

# Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 5 — 1967

УДК 581.844.

Л. И. ЛОТОВА

## О МНОГОЯДЕРНОЙ СТАДИИ РАЗВИТИЯ СИТОВИДНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ТРАХЕИД ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

Степень структурной специализации ситовидных элементов флоэмы у многих растений соответствует определенному уровню развития водопроводящих элементов ксилемы (MacDaniels, 1918; Esau, Cheadle, Gifford, 1953; Яценко-Хмелевский, 1961, Тахтаджян, 1964).

Голосеменные, в частности хвойные растения, обнаруживают параллелизм не только в морфологической структуре ситовидных клеток и трахеид, но и в прохождении ими начальных этапов онтогенеза, которые характеризуются появлением в материнских клетках этих элементов нескольких ядер, впоследствии дегенерирующих.

В молодых ситовидных клетках и трахеидах, расположенных близ камбиальной зоны у сосны и лиственницы, Шахт (Schacht, 1856), Руссов (Russow, 1882), Страсбургер (Strasburger, 1891) отмечали присутствие 2, 4, реже 3 ядер, каждое из которых имело до 8 ядрышек.

Многоядерная стадия развития проводящих элементов свойственна также некоторым покрытосеменным растениям. Увеличение числа ядер наблюдается при формировании члеников сосудов вторичной ксилемы у молочайных и диоскорейных (Pirota, Buscalioni, 1898; Smolák, 1904, Nemes, 1910), первичных сосудов кукурузы (Wareham, 1936), члеников ситовидных трубок табака (Crafts, 1934) и раневых ситовидных элементов недотроги (Eschrich, 1953). По мнению ряда исследователей, тенденцию к увеличению числа ядер чаще всего имеют прозенхимные клетки, для развития которых необходимо энергичное накопление цитоплазматического материала (Sachs, 1892, 1893, 1895; Strasburger, 1893; Winkler, 1916).

Литературные данные о происхождении многочисленных ядер в клетках часто противоречивы. Так, в развивающихся волокнах крапивы, длина которых может достигать половины длины междоузлия, Трейб (Treub, 1880) насчитывал до 30 ядер, возникших, по его мнению, вследствие митотических делений; Каллен (Kallen, 1882a, b), наблюдавший в тех же клетках до 160, редко до 200 мелких ядер, утверждал, что они образовались путем фрагментации. В развивающихся первичных лубяных волокнах стебля табака Эсау (Esau, 1938a, b) обнаружила до 8 ядер, появлению которых предшествуют митозы. Многочисленные митозы отмечены ею также в молодых волокнах льна (Esau, 1943).

В связи с тем, что веретеновидные клетки камбия хвойных растений характеризуются большим коэффициентом прозенхимности, в конце XIX и начале XX столетий было выдвинуто предположение о наличии нескольких ядер в самих камбиальных клетках (Bailey, 1920b), хотя сведения о том, что камбиальные элементы хвойных содержат лишь одно ядро, имелись уже в работах К. Санио (Sanio, 1873—1874). Впоследствии одноядерность веретеновидных клеток камбия окончательно установил Бэйли (Bailey, 1919, 1920a, b). Многоядерные клетки, встречающиеся в камбиальной зоне хвойных, он рассматривал как начальные этапы дифференциации проводящих элементов, которые по этому признаку легко отличить от типичных меристематических клеток. Соглашаясь с гипотезой Страсбургера (Strasburger, 1891) о фрагментации ядер, которая в будущих трахеидах не всегда сопровождается их полным разделением, Бэйли (Bailey, 1920b) полагал, что амитозы обычно происходят в клетках камбиальной зоны перед началом вегетации. Фрагментацию ядер в молодых ситовидных клетках сосны отмечали также Эббе и Крафтс (Abbe, Crafts, 1939), считавшие, однако, что этот процесс предшествует дегенерации ядер.

Слабое освещение в литературе вопроса о происхождении нескольких ядер в материнских клетках флоэмы и ксилемы хвойных растений, отсутствие иллюстраций, подтверждающих амитотический тип деления, замечание Штрумпфа (Strumpf, 1898) о том, что изменение формы ядер в молодых ситовидных элементах хвойных может быть ошибочно принято за фрагментацию, — все это заставило нас пересмотреть имеющиеся данные, тем более, что поведение ядер в развивающихся проводящих элементах голосеменных в течение нескольких последних десятилетий вообще не уделялось внимания.

Особенности строения камбиальной зоны и развития проводящих элементов из материнских клеток флоэмы и ксилемы изучены нами у сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea abies* (L.) Karst.), растущих в Подмоскowie; часть материала собрана В. Н. Веховым на территории Беломорской биологической станции МГУ.

Так как, по нашим предположениям, деление ядер в материнских клетках проводящих элементов следовало ожидать в период наиболее активной деятельности камбия, после того как закончится дифференциация элементов флоэмы, отложенных камбием в предыдущем году (Russow, 1882), фиксацию материала проводили несколько раз с середины мая до конца июня 1966 г.

