podocarpus sujfunensis* Krassilov из отложений раннего мела Приморья к подроду *Nageia* Gaertn. и сближая ископаемый вид с современным *P. blumei* Endl. (сейчас *Nageia wallichiana* (C.Presl) Kuntze), обходит молчанием тот факт, что характеризуя виды секции *Nageia* Endl. подрода *Protopodocarpus*, Р.Флорин (на работы которого В.А. Красилов ссылается) отмечает наличие у них щелевидной борозды в кутикулярном слое стенки побочных клеток и приводит микрофотографию эпидермы *P. blumei* с поверхности, на которой прекрасно видно светлое кольцо в кутикулярном слое [Florin, 1931, Taf. 29, Fig. 12]. О щелевидной борозде в стенке побочных клеток видов секции *Nageia* В.А. Красилов не упоминает и в последующих характеристиках *P. sujfunensis* [Красилов, 1967; Krassilov, 1974].

Характеризуя морфологию четырех южноафриканских видов ногоплодника из секции *Eurodocarpus*, Э.Сконрад и Г. ван дер Скейф [Schoonraad, van der Schijff, 1975] пишут о важном диагностическом значении отмеченной Р.Флорином щелевидной борозды в стенке побочных клеток. Обнаружив ее у *Podocarpus latifolius* (Thunb.) R.Br. ex Mirb., они называют эту борозду кутикулярным желобком («cuticular groove») и термин «кольцо Флорина» не употребляют, хотя работа Дж.Бухгольца и Н.Грей 1948 года в библиографии к статье приведена.

С широким внедрением в практику исследований сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) связаны дальнейшие изменения в понимании термина «кольцо Флорина». Воспользовавшись помощью К.Элвина при изучении листьев ископаемых и современных хвойных с помощью СЭМ в Имперском колледже в Лондоне, М.Боултер [Boulter, 1971] отмечает, что у ныне живущих хвойных, особенно у видов *Pinus* и *Podocarpus*, выступы кутикулы (cuticular protrusions) побочных клеток образуют вокруг надустычной полости приподнятое кольцо (raised rim), которое он, ссылаясь на работу Дж.Бухгольца и Н.Грей, называет кольцом Фло-

рина. На приведенном в его работе рисунке поперечного среза устьица *Pinus peuce* Griseb. (рисунков, а) щелевидная борозда в кутикулярном слое отсутствует, и речь в действительности идет о выступах наружной периклиальной стенки побочных клеток.

Так же понимает термин «кольцо Флорина» и нигерийский исследователь Ф.Оладеле [Oladele, 1983]⁶, изучивший кутикулу 48 видов из 19 родов кипарисовых и таксодиевых в Лондоне с помощью СЭМ под руководством К.Элвина, который вместе с М.Боултером разрабатывал методы мацерации кутикулы хвойных [Alvin, Boulter, 1974]. Это проиллюстрировано им на многочисленных микрографиях (см., например, таблица, фиг. 4). В данном Ф.Оладеле определении кольца Флорина ссылка на работу Дж.Бухгольца и Н.Грей выглядит, по меньшей мере, странной, поскольку о прозрачном кольце в кутикуле побочных клеток, которое можно увидеть в световой микроскоп, речь не идет. Сославшись на работу Р.Флорина 1931 года, Ф.Оладеле сообщает о том, что кольцо Флорина – обычный признак эпидермы современных хвойных, а выделив четыре типа колец по особенностям микроморфологии поверхности листа, он приходит к выводу о том, что кольцо Флорина – признак, который может оказаться полезным при решении таксономических вопросов. Отметим, что И.Н. Свешникова, давшая, как сказано выше, латинский эквивалент названию термина «кольцо Флорина», приступила к изучению кутикулы таксодиевых с помощью СЭМ задолго до Ф.Оладеле, в 1970 году в Швеции и, характеризуя эпидерму *Metasequoia glyptostroboides* Hu et W.C. Cheng и *Taxodium distichum* (L.) Rich., писала о том, что вход в надустычную ямку окаймлен, соответственно, «в виде сосочков и валиков» и «в виде кольца выростами верхних горизонтальных стенок побочных клеток» [Свешникова, 1978, вклейка к статье, рис. 1]. Кольцевидные валики вокруг надустычной полости у *Cheirolepidiaceae* отмечала и Дж.Уотсон, называя их «rim of stomatal pit» [Watson, 1977].

Через два года в том же журнале, что и статья Ф.Оладеле, была опубликована работа японских авторов, изучивших с помощью СЭМ поверхность эпидермы у 51 вида *Pinus* [Yoshie, Sakai, 1985]. Они фактически повторили данное Ф.Оладеле определение термина «кольцо Фло-

⁶ «The Florin ring is a term applied to a raised ring or cuticular wall protrusion produced by the subsidiary cells, forming the outer rim of the stomata (Buchholz and Gray, 1948)» [Oladele, 1983, p. 1232].

