

## СООБЩЕНИЯ

СИМПЛАСТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ КЛЕТОК ЭПИДЕРМЫ  
ЛИСТА *TROCHODENDRON ARALIOIDES* (TROCHODENDRACEAE)© 2019 г. А. А. Паутов<sup>1,\*</sup>, О. В. Яковлева<sup>2</sup>, Е. Г. Крылова<sup>1</sup>,  
Г. Р. Трухманова<sup>1</sup>, И. А. Паутова<sup>2</sup><sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия<sup>2</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

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

Поступила в редакцию 01.03.2019 г.

После доработки 07.03.2019 г.

Принята к публикации 12.03.2019 г.

Методами световой и трансмиссионной электронной микроскопии показано, что плазмодесмы *Trochodendron aralioides* соединяют основные клетки эпидермы листа как друг с другом, так и с клетками губчатой ткани. Первичные плазмодесмы в антиклинальных стенках основных клеток сменяются многочисленными вторичными плазмодесмами в ходе развития эпидермы. Наши результаты не свидетельствуют о наличии тесных симпластических связей между основными клетками эпидермы и побочными клетками зрелого устьичного комплекса. Плазмодесмы существуют какое-то время между всеми клетками формирующегося устьичного комплекса. В сформированном комплексе обнаружены полуплазмодесмы между побочными и замыкающими клетками, плазмодесмы между побочными клетками и клетками губчатой ткани, а также многочисленные плазмодесмы между побочными клетками. Возможно, симпластические связи между побочными клетками обеспечивают согласованное функционирование этих клеток во время устьичных движений. Высказано предположение о том, что липиды могут транспортироваться по плазмодесмам из клеток губчатой ткани в побочные клетки, где они аккумулируются в виде крупных включений.

*Ключевые слова:* лист, эпидерма, замыкающая клетка, побочная клетка, основная клетка, плазмодесма

DOI: 10.1134/S0006813619040070

Плазмодесмы — высокодинамичные каналы, связывающие протопласты соседних клеток растений и обеспечивающие межклеточный транспорт воды, питательных веществ и информационных молекул (Erwee, Goodwin, 1985; Zambryski, 2004; Burch-Smith et al., 2011; Ueki, Citovsky, 2011). Их исследованию в различных органах и тканях посвящено значительное число публикаций. Так, изучение эпидермы листьев *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. обнаружило две популяции плазмодесм (Fitzgibbon et al., 2013). Плазмодесмы первой пронизывают антиклинальные стенки основных и побочных клеток, второй — их периклинальные стенки. Соответственно, первые образуют симпластические связи между клетками эпидермы, вторые — между клетками эпидермы и мезофилла.

Плазмодесмы обнаружены также между замыкающими и побочными клетками ряда растений, в частности, у *Nicotiana tabacum* L. (Litz, Kimmins, 1968; Pallas, Mollenhauer, 1972a, b), *Datura stramonium* L. и *Phaseolus vulgaris* L. (Litz, Kimmins, 1968), *Solanum tuberosum* L. (Miroslavov, 1974<sup>1</sup>), *Vicia faba* L. (Pallas, Mollenhauer, 1972a, b) и *Commelina communis* L. (Fujino, Jinno, 1972). Однако, существуют многочисленные данные, согласно которым непрерывные плазмодесмы между этими клетками присущи только незрелым устьицам (Brown, Johnson, 1962; Wille, Lucas, 1984, Palevitz, Hepler, 1985). Факт отсутствия симпластических связей между замыкающими и побочными клетками зрелых устьиц имел важные последствия для определения механизма ионного обмена между названными клетками через апопласт (Wille, Lucas, 1984). Существует мнение, согласно которому симпластическая изоляция замыкающих клеток является важным условием для регулирования устьичной апертуры путем изменения в них тургорного давления (Sager, Lee, 2014).