Часть коры вместе с камбиальной зоной и паружным кольцом древесины с помощью стамески или садового ножа осторожно снимали со стволов 20—50-летних деревьев, предварительно удалив корку. Снятую кору разрезали на кусочки около 0,5 см<sup>2</sup>, помещали в фиксатор Навашина и по обычной методике доводили до парафина (Прозина, 1960). Материал фиксировали также спиртом в разные периоды вегетации и в зимнее время.

Поперечные и продольные срезы коры и камбиальной зоны делали от руки и на микротоме. Наиболее пригодными для исследования оказались тангентальные срезы, хотя они содержали иногда не только клетки камбиальной зоны, но и отдельные группы сформированных элементов луба и древесины. Для получения микротомных тангентальных срезов парафинированный материал прикрепляли к блоку створной, содержащей древесину, большая часть которой оставалась на нем после изготовления серии срезов коры, камбиальной зоны и молодого прироста древесины. Толщину срезов (20 мк) определили размеры поперечного сечения клеток камбиальной зоны в радиальном направлении. Срезы такой толщины часто содержат лишь один слой элементов. Срезы окрашивали железным гематоксилином и заключали в канадский бальзам по общепринятой методике (Прозина, 1960).

Длину ситовидных элементов, тяжелой лубяной паренхимы и камбиальных клеток измеряли окулярным микрометром на тангентальных срезах. Длина трахеид измерена на мацерированном материале. Площадь проекции ядер определяли планиметром

ШП-2К на схематических зарисовках их контуров; при этом учитывали поверхностное увеличение микроскопа и рисовального аппарата. Микрофотографии сделаны на установке ФМН-2.

На поперечных срезах камбиальные зоны сосны и ели представлены 5—8 рядами клеток, вытянутых в тангентальном направлении, среди которых собственно камбиальный слой определить невозможно. Клетки, расположенные снаружи и внутрь от камбиальной зоны, постепенно увеличиваются в размерах, не нарушая, однако, правильности радиальных рядов.

На некотором расстоянии от камбиальной зоны наряду с клетками, содержащими одно ядро, можно видеть двуядерные клетки. Иногда ядра соседних клеток сильно вытянуты в тангентальном направлении и плотно прижаты к смежной перегородке между ними. Такое расположение ядер характерно для сестринских клеток, недавно образованных делением инициальных элементов флоэмы и ксилемы. На возможность повторных делений инициальных клеток в тангентальном направлении указывали Санио (Sanio, 1873—1874), Раатц (Raatz, 1882). Сведения о том, что инициальные клетки могут делиться во всех направлениях, образуя материнские клетки различных гистологических элементов вторичной флоэмы, приведены Сривастава (Srivastava, 1963). По нашим исследованиям, способность к делению в тангентальном направлении, свойственная инициальным клеткам, сохраняется также и материнскими клетками флоэмы, в которых уже произошло увеличение числа ядер, характеризующее начальные этапы развития проводящих элементов.

На тангентальных срезах камбиальные зоны сосны и ели состоят из длинных однородных клеток с заостренными окончаниями. Собственно клетки камбия или только что отложенные ими инициальные клетки проводящих элементов можно отличить лишь по присутствию в них единственного крупного ядра, расположенного в середине клетки и имеющего веретеновидную форму. Клетки, примыкающие к камбиальной зоне и находящиеся на ранних этапах структурной дифференциации в проводящие элементы луба или древесины, обычно содержат несколько ядер, сосредоточенных в средней части клетки или более или менее равномерно распределенных по ее длине (рис. 1 и 2). Форма ядра зависит от его положения в клетке. Если ядро находится близ тангентальной стенки, то на тангентальном срезе оно выглядит овальным; если оно расположено вблизи радиальной стенки, то на тех же срезах ядро имеет вытянутую форму. Остальные модификации формы ядер, которые встречаются в клетках, могут быть объяснены либо начавшейся дегенерацией ядер, либо механическими нарушениями, которые неизбежны при изготовлении срезов.

Каждое ядро содержит от 3 до 9, редко до 13—15 ядрышек, которые могут сливаться в более крупные тельца различной формы. Все клетки камбиальной зоны, состоящей из инициальных элементов флоэмы и ксилемы, а также материнские клетки, дифференцирующиеся в ситовидные клетки или трахеиды, бедны протоплазмой и сильно вакуолизированы.

На срезах с материала весенне-летней фиксации во многих клетках наряду с покоящимися ядрами можно видеть и ядра, находящиеся в одной из стадий митоза (рис. 1, 2).

В многоядерных клетках деление ядер обычно синхронизировано (Esaу, 1938b; Мэзия, 1963). Однако в формирующихся проводящих элементах сосны и ели чаще всего нам удавалось видеть лишь одно делящееся ядро, окруженное большим количеством цитоплазмы. Деление, начавшееся в одном ядре, стимулирует деление соседнего ядра. Иногда



в клетке встречаются 2, значительно реже 3 ядра, находящиеся в разных фазах митоза. Как правило, это наблюдается на ранних стадиях развития проводящих элементов. В некоторых случаях встречаются запоздалые митозы. Они отмечены в той зоне вторичного прироста флоэмы, в которой уже дифференцированы тяжи лубяной паренхимы, а в стенках