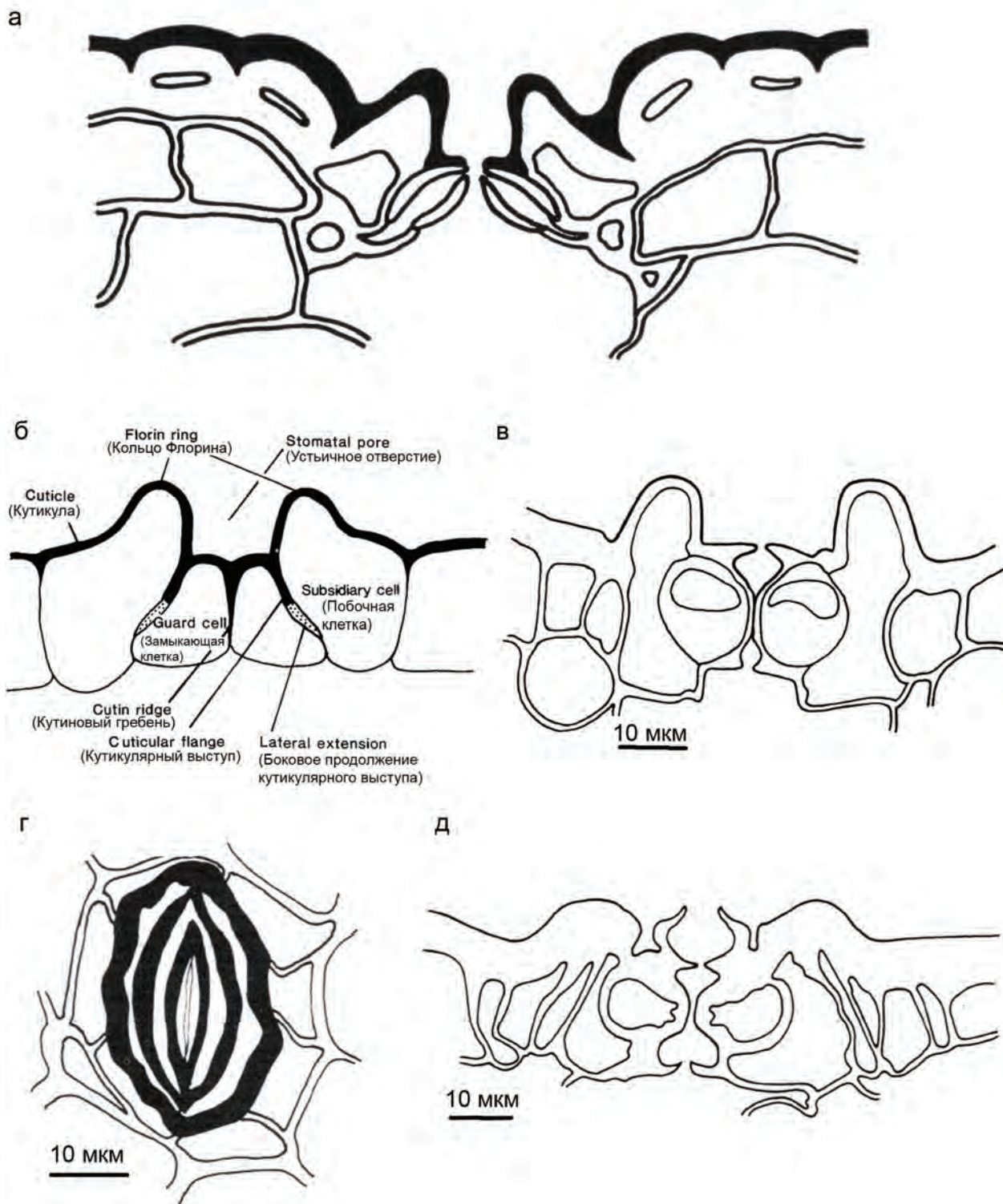


Рисунок. Поперечные срезы: а – устьице *Pinus peuce* (по [Boulter, 1971, p. 216, fig. 1]); б – типичный для ногоплодниковых устьичный комплекс (по [Wells, Hill, 1989, p. 372, fig. 1]); в – устьице *Garrya elliptica* Douglas (*Garryaceae*) (по [Wilkinson, 1988, p. 108, fig. 10.5 (k)]); устьице *Ceriops decandra* (Griff.) Hou (*Rhizophoraceae*) с поверхности (г) и на поперечном срезе (д) (по [Wilkinson, 1988, pl. 2 (I), figs 10.4 (g), 10.5 (h)])

рина»⁷. Можно согласиться с ними в том, что на валикообразное возвышение вокруг надустьичной полости впервые обратил внимание Р.Флорин, но ошибочно считать, что Р.Флорин придавал этому валикообразному возвышению таксономическое значение и что это возвышение назвали кольцом Флорина Дж.Бухгольц и Н.Грей.

Ссылаясь на работы Ф.Оладеле, Ф.Ёсиэ и А.Сакаи, кольцом Флорина стали называть валикообразное кольцевидное возвышение вокруг устьичного отверстия и другие исследователи, изучавшие с помощью СЭМ не только внешнюю, но и внутреннюю поверхность получаемой в результате мацерации листьев современных хвойных кутикулы⁸. «Кольца Флорина» были выявлены у тех хвойных, которые, согласно Р.Флорину [Florin, 1931], характеризуются наличием валикообразного возвышения из папилл побочных клеток. Такие «кольца» были описаны у *Araucariaceae* – у *Agathis* [Stockey, Atkinson, 1993], но не у *Araucaria* [Stockey, Ko, 1986]. И понятно почему: у араукарии, согласно Р.Флорину [Florin, 1931], непиллозные побочные клетки располагаются на уровне или даже ниже уровня основных клеток эпидермы, а у агатиса побочные клетки обладают папиллами, возвышающимися над поверхностью основных клеток⁹.

«Кольца Флорина» описаны также у многих *Podocarpaceae* [Mill, Schilling, 2009; Schilling, Mill, 2011; Stockey, Frevel, 1997; Stockey, Ko, 1988; Stockey et al., 1992, 1995, 1998; Wells, Hill, 1989], в том числе и у тех, у которых щелевидную борозду в кутикулярном слое Р.Флорин и не отмечал. И, напротив, у *Dacrydium* Sol. ex G.Forst. s. lat., виды которого, согласно Р.Флорину, могут обладать такой бороздой, но

папиллы побочных клеток бывают и нечетко вырженными и располагаются на уровне или даже ниже уровня основных клеток эпидермы, «кольцо Флорина» не обнаруживают [Stockey, Ko, 1990]. Выделили даже полные, прерывистые, спаренные («double») кольца и отметили, что на одном и том же листе есть устьица с «кольцом» и без него [Stockey et al., 1992].

Подробно были охарактеризованы «кольца Флорина» еще и у многих других, не охваченных исследованием Ф.Ёсиэ и А.Сакаи видов *Pinus* [Ickert-Bond, 2000; Kim et al., 1999; Stabentheimer et al., 2004; Whang et al., 2001, 2004].

Как валик вокруг устьичного отверстия понимают кольцо Флорина и аргентинские палеоботаники [Archangelsky, del Fueyo, 1989], описавшие из отложений раннего мела Патагонии *Squamastrobis tigrensis* Archangelsky et del Fueyo. Найдя с генеративными органами побеги, которые ранее в стерильном состоянии определяли как *Brachyphyllum tigrense* Traverso, они отнесли это хвойное к ногоплодниковым.

С таким же пониманием термина «кольцо Флорина» сталкиваешься, читая характеристику ногоплодниковых из третичных отложений Австралии и Новой Зеландии [Bigwood, Hill, 1985; Hill, Carpenter, 1991; Hill, Pole, 1992; Pole, 1993, 1997]. И это тем более удивительно, что Д.Гринвуд [Greenwood, 1987] при описании ископаемых ногоплодниковых из Австралии, следуя таксономической обработке рода *Podocarpus*, предложенной Д. Де Лаубенфельсом [Laubenfels, 1985], отметил настоящие кольца Флорина у *Podocarpus platyphyllum* D.R. Greenwood.

Как окружающее надустьичную полость валикообразное кольцо понимают термин «кольцо Флорина» и палеоботаники, изучавшие листья меловых араукариевых [Cantrill, 1992] и кипарисовых [McIver, 2001].

Читая перечисленные выше работы, трудно отделаться от ощущения, что многие из авторов, которые, говоря о кольце Флорина, ссылаются на работу Р.Флорина 1931 года или работу Дж.Бухгольца и Н.Грей, делают это pro forma, поскольку под кольцом Флорина понимают совсем иное. П.Уэллс и Р.Хилл [Wells, Hill, 1989] не пишут о том, кто предложил этот термин, но, чтобы помочь читателю разобраться в терминологии¹⁰ приводят рисунок (рисунок, б), свидетельствующий о том, что кольцо Флорина в их понимании – это валик, образованный выпячи-

⁷ «The Florin ring is a term applied to a raised ring produced by the cells circling the stomata in the leaves of conifers (Buchholz and Gray, 1948). This was first described by Florin (1931) and its taxonomic importance was emphasized (Florin, 1931, 1951; Buchholz and Gray, 1948; Boulter, 1971)» [Yoshie, Sakai, 1985, p. 2150].