Некоторое время плазмодесмы могут существовать, как показано на примерах *Beta vulgaris* L. и *Allium cepa* L., между незрелыми сестринскими замыкающими клетками (Wille, Lucas 1984). Возможно, такое ограничение встречается не у всех растений. L.J. Voss с коллегами установили, что у *Polypodium glycyrrhiza* D.C. Eaton замыкающие клетки сформированного устьица связаны полноценными плазмодесмами (Voss et al., 2018). По их мнению, биофизические механизмы, регулирующие устьичные движения, отличаются у папоротников и семенных растений. Существуют данные о своеобразных межклеточных связях между замыкающими клетками злаков. В смежных стенках этих клеток описаны сквозные отверстия диаметром 0.15–4 мкм, расположенные на полюсах устьица (Brown, Johnson, 1962; Miroslavov, 1974). Благодаря отверстиям протопласты замыкающих клеток устьица составляют единое целое, поскольку плазмалемма одной клетки переходит внутри отверстия в плазмолемму другой.

У *Arabidopsis thaliana* плазмодесмы распределены в антиклинальных стенках его эпидермы неравномерно (Fitzgibbon et al., 2013). Устьица этого растения относятся к анизозитному типу (Nadeau, Sack, 2002). Наиболее высокая плотность плазмодесм отмечена между побочными клетками. Она ниже между побочными и основными клетками и еще ниже между основными клетками эпидермы.

Как известно, побочные клетки отличаются от основных клеток эпидермы по форме, размерам или структуре. Что касается “структурных отличий”, то к ним относятся, в частности, аккумуляция в вакуолях специфических включений, наличие особенностей в строении протопласта или клеточных стенок (Esau, 1960; Wilkinson, 1979). Пример *A. thaliana* позволяет предположить, что к характерным чертам побочных клеток может относиться высокая плотность плазмодесм в их граничащих друг с другом стенках.

Целью данной работы явилась оценка степени перфорированности плазмодесмами стенок между побочными клетками у *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

*T. aralioides* – вечнозеленое дерево от 5 до 25 м выс. Произрастает в Восточной Азии (север Японии, Тайвань, Южная Корея) в горных буковых и смешанных хвойно-широколиственных вечнозеленых лесах на высоте от 300 до 2900 м н.у.м (Fu, Endress, 2001; Chiu et al., 2017).

<sup>1</sup> [Miroslavov] Мирославов Е.А. 1974. Структура и функции эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л. 184 с.

Материал собран в оранжерее Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). С четырех растений *T. aralioides* взято 12 растущих и завершивших рост листьев. Исследованы фрагменты пластинки, расположенные между ее краем и главной жилкой.

Участки эпидермы были отделены от листовой пластинки методом мацерации (Керр, 1990).

Образцы листьев фиксировали в смеси глутаральдегид-формальдегид на 0.1М фосфатном буфере с рН 7.4, промывали фосфатным буфером и дофиксировали 2%-й четырехокисью осмия (Karnovsky, 1965). Материал обезвоживали в серии ацетонов возрастающих концентраций (от 30 до 100%) и заливали в смесь эпона и аралдита (Mollenhauer, 1964; Куо, 2007). Полутонкие и ультратонкие срезы получены на ультрамикротоме Ultracut-E (Reichert-Vienna). Ультратонкие срезы окрашивали цитратом свинца и изучали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Libra 120 (Zeiss, Germany). Полутонкие срезы (2–4 мкм толщиной) окрашивали 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере.

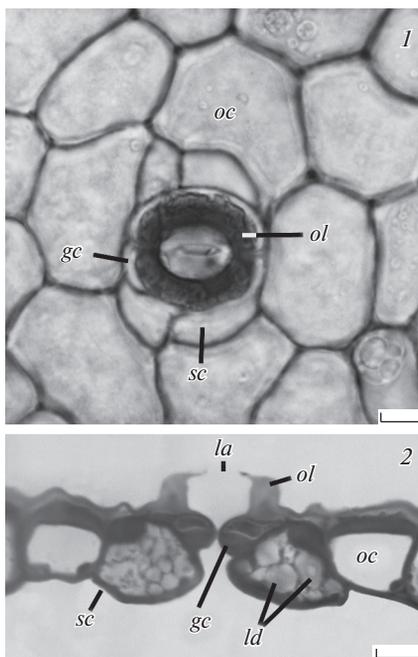
Для выявления липидных капель в побочных клетках использовали судан III. Обработке подвергались фрагменты нижней эпидермы, срезанные с живых листьев лезвием бритвы.