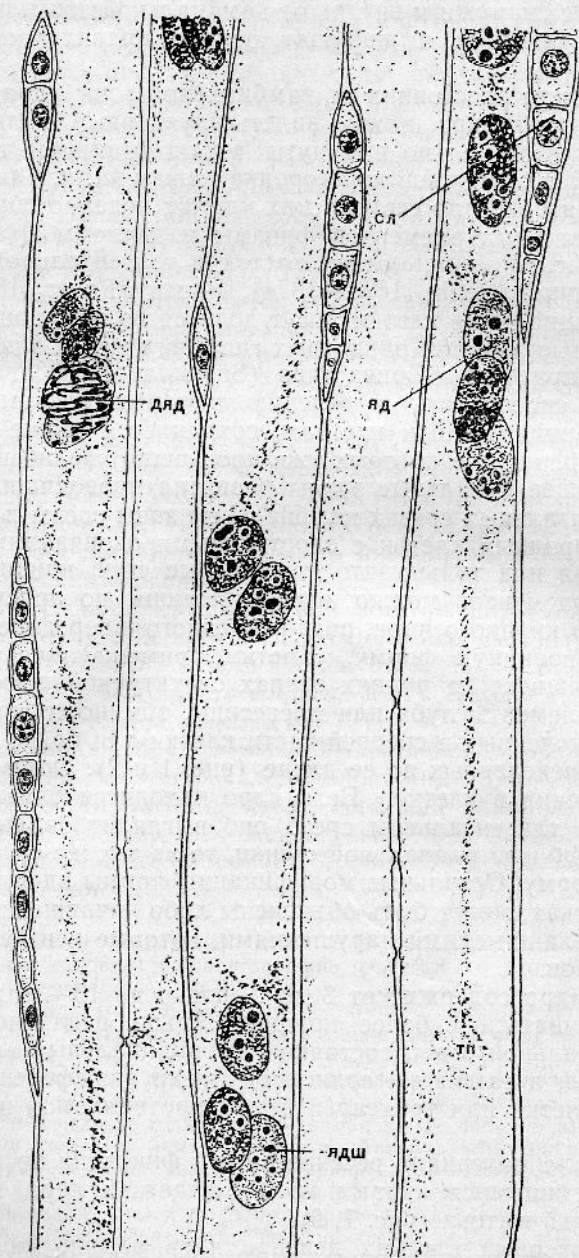


Рис. 1. Многоядерные материнские клетки флоэмы сосны: яд — ядро, сл — сердцевинный луч, дяд — делящееся ядро, ядш — ядрышко, тп — тяжи протоплазмы

ситовидных элементов хорошо выражены места будущих ситовидных полей (рис. 4, а)

Известно, что период деления ядра характеризуется понижением или временным прекращением физиологической активности клетки



Рис. 2. Средняя часть формирующейся ситовидной клетки ели (микрофотография): сл — сердцевинный луч, яд — ядра, а — ядро в стадии анафазы



Рис. 3. Основные фазы митоза в молодых проводящих элементах ели (микрофотография): а — профаза, б — метафаза, в — анафаза, г — телофаза

(Мэзия, 1963) В связи с этим можно предположить, что асинхронность митотических процессов в клетках, уже специализировавшихся в функциональном отношении, представляет собой приспособление, препятствующее сильному ослаблению жизнедеятельности клетки.

Замечено, что если кариокинез не связан с цитокинезом, то в метафазе делящегося ядра плохо выражено ахроматиновое веретено, а в телофазе не образуется фрагмопласт (Strasburger, 1888; Esau, 1938b) Наши наблюдения не подтвердили этого. Ахроматиновое веретено обычно хорошо развито в тех случаях, когда его ось совпадает с направлением продольной оси клетки или расположена слегка наклонно. Если метафазная пластинка ориентирована параллельно вертикальной оси, что наблюдается в узких клетках, то ахроматиновое веретено незаметно. Телофаза характеризуется нормальным развитием фрагмопласта, но образования межклеточной пластинки не происходит (рис. 3)

Обилие ядрышек в ядре часто считают внешним признаком полиплоидии, которая наблюдается иногда при развитии ситовидных элементов (главным образом сопровождающих клеток) у покрытосеменных

Длина трахеид, камбиальных клеток и гистологических

Вид	№ образцов	Место сбора образца	1. Длина трахеид, мм				t <sub>1:2</sub>	2. Длина камбиальных клеток, мм				t <sub>2:3</sub>
			n	M ± m	CV, %	n		M ± m	CV, %			
<i>Pinus sylvestris</i>	1	Беломорская биологическая станция . . . . .	50	3,2 ± 0,02	4,3	16,5	30	2,6 ± 0,03	7,7	12,0		
	2	Чашниково . . . . .	50	3,0 ± 0,09	21,0	5,0	30	2,2 ± 0,13	3,3	1,4		
	3	Чашниково . . . . .	50	3,2 ± 0,06	13,7	5,6	20	2,5 ± 0,11	20,3	4,0		
	4	Барвиха . . . . .	100	2,4 ± 0,04	16,3	1,2	30	2,3 ± 0,07	18,0	0,0		
		среднее для 4 образцов . .		2,9				2,4				
<i>Picea abies</i>	1	Чашниково . . . . .	50	2,6 ± 0,06	16,9	6,0	25	2,0 ± 0,08	19,6	1,3		

\* n — число измерений,  
M — среднее арифметическое,  
m — вероятная ошибка средней арифметической,

растений (Resch, 1954) Однако увеличение числа хромосом по сравнению с исходным (2n=24) (Bailey, 1920b) у сосны и ели нам не удалось отметить.