⁸ При использовании СЭМ, а не трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ), речь о различении собственно кутикулы и слоев клеточной стенки обычно не идет. В состав кутикулы нередко включают даже остающиеся после мацерации (очевидно, сильно одревесневшие) не только боковые, но и внутренние периклинальные стенки основных клеток эпидермы [Miranda, Charhecar, 1980].

⁹ Но наличие отмеченной Р.Флорином у видов *Agathis* поровидной борозды («porenartige innere Furche») в папиллах побочных клеток также создает эффект светлого кольца вокруг замыкающих клеток (см. [Florin, 1931, Taf. 33]), что соответствует кольцу Флорина по определению Дж.Бухгольца и Н.Грей.

¹⁰ «The terminology for cuticular structures is complex and in order to assist in interpretation the major features considered to be of taxonomic significance are illustrated in a stylized diagram...» [Wells, Hill, 1989, p. 370].

ваниями побочных клеток (папиллами). Судя по этому рисунку, о локальном утолщении кутикулы побочных клеток, которое Дж.Таунроу рассматривал как кольцо Флорина, равно как и о выступах кутикулы, представляющих собой кольцо Флорина согласно М.Боултеру, в данном случае речь не идет. Естественно, что при такой трактовке термина «кольцо Флорина» полагая ложбинка на внутренней поверхности кутикулы свидетельствует о наличии валика на ее внешней поверхности.

На фоне многочисленных работ по изучению кутикулы хвойных с помощью СЭМ, в том числе и по Podocarpaceae, не удивительно, что Д.Келч [Kelch, 1997], приступивший к филогенетическому анализу ногоплодниковых, кодируя морфологические признаки, следует трактовке кольца Флорина, принятой в этих работах¹¹, но появление четыре года спустя после публикации статьи П.Кнопфа с соавторами [Knopf et al., 2012] новой и необычной трактовки кольца¹², объяснить трудно¹³. Хотя и Д.Келч, и П.Кнопф с коллегами ссылаются на работу Р.Флорина [Florin, 1931] и работу Дж.Бухгольца и Н.Грей [Buchholz, Gray, 1948a], ясно, что под кольцом Флорина они понимают не то же самое, что понимали Дж.Бухголец и Н.Грей.

На этом в истории термина «кольцо Флорина» можно было бы поставить точку, если бы не замечание Ф.Оладеле [Oladele, 1983] о том, что подобную кольцу Флорина структуру у покрытосеменных называют кутикулярным ободком (cuticular rim). При этом среди прочих он ссылается на работу Х.Уилкинсона [Wilkinson, 1978], изучавшего эпидерму представителей *Coscinia* из *Menispermaceae*. Но в этой работе Х.Уилкинсон структуру, образованную кутикулярными выростами замыкающих клеток называет полярным

ободком (polar rim), а кутикулярным ободком ее называл изучавший это семейство еще раньше Д.Катлер [Cutler, 1975]. Позднее, в своей работе по изучению поверхности листа покрытосеменных Х.Уилкинсон [Wilkinson, 1988] отметил, что следует отличать устьичный ободок, или гребень (stomatal rim or ledge), который располагается на уровне основных клеток эпидермы или выше него, от околоустьичного ободка (peristomatal rim), кутикулярных чаш, или валов (cuticular cups (ramparts)), и погруженных устьиц (sunken stomata), замечая, что резкую границу провести между ними трудно¹⁴.

Сходство между образованным кутикулой невысоким околоустьичным ободком и кольцевидными валиками, которые как кольца Флорина описывал Ф.Оладеле, действительно существует (ср. таблица, фиг. 3 и 4), но кольцо Флорина в понимании исследователей, изучающих кутикулу хвойных с помощью СЭМ (как это проиллюстрировали П.Уэллс и Р.Хилл) более соответствует изображенному у Х.Уилкинсона папиллозному валику (ср. рисунок, б и в), играющему, как он справедливо отмечает, такую же функциональную роль в регуляции газообмена, что и околоустьичный ободок (рисунок, г, д). А потому нельзя исключить того, что кто-либо из изучающих кутикулу покрытосеменных, увидев микрографии кутикулы хвойных, начнет и кольцевидные валики на поверхности эпидермы покрытосеменных называть кольцами Флорина. И это, вроде бы, не должно нас смущать, поскольку история ботаники дает немало примеров того, как аналогичные в некотором отношении органы или структуры называют одинаково. Так говорят о гаптерах у лишайников, мхов, хвощей и *Rhodostemaceae*, о папиллах у мхов и голосеменных, о ризоморфах у грибов и плауновидных, о филлидиях и каулидиях у водорослей и мхов, об элатерах у печеночников, хвощевидных и орхидных. Правда, иногда негомологичные органы называют по-разному. Так, лист мохообразных, умалчивая о филлидиях водорослей, называют филлидием, лист плауновидных – филлоидом, а лист остальных сосудистых растений – просто листом. Но использование одного термина – «кольцо Флорина» – для описания разных особенностей строения одной и той же структуры – валикообразного кольца из папилл побочных клеток – неприемлемо хотя бы из чисто практических соображений.

Предлагая термины для классификации дисперсных кутикул, С.В. Мейен [1965] заметил, что

¹⁴ «I propose the term peristomatal rim for low ridges of cuticle <...>. There is no clear distinction between rim, cup and flask...» [Wilkinson, 1988, p. 107, 109].

¹¹ «The presence (1) or absence (2) of raised ring around the stomata (Florin rings)...» [Kelch, 1997, p. 130].

¹² «Florin ring: visible canal-like breaks between the subsidiary cells of the stomata and the epidermal cells... These ring-like depressions are covered by cuticle and/or epicuticular waxes, but easily distinguished by fluorescence microscopy» [Knopf et al., 2012, p. 274].

¹³ Согласно П.Кнопфу с соавторами, кольца Флорина отсутствуют у некоторых ногоплодниковых, но, судя по рисункам в работе Р.Флорина [Florin, 1931], покрытая кутикулой ложбинка между побочными клетками и прилегающими к ним основными клетками эпидермы у этих растений имеется. О наличие гребней на внутренней поверхности кутикулы, соответствующих ложбинкам между клетками в этой области, свидетельствуют представленные во многих работах [Hill, Pole, 1992; Mill, Shilling, 2009; Stockey, Ko, 1988; и др.] микрографии кутикулы даже тех ногоплодниковых, для которых П.Кнопф с соавторами не отмечают «колец Флорина».

терминологический разнобой, отмечавшийся в зарубежной литературе на ранних стадиях развития кутикулярного анализа, исчез, главным образом, в результате работ Р.Флорина и Т.Харриса. В случае с кольцом Флорина мы, к сожалению, наблюдаем, как зарубежные исследователи, сохраняя название, подменяют понятие и игнорируют тот факт, что именно Р.Флорин подметил эту особенность в строении побочных клеток, которая оказалась и не исключено, что еще окажется, полезной в систематике. Поэтому представляется целесообразным понимать термин «коль-

цо Флорина» так, как это было предложено Дж.Бухгольцем и Н.Грей, то есть как наблюдаемое при изучении окрашенных сафранином препаратов кутикулы на просвет прозрачное кольцо вокруг замыкающих клеток, обусловленное наличием щелевидной борозды в кутикулярном слое побочных клеток. Валикообразное кольцо вокруг устьичного отверстия, образованное папиллами или утолщением кутикулы побочных клеток, следует называть, соответственно, папиллозным кольцом (ободком) или околустьичным ободком.

Литература

- Красилов В.А. Новые хвойные из нижнемеловых отложений Приморья // Бот. журн. – 1965. – Т. 50. – №10. – С. 1450–1455.
- Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. – М.: Наука, 1967. – 365 с.
- Мейен С.В. О классификации дисперсных кутикул // Палеонтол. журн. – 1965. – №4. – С. 75–87.
- Свешникова И.Н. О терминологии эпидермы современных и ископаемых хвойных // Бот. журн. – 1970. – Т. 55. – №4. – С. 510–524.
- Свешникова И.Н. Метод изучения эпидерм листьев хвойных на сканирующем электронном микроскопе // Бот. журн. – 1978. – Т. 63. – №8. – С. 1168–1171.
- Alvin K.L., Boulter M.C. A controlled method of comparative study for Taxodiaceous leaf cuticles // Bot. J. Linn. Soc. – 1974. – Vol. 69. – P. 277–286.
- Archangelsky S., del Fueyo G. *Squamatoostrobus* gen. n., the fertile podocarp from the Early Cretaceous of Patagonia, Argentina // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1989. – Vol. 59. – №1–4. – P. 109–126.
- Bigwood A.J., Hill R.S. Tertiary Araucarian Macrofossils from Tasmania // Aust. J. Bot. – 1985. – Vol. 33. – P. 645–656.
- Boulter M.C. Fine details of some fossil and recent conifer leaf cuticle // Heywood W.H. (ed.) Scanning electron microscopy. Systematic and evolutionary application. – L.; N.Y., 1971. – P. 211–235.
- Buchholz J.T., Gray N.E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivision with special reference to leaf anatomy // J. Arnold Arboretum. – 1948a. – Vol. 29. – №1. – P. 49–63.
- Buchholz J.T., Gray N.E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. II. The American species of *Podocarpus*: section *Stachycarpus* // J. Arnold Arboretum. – 1948b. – Vol. 29. – №1. – P. 64–76.
- Cantrill D.J. Araucarian foliage from the Lower Cretaceous of Southern Victoria, Australia // Int. J. Plant Sci. – 1992. – Vol. 153. – №4. – P. 622–645.
- Cutler D.F. Anatomical notes on the leaf of *Eleutharrhena* and *Pycnarrhena* (Menispermaceae) // Kew Bull. – 1975. – Vol. 30. – №1. – P. 41–48.
- Dilcher D.L. *Podocarpus* from the Eocene of North America // Science. – 1969. – Vol. 164. – P. 299–301.
- Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Erster Teil: Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen // Kungl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar. – 1931. – Bd. 10. – №1. – S. 1–588.
- Greenwood D.R. Early Tertiary Podocarpaceae: mega-fossils from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia // Aust. J. Bot. – 1987. – Vol. 35. – P. 111–133.
- Hill R.S., Carpenter R.J. Evolution of *Acropyle* and *Dacrycarpus* (Podocarpaceae) foliage as inferred from macrofossils in south-eastern Australia // Aust. Syst. Bot. – 1991. – Vol. 4. – №3. – P. 449–479.
- Hill R.S., Pole M.S. Leaf and shoot morphology of extant *Afrocarpus*, *Nageia* and *Retrophyllum* (Podocarpaceae) species, and species with similar leaf arrangement, from tertiary sediments in Australia // Aust. Syst. Bot. – 1992. – Vol. 5. – №3. – P. 337–358.
- Ickert-Bond S.M. Cuticle micromorphology of *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) and additional species from southeast Asia // Int. J. Plant Sci. – 2000. – Vol. 161. – №2. – P. 301–317.
- Kelch D.G. The phylogeny of the Podocarpaceae based on morphological evidence // Syst. Bot. – 1997. – Vol. 22. – №1. – P. 113–131.
- Kerp H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis // Palaios. – 1990. – Vol. 5. – №6. – P. 548–569.
- Kim K., Whang S.S., Hill R.S. Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) in East and South-East Asia // Bot. J. Linn. Soc. – 1999. – Vol. 129. – P. 55–74.
- Knopf P., Schulz C., Little D.P., Stützel T., Stevenson D.W. Relationships within Podocarpaceae based on DNA sequence, anatomical, morphological, and biogeographical data // Cladistics. – 2012. – Vol. 28. – P. 271–299.
- Krassilov V.A. *Podocarpus* from the Upper Cretaceous of Eastern Asia and its bearing on the theory of conifer evolution // Palaeontology. – 1974. – Vol. 17. – Part 2. – P. 365–370.
- Laubenfels D.J. De. A taxonomic revision of genus *Podocarpus* // Blumea. – 1985. – Vol. 30. – P. 251–278.
- McIver E.E. Cretaceous *Widdringtonia* Endl. (Cupressaceae) from North America // Int. J. Plant Sci. – 2001. – Vol. 162. – №4. – P. 937–961.
- Mill R.R., Schilling D.M.S. Cuticle micromorphology of *Saxegothaea* (Podocarpaceae) // Bot. J. Linn. Soc. – 2009. – Vol. 159. – P. 58–67.
- Miranda V., Chaphecar M. SEM study of the inner periclinal surface of leaf cuticles in the family Pinaceae // Bot. J. Linn. Soc. – 1980. – Vol. 81. – P. 61–78.
- Oladele F.A. Scanning electron microscope study of stomatal complex configuration in Cupressaceae // Can. J. Bot. – 1983. – Vol. 61. – P. 1232–1240.
- Pole M. Miocene broad-leaved *Podocarpus* from Foulden hills, New Zealand // Alcheringa. – 1993. – Vol. 17. – №3. – P. 173–177.