Полутонкие срезы и отделенная путем мацерации или срезанная эпидерма изучались с использованием микроскопа Leika EZ4 (Germany). Микрофотографии сделаны камерой Leika EC3 (Germany).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Листья модельных растений средних размеров (площадь пластинки ~45 см<sup>2</sup>). Они гипостоматные. Нижняя эпидерма сложена клетками средних размеров (~1800 клеток/мм<sup>2</sup>). Устьичный индекс малый (~6.3%). Устьиц на единице поверхности листа мало (немногим более 120 устьиц/мм<sup>2</sup>). Они латероцитные, реже – паразитные. Число побочных клеток у латероцитных устьиц – 3–5 (рис. 1, 1). Как у паразитных, так и у латероцитных устьиц на полюсах располагаются основные клетки эпидермы. Для устьичных комплексов *T. aralioides* характерен ряд специфических черт строения. Их замыкающие клетки несут гипертрофированно развитые наружные выступы, которые образуют стенки и свод объемных камер, на дне которых лежат устьичные щели (рис. 1, 2). Своды камер пронизаны узкими отверстиями – апертурами устьичных выступов. Внутренние устьичные выступы отсутствуют. Редко сохраняются их рудименты. Замыкающие клетки лежат на побочных клетках. Последние отличаются активной аккумуляцией липидных включений, которые занимают значительную часть их объема (рис. 1, 2). Возле стенок побочных клеток сформированных устьичных комплексов располагаются ядра, хлоропласты, рибосомы, скудный гранулярный эндоплазматический ретикулум, многочисленные митохондрии и единичные микротела. Хлоропласты немногочисленные, мелкие, содержат немногочисленные тилакоиды, небольшие крахмальные зерна и маленькие электронно-плотные пластоглобулы. Площадь продольного сечения хлоропласта составляет ~4.5 мкм<sup>2</sup>. (Для сравнения, площадь сечения отдельно взятого хлоропласта из клеток губчатой ткани, которые также активно аккумулируют липиды, может более чем в десять раз превышать эту величину).

Цитокинетические плазмодесмы образуются между замыкающими клетками при их возникновении в результате деления материнской клетки устьица (рис. 2, 1), но быстро утрачиваются в процессе дальнейшего развития этих клеток. Между замыкающими и побочными клетками сформированных устьиц наблюдаются полуплазмодес-

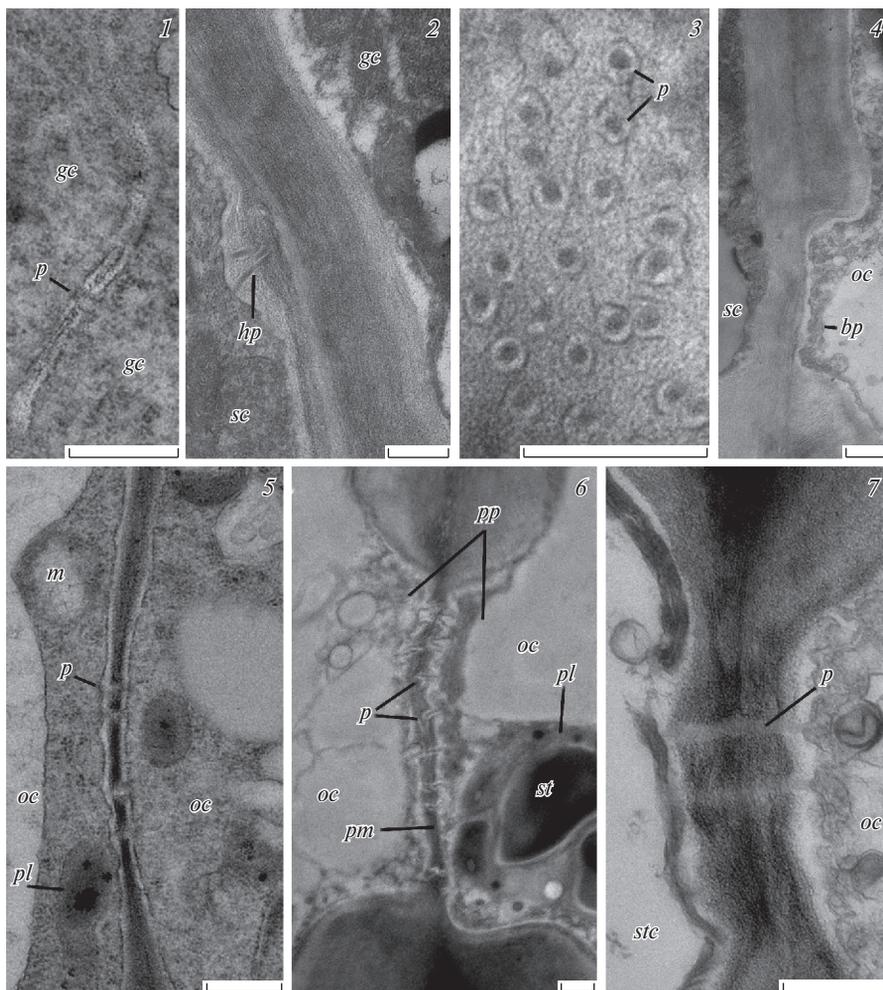


**Рис. 1.** Нижняя эпидерма листа *Trochodendron aralioides*. 1 – фрагмент эпидермы, 2 – фрагмент поперечного среза эпидермы, *oc* – основная клетка эпидермы, *sc* – побочная клетка, *gc* – замыкающая клетка, *ol* – наружный выступ, *la* – апертура устьичных выступов, *ld* – липидные капли. Масштабные линейки: 10 мкм.  
**Fig. 1.** Lower epidermis of *Trochodendron aralioides* leaf. 1 – fragment of epidermis, 2 – fragment of epidermis cross section, *oc* – ordinary epidermal cell, *sc* – subsidiary cell, *gc* – guard cell, *ol* – outer ledge, *la* – outer stomatal ledge aperture, *ld* – lipid droplets. Scale bars: 10 µm.

смы (рис. 2, 2). Они пронизывают только стенки побочных клеток и не проникают в замыкающие клетки.

Нами обнаружено большое количество плазмодесм между побочными клетками сформированных устьиц (рис. 2, 3). Плазмодесмы здесь собраны в группы, занимающие участки стенки, площадь которых колеблется в пределах  $0.7\text{--}1.2\ \mu\text{m}^2$ . Они содержат от 24 до 41 плазмодесмы. Плотность размещения последних на таких участках составляет в среднем  $\sim 35$  плазмодесм/ $\mu\text{m}^2$ . Диаметр плазмодесм составляет около 100 нм.

Типичными для эпидермы *T. aralioides* являются плазмодесмы между основными клетками. Они регулярно отмечаются в развивающейся ткани (рис. 2, 5) и сохраняются в дефинитивном листе. В смежных стенках основных клеток последнего размещаются многочисленные пары пор, замыкающие пленки которых пронизаны вторичными плазмодесмами (рис. 2, 6). В отличие от простых плазмодесм в ювенильной ткани, эти плазмодесмы имеют более сложную форму и состоят из нескольких каналов. Поры имеются также в стенках основных клеток, граничащих с побочными клетками. Напротив этих пор, в смежных стенках соседних побочных клеток, парные им поры не образуются (рис. 2, 4). Более того, в дефинитивной ткани не удалось обнаружить плазмодесмы между основными и побочными клетками. Как для побочных, так и для основных клеток эпидермы свойственны плазмодесменные связи с клетками губчатой ткани (рис. 2, 7).



**Рис. 2.** Симпластические связи эпидермальных клеток листа у *Trochodendron aralioides*. 1 – плазмодесма между формирующимися замыкающими клетками, 2 – полуплазмодесмы между побочной и замыкающей клетками, 3 – плазмодесмы на стенке побочной клетки, граничащей со стенкой другой побочной клетки, 4 – слепая пора в стенке основной клетки, граничащей со стенкой побочной клетки, 5 – плазмодесмы между формирующимися основными клетками, 6 – пара пор между основными клетками эпидермы, 7 – плазмодесмы между основной клеткой эпидермы и клеткой губчатой ткани. *gc* – замыкающая клетка, *sc* – побочная клетка, *oc* – основная клетка эпидермы, *pp* – пара пор, *pm* – замыкающая пленка поры, *bp* – слепая пора, *p* – плазмодесма, *hp* – полуплазмодесма, *pl* – пластида, *st* – крахмал, *m* – митохондрия. Масштабные линейки: 0.5 мкм.

**Fig. 2.** Symplastic connections of the leaf epidermal cells in *Trochodendron aralioides*. 1 – plasmodesma between forming guard cells, 2 – half-plasmodesmata between subsidiary and guard cells, 3 – plasmodesmata on the subsidiary cell wall adjoining the wall of another subsidiary cell, 4 – blind pit in the ordinary cell wall adjoining the wall of subsidiary cell, 5 – plasmodesmata between forming ordinary epidermal cells, 6 – pit-pair between the ordinary epidermal cells, 7 – plasmodesmata between the ordinary epidermal cell and spongy tissue cell. *gc* – guard cell, *sc* – subsidiary cell, *oc* – ordinary epidermal cell, *pp* – pit-pair, *pm* – pit membrane, *bp* – blind pit, *p* – plasmodesma, *hp* – half-plasmodesma, *pl* – plastid, *st* – starch, *m* – mitochondrion. Scale bars: 0.5  $\mu$ m.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Те или иные из обнаруженных в эпидерме троходендрона плазмодесмы отмечались и у других видов цветковых растений. Среди них, в частности, быстро исчезающие плазмодесмы между замыкающими клетками устьиц, полуплазмодесмы между замыкающими и побочными клетками, плазмодесмы между клетками губчатой ткани, с одной стороны, основными и побочными клетками с другой (Wille, Lucas 1984; Fitzgibbon et al., 2013). Переход в процессе гистогенеза эпидермы от первичных плазмодесм в антиклинальных стенках ко вторичным описан для основных и побочных клеток *A. thaliana* (Fitzgibbon et al., 2013) и базальных клеток трихом *Nicotiana tabacum* (Faulkner et al., 2008). Предполагается, что образование вторичных плазмодесм приурочено к первичным плазмодесмам, которые играют роль шаблонов для их вставки. Сходные процессы, по всей видимости, происходят у *T. aralioides* как между основными клетками эпидермы (рис. 2, 5, 6), так и между побочными клетками устьиц (рис. 2, 3). Полученные данные указывают на неслучайный характер обнаруженных в эпидерме изучаемого вида симпластических связей.

В то же время, нам не удалось обнаружить плазмодесмы между основными и побочными клетками. Такой результат, конечно, может быть следствием погрешности наблюдений, особенно при небольшом числе плазмодесм между основными и побочными клетками. Впрочем, нельзя полностью исключать вероятность определенной симпластической изоляции устьичных комплексов троходендрона от окружающих эпидермальных клеток и, напротив, повышенного влияния на устьичные комплексы со стороны клеток мезофилла, с которыми они связаны плазмодесмами. Выше было отмечено образование гипертрофированных кутикулярных устьичных выступов и аккумуляция в побочных клетках большого количества липидов (рис. 1). Липиды накапливаются также в клетках губчатой ткани (Pautov et al., 2018). Жирные кислоты, которые образуют в растительных клетках среди прочего кутикулу и липидные капли, синтезируются в пластидах (Murphy, 2012). Слабое развитие пластидома побочных клеток плохо сочетается с заполнением их липидами (рис. 1, 2).

Замыкающие клетки утрачивают симпластические связи с побочными клетками к моменту своей зрелости (Willmer, Sexton, 1979; Wille, Lucas, 1984). Это было установлено и в результате ультраструктурных исследований, и в результате использования флуоресцентных красителей. Показано, что красители могут свободно диффундировать между замыкающими и побочными клетками незрелых устьичных комплексов *Commelina communis* и *Allium cepa*. По мере завершения формирования устьиц эта способность утрачивается (Palevitz, Nepler, 1985). Нельзя исключить возможности поступления, по крайней мере, части жирных кислот из клеток губчатой ткани в клетки устьиц *T. aralioides* по симпласту. После исчезновения полноценных плазмодесм между замыкающими и побочными клетками, симпластический поток прерывается в побочных клетках, где и аккумуляруются в виде липидных капель транспортируемые жирные кислоты. Аккумуляции в побочных клетках липидов способствует положение этих клеток в ткани — они лежат под замыкающими клетками. В силу такого расположения, наружные тангентальные стенки побочных клеток, граничащие с внешней средой, существенно меньше наружных тангентальных стенок основных клеток. Они, соответственно, покрыты меньшим количеством кутикулы. Поступившие в побочные клетки или образованные в них, но не использованные на синтез кутикулы, жирные кислоты скорее всего будут накапливаться в этих клетках в виде липидных капель (Pautov et al., 2016).

Полученные данные указывают на наличие в пределах устьичных комплексов *T. aralioides* многочисленных плазмодесменных каналов между побочными клетками. Состояние устьичной апертуры в значительной степени зависит от баланса тургорного давления в замыкающих и побочных клетках. При этом побочные клетки имеют

“механическое преимущество” над замыкающими (Sharpe et al., 1987; Willmer, Fricker, 1996). Число побочных клеток, входящих в состав устьичного комплекса цветковых растений, варьирует, как известно, в широких пределах – от двух у паразитных устьиц до более десяти у энциклоцитных. Считается, что симпластические связи позволяют клеткам координировать свою внутриклеточную деятельность и вырабатывать согласованные реакции на внутренние и внешние стимулы (Sager, Lee, 2014). По-видимому, плазмодесмы между побочными клетками могут способствовать синхронизации их поведения при взаимодействии с замыкающими клетками, что имеет существенное значение для обеспечения эффективной работы устьичных комплексов, в состав которых входит большое число побочных клеток.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-01213 А).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. References)

#### SYMPLASTIC CONNECTIONS OF LEAF EPIDERMAL CELLS IN *TROCHODENDRON ARALIOIDES* (TROCHODENDRACEAE)

A. A. Pautov<sup>a,#</sup>, O. V. Yakovleva<sup>b</sup>, E. G. Krylova<sup>a</sup>, G. R. Trukhmanova<sup>a</sup>, and I. A. Pautova<sup>b</sup>

<sup>a</sup> St. Petersburg State University  
Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

<sup>b</sup> Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

<sup>#</sup>e-mail: a.pautov@spbu.ru

Light and transmission electron microscopy were used to study the leaf epidermis of *Trochodendron aralioides*. The presence of plasmodesmata between cells of different types was estimated. The plasmodesmata interconnect the ordinary epidermal cells both with each other and with spongy tissue cells. The primary plasmodesmata in anticlinal walls of the ordinary cells are replaced with numerous secondary plasmodesmata during epidermal development. Our results do not testify to the presence of close symplastic connections between the ordinary epidermal cells and the subsidiary cells of mature stomatal complex. Plasmodesmata exist between all the cells of forming stomatal complex for some time. In the formed complex, half-plasmodesmata between subsidiary cells and guard cells, plasmodesmata between subsidiary cells and spongy tissue cells, and numerous plasmodesmata between subsidiary cells were discovered. It is possible that symplastic connections between subsidiary cells provide coordinated functioning of these cells during stomatal movements. It is proposed that fatty acids can be transposed through plasmodesmata from spongy tissue cells to subsidiary cells where they are accumulated as large lipid inclusions.

**Keywords:** leaf, epidermis, guard cell, subsidiary cell, ordinary epidermal cell, plasmodesma

### ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant № 17-04-01213 А).

### REFERENCES

Brown W.V., Johnson C. 1962. The fine structure of the grass guard cell. – Am. J. Bot. 49(2): 110–115. <https://doi.org/10.2307/2439025>

Burch-Smith T.M., Brunkard J.O., Choi Y.G., Zambryski P.C. 2011. Organelle-nucleus cross-talk regulates plant intercellular communication via plasmodesmata. — PNAS. 108(51): E1451–E1460. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117226108>

Chiu C.A., Chen W.C., Wang C.C., Chang K.C., Liao M.C., Hsu H.S., Tsai C.Y. 2017. Is it true for “northern descent” phenomenon of *Trochodendron aralioides* spatial distribution? — Quart. J. Forest Res. 39: 85–95.

Erwee M.G., Goodwin P.B. 1985. Symplast domains in extrastelar tissues of *Egeria densa* Planch. — Planta. 163(1): 9–19. <https://doi.org/10.1007/BF00395891>

Esau K. 1960. Anatomy of seed plants. New York, London. 376 p.

Faulkner C., Akman O.E., Bell K., Jeffree C., Oparka K. 2008. Peeking into pit fields: a multiple twinning model of secondary plasmodesmata formation in tobacco. — Plant Cell. 20: 1504–1518. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1105/tpc.107.056903>

Fitzgibbon J., Beck M., Zhou J., Faulkner C., Robotzke S., Oparka K. 2013. A developmental framework for complex plasmodesmata formation revealed by large-scale imaging of the *Arabidopsis* leaf epidermis. — Plant Cell. 25: 57–70. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.105890>

Fu D.Z., Endress P.K. 2001. Trochodendraceae. — In: Flora of China Vol. 6 (Caryophyllaceae through Lardizabalaceae). Beijing, St. Louis. P. 124.

Fujino M., Jinno N. 1972. The fine structure of the guard cell of *Commelina communis* L. — Sci. Bull. Fac. Educ. Nagasaki Univ. 23: 101–111.

Karnovsky M.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. — J. Cell Biol. 27: 137A–138A.

Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. — Palaios. 5: 548–569. <https://doi.org/10.2307/3514861>

Kuo J. 2007. Processing plant tissues for ultrastructural study. — In: Electron Microscopy: Methods and Protocols. New Jersey. P. 35–45.

Litz R.E., Kimmins W.C. 1968. Plasmodesmata between guard cells and accessory cells. — Can. J. Bot. 46(12): 1603–1604. <https://doi.org/10.1139/b68-222>

Miroslavov E.A. 1974. Struktura i funktsii epidermisa lista pokryosemennykh rastenii [Structure and functions of the leaf epidermis of angiosperms]. Leningrad. 184 c. (in Russ.).

Mollenhauer H.H. 1964. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. — Stain Technol. 39: 111–114.

Murphy D.J. 2012. The dynamic roles of intracellular lipid droplets: from archaea to mammals. — Protoplasma. 249(3): 541–585. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00709-011-0329-7>

Nadeau J.A., Sack F.D. 2002. Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface. — Science. 296(5573): 1697–1700. <https://doi.org/10.1126/science.1069596>

Palevitz B.A., Hepler P.K., 1985. Changes in dye coupling of stomatal cells of *Allium* and *Commelina* demonstrated by microinjection of Lucifer yellow. — Planta. 164(4): 473–479. <https://doi.org/10.1007/BF00395962>

Pallas J.E., Jr., Mollenhauer H.H. 1972a. Physiological implications of *Vicia faba* and *Nicotiana tabacum* guard-cell ultrastructure. — Am. J. Bot. 59(5): 504–514. <https://doi.org/10.2307/2441533>

Pallas J.E., Jr., Mollenhauer H.H. 1972b. Electron microscopic evidence for plasmodesmata in dicotyledonous guard cells. — Science. 175(4027): 1275–1276. <https://doi.org/10.1126/science.175.4027.1275>

Pautov A., Yakovleva O., Krylova E., Gussarova G. 2016. Large lipid droplets in leaf epidermis of angiosperms. — Flora. 219: 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.12.010>

Pautov A., Yakovleva O., Krylova E., Pautova I., Gussarova G. 2018. Structural changes of large lipid droplets in stomatal complex of *Trochodendron aralioides* and their possible functional significance. — Flora. 242: 146–154. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.016>

Sager R., Lee J.-Y. 2014. Plasmodesmata in integrated cell signalling: insights from development and environmental signals and stresses. — J. Exp. Bot. 65(22): 6337–6358. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru365>

Sharpe P.J.H., Wu H., Spence R.D. 1987. Stomatal Mechanics. — In: Stomatal Function. Stanford. P. 91–114.

Ueki S., Citovsky V. 2011. To gate, or not to gate: regulatory mechanisms for intercellular protein transport and virus movement in plants. — Mol. Plant 4(5): 782–793. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr060>

Voss L.J., McAdam S.A.M., Knoblauch M., Rathje J.M., Brodribb T., Hedrich R., Roelfsema M.R.G. 2018. Guard cells in fern stomata are connected by plasmodesmata, but control cytosolic  $\text{Ca}^{2+}$  levels autonomously. – *New Phytol.* 219(1): 206–215.  
<https://doi.org/10.1111/nph.15153>

Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). – In: *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Oxford. P. 97–117.

Wille A.C., Lucas W.J., 1984. Ultrastructural and histochemical studies on guard cells. – *Planta*. 160(2): 129–142.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00392861>

Willmer C.M., Fricker M.D. 1996. The mechanics of stomatal movements. – In: *Stomata*. London. P. 92–109.

Willmer C., Sexton R. 1979. Stomata and plasmodesmata. – *Protoplasma*. 100(1): 113–124.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF01276305>

Zambryski P. 2004. Cell-to-cell transport of proteins and fluorescent tracer via plasmodesmata during plant development. – *J. Cell Biol.* 162(2): 165–168.

<https://doi.org/10.1083/jcb.200310048>