Число ядер в молодых ситовидных элементах и трахеидах варьирует от 4 до 8, чаще всего их 5—6. Увеличение числа ядер, вероятно, объясняется необходимостью сохранения в клетке определенного плазмоядерного отношения, которое, однако, может изменяться в зависимости от физиологического состояния клетки. Так как объемы плазмы, ядра и даже всей клетки практически определить невозможно, мы попытались косвенным путем высчитать возможные максимальные числа ядер в развивающихся элементах луба и древесины. В табл. I приведены средние значения длины камбиальных клеток, трахеид и элементов, составляющих луб. Цифровой материал показывает, что между длиной ситовидных клеток и высотой тяжелой лубяной паренхимы нет достоверных различий. На поперечных срезах молодого прироста луба вблизи камбиальной зоны ситовидные элементы также не отличаются по размерам от паренхимных клеток. Это дает основание считать, что объем ситовидной клетки примерно соответствует объему тяжелой лубяной паренхимы.

Принимая во внимание, что каждая клетка, входящая в состав сформированного паренхимного тяжа, содержит одно ядро (рис. 4, а), и зная площадь проекции ядра (табл. 2), можно определить, что в тяже лубяной паренхимы, насчитываемом у сосны в среднем 15 клеток (табл. 1), суммарная поверхность проекции ядер на тангентальном срезе составит

$$116 \text{ мк}^2 \times 15 = 1740 \text{ мк}^2.$$

(Следует отметить, что эти значения не отражают истинных размеров поверхности ядер, так как площадь проекции ядер определена лишь на тангентальных срезах. Кроме того, не учитывалась выпуклая форма ядер. Вычисленная поверхность составит меньше половины истинной поверхности ядер)



элементов луба у разных экземпляров деревьев\*

3. Длина ситовидных клеток, мкм			$t_{3:4}$	4. Длина тяжелой лубяной паренхимы, мкм			$t_{1:4}$	5. Число клеток в паренхимном тяжке		
$n$	$M \pm m$	cv, %		$n$	$M \pm m$	cv, %		$n$	$M \pm m$	cv, %
25	$1,9 \pm 0,05$	13,4	1,2	25	$2,0 \pm 0,06$	14,2	9,3	25	$15,6 \pm 0,43$	13,8
50	$2,0 \pm 0,05$	16,7	2,5	30	$2,3 \pm 0,11$	25,7	0,5	30	$15,7 \pm 0,78$	27,1
30	$2,0 \pm 0,05$	18,8	—	—	—	—	—	—	—	—
85	$2,0 \pm 0,04$	16,3	0,0	30	$2,0 \pm 0,07$	20,3	0,0	30	$14,7 \pm 0,57$	22,2
2,0				2,1				15,3		
30	$2,2 \pm 0,06$	15,2	1,3	20	$2,4 \pm 0,14$	27,5	1,3	20	$21,9 \pm 0,9$	19,1

cv, % — вариационный коэффициент.

$t$  — достоверность различий между двумя средними арифметическими, определяемая по формуле  $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$ ; различия достоверны, если  $t > 3$ .

Исходя из равенства объемов ситовидного элемента и клеток, составляющих паренхимный тяж, можно считать, что общая поверхность ядер ситовидной клетки также будет равна 1740 мкм<sup>2</sup>, но так как ядра в проводящих элементах крупнее, чем в паренхимных клетках (табл. 2), то число их в ситовидной клетке составит

$$1740 \text{ мкм}^2 : 334 \text{ мкм}^2 = 5,2.$$

В связи с тем, что длина трахсид превышает длину ситовидных элементов в среднем на 45% (табл. 1), что объясняется их активным скользящим ростом, а размеры ядер практически одинаковы, максимальное число ядер в молодой трахее равно:

$$\frac{5,2 \times 145}{100} = 8,54.$$

Таблица 2

Площадь проекций ядер в проводящих элементах и клетках лубяной паренхимы на тангентальных срезах, мкм<sup>2</sup>

Элементы	1. <i>Picea abies</i>				$t_{1:2}$	2. <i>Pinus sylvestris</i>			
	$n$	$M_{\min} - M_{\max}$	$M \pm m$	cv, %		$n$	$M_{\min} - M_{\max}$	$M \pm m$	cv, %
А. Проводящие	91	165—926	$489 \pm 17,0$	34,9	8,5	125	165—561	$334 \pm 7,7$	25,9
$t_{A:B}$	20,5					27,1			
Б. Паренхимные	55	99—198	$132 \pm 3,5$	20,0	3,8	85	66—165	$116 \pm 2,3$	18,8

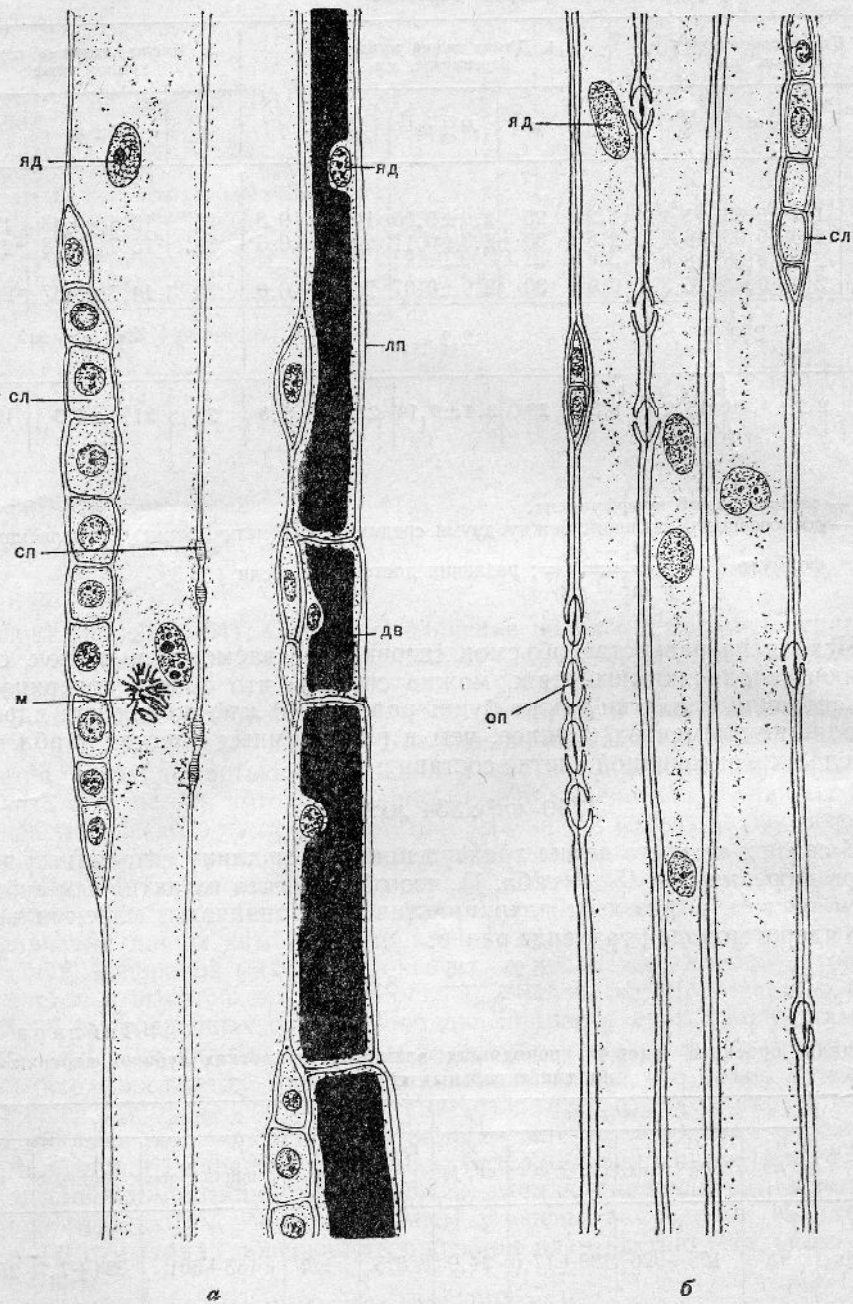


Рис. 4. Сформированные ситовидные элементы (а) и трахеиды (б) сосны: яд — ядра, м — метафазная пластинка, сл — ситовидное поле, оп — окаймленная пора, сл — сердцевинные лучи, лп — клетка лубяной паренхимы, дв — дубильные вещества



Подобные вычисления, проведенные для ели, показали, что в ситовидных элементах может быть 6, в молодых трахеидах — 7 ядер.

Для установленных нами средних значений длины элементов теоретические числа, округленные до целых величин, почти не отличаются от эмпирических.

Известно, что ядро контролирует любые изменения клеточной структуры (Klebs, 1887, Мэзия, 1963; Wooding, 1966) Многочисленные ядра

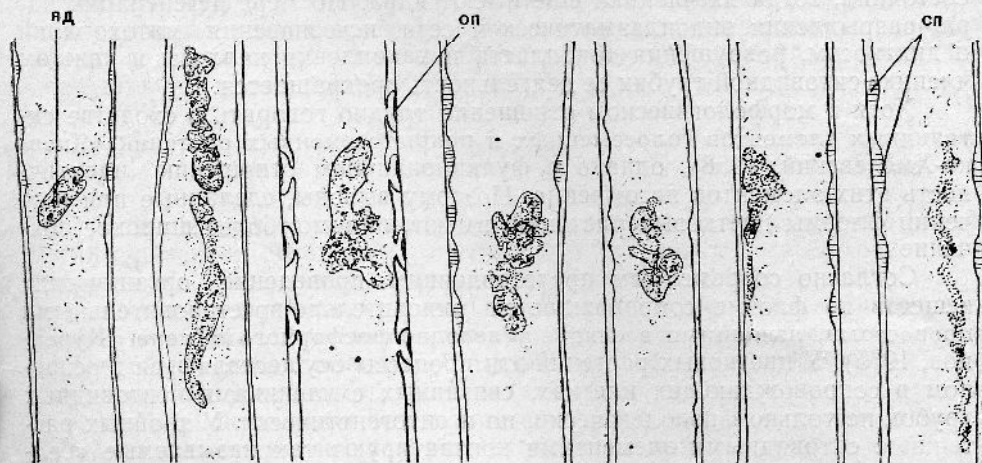


Рис. 5. Дегенерация ядер в ситовидных элементах и трахеидах: оп — окаймленная пора, сп — ситовидные поля, яд — ядро

в молодых трахеидах способствуют не только их интенсивному росту в длину, но, по-видимому, регулируют также процессы утолщения и одревеснения клеточных оболочек и развития в них окаймленных пор. После окончания формирования структурных особенностей стенок трахеид или несколько позднее живое содержимое этих клеток разрушается.

Ситовидные элементы развиваются дольше, чем трахеиды (Brown, 1915; Abbe, Crafts, 1939; Раздорский, 1949; Esau, 1950) У метасеквойи, например, каждая ситовидная клетка формируется в течение 6 месяцев (Kollmann, Schumacher, 1964).

Принято считать, что ситовидные элементы начинают выполнять проводящую функцию после разрушения ядер (Раздорский, 1949). Однако многие исследователи отмечают присутствие ядер в сформированных ситовидных элементах. Долго сохраняются ядра в члениках функционирующих ситовидных трубок винограда, крапивы, представителей семейства тыквенных, белой акации, недотроги, гороха (Zacharias, 1895; Rouschal, 1941, Eschrich, 1953; Wark, Chambers, 1965) Всегда содержат ядра элементы протофлоэмы голосеменных растений (Esau, Cheadle, Gifford, 1953).

Американские ботаники (Evert, Alfieri, 1965; Murmanis, Evert, 1966), исследовавшие онтогенез и ультраструктуру ситовидных элементов хвойных, установили, что ядра в них сохраняются дольше других органоидов клеток. Некротические ядра в виде аморфных образований, окруженных мембраной, можно наблюдать в течение всего периода деятельности ситовидных клеток.

Литературные данные позволяют сделать вывод о том, что деятельность ситовидных элементов не связана с исчезновением ядер (Rouschal, 1941, Wooding, 1966). Радиографические исследования, про-

веденные Кольманом (Kollmann, 1961, 1965), установили, что у метасеквойи ситовидные клетки, расположенные близ камбиальной зоны и не закончившие структурную дифференциацию, обладают активной проводящей способностью. Подобные результаты получены также при исследовании можжевельника (Kollmann, Dögg, 1966). Уорк и Чеймберс (Wark, Chambers, 1965), изучившие онтогенез ситовидных трубок горюха, считают, что они проводят органические вещества только в молодом состоянии, когда их членики еще имеют ядра. По мере дегенерации ядра, разрыхления эндоплазматической сети, исчезновения митохондрий и диктиосом, разрушения тонопласта и накопления каллозы в каждом членике ситовидной трубки ее деятельность прекращается.

Хотя в морфологическом отношении трудно говорить о сходстве ситовидных элементов голосеменных и покрытосеменных растений (Яценко-Хмелевский, 1958), однако в функциональном отношении идентичность этих элементов несомненна. Поэтому выводы, сделанные при изучении флоэмы цветковых растений, имеют, видимо, более широкое значение.

Согласно современным представлениям проведение органических веществ по флоэме сопровождается окислительно-восстановительными процессами, лежащими в основе углеводно-фосфорного обмена (Курсанов, 1955). У цветковых растений эти процессы осуществляются в основном в сопровождающих клетках, связанных с члениками ситовидных трубок не только физиологически, но и онтогенетически. У хвойных растений с ситовидными элементами контактируют так называемые «белковые» клетки, которые могут входить либо в состав тяжелой лубяной паренхимы, либо (у представителей семейства Pinaceae) в состав сердцевинных лучей (Strasburger, 1891; Esau, 1950, 1965; Esau, Cheadle, Gifford, 1953; Srivastava, 1963).

Хотя «белковые» клетки голосеменных в осуществлении биохимических процессов, обуславливающих передвижение веществ, несомненно участвуют, однако непостоянство числа, формы и расположения этих клеток не может, по-видимому, способствовать установлению их прочных физиологических контактов с ситовидными элементами.

Ядра в ситовидных клетках у голосеменных обычно сохраняются дольше, чем у покрытосеменных растений (Kollmann, 1961; Evert, Alfieri, 1965). Это позволяет высказать предположение об участии ядер молодых ситовидных элементов хвойных в сложных биохимических превращениях, сопровождающих перемещение органических веществ по флоэме. В пользу активной физиологической деятельности ядер проводящих элементов луба говорит, на наш взгляд, также обилие крупных ядрышек как важнейших центров клеточного метаболизма (Робертис, Новинский, Саэс, 1962; Мэзия, 1963; Мирский, Осава, 1963)

В процессе развития проводящих элементов хвойных меняется морфологическая структура ядер: они уменьшаются в объеме, округляются или приобретают лопастную форму; в них появляются перетяжки, которые наблюдаются обычно при фрагментации. Число ядрышек сокращается до 1—2, затем они исчезают (рис. 4, 5) «Выталкивание» ядрышек в цитоплазму, отмеченного для некоторых цветковых растений (Esau, 1950, 1965; Cheadle, 1956; Evert, Murganis, 1965), в ситовидных элементах сосны и ели не происходит. Иногда несколько ядер сливаются в общую дегенерирующую массу (рис. 5). Такой тип разрушения особенно хорошо заметен на срезах с материала, фиксированного осенью или зимой. После разрушения хроматина растягивается и разрывается ядерная мембрана, и содержимое ядра превращается в зернистую массу, окруженную цитоплазмой.

Гибель ядра, видимо, не сразу отражается на свойствах протопласта (Wooding, 1966). Многие исследователи (Lecomte, 1889; Resch, 1954; Робертис, Новинский, Саэс, 1962) предполагают, что при разрушении ядра происходит перенос в цитоплазму некоторых ядерных продуктов, которые расходятся в процессе синтеза и формообразования. После использования ядерных веществ протопласт клетки отмирает. Ранней де-генерацией ядер Эббе и Крафтс (Abbe, Crafts, 1939) объясняют непродолжительную деятельность ситовидных элементов, которая у большинства хвойных растений ограничена одним вегетационным периодом. Лишь у *Tsuga* отмечены ситовидные клетки, функционирующие в течение двух лет (Раздорский, 1949).

### Выводы

1. В результате проведенных исследований установлено, что ранние этапы развития ситовидных элементов и трахеид у сосны и ели характеризуются увеличением числа ядер до 6—8.

2. Многоядерность молодых проводящих элементов хвойных согласуется с необходимостью сохранения определенных плазма-ядерных отношений в клетках, объем которых увеличивается по сравнению с объемом камбиальных клеток.

3. Ядра возникают вследствие повторных митозов, не сопровождающихся делением клетки. Фрагментации ядер, как правило, не наблюдается.

4. Асинхронность митотических процессов можно рассматривать как приспособление, препятствующее временному ослаблению или прекращению функциональной активности клетки.

5. Обзор литературного материала позволяет высказать мнение о возможном участии ядер молодых ситовидных элементов в биохимических процессах, сопровождающих перемещение органических веществ по флоэме хвойных растений.

### ЛИТЕРАТУРА

- Курсанов А. Л. 1955. Изучение передвижения органических веществ в растениях с помощью радиоактивных изотопов. Доклады, представленные СССР на международной конференции по мирному использованию атомной энергии. М.
- Мирский А., Осава С. 1963. Интерфазное ядро. Сб. «Функциональная морфология клетки». М., ИЛ, стр. 9—68.
- Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ.
- Прозина М. Н. 1960. Ботаническая микротехника. М., «Высшая школа».
- Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М., «Советская наука».
- Робертис Е. де, Новинский В., Саэс Ф. 1962. Общая цитология. М., ИЛ.
- Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., «Наука».
- Яценко Хмелевский А. А. 1958. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов. «Ботанический журнал», 43, № 3, 365—380.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1961. Краткий курс анатомии растений. М., «Высшая школа».
- Abbe L. B. and Crafts A. S. 1939. Phloem of white pine and other coniferous species. «Bot. Gaz.», 100, No. 4, 695—722.
- Bailey I. W. 1919. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance. Repr. in: «Contributions to plant anatomy», 1954, «Chronica Botanica», 15, No. 1—6, 3—5.
- Bailey I. W. 1920a. The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. «Chronica Botanica», 15, No. 1—6, 6—8.
- Bailey I. W. 1920b. The cambium and its derivative tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. «Chronica Botanica», 15, No. 1—6, 9—20.



- Brown H. P. 1915. Growth studies in forest trees. 2. *Pinus strobus* L. «Bot. Gaz.», 59, No. 3, 197—241.
- Cheadle V J. 1956. Research on xylem- and phloem-progress in fifty years. «Amer. J. Bot.», 43, No. 9, 719—731.
- Crafts A. S. 1934. Phloem anatomy in two species of *Nicotiana*, with notes on the interspecific craft union. «Bot. Gaz.», 95, No. 4, 592—608.
- Esau K. 1938a. Ontogeny and structure of the phloem of tobacco. «Hilgardia», 11, No. 8, 343—424.
- Esau K. 1938b. The multinucleate condition in fibers of tobacco. «Hilgardia», 11, No. 8, 427—434.
- Esau K. 1943. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of the bast fibers. «Amer. J. Bot.», 30, No. 8, 579—586.
- Esau K. 1950. Development and structure of the phloem tissue, II. «Bot. Rev.», 16, No. 2, 67—114.
- Esau K. 1965. Plant Anatomy. 2 Ed., N. Y., — London.
- Esau K., Cheadle V J. and Gifford E. M. 1953. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. «Amer. J. Bot.», 40, No. 1, 9—19.
- Eschrich W. 1953. Beiträge zur Kenntnis der Wundsiebröhrenentwicklung bei *Impatiens Holsti*. «Planta», 43, Heft 1, 37—74.
- Evert R. F. and Murmanis L. 1965. Ultrastructure of the secondary phloem of *Tilia americana*. «Amer. J. Bot.», 52, No. 1, 95—106.
- Evert R. F. and Alfieri F. J. 1965. Ontogeny and structure of coniferous sieve cells. «Amer. J. Bot.», 52, No. 10, 1058—1066.
- Kallen F. 1882a. Verhalten des Protoplasma in den Geweben von *Urtica urens*. «Flora», Nr. 6, 81—92.
- Kallen F. 1882b. Verhalten des Protoplasma in den Geweben von *Urtica urens*. «Flora», Nr. 7, 97—105.
- Klebs G. 1887. Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle. «Biol. Centralblatt», 7, Nr. 6, 161—168.
- Kollmann R. 1961. Zur Feinstruktur des Phloems. «Ber. Dtsch. bot. Ges.», 74, Sondernummer, 54—55.
- Kollmann R. 1965. Zur Lokalisierung der funktionstüchtigen Siebzellen im sekundären Phloem von *Metasequoia glyptostroboides*. «Planta», 65, Nr. 2, 173—179.
- Kollmann R. and Dörr I. 1966. Lokalisierung funktionstüchtiger Siebzellen bei *Juniperus communis* mit Hilfe von Aphiden. «Zeitschr. Pflanzenphysiol.», 55, Nr. 2, 131—141.
- Kollmann R. and Schumacher W. 1964. Über die Feinstruktur des Phloems von *Metasequoia glyptostroboides* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. V. Mitteilung. Die Differenzierung der Siebzellen in Verläufe einer Vegetationsperiode. «Planta», 63, Nr. 2, 155—190.
- Lecomte H. 1889. Contribution a l'etude du liber des Angiospermes. «Ann. Sci. natur. Bot.», Sér. VII, 10, 193—324. (лит. no Resch, 1954).
- MacDaniels L. H. 1918. The histology of the phloem in certain woody angiosperms. «Amer. J. Bot.», 7, No. 7, 347—378.
- Murmanis L. and Evert R. F. 1966. Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus*. «Amer. J. Bot.», 53, No. 10, 1065—1078.
- Němec B. 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin (лит. no Esau, 1938b)
- Pirotta R. and Buscalioni L. 1898. Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreaceae. «Ann. R. Ist. Bot. Roma», 237—54 (лит. no Esau, 1938b)
- Raatz W. 1892. Die Stabbildungen im sekundären Holzkörper der Bäume und die Initialtheorie. «Jahrb. Wiss. Bot.», 23, Heft 1—2, 567—636.
- Resch A. 1954. Beiträge zur Cytologie des Phloems (Entwicklungsgeschichte der Siebröhrenglieder und Geleitzellen bei *Vicia Faba* L.). «Planta», 44, Heft 1, 75—98.
- Rouschal E. 1941. Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. «Flora», 35, Heft 2, 135—200.
- Russow E. 1882. Ueber den Bau und die Entwicklung der Siebröhren und über Bau und Entwicklung der sekundären Rinde der Dicotylen und Gymnospermen. «Sitzungsber. Naturf. Gesellsch.», Dorpat, 6, 257—327
- Sachs J. 1892. Physiologische Notizen. II. Beiträge zur Zelltheorie. «Flora», 75, 57—67
- Sachs J. 1893. Physiologische Notizen. VI. Ueber einige Beziehungen der spezifischen Grösse der Pflanzen zu ihrer Organization. «Flora», 77, 49—81.
- Sachs J. 1895. Physiologische Notizen. IX. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. «Flora», 81, 405—434.
- Sanio K. 1873—1874. Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.) «Jahrb. Wiss. Bot.», Heft 1, 50—126.
- Schacht H. 1856. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin.

- Smolák J. 1904. O mnohojaderných bunkách Euphorbiacei (On multinucleate cells of Euphorbiaceae) Rozpr. České Akad. Cis. Františka Josefa (Ann. Czech. Akad. Emp. Franz Joseph), Sec. II, «Math.—Biol.», 13, 1—14. (цит. по Esau 1938b).
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. «Univ. Calif. Publs. Bot.», 36, No. 1, 1—69.
- Strasburger E. 1888. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Histologische Beiträge, Heft 1, 1—258.
- Strasburger E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Heft 3, 1—1000.
- Strasburger E. 1893. Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse. Histologische Beiträge, Heft 5, 97—124.
- Strumpf E. 1898. Zur Histologie der Kiefer. Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie C. R., 312—321. (цит. по Bailey, 1920b)
- Traub M. 1880. Sur les cellules végétales a plusieurs noyaux. «Arch. Neerland. Sci. Exact. et Nat.», 15; 39—60. (цит. по Esau, 1938b)
- Wareham R. T. 1936. «Phragmospheres» and the «multinucleate phase» in stem development. «Amer. J. Bot.», 23, No. 9, 591—597
- Wark M. C. and Chambers T. C. 1965. Fine structure of the phloem of *Pisum sativum*. I The sieve element ontogeny. «Austr. J. Bot.», 13, No. 2, 171—183.
- Winkler H. 1916. Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. «Zeitschr. Bot.», 8, 815—870 (цит. по Bailey, 1920b)
- Wooding F. B. P. 1966. The development of the sieve elements of *Pinus pinea*. «Planta», 69, No. 3, 230—243.
- Zacharias E. 1895. Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. «Flora», 81, 217—266.

Поступила в редакцию  
22. 2 1967 г

Кафедра  
высших растений