- Pole M.* Miocene conifers from the Manuherikia group, New Zealand // *J. Royal Soc. New Zealand.* – 1997. – Vol. 27. – №3. – P. 355–370.
- Schilling D.M.S., Mill R.R.* Cuticle micromorphology of Caribbean and Central American species of *Podocarpus* (Podocarpaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 2011. – Vol. 172. – №5. – P. 601–631.
- Schoonraad E., van der Schijff H.P.* Distribution and some interesting morphological aspects of the South African Podocarpaceae // *Boissiera.* – 1975. – Vol. 24. – P. 135–144.
- Stabentheimer E., Pfeifhofer H.W., Peters J., Jiménez M.S., Morales D., Grill D.* Different surface characteristics of primary and secondary needles of *Pinus canariensis* // *Flora.* – 2004. – №199. – P. 90–99.
- Stockey R.A., Atkinson I.J.* Cuticle micromorphology of *Agathis* Salisbury // *Int. J. Plant Sci.* – 1993. – Vol. 154. – №1. – P. 187–224.
- Stockey R.A., Frevel B.J.* Cuticle micromorphology of *Prumnopitys* Philippi (Podocarpaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 1997. – Vol. 158. – №2. – P. 198–221.
- Stockey R.A., Frevel B.J., Woltz P.* Cuticle micromorphology of *Podocarpus*, subgenus *Podocarpus*, section *Scytopodium* (Podocarpaceae) of Madagascar and South Africa // *Int. J. Plant Sci.* – 1998. – Vol. 159. – №6. – P. 923–940.
- Stockey R.A., Ko H.* Cuticle micromorphology of *Araucaria* de Jussieu // *Bot. Gaz.* – 1986. – Vol. 147. – №4. – P. 508–548.
- Stockey R.A., Ko H.* Cuticle micromorphology of some New Caledonian podocarps // *Bot. Gaz.* – 1988. – Vol. 149. – №2. – P. 240–252.
- Stockey R.A., Ko H.* Cuticle micromorphology of *Dacrydium* (Podocarpaceae) from New Caledonia // *Bot. Gaz.* – 1990. – Vol. 151. – №1. – P. 138–149.
- Stockey R.A., Ko H., Woltz P.* Cuticle micromorphology of *Falcatifolium* de Laubenfels (Podocarpaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 1992. – Vol. 153. – №4. – P. 589–601.
- Stockey R.A., Ko H., Woltz P.* Cuticle micromorphology of *Parasitaxus* de Laubenfels (Podocarpaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 1995. – Vol. 156. – №5. – P. 723–730.
- Townrow J.A.* Notes of some tasmanian pines. I. Some Lower Tertiary podocarps // *Pap. Proc. Royal Soc. Tasmania.* – 1965. – Vol. 99. – P. 87–107.
- Townrow J.A.* On a conifer from the Jurassic of East Antarctica // *Pap. Proc. Royal Soc. Tasmania.* – 1967a. – Vol. 101. – P. 137–147.
- Townrow J.A.* On *Rissikia* and *Mataia* podocarpaceous conifers from the Lower Mesozoic of southern lands // *Pap. Proc. Royal Soc. Tasmania.* – 1967b. – Vol. 101. – P. 103–136.
- Watson J.* Some Lower Cretaceous conifers of the Cheirolepidiaceae from the U.S.A. and England // *Palaeontology.* – 1977. – Vol. 20. – Part 4. – P. 715–749.
- Wells P.M., Hill R.S.* Leaf morphology of the imbricate-leaved Podocarpaceae // *Aust. Syst. Bot.* – 1989. – №2. – P. 369–386.
- Whang S.S., Kim K., Hill R.S.* Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) from North America // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2004. – Vol. 144. – P. 303–320.
- Whang S.S., Pak J.-H., Hill R.S., Kim K.* Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) from Mexico and Central America // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2001. – Vol. 135. – P. 349–373.
- Wilkinson H.P.* Leaf anatomy of the tribe Coscinieae Hook. f. & Thoms. (Menispermaceae) // *Kew Bull.* – 1978. – Vol. 32. – №2. – P. 347–360.
- Wilkinson H.P.* The plant surface (mainly leaf) // *Metcalf C.R., Chalk L.* Anatomy of the Dicotyledons. 2nd ed. Vol. 1. – Oxford: Clarendon Press, 1988. – P. 97–165.
- Wisseling C. van.* Die Zellmembran // *Handbuch der Pflanzenanatomie.* Abt. 1, T. 1. Allgemeiner: Cytologie, Bd. 3/2. – Berlin: Borntraeger, 1925. – viii + 264 S.
- Yoshie F., Sakai A.* Types of Florin rings, distribution of epicuticular wax, and their relationships in genus *Pinus* // *Can. J. Bot.* – 1985. – Vol. 63. – №12. – P. 2150–2158.

Объяснение к фототаблице

Фиг. 1, 2. Устьичный аппарат *Podocarpus nivalis* Hook. на поперечном срезе листа (1) и с поверхности (2): S – замыкающая клетка; а – тонкая часть проксимальной стенки, обращенная к надустыичной полости; б – сильно утолщенная часть проксимальной стенки; с – сильно утолщенная дистальная часть стенки, прилегающая к венозной клетке, и щелевидная борозда в кутикулярном слое между б и с (специально не обо-

значена). По [Florin, 1931, Taf. 31, Fig. 1, 2].

Фиг. 3. Устьице *Ceriops decandra* (Griff.) Hou (Rhizophoraceae) с двумя устьичными и околоустьичными ободками. По [Wilkinson, 1988, pl. 2 (I)].

