

## СТРУКТУРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СИТОВИДНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

*Л. И. Лотова*

Обзор литературы о морфологии ситовидных элементов и характере цитоплазматических контактов между ними у высших растений. В эволюции проводящих элементов первичной и вторичной флоэмы выявлены общие тенденции: укорочение клеток, изменение угла наклона конечных стенок по отношению к продольной оси клетки, редукция цитоплазматических контактов на боковых и локализация их на конечных стенках. Эволюция контактов шла от диффузных к групповым плазмодесмам и преобразованию несущих их участков клеточной стенки в ситовидные поля с канальцами, более широкими, чем плазмодесменные. Наиболее широкопросветные, прямые, сквозные каналцы свойственны членам ситовидных трубок покрытосеменных растений.

A literature review of sieve elements morphology and their cytoplasmatic contacts in higher plants is given. The common tendencies in evolution of conducting elements of primary and secondary phloem have been revealed: a shortening of cells, change of inclination of their terminal walls, the reduction of cytoplasmatic contacts on lateral walls and their localization on the terminal walls. The contacts evolved from the diffuse to group plasmodesmata and the transformation of the main parts of the cell wall into the sieve areas with wider channels than plasmodesmata ones. The widest, straight and going through channels are characterized the sieve tube members of flowering plants.

Ксилема и флоэма — две важнейшие физиологические системы растений, ответственные за быстрый транспорт воды и растворенных в ней веществ. Развитие этих тканей в процессе эволюции растений, по мнению Крафта [24], определило возможность увеличения размеров растений, их расселение по Земному шару и жизни в разных условиях. Неслучайно поэтому вопросы эволюционных преобразований проводящих тканей широко обсуждаются в ботанической литературе.

Структурная эволюция флоэмы неотделима от эволюции транспорта ассимилятов. Согласно представлениям А. Л. Курсанова [8], сначала транспорт ассимилятов осуществлялся неспециализированными клетками с помощью конвекционных токов цитоплазмы. Необходимость защиты продуктов ассимиляции от метаболизма самих клеток привела к утрате ими ферментной системы, способной вовлекать эти вещества в процессы жизнедеятельности, а затем — к биохимической дифференциации клеток как следствия образования липопротеидных мембран. Дальнейшие преобразования выразились в удлинении клеток, увеличении поверхности контактирующих стенок и повышении их проницаемости благодаря появлению плазмодесм и более широких канальцев, совокупность которых составляет ситовидное поле.

Поддержание цитоплазмы в состоянии непрерывного движения приводит, по словам А. Л. Курсанова [8], к ее «изнашиванию», проявляющемуся в потере клетками тонопласта, ядра и некоторых других органоидов, а также к появлению Ф-белка, представляющего собой, по-видимому, часть транспортной системы.

Ультраструктуре проводящих элементов флоэмы посвящена обширная литература, в том числе ряд крупных сводок [2, 3, 8, 25, 30, 49, 54, 57]. В данной работе мы остановимся на морфологических особенностях проводящих элементов флоэмы и характере контактов между клетками.

Примитивность или эволюционная продвинутость любой структуры растений устанавливается по отношению к исходному типу, для достоверного определения которого используют метод «тройного параллелиз-

ма», основанный на сопоставлении данных палеоботаники с фактами, полученными в результате изучения истории развития этой структуры в онтогенезе растения и сравнительно-анатомических исследований. Метод успешно применяется для выяснения эволюции трахеальных элементов древесины [16]. Трудность использования его для выяснения структурных преобразований проводящих элементов флоэмы объясняется чрезвычайно плохой сохранностью этой ткани в ископаемом состоянии, непродолжительностью функционирования проводящих элементов и их последующими деформацией и облитерацией у живых растений. Это делает невозможным выявление рекапитулирующих признаков. Для установления исходного типа проводящих элементов флоэмы наиболее достоверные результаты дают сравнительно-анатомические исследования представителей разных систематических групп современных растений.

В эволюции растений флоэма появилась раньше ксилемы, развитие которой было прямым следствием приспособления растений к жизни на суше. У *Laminaria*, *Nereocystis* и других бурых водорослей имеются трубчатые, или ситовидные, гифы [8, 29, 30, 64, 68], функционально близкие гипотетическому предку ситовидных элементов высших растений, так как метаболизм и транспорт веществ в них осуществляются одновременно. В процессе развития их протопласты претерпевают некоторые изменения и число органондов в них сокращается, но полностью цитоплазматические структуры не исчезают, сохраняются митохондрии и, по-видимому, ядро; однако некоторые исследователи его не отмечают [72—74]. О сходстве трубчатых гиф с ситовидными элементами судят по наличию канальцев, пересекающих конечные смежные стенки гиф, и присутствию в них каллозы [8, 29, 30, 61, 64].

Трубчатые гифы водорослей не могли быть прообразом ситовидных элементов высших растений, и некоторые общие черты их строения (наличие канальцев, образование каллозы) выработались у низших и высших растений независимо как следствие приспособления к проведению веществ. Трубчатые гифы не гомологичны проводящим элементам флоэмы высших растений, возникающим из клеток специализированных меристем или их производных и только у мхов представляющим собой, по-видимому, производные апикальных клеток [34]. Морфологически трубчатые гифы отличаются от ситовидных элементов высших растений наличием боковых выростов, благодаря которым они соединены в сложную сетчатую структуру [30, 61]. Проводящие элементы флоэмы высших растений — длинные неветвящиеся клетки, и лишь у цветковых растений они могут быть довольно короткими.

Многие ботаники, в том числе авторы известных учебников [18, 20], утверждают, что проводящие элементы флоэмы высших растений — результат морфологической и физиологической специализации паренхимных клеток. Вероятно, такие клетки появились на очень ранней стадии эволюционного развития наземных растений, когда в них еще не было прокамбия или прозенхимная форма его клеток не была стабилизирована.

Наиболее архаичными считают удлиненные клетки со слегка расширенными концами [39]. Такие клетки характерны для листостебельных мхов и известны под названием лептоидов [30, 37]. Это живые клетки со скошенными (*Dendroligotrichum*, *Polytrichum*) или почти горизонтальными (*Atrichum*) конечными стенками, боковые стенки их утолщенные [34, 60]. В процессе развития протопласт лептоида претерпевает деструктивные изменения: исчезают пластиды и часть митохондрий, разрушается тонопласт. На вопрос о наличии ядра в функционирующей клетке однозначного ответа нет. Плазмодесмы, осуществляющие связь между клетками, локализируются на всех стенках либо приурочены главным образом к конечным стенкам [66]. По числу плазмодесм лептоиды значительно превосходят обычные паренхимные клет-

ки. Так, в паренхимных клетках *Polytrichum commune* их 9—12 на  $1 \text{ мкм}^2$ , а на колесных стенках лептоидов — 16—20 [34]. Со временем просветы плазмодесменных канальцев сужаются вследствие отложений каллозы.

Лептоиды развиваются не только в сложно дифференцированных гаметофитах листовных мхов, у некоторых видов они отмечены также в ножках и колонках спорогониев [30]. Это позволяет предположить, что такой тип строения проводящих элементов появился сразу в обоих направлениях эволюции высших растений: в гаметофитном и спорофитном. Интересно, что в гаметофитах *Psilotum* тоже обнаружены немногочисленные клетки, внешне похожие на лептоиды мохообразных [40]. В продольном сечении они имеют очертания берцовых костей, а в стенках, разделяющих клетки, находятся узкие канальцы.

Дальнейшая эволюция проводящих элементов связана со стабилизацией прозенхимной формы, что увеличивало путь свободного перемещения веществ по их полостям. Первоначально плазмодесмы были распределены по всем стенкам более или менее равномерно.

Диффузное расположение плазмодесм свойственно проводящим элементам флоэмы *Selaginella*, *Isoetes*, *Lycopodium* [23, 41, 51]. В проводящих элементах флоэмы вегетативных побегов *Lycopodium lucidulum* и осевой части *Isoetes muricata* наблюдается агрегация плазмодесм, коррелирующая с некоторой дифференциацией размеров канальцев. Хотя на радиальных и конечных, иногда почти горизонтальных стенках плазмодесменные канальцы обычно шире (0,2—1,0 мкм), чем на тангентальных (0,15—0,2 мкм) [50, 51, 70], их собрания не представляют собой типичные ситовидные поля. Их можно было бы называть плазмодесменными полями, но этот термин предложен Ю. В. Гамалеем [4] для обозначения контактов ситовидных элементов цветковых с сопровождающими клетками.

Группировка плазмодесм происходила уже у древнейших риниофитов. Так, на боковых стенках проводящих элементов флоэмы *Rhynia* и *Horneophyton* обнаружены не только одиночные плазмодесмы, но и угловатые участки с группами плазмодесм [59], что, несомненно, можно рассматривать как признак более высокой организации проводящих элементов этих растений по сравнению с исходным типом.

Тот факт, что проводящие элементы селлагинеллы и полужника по строению примитивнее тех же элементов древнейших наземных растений, не только подтверждает гетеробатмичный характер эволюции, но и дает основание предполагать, что для каждой конкретной группы растений природа находила особые решения. Примером одного из таких решений могут служить спорофиты псилотовых. В проводящих элементах флоэмы *Psilotum nudum* диффузные плазмодесмы встречаются на боковых, а групповые — на сильно выклинивающихся конечных стенках [59]. У *Tmesipteris* групповые плазмодесмы отмечены и на боковых стенках клеток [67].

Следующий этап эволюционного развития проводящих элементов связан с исчезновением одиночных плазмодесм, так как все они собираются в группы. Это приводит к образованию наиболее распространенного у представителей *Polypodiophyta* типа строения проводящих элементов флоэмы, характеризующегося расположением многочисленных угловатых в очертаниях участков с группами плазмодесм на всех стенках клеток, длина которых нередко достигает 1,7 мм [29, 36, 46]. По мере развития плазмодесменные канальцы расширяются вследствие частичной эрозии оболочки, и в зрелых элементах некоторые из них освобождаются от цитоплазматического содержимого. Совокупность таких канальцев, диаметры которых значительно больше диаметров плазмодесменных канальцев, составляет типичное ситовидное поле. Канальцы обычно называют порами [8, 59], что, на наш взгляд, неудачно, так

как термин «пора» в анатомии растений имеет иное значение. Лучше говорить о каналах ситовидного поля.

Наряду с ситовидными клетками, имеющими сильно выклинивающиеся конечные стенки, нередко отграниченные от боковых, у некоторых папоротников (*Schizaea*, *Ophioglossum*, *Gleichenia* [22, 55]) встречаются клетки со слегка наклонными или почти поперечными конечными стенками. Такие же клетки отмечены у *Psilotum triquetrum* [69]. Однорядные тяжи таких клеток в литературе нередко называют ситовидными трубками [50, 55, 58]. Формированию клеток-члеников ситовидных трубок предшествуют поперечные деления клеток прокамбия или уже дифференцировавшихся из них материнских клеток флоэмы. Это подтверждается, во-первых, тем, что обычно клетки, составляющие ситовидную трубку, вдвое короче прозенхимных клеток прокамбия, во-вторых, тем, что во флоэме встречаются оба типа элементов: длинные, прозенхимные и более короткие клетки, как, например, в рахисе *Pteris longifolia* [62].

Имеются ли существенные различия между длинными и короткими клетками по расположению на стенках ситовидных полей?

Если проследить разные варианты их строения, встречающиеся у папоротникообразных *sensu amplo*, то у обоих типов элементов можно отметить одни и те же этапы эволюционного развития цитоплазматических контактов — от диффузных плазмодесм к групповым и преобразованию несущих их участков клеточной стенки в ситовидные поля. У исследованных представителей споровых архегониальных явно прослеживается тенденция к локализации наиболее широкопросветных канальцев на конечных стенках, угол наклона которых к продольным осям клеток для определения степени эволюционного развития проводящих элементов, по-видимому, не имеет значения.

У *Lycopodium ligidulum*, например, участки с групповыми плазмодесмами на конечных стенках такие же мелкие, как и на боковых, число этих участков на всех стенках более или менее одинаково на единице площади, но на конечных стенках канальцы немного шире, чем на боковых [70]. У *Equisetum arvense* ситовидные поля на боковых стенках проводящих элементов флоэмы мелкие, малочисленные, а конечные стенки по внешнему виду похожи на сложные ситовидные пластинки покрытосеменных. У *E. hiemale* ситовидные поля отмечены только на конечных стенках [26, 28, 63].

Более короткая длина клеток не коррелирует с особенностями расположения и строения контактов между ними. В связи с этим вряд ли целесообразно применять термин «ситовидная трубка» к тем проводящим элементам флоэмы папоротникообразных, которые представляют собой однорядные тяжи сравнительно коротких клеток со слегка наклонными или почти горизонтальными конечными стенками. Пожалуй, более правильно все проводящие элементы архегониальных растений называть ситовидными клетками независимо от их длины.

Особенности расположения плазмодесм и ситовидных полей в стенках проводящих элементов первичной флоэмы архегониальных схематически показаны на рисунке 1. Реальность каждого из выявленных типов подтверждается данными литературы. Так, типы *I* и *II* с одиночными плазмодесмами встречаются у представителей класса *Bryopsida*; типы *III* и *IV*, характеризующиеся тенденцией к агрегации плазмодесм, свойственны современным *Lycopodiophyta* и *Psilotophyta*; тип *V* — с одиночными и групповыми плазмодесмами — отмечен у *Rhyniophyta*; тип *VI* — с групповыми плазмодесмами или ситовидными полями на всех стенках — наиболее широко распространен у *Polypodiophyta*, но наблюдается и у других растений; типы *VII* и *VIII* обычны для современных *Equisetophyta* [22, 26, 28, 34, 41, 46, 51, 59, 60, 62, 63, 66].

До сих пор мы обсуждали вопросы эволюционных преобразований проводящих элементов первичной флоэмы споровых архегониальных.

Естественно, возникает мысль о возможности сопоставления их с элементами вторичной флоэмы. Литературные сведения о ее строении у ископаемых папоротникообразных чрезвычайно скудны и практически ограничены лишь кратким описанием проводящих элементов флоэмы *Sphenophyllum* [28], дифференцирующихся из производных камбия после их однократных поперечных делений. Эти клетки короче трахеид и имеют почти горизонтальные конечные стенки. По расположению ситовидных полей они, вероятно, не отличались от проводящих элементов первичной флоэмы хвощей.

Наибольший интерес для выяснения характера структурных преобразований ситовидных элементов вторичной флоэмы имеют результаты сравнительно-анатомических исследований представителей отдела *Pinophyta*. Данные литературы показывают, что исходным типом строения проводящих элементов флоэмы голосеменных, по-видимому, был тип, распространенный у папоротников, с многочисленными углаватыми ситовидными полями на всех стенках (рис. 1, VI, рис. 2, I) Уменьшение числа ситовидных полей на боковых стенках, наблюдавшееся в эволюции проводящих элементов флоэмы голосеменных, коррелировало с изменением их очертаний. В большинстве случаев ситовидные поля округлые или овальные, с канальцами, более широкопросветными, чем у папоротников. Такой тип строения встречается у саговниколистных и гинкговых (рис. 2, II) [1, 10, 15, 53]

Из представителей класса *Gnetopsida* эфедра имеет ситовидные клетки с более или менее одинаковыми ситовидными полями на всех

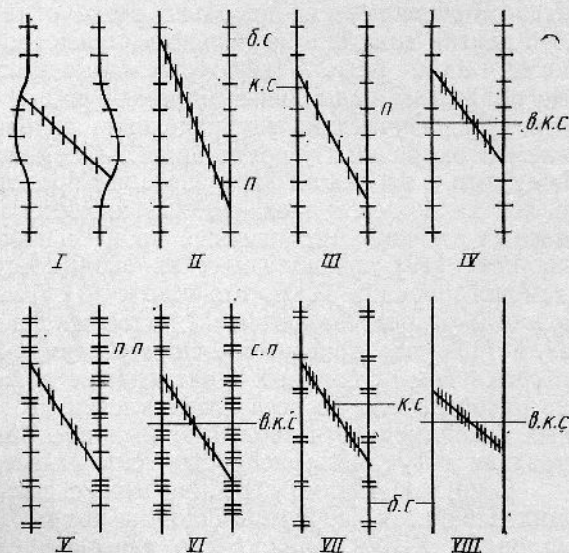


Рис. 1. Типы строения проводящих элементов флоэмы по характеру цитоплазматических контактов и особенностям их расположения:

б.с — боковые стенки, к.с — конечные стенки, в.к.с — возможное расположение конечных стенок, п — плазмодесмы, п.п — плазмодесменные поля, с.п — ситовидные поля; остальные обозначения в тексте

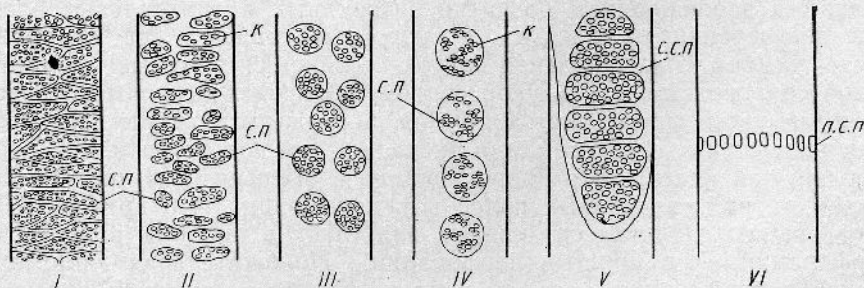


Рис. 2. Типы расположения ситовидных полей в проводящих элементах флоэмы папоротников и семенных растений. I — папоротники; II — саговниколистные, гинкговые; III, IV — хвойные; V, VI — цветковые растения:

с.п — ситовидные поля, к — канальцы ситовидного поля, с.с.п — сложная ситовидная пластинка, п.с.п. — простая ситовидная пластинка

стенках (рис. 1, VI) [21], однако в полях, расположенных на конечных стенках, каналцы немного шире, чем на боковых. У *Gnetum africanum*, *G. gnepio* [27, 56] ситовидные поля на конечных стенках крупнее и менее обильные, чем на боковых. Поскольку у гнетума конечные стенки клеток четко отграничены от боковых и занимают иногда почти горизонтальное положение, создается впечатление, что в ситовидных элементах есть сложные ситовидные пластинки (рис. 1, VII).

Проводящие элементы вторичной флоэмы хвойных (подкласс *Pinidae*) морфологически довольно резко отличаются от описанных выше. Это клетки длиной в несколько миллиметров, с выклинивающимися концами и одно-, реже — двух-трехрядными, обычно округлыми ситовидными полями на радиальных стенках (рис. 2, III, IV) [11, 13] В. М. Еремин [5], изучивший распределение ситовидных полей в проводящих элементах флоэмы у представителей семейства сосновых, пришел к выводу, что в эволюции этих растений происходила редукция ситовидных полей на большей части радиальных стенок при сохранении их на конечных стенках. Аналогичный процесс происходил в эволюции трахеид хвойных [19], физиологическая значимость которого графически продемонстрирована Г. Б. Кедровым [6]. Наши исследования вторичной флоэмы у представителей 25 родов из разных семейств хвойных показали [11], что конечные стенки ситовидных клеток обычно не четко отграничены от боковых и ситовидные поля более или менее равномерно распределены по всей длине клетки. Поэтому выявленные для сосновых закономерности эволюционных преобразований ситовидных клеток вряд ли могут быть распространены на все хвойные.

С какими типами строения можно связать происхождение проводящих элементов вторичной флоэмы покрытосеменных, которые с первой половины XIX в. предложено называть ситовидными трубками [38]? По приуроченности крупных ситовидных полей с наиболее широкопросветными каналцами к конечным стенкам клеток-члеников ситовидных трубок они имеют некоторое сходство с проводящими элементами гнетовых. Однако анализ строения ситовидных элементов у примитивных групп цветковых свидетельствует, пожалуй, в пользу их происхождения от «папоротникового» типа. Это длинные (обычно более 0,6 мм) клетки с сильно выклинивающимися концами. У *Austrobaileya scandens* ситовидные поля распределены только по их боковым стенкам [65]. Обилие ситовидных полей на боковых стенках клеток, постепенно переходящих в конечные, отмечено у яблони [9]. У многих растений, в том числе у березы, дуба, винограда, на боковых стенках развиваются многочисленные угловатые ситовидные поля [7, 12, 45, 47], что придает этим клеткам большое сходство с проводящими элементами флоэмы папоротников.

В литературе [17, 20, 30, 33, 47, 75] неоднократно отмечался параллелизм в эволюционном развитии ситовидных и трахеальных элементов, дифференцирующихся из производных одной и той же меристемы — камбия. Специализация клеток-члеников ситовидных трубок и сосудов сопровождалась их укорочением, объясняемым обычно эволюционным укорочением клеток камбия, а также изменением ориентации конечных стенок, которые стали располагаться под прямым углом к продольной оси клетки. Это коррелировало с уменьшением числа находящихся на них ситовидных полей или перфораций, что привело к преобразованию сложных ситовидных пластинок в простые, а лестничных перфораций — в простые перфорации. Положительная корреляция между длиной члеников, углом наклона конечной стенки по отношению к продольной оси и типом строения ситовидной пластинки отмечена Хемневем [42], Губером [44], Захуром [71].

Мак-Даниэльс [52] считает, что тип строения ситовидной пластинки у многих растений не является константным признаком. Так, у *Ostrya virginiana* (семейство *Corylaceae*) описаны ситовидные пластин-

ки с разным числом ситовидных полей — от одного до пяти [53]. Простые и сложные ситовидные пластинки обнаружены у члеников ситовидных трубок *Trochodendron* [48]. На возможность сочетания разных типов ситовидных пластинок у одного и того же растения указывают К. Эсау с соавторами [18, 30, 31]. Уменьшение размеров конечных стенок, которое происходит при их переходе в строго поперечное положение, и связанное с этим сокращение числа находящихся на них ситовидных полей обусловлены не столько эволюционным укорочением

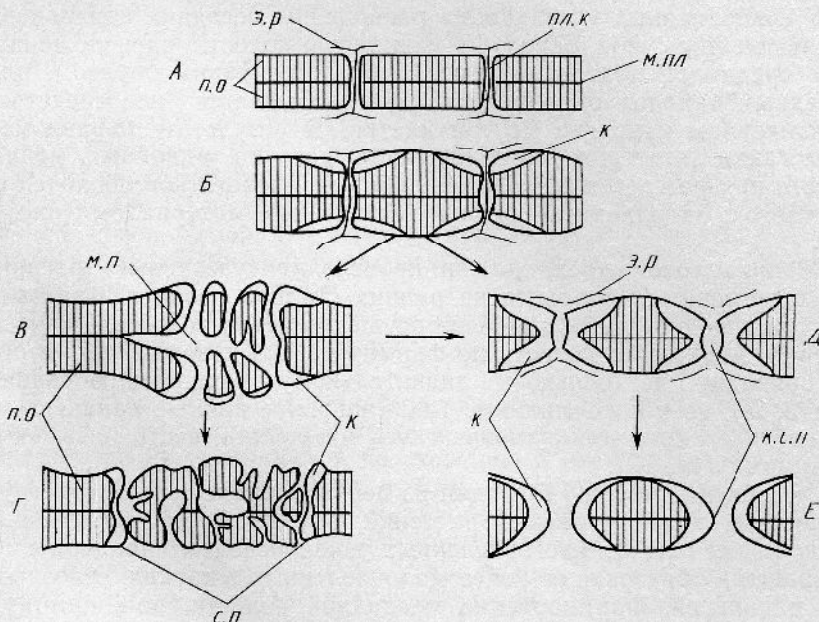


Рис. 3. Типы строения цитоплазматических контактов между проводящими элементами флоэмы. А, Б — плазмодесмные контакты; В, Г — ситовидные поля голосеменных; Д, Е — ситовидные поля цветковых растений:

п.о. — первичные оболочки клеток, м.п.л. — межклеточная пластинка, п.л.к. — плазмодесмный каналец, э.р. — эндоплазматический ретикулум, м.п. — медианная полость, с.п. — ситовидное поле, к.с.п. — каналцы ситовидного поля, к — каллоза

камбиальных инициалей, сколько поперечными делениями материнских клеток флоэмы [29, 30, 53].

По мнению А. Л. Курсанова [8], укорочение члеников ситовидных трубок имеет принципиальное значение, так как непосредственно связано с активизацией флоэмного транспорта, требующего затраты энергии. Митохондрии — поставщики АТФ в клетке — сосредоточены главным образом близ ситовидных пластинок и создают, по его выражению, подобие «силовых станций». Естественно, чем короче членики ситовидных трубок, тем активнее осуществляется транспорт ассимилятов.

Поскольку в эволюции ситовидных элементов первичной и вторичной флоэмы высших растений наблюдаются тенденции к укорочению и локализации ситовидных полей на конечных стенках, что обуславливает внешнее сходство проводящих элементов флоэмы некоторых архегонияльных и покрытосеменных (рис. 1, VII, VIII, рис. 2, V, VI), вполне закономерно поставить вопрос о существовании каких-то дополнительных критериев, позволяющих судить о более высоком эволюционном уровне ситовидных элементов цветковых по сравнению с представителями других отделов. В этом отношении, несомненно, заслуживает внимания строение самих ситовидных полей.

Как уже было отмечено, в примитивных случаях контакты между клетками осуществляются с помощью плазмодесм. На более высокой

ступени организации наблюдаются небольшие расширения плазмодесменных канальцев, затрагивающие сначала лишь их средние части (рис. 3, Б). Такие канальцы со «срединными узелками» встречаются иногда на конечных стенках проводящих элементов флоэмы селлагинеллы плауна [51] и марсиллии [46]. Агрегация плазмодесм в группы, определившая в итоге образование ситовидных полей, коррелировала с более активным расширением канальцев. Большое значение в этом процессе имеет каллоза, количество которой возрастает по мере дифференциации ситовидного поля.

У голосеменных «узелковые» расширения соседних канальцев, соединяясь между собой, образуют медианную полость, расположенную на месте срединной пластинки (рис. 3, В) [35]. Таким образом, плазмодесменный каналец одной клетки не оказывается непосредственным продолжением канальца другой клетки. В результате неравномерного разрастания канальцев в ширину, наблюдаемого у хвойных, медианная полость превращается в сложный лабиринт из остатков оболочек соседних клеток, заполненный цитоплазматическим материалом (рис. 3, Г) [49].

У покрытосеменных, хотя и происходят «узелковые» расширения плазмодесменных канальцев на ранних стадиях развития ситовидного поля, дальнейшее их расширение осуществляется более или менее равномерно, медианная полость не формируется. Активная эрозия оболочки приводит не только к значительному расширению канальