

ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ВЗАИМОСВЯЗИ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЛЕПТОМА

Л. И. Лотова

Обзор литературы об образовании, характере цитоплазматических контактов и функциях клеток флоэмной паренхимы у растений, принадлежащих к разным таксонам. Строение и функционирование флоэмы основано на принципе комплементарности ситовидных элементов и специализированных паренхимных клеток, поставляющих энергию для механизма транслокации. В эволюции растений наблюдается тенденция к установлению не только физиологической, но и онтогенетической взаимосвязи ситовидных элементов и паренхимных клеток, которая четко выражена только у цветковых.

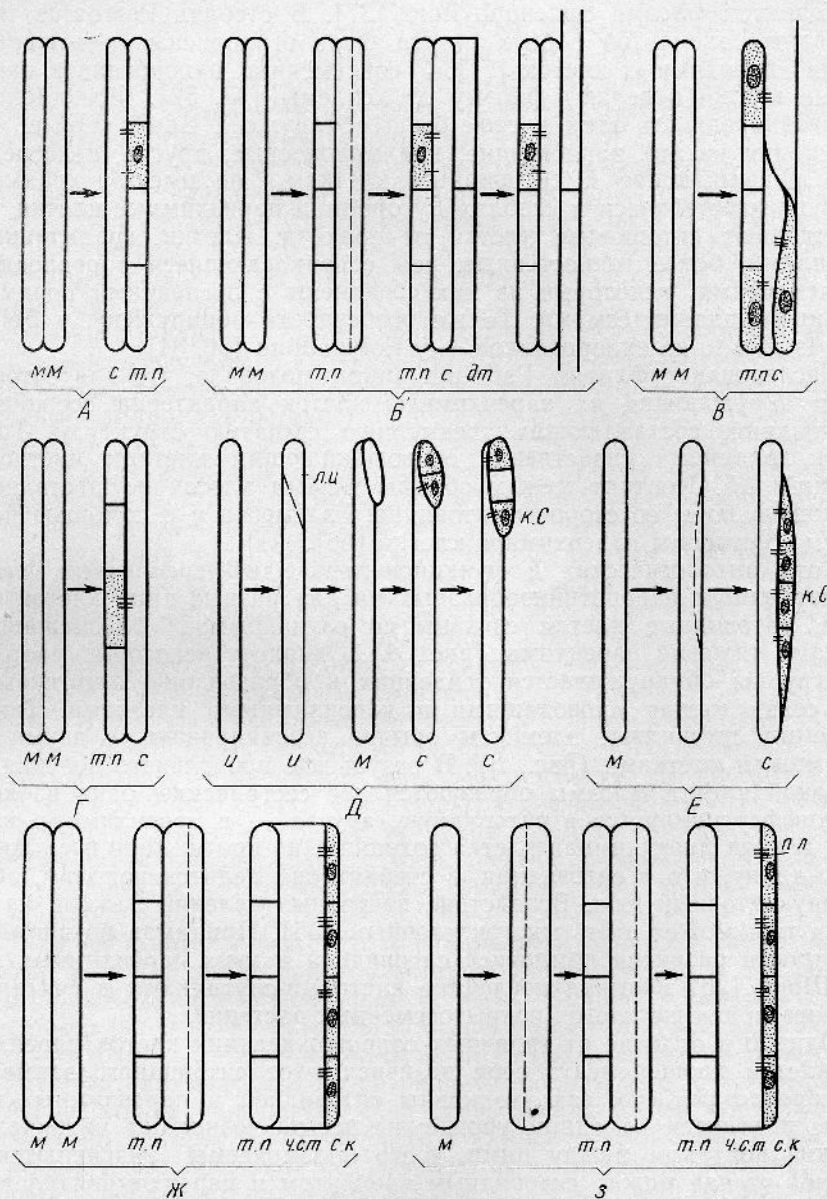
A literature review on formation, nature of the cytoplasmatic contacts and functions of the phloem parenchyma cells of the plants belonging to different taxa is given. The phloem structure and functioning are based on the complementary principle of the sieve elements and special parenchyma cells, which supply the energy for the translocation mechanism. In plant evolution there is a tendency to the establishment not only physiologic, but also ontogenetic interrelations of sieve elements and parenchyma cells which is clearly expressed only in Angiosperms.

Структурные преобразования флоэмы в эволюции растений неразрывно связаны с усовершенствованием функции передвижения ассимилятов. Первоначально нисходящий ток веществ осуществляли, по-видимому, метаболически активные клетки [6]. Структурная эволюция этой ткани сопровождалась морфологической и функциональной дифференциацией гистологических элементов, одни из которых составили собственно транспортную систему, другие — динамичный аппарат регуляции транспорта веществ и жизнеобеспечения всего растения.

В настоящее время не известно ни одного растения, флоэма которого состояла бы только из проводящих элементов, называемых ситовидными из-за наличия в их стенках специализированных участков с очень узкими каналцами — ситовидных полей. Ситовидные элементы исторически и функционально связаны с паренхимными клетками. Исторически — потому, что они возникли из паренхимных клеток вследствие их цитологической и морфологической специализации [6, 14, 15], функционально — потому, что утрата ситовидными элементами в процессе развития большинства органоидов, в том числе ядра, делает их независимыми от живых паренхимных клеток [40].

Совокупность тонкостенных ситовидных элементов и паренхимных клеток составляет наиболее древнюю по происхождению часть флоэмы — лептома [49]. Цитологические особенности лептома хорошо освещены в литературе [1—4, 6, 14, 40]; выявлены также основные направления морфологической эволюции проводящих элементов [9, 10, 40, 43, 85]. В данной работе мы попытались обобщить разрозненные факты о расхождении, образовании и поведении клеток флоэмной паренхимы у высших растений разных систематических групп.

Флоэмная паренхима функционально неоднородна. Особый интерес представляют клетки, жизнедеятельность которых тесно связана с ситовидными элементами. У цветковых растений их называют сопровождающими, или клетками-спутниками, у голосеменных — белковыми [11], альбуминовыми [81] или клетками Страсбургера [72]; у споровых архегонияльных они не имеют специальных названий. Ассоциация ситовидных элементов с цитологически сложно дифференциро-



Возможные варианты взаимосвязи между проводящими элементами и клетками флоэмной паренхимы у папоротников (А), хвощей (В), эфедры (В), хвойных (Г—Е), покрытосеменных (Ж, З) растений:

и — инициальные клетки, л.и — лучевая инициаль, м — материнские клетки, к.с — клетки Страсбургера, пл — места цитоплазматических контактов между клетками, с — ситовидные клетки, с.к — сопровождающие клетки, т.п — тяж клеток флоэмной паренхимы, ч.с.т — членики ситовидных трубок; точками показаны клетки, ассоциированные с проводящими элементами

ванными паренхимными клетками, поставляющими энергию для осуществления механизма транслокации [13], основана на принципе комплементарности, или функциональной дополнителности [3], но в разных группах растений этот принцип реализуется по-разному

По сравнению с цветковыми и голосеменными флоэмная паренхима папоротникообразных *sensu amplo* изучена слабо. Известно только, что тяжи паренхимных клеток располагались между проводящими элементами уже у древнейших риниофитов [71] Они отмечены также

во вторичной флоэме *Sphenophyllum* [37]. В стеблях *Psaronius* тяжи ситовидных элементов с двух сторон были ограничены 1—4-рядными слоями паренхимных клеток [77]. У современных папоротников паренхимные клетки отделяют флоэму от ксилемы [43, 52]. Функциональная неоднородность этих клеток была обнаружена еще в XIX в. (см. [40]): одни из них запасающие, крахмалоносные, другие, непосредственно примыкающие к ситовидным клеткам, не имеют крахмала.

В плектостелических стеблях *Lycopodium* паренхимные клетки также отделяют ситовидные клетки от трахеид. Клетки, граничащие с трахеидами, более тонкостенные, чем соприкасающиеся с проводящими элементами; некоторые из них соединены с последними порами и обильными плазмодесмами. Те же особенности обнаружены у *Selaginella*, *Isoetes*, а из папоротников — у *Polypodium* [56, 84].

Исследование флоэмы *Psilotum nudum* показало, что для ситовидных и окружающих их паренхимных клеток характерна ассоциация митохондрий, составляющих трехмерную сетчатую структуру. Такая форма хондриома свойственна сопровождающим клеткам цветковых растений [2]. Контакт между обоими типами клеток осуществляется с помощью поры со стороны ситовидного элемента и с помощью плазмодесм со стороны паренхимной клетки [66].

Хотя цитологическая и функциональная дифференциация флоэмной паренхимы папоротникообразных на два разных типа клеток очевидна, ситовидные клетки связаны со случайными, близлежащими клетками тяжелой паренхимы (рис., А). Однако у некоторых растений этой группы обнаруживается тенденция к образованию онтогенетической связи между проводящими и паренхимными клетками. Так, у *Equisetum* ситовидные элементы обычно ассоциированы с двумя паренхимными клетками (рис., Б). В результате продольного деления материнской клетки флоэмы образуются две сестринские, одна из которых дифференцируется в ситовидную, другая — в паренхимную клетки. В корнях паренхимная клетка сохраняет на протяжении всей жизни ту же длину, что и ситовидная, в стеблях она делится пополам, образуя двуклеточный тяж. Вследствие повторных делений каждой из его клеток тяж может стать многоклеточным [35]. Принимая во внимание особенности развития комплекса ситовидной и двух паренхимных клеток, Шово [28] называл последние клетками-спутниками и считал их гомологами тех же клеток покрытосеменных растений.

Однако в отличие от типичных сопровождающих клеток паренхимные клетки хвощей ведут себя независимо от ситовидного элемента: они перерастают его, так что концы ситовидной и паренхимных клеток не находятся на одном уровне; не всегда возникают цитоплазматические контакты между ними, часто плазмодесмы развиваются в смежной стенке между ситовидным элементом и паренхимной клеткой, образовавшейся из другой инициали (см. рис., Б). Онтогенетическое родство ситовидных и паренхимных клеток не связано, таким образом, с обязательным установлением симпластических взаимосвязей между ними. Поэтому хвощи по строению флоэмы принципиально не отличаются от других папоротникообразных. В корнях при продольном делении материнской клетки вместо паренхимной нередко дифференцируется вторая ситовидная клетка [35].

У голосеменных клетки, аналогичные сопровождающим клеткам флоэмы цветковых растений, впервые были обнаружены Страсбургером [81], назвавшим их альбуминовыми. Он характеризовал их как крупоядерные, богатые цитоплазмой и белком, контактирующие с ситовидными клетками с помощью находящихся в их смежных стенках полуситовидных полей, в которых каллоза откладывается только со стороны ситовидной клетки [81, 82]. Исследования Хилля [50] показали, что цитоплазматические тяжи, соединяющие эти клетки, в стенке ситовидного элемента длинные, тонкие, слизистые, а в стенке альбуми-

новой клетки — короткие, толстые. Значительно позднее было установлено, что в области полуситовидных полей альбуминовые клетки имеют плазмодесмы, нередко разветвленные [80]. Ветвление плазмодесм Мурманис и Эверт [61] считают вторичным явлением, обусловленным формированием вторичной оболочки. В самих альбуминовых клетках обнаружено небольшое количество слизи [60].

Наличие цитоплазматических контактов с ситовидными клетками — единственный надежный критерий, позволяющий отличать альбуминовые клетки от других клеток флоэмной паренхимы [17, 88]. Мнение, что альбуминовые клетки никогда не содержат крахмала [2, 25, 31], некоторые исследователи [53] не подтверждают, приводя данные о присутствии его в зимнее время.

Саутер и Браун [72], изучившие альбуминовые клетки Larix, отметили, что их содержимое неодинаково в разные периоды жизни. Наиболее молодые клетки, расположенные близ камбиальной зоны, могут накапливать крахмал. По содержанию белка и активности кислой фосфатазы они почти не отличаются от других клеток флоэмной паренхимы. Крупные ядра в клетках не обнаружены [80]. Судя по поведению цитохромоксидазы, этим клеткам не свойственно более энергичное дыхание, чем другим паренхимным клеткам. Учитывая эти особенности и считая название «альбуминовые» клетки неудачным, Саутер и Браун предложили переименовать их в «клетки Страсбургера».

В зоне со сформированными ситовидными элементами крахмал из клеток Страсбургера исчезает, и вместе с этим повышается активность кислой фосфатазы, участвующей в процессах окислительного фосфорилирования, непосредственно связанных с транспортом ассимилятов [6]. В непроводящей зоне дуба клетки Страсбургера обычно мертвые [16, 72, 81], хотя некоторые авторы (см. [40]) полагают, что по продолжительности жизни они могут превосходить ситовидные клетки.

У всех хвойных клетки Страсбургера дифференцируются из клеток тяжелой паренхимы [8, 60—62, 78] (рис., Г). Это естественно, так как тяжелая паренхима филогенетически древнее лучевой, появление которой в эволюции растений было прямым следствием вторичного утолщения.

У представителей семейств Taxodiaceae и Cupressaceae, вторичная флоэма которых характеризуется четкой ритмичностью в дифференциации производных камбия, приводящей к 4-рядной слоистости, в одном радиальном ряду клетки тяжелой паренхимы всегда находятся между ситовидными клетками. В их смежных стенках не обнаружены ни крупные плазмодесмы, ни ситовидные поля, благодаря которым была бы возможна симпластическая связь между этими клетками [73]. Неслучайно поэтому у таксодиевых и кипарисовых клетки Страсбургера, хотя и в небольшом числе, появляются в лучевой паренхиме, а у сосновых преобладают лучевые клетки Страсбургера [8, 47, 78, 81].

Лучевые клетки Страсбургера, по крайней мере некоторые из них, онтогенетически связаны с ситовидными клетками, хотя это родство не всегда близкое. У хвойных лучевые инициали чаще всего образуются вследствие неравных ложнопоперечных делений веретенновидных клеток камбия (рис., Д). Наиболее длинная из двух сестринских клеток впоследствии, делясь периклиально, отделяет наружу материнские клетки будущих ситовидных или тяжелой паренхимных клеток, а короткая — клетки лубяного луча [78]. Обычно луч начинается развиваться как однорядная однослойная пластинка [24]. В результате поперечных делений его клеток слоистость луча увеличивается. 1—2-слойные лучи обычно состоят только из клеток Страсбургера; возрастание слоистости приводит к появлению в них запасящих клеток [20, 23]. У *Metasequoia glyptostroboides* обнаружены и многослойные лучи, состоящие только из клеток Страсбургера [54]. Лучевые клетки Страсбургера Крайслер [31] считает гомологами ситовидных клеток, Коль-

ман [54] — гомологами сопровождающих клеток покрытосеменных растений.

По мнению Циглера [87], лучевые клетки Страсбургера имеют важное значение для радиального транспорта ассимилятов. Через лучи они поступают и в камбиальную зону. Вероятно, поэтому лишь те клетки, возникшие при ложнопоперечных делениях веретенovidных инициалей камбия, остаются живыми, которые контактируют с клетками лучей [21, 22].

Очень редко у хвойных встречаются короткие тяжи клеток Страсбургера (рис., *E*). Материнская клетка такого тяжа образуется при боковом делении веретенovidной клетки, отщепляясь от ее середины [78]. Более длинная и широкая из возникших клеток дифференцируется обычно в ситовидную клетку, а короткая, узкая, претерпев ряд поперечных делений, дает тяж клеток Страсбургера. Такой клеточный комплекс гомологичен комплексу, состоящему из членика ситовидной трубки и сопровождающих клеток, характерному для покрытосеменных растений. Нередко, однако, при боковом делении веретенovidной клетки возникает тяж не клеток Страсбургера, а обычных запасящих паренхимных клеток [21].

Лучевые клетки Страсбургера, по-видимому, более специализированы и функционально теснее связаны с ситовидными элементами, чем те же клетки, расположенные в тяжелой паренхиме, так как они всегда отмирают вместе с ситовидными. Клетки, локализованные в тяжелой паренхиме, после прекращения деятельности ситовидных элементов иногда продолжают функционировать как запасящие [7].

Хотя принцип комплементарности проводящих и паренхимных клеток у хвойных проявляется более четко, чем у споровых архегонийных, этот вариант нельзя считать оптимальным, так как возможность образования клеток Страсбургера лимитируется многими факторами. В старых стволах их больше, чем в молодых [32], в корнях их меньше, чем в стволах, у ослабленных деревьев их больше, чем у нормальных [20].

Общее число клеток Страсбургера у хвойных невелико. На 1 мм² продольного среза коры *Taxodium* приходится 4—8 клеток Страсбургера [81]. У *Melasequoia*, по данным Шумахера [73], из 46 ситовидных клеток 11 совсем не имеют контактов с клетками Страсбургера, а 35 — контактируют с 4,4 клетки. В среднем число клеток Страсбургера, ассоциированных с ситовидными клетками, варьирует от 1 до 14. У *Thuja* обычно лишь 5—6% клеток лучевой паренхимы дифференцируются в клетки Страсбургера, у *Tsuga* их значительно больше — около 30% [20].

Флоэма других голосеменных изучена меньше флоэмы хвойных. У саговниковых и гинкговых клетки Страсбургера находятся в тяжелой паренхиме [40, 62]. Во вторичной флоэме листьев *Welwitschia* радиальные ряды ситовидных клеток чередуются с такими же рядами паренхимных клеток, но цитоплазматические контакты между этими типами клеток немногочисленны [46]. У *Ephedra* образованию клеток Страсбургера часто предшествуют поперечные или косопоперечные деления веретенovidных клеток. Одна из двух клеток, возникших при таком делении, дифференцируется в ситовидную, другая — в клетку Страсбургера или клетку обычной паренхимы. Их трудно различить, но в отличие от клетки Страсбургера в паренхимной клетке всегда меньше плазмодесм. При таком способе образования клетка Страсбургера, примерно равная по величине ситовидной клетке или вдвое короче ее, контактирует не с сестринской ей ситовидной клеткой, а с какой-то другой клеткой, не связанной с ней онтогенетически. Иногда, правда, одна из клеток, возникших вследствие первого поперечного деления веретенovidной клетки, делится еще раз вдоль. В результате

образуется ситовидная клетка и ассоциированная с ней клетка Страсбургера [18] (рис., В).

У Gnetum клетки, внешне сходные с сопровождающими, впервые описаны Томпсоном [83]. Эти мелкие, не содержащие крахмала клетки в старой флоэме прижаты к углам ситовидных элементов, но родственных связей между ними нет. Иногда в клетках откладывается шавелевокислый кальций в виде мелких кристаллов [36], некоторые из них, по-видимому, могут превращаться в волокнистые элементы [16].

Бенке и Паливай [27], изучившие флоэму представителей класса Gnetopsida, пришли к выводу, что у них нет типичных клеток Страсбургера, так как по составу содержимого все клетки флоэмной паренхимы сходны; многие из них связаны плазмодесмами с ситовидными клетками. Флоэмную паренхиму гнетовых авторы считают идентичной паренхиме папоротникообразных.

Анализ структурных особенностей флоэмы архегониальных растений показывает, что клетки флоэмной паренхимы характеризуются разной степенью родства и функциональной взаимосвязи с проводящими элементами [2]. Вероятно, это объясняется независимой варибельностью данных признаков в разных таксонах [51].

Только у покрытосеменных усиление структурной и функциональной специализации проводящих и паренхимных клеток привело к появлению высшей степени их комплементарности, обусловленной единством их образования из одной клетки вследствие так называемого «неравного» деления [68, 69]. При таком делении возникают материнские клетки будущего членика ситовидной трубки и ассоциированного с ним тяжа сопровождающих клеток (рис., Ж), соединенных с ситовидной трубкой разветвленными плазмодесмами [42]. Несущий их участок стенки Ю. В. Гамалей [2] называет плазмодесменным полем. Плазмодесменные контакты имеются и между соседними сопровождающими клетками.

Наиболее характерные цитологические признаки сопровождающих клеток — наличие крупного, нередко гиперхроматизированного ядра [69], обилие рибосом, сочетающееся с высокой плотностью гиалоплазмы, присутствие лейкопластов, как правило, не аккумулирующих крахмал, и сильно разветвленного митохондриального ретикулума [2, 6, 13, 14, 55]. Иногда сопровождающие клетки имеют более одного ядра [76] и содержат много слизи [33].

Ультраструктурные особенности, определяющие интенсивный синтез РНК и АТФ, активное участие сопровождающих клеток в осуществлении транспорта ассимилятов позволяют рассматривать их как секторные клетки, играющие роль посредников в передаче веществ из обычных паренхимных клеток в ситовидную трубку против градиента концентрации [2, 6, 12, 13].

Такая обязательная комплементарность проводящих элементов и специализированных сопровождающих клеток в эволюции цветковых растений появилась не сразу. Сопровождающие клетки не обнаружены в протофлоэме ряда однодольных (*Allium*, *Tradescantia*, *Pennisetum*) и в первичной флоэме некоторых двудольных (*Pisum*) [39, 44, 69, 74]. Во вторичной флоэме примитивных древесных растений сопровождающих клеток обычно немного, по мере специализации флоэмы их число возрастает [5]. У *Austrobaileya scandens* членики ситовидных трубок нередко оказываются физиологически связанными с сопровождающими клетками, возникшими из другой материнской клетки, а некоторые членики вообще не имеют сопровождающих клеток [19]. Это отмечено также у представителей семейства *Calycanthaceae* [29, 30].

Сопровождающие клетки образуются в результате периклиналиных, реже — антиклиналиных делений материнских клеток [41], но по мере разрастания члеников ситовидных трубок они смещаются и зани-

мают в зрелой флоэме угловое положение. Они могут быть одиночными, как у *Daucus*, в 2—4-клеточных тяжах, как у *Robinia*, *Vitis*, по длине равных членикам ситовидных трубок или короче их [42, 58, 66, 85]; реже сопровождающие клетки многочисленны (*Eucalyptus*) [14]. В местах интенсивного радиального транспорта, например в окончатых мелких жилках листа, сопровождающие клетки по длине равны ситовидным элементам, но обычно шире их. В части флоэмы, осуществляющей продольный транспорт, они значительно короче и уже члеников ситовидных трубок [2, 59].

У некоторых многолетних однодольных при образовании метафлоэмы клетки прокамбия после неоднократных продольных делений образуют членики ситовидных трубок, ассоциированные с несколькими тяжами сопровождающих клеток [38, 39]. Повторные продольные деления материнских клеток наблюдаются и у двудольных. У *Luffa cylindrica*, например, каждый членик ситовидной трубки имеет по 2 тяжа сопровождающих клеток [75].

Сопровождающие клетки отмирают после прекращения деятельности ситовидных трубок, одновременно с ними [26] или, как у *Nelumbo piceifera*, — немного раньше [76]. У *Tilia americana* они иногда склерифицируются [45]. У пальм сопровождающие клетки нередко вырастают в прекратившую функционировать ситовидную трубку в области ситовидных полей, образуя тиллоподобные структуры — тиллозоиды, которые впоследствии могут склерифицироваться [63, 64].

Там, где происходят наиболее активные обменные процессы между проводящими элементами и окружающими их клетками, сопровождающие клетки приобретают характер «передаточных» [55], осуществляющих, по-видимому, транспорт веществ на короткие расстояния [57]. Секрета этими клетками олигосахаридов связка с наличием в их стенках, смежных с клетками мезофилла, многочисленных плазмодесм, а секрета сахарозы — с образованием протуберанцев, увеличивающих внутреннюю поверхность оболочек, соприкасающихся в этих случаях с обширными участками протопластов. В отличие от клеток первого типа, содержащих лишь мелкие лейкопласты, клетки второго типа содержат хлоропласты с хорошо развитыми гранами [4].

«Передаточные» клетки встречаются не только в окончатых мелких жилках листа [26], но и в других органах. Так, у *Hieracium floribundum* они обнаружены в корневище, причем в протофлоэме «передаточные» клетки дифференцируются из клеток флоэмной паренхимы, а в метафлоэме — из сопровождающих клеток. Активизация вторичного утолщения обусловлена постепенной утратой «передаточными» клетками характерных для них протуберанцев, что, вероятно, связано с изменением путей транспорта углеводов по мере развития вторичных тканей. Во вторичной флоэме «передаточные» клетки практически не встречаются [67].

Тяжи обычных клеток флоэмной паренхимы развиваются непосредственно из производных камбия [79, 86], поэтому их длина соответствует длине его веретеновидных инициалей. У всех растений тяжи клеток флоэмной паренхимы связаны с проводящими элементами, как правило, только топографически. У цветковых они иногда возникают из тех же материнских клеток, что и членики ситовидных трубок. При первом делении от материнской клетки отчленяется клетка, дающая начало паренхиме, при втором — клетка, дифференцирующаяся в сопровождающую [14] (рис., 3).

По размерам поперечных сечений клетки флоэмной паренхимы обычно крупнее сопровождающих клеток, но меньше члеников ситовидных трубок. Клетки имеют ядра, крупные вакуоли, гиалоплазму более низкой плотности, чем в сопровождающих клетках, многочисленные митохондрии и пластиды [6, 14, 48]. Однако клетки флоэмной паренхимы не представляют собой четко выраженный клеточный тип

[2], так как их ультраструктурные особенности определяются выполняемыми функциями: накоплением веществ запаса, танинов, отложением кристаллов, синтезом ряда биологически активных соединений [2, 40, 42, 62]. Клетки, онтогенетически связанные с члениками ситовидных трубок и нередко отмирающие после прекращения их деятельности, по-видимому, можно рассматривать как промежуточный тип между обычными клетками флоэмной паренхимы и сопровождающими клетками.

В передвижении продуктов ассимиляции флоэмная паренхима играет важную роль. Авторадиографическими исследованиями установлено [65], что сахара попадают в ситовидную трубку либо быстро, через сопровождающие клетки, либо значительно медленнее, через клетки флоэмной паренхимы; при этом часть абсорбируемых ими сахаров полимеризуется, превращаясь в крахмал, или локализуется в вакуолях, что ограничивает подвижность этих веществ [6]. Поскольку симпластные связи этих клеток с ситовидными элементами чрезвычайно слабы и сведены иногда лишь к единичным плазмодесмам [6, 14, 25, 34, 88], сахара из клеток флоэмной паренхимы попадают в русло нисходящего тока, составленное ситовидными элементами, через систему сопровождающих клеток, с которыми они соединены плазмодесмами и порами [6, 26, 40, 63, 70]. Таким образом, клетки флоэмной паренхимы не только постоянно поддерживают, но и регулируют концентрацию транспортируемых по проводящим элементам веществ.

Неслучайно поэтому большое значение должно иметь расположение клеток тяжелой паренхимы отдельными тангентальными слоями, как у большинства раздельнолепестных, или массивными группами, в которые погружены проводящие элементы, как у всех слайнолепестных и некоторых раздельнолепестных [40]. Второй тип представляется более продвинутым в эволюционном отношении, так как физиологические связи между всеми элементами лептома в этом случае более тесные.

Хотя участие флоэмной паренхимы в осуществлении транспорта ассимилятов наиболее детально изучено у цветковых растений, трудно предположить, чтобы у архегониальных процессы передвижения веществ по флоэме базировались на каких-либо других принципах.

Заканчивая обзор элементов лептома, можно сделать следующее заключение.

1. Строение флоэмы у высших растений всех систематических групп основано на функциональной взаимосвязи проводящих элементов и специализированных паренхимных клеток.

2. В эволюции растений проявляется тенденция к установлению не только физиологической, но и онтогенетической связи между проводящими элементами и паренхимными клетками. Однако полная реализация этой тенденции свойственна только цветковым растениям, у которых членик ситовидной трубки, ассоциированный с одной или несколькими сопровождающими клетками, представляет собой структурную единицу флоэмы [3].

3. Все элементы лептома — ситовидные клетки и ситовидные трубки, клетки Страсбургера, сопровождающие и «передаточные» клетки, клетки тяжелой паренхимы — осуществляют разные, но взаимодополняющие функции: «передаточные» клетки ответственны за процессы «загрузки» и «разгрузки» ассимилятов, их транспорт на близкие расстояния; ситовидные элементы составляют систему продольного транспорта, клетки Страсбургера и сопровождающие клетки обеспечивают его продуктами метаболизма и играют роль посредников между проводящими элементами и клетками флоэмной паренхимы, поддерживающими концентрационный градиент в русле нисходящего тока.

4. Общие закономерности в строении флоэмы не исключают появления у представителей разных таксонов различных сочетаний признаков, которые можно рассматривать, по-видимому, не как разные ступени эволюционного процесса, а как результат параллельного развития,

приведшего к созданию оптимальных условий для осуществления транспорта ассимилятов в растениях каждой конкретной группы [6].

Литература

1. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 8, с. 1081.
2. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 9, с. 1233.
3. Гамалей Ю. В. Эволюция флоэмы покрытосеменных. — Сборник «Морфологическая эволюция высших растений», посвященный 100-летию со дня рождения проф. МГУ К. И. Мейера. М., 1981, с. 29.
4. Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Структура паренхимных клеток флоэмы, секретирующих сахара. — Тезисы докладов I Всесоюзной конференции по анатомии растений. Ленинград, октябрь 1984. Л., 1984, с. 42.
5. Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964.
6. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976.
7. Лотова Л. И. Направления структурной специализации вторичной флоэмы сосновых. — Тезисы докладов 4-го Московского совещания по филогении растений. МОИП, октябрь 1971. М., 1971, т. 1, с. 70.
8. Лотова Л. И. Структурные типы дуба хвойных растений. I. Общая характеристика структурных типов и обсуждение признаков, используемых для выяснения их эволюции. — Биол. науки, 1981, № 2, с. 71.
9. Лотова Л. И. Некоторые вопросы эволюции флоэмы. — Тезисы докладов I Всесоюзной конференции по анатомии растений. Ленинград, октябрь 1984. Л., 1984, с. 94.
10. Лотова Л. И. Структурная эволюция ситовидных элементов высших растений. — Биол. науки, 1985, № 5, с. 19.
11. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949.
12. Соколова С. В. Тонкая структура клеток флоэмы листового черешка *Beta vulgaris* L. — Физиология растений, 1968, № 5, с. 757.
13. Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980, т. 1.
14. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969.
15. Яценко Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961.
16. Abbe L. B., Crafts A. S. Phloem of white pine and other coniferous species. — Bot. Gaz., 1939, v. 100, № 4, p. 695.
17. Alfieri F. J., Evert R. F. Observations on albuminous cells in *Pinus*. — *Planta*, 1968, v. 78, № 2, p. 93.
18. Alosi M., Evert R. F. Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Ephedra*. — *Amer. Journ. Bot.*, 1972, v. 59, № 8, p. 818.
19. Bailey I. W., Swamy B. G. L. The morphology and relationships of *Austrobaileya*. — *Journ. Arnold Arboretum*, 1949, v. 30, p. 211.
20. Bannan M. W. A comparison of the distribution of albuminous and tracheary cells in the gymnosperms. — *Canad. Journ. Bot.*, 1936, v. 23, № 1, p. 36.
21. Bannan M. W. The reduction of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis* and *Thuja*. — *Canad. Journ. Bot.*, 1951, v. 29, № 1, p. 57.
22. Bannan M. W. Further observations on the reduction of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. — *Canad. Journ. Bot.*, 1953, v. 31, № 1, p. 63.
23. Bannan M. W. Ray contacts and rate of anticlinal division in fusiform cambial cells of some *Pinaceae*. — *Canad. Journ. Bot.*, 1965, v. 43, № 5, p. 487.
24. Barghoorn E. S. Origin and development of the uniseriate ray in the coniferae. — *Bul. Torrey Bot. Club*, 1940, v. 67, № 4, p. 303.
25. Barnett I. R. Secondary phloem in *Pinus radiata* D. Don. 2. Structure of parenchyma cells. — *N. Z. Journ. Bot.*, 1974, v. 12, № 3, p. 261.
26. Behnke H.-D. Companion cells and transfer cells. — In: *Phloem Transport*. N. Y. — L., 1975, p. 153. Discuss., p. 177.
27. Behnke H.-D., Paliwai G. S. Ultrastructure of phloem and its development in *Gnetum gnemon*, with some observations on *Ephedra campylopoda*. — *Protoplasma*, 1973, v. 78, № 3—4, p. 305.
28. Chauveaud G. Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. — *Ann. Sci. Nat.* VIII, Bot., 1903, v. 18, p. 165.
29. Cheadle V. I., Esau K. Secondary phloem of the Calycanthaceae. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1958, v. 29, № 4, p. 397.
30. Cheadle V. I., Esau K. Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1964, v. 36, № 2, p. 143.
31. Chrysler M. A. The origin of the erect cells in the phloem of the Abietinae. — *Bot. Gaz.*, 1913, v. 56, № 1, p. 36.
32. Chrysler M. A. The medullary rays in *Cedrus*. — *Bot. Gaz.*, 1915, v. 50, № 5, p. 387.
33. Davis J. D., Evert R. F. Seasonal cycle of phloem development in woody vine. — *Bot. Gaz.*, 1970, v. 131, № 2, p. 128.

34. Dute R. R. Phloem of primitive angiosperms. I. Sieve-element ontogeny in the petiole of *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) — Amer. Journ. Bot., 1983, v. 70, № 1, p. 64.
35. Dute R. R., Evert R. F. Sieve-element ontogeny in the rood of *Equisetum hiemale*. — Amer. Journ. Bot., 1977, v. 64, № 4, p. 421.
36. Duthie A. V. Anatomy of *Gnetum africanum*. — Ann. Bot., 1912, v. 25, № 111, p. 593.
37. Eggert D. A., Gaunt D. D. Phloem of *Sphenophyllum*. — Amer. Journ. Bot., 1973, v. 60, № 8, p. 755.
38. Ervin E. L., Evert R. F. Aspects of sieve element ontogeny and structure in *Smilax rotundifolia*. — Bot. Gaz., 1967, v. 128, № 2, p. 138.
39. Ervin E. L., Evert R. F. Observations on sieve elements in three perennial monocotyledons. — Amer. Journ. Bot., 1970, v. 57, № 2, p. 218.
40. Esau K. The phloem. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Berlin. — Stuttgart, 1969, Bd. 5, T. 2.
41. Esau K., Cheadle V. I. Significance of cell divisions on differentiating secondary phloem. — Acta Bot. Neerl., 1955, v. 4(3), p. 346.
42. Esau K., Cheadle V. I. Cytologic studies on phloem. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1965, v. 36, № 3, p. 255.
43. Esau K., Cheadle V. I., Gifford E. M. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. — Amer. Journ. Bot., 1953, v. 40, № 1, p. 9.
44. Esau K., Gill R. H. Correlations in differentiation of protophloem sieve elements of *Allium cepa* root. — Journ. Ultrastruct. Res., 1973, v. 44, p. 310.
45. Evert R. F. Sclerified companion cells in *Tilia americana*. — Bot. Gaz., 1963, v. 124, p. 262.
46. Evert R. F., Bornman Ch. H. et al. Structure and development of sieve-arcs in leaf veins of *Welwitschia*. — Protoplasma, 1973, v. 76, № 1, p. 23.
47. Evert R. F., Davis J. D. et al. On the occurrence of nuclei in mature sieve elements. — Planta, 1970, v. 95, № 4, p. 281.
48. Evert R. F., Murmanis L. Ultrastructure of the secondary phloem of *Tilia americana*. — Amer. Journ. Bot., 1965, v. 52, № 1, p. 95.
49. Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig, 1896.
50. Hill A. W. The histology of the sieve-tubes of *Pinus*. — Ann. Bot., 1901, v. 15, № 60, p. 575.
51. Huber B. Grundzüge der Pflanzenanatomie. Berlin, 1961.
52. Jeffrey E. C. The Anatomy of Woody Plants. 3Ed. Chicago, 1926.
53. Kaussmann B. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen. Jena, 1963.
54. Kollmann R. Funktionelle Morphologie des Coniferen-Phloems. — Vorträge aus Gesamtgebiet der Botanik. Stuttgart, N. F., 1968, № 2, S. 15.
55. Kollmann R. Cytologie des Phloems. — In: Grundlagen der Cytologie. Jena, 1973, S. 479.
56. Kruatrachue M., Evert R. F. The lateral meristem and its derivatives in the corm of *Isoetes muricata*. — Amer. Journ. Bot., 1977, v. 64, № 3, p. 310.
57. Lamoureux Ch. Phloem tissue in angiosperms and gymnosperms. — Phloem Transport. N. Y — L., 1975, p. 1. Discuss., p. 21.
58. MacDaniels L. H. The histology of the Phloem in certain woody Angiosperms. — Amer. Journ. Bot., 1918, v. 5, № 7, p. 347.
59. Morgetes B. L., de. Terminal phloem in vascular bundles of leaves of *Capsicum annum* and *Phaseolus vulgaris*. — Amer. Journ. Bot., 1962, v. 49, № 6, p. 560.
60. Murmanis L., Evert R. F. Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus*. — Amer. Journ. Bot., 1966, v. 53, № 10, p. 1065.
61. Murmanis L., Evert R. F. Parenchyma cells of secondary phloem in *Pinus strobus*. — Planta, 1967, v. 73, № 4, p. 301.
62. Outer R. W., den. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. — Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen. Nederland, 1967, v. 67, № 7, p. 1.
63. Parthasarathy M. V. Observations on metaphloem in the vegetative parts of palms. — Amer. Journ. Bot., 1968, v. 55, № 10, p. 1140.
64. Parthasarathy M. V., Tomlinson P. B. Anatomical features of metaphloem in stems of *Sabal*, *Cocos* and two other palms. — Amer. Journ. Bot., 1967, v. 54, № 9, p. 1143.
65. Peel A., Ford J. The movement of sugar into the sieve elements of bark strips of willow II. Evidence for two pathways from the bathing solution. — Journ. Exper. Bot., 1968, v. 19, № 59, p. 370.
66. Perry J. W., Evert R. F. Structure and development of the sieve elements in *Psilotum nudum*. — Amer. Journ. Bot., 1975, v. 62, № 10, p. 1038.
67. Peterson R. L., Yeung E. C. Ontogeny of phloem transfer cells in *Hieracium floribundum*. — Canad. Journ. Bot., 1975, v. 53, № 23, p. 2745.
68. Resch A. Beiträge zur Cytologie des Phloems. *Planta*, 1954, Bd. 44, H. 1., S. 75.
69. Resch A. Cytologie des Phloems. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1961, Bd. 74, Sondernummer, S. 55.
70. Roberts A. W. Plasmodesmata. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1975, v. 26, № 1, p. 13.

71. Satterwait D. F., Scopf J. W. Structurally preserved phloem zone tissue in Rhynia. — Amer. Journ. Bot., 1972, v. 59, № 4, p. 373.
72. Sauter J. J., Braun H. J. Histologische und cytologische Untersuchungen zur Funktion der Baststrahlen von *Larix decidua* Mill., unter besonderer Berücksichtigung der Strasburger-Zellen. — Z. Pflanzenphysiol., 1968, Bd. 59, № 5, S. 420.
73. Schumacher W. Die Fernleitung der Stoffe im Pflanzenkörper. — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, 1967, Bd. 13, S. 61.
74. Shah J. J., Daniel P. Development of phloem *Pennisetum typhoides*. — Phytomorphology, 1971, v. 21, № 2—3, p. 121.
75. Shah J. J., Jacob R. Development and structure of phloem in the petiole of *Luffa cylindrica*. — Amer. Journ. Bot., 1969, v. 56, № 8, p. 821.
76. Shah J. J., James M. R. Observations on companion cells and specialized phloem parenchyma cells of *Nelumbo nucifera* Gaerth. — Ann. Bot., 1969, v. 33, № 128, p. 185.
77. Smoot E. L., Taylor T. N. Preliminary study of *Psaronius* phloem. — Ohio Journ. Sci., 1980, v. 80, Program. abstr., p. 10.
78. Srivastava L. M. Secondary phloem in the Pinaceae. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1963, v. 36, № 1, p. 1.
79. Srivastava L. M., Bailey I. W. Comparative anatomy of the leafbearing Cactaceae. V The secondary phloem. — Journ. Arnold Arboretum, 1962, v. 43, № 3, p. 234.
80. Srivastava L. M., O'Brien T. P. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II. Secondary phloem of *Pinus strobus* L. — Protoplasma, 1966, v. 61, № 3—4, p. 277.
81. Strasburger E. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. — Histologische Beiträge, 1891, H. III, S. 1.
82. Strasburger E. Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. — Jahrb. für Wissenschaft. Bot., 1901, Bd. 36, H. 3, S. 493.
83. Thompson W. P. Companion cells in bast of *Gnetum* and angiosperms. — Bot. Gaz., 1919, v. 68, № 6, p. 451.
84. Warmbrodt R. D., Evert R. F. Structure of the vascular parenchyma in the stem of *Lycopodium lucidum*. — Amer. Journ. Bot., 1974, v. 61, № 5, p. 437.
85. Zahur M. S. Comparative study of the secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families. — Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Mem., Ithaca, 1956, p. 1.
86. Zee S.-Y., Chambers T. C. Development of the secondary phloem of the primary root of *Pisum*. — Austral. Journ. Bot., 1969, v. 17, № 2, p. 199.
87. Ziegler H. Unsere Kenntnis der Stoffleitung in den Markstrahlen. — In: Recent Advances in Botany. Montreal, 1961, p. 1229.
88. Ziegler H. Differenzierte Zelltypen im Pflanzenreich. — In: Die Zellen. Struktur und Funktion. Stuttgart, 1966, S. 124.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 18 января 1985 г.

УДК 581.174: МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ
547.963.3

ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОМОВ РАСТЕНИЙ РОДА *Nicotiana* В СВЯЗИ С МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИЕЙ

Р. А. Волков, С. С. Костышин, Г. П. Мирошниченко

Различные виды рода *Nicotiana* имеют общие принципы организации геномов. В геномах изученных видов обнаружено по три кинетических компонента. На долю повторяющихся последовательностей (ПП) приходится около 70% ДНК. ПП аллотетраплоидного *N. tabacum* имеют 13,5%, а ПП диплоидного *N. glauca* — 8% нуклеотидных замен. ПП можно подразделить на термостабильные и термолабильные. У *N. glauca* удельное содержание термостабильных ПП выше, чем у *N. tabacum*. У межвидового гибрида *N. tabacum* × *N. glauca* в геноме присутствуют практически все ПП родительских видов. Элиминируется не более 6% ПП *N. glauca*. Для рода *Nicotiana* характерна высокая степень как межвидовой, так и внутригеномной дивергенции ПП, что тем не менее не является препятствием для межвидовой гибридизации. Репродуктивная изоляция в роде *Nicotiana* контролируется, по-видимому, отдельными генными локусами.