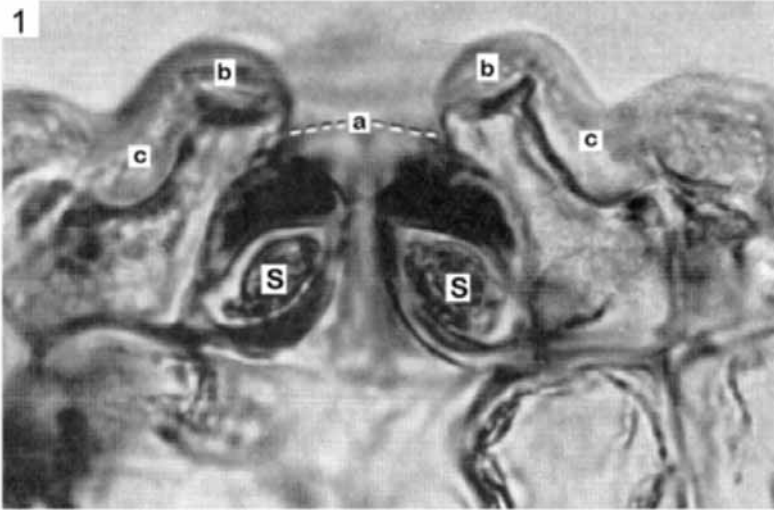
Фиг. 4. Устьице *Chamaecyparis nootkatensis* (сейчас *Xanthocyparis nootkatensis* (D. Don) Farjon et D. K. Harder.) с лопастным «кольцом Флорина» с крутыми бортиками. По [Oladele, 1983, p. 1237, fig. 5].

“Florin ring” – what is it? Is it time to go back to the origin?

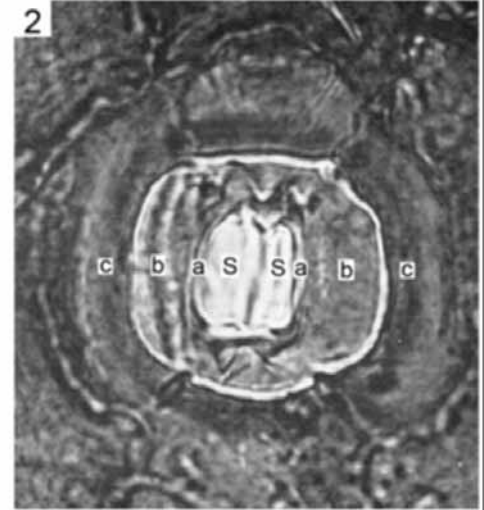
A.G. Platonova, V.R. Filin

Faculty of Biology, Moscow State University, Lenin Hills 1, building 12, 119234 Moscow, Russia

We analyzed the history of appearance and usage of the term “Florin ring”. This term was introduced by Buchholz and Gray [1948a] for a translucent ring encircling guard cells which is produced by special furrow in the cuticular thickening of subsidiary cells. This feature firstly was noted by Florin [1931]. Later researchers considered term “Florin ring” as local thickening of subsidiary cells cuticle [Townrow, 1965], as raised ring produced by papills of subsidiary cells [Oladele, 1983, and many others], and as depression between subsidiary cells of stomata and epidermal cells [Knopf et al., 2012]. In order to avoid lack of coordination it will be reasonable to keep the primary meaning of the term.



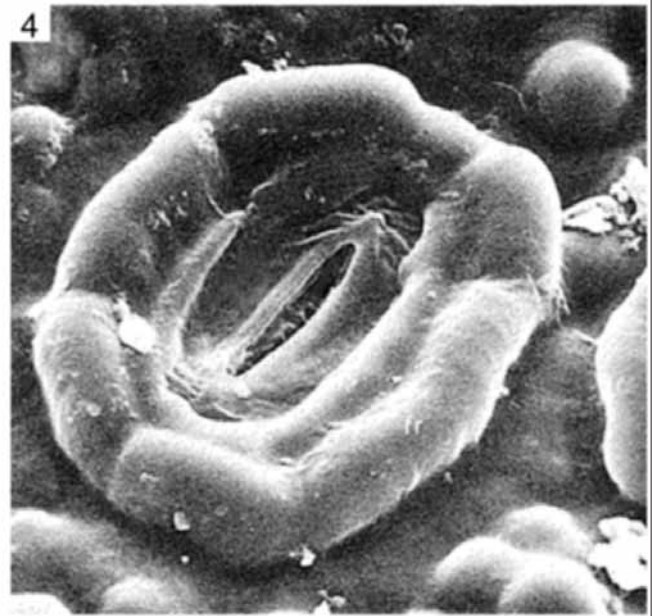
10 мкм



10 мкм



20 мкм



10 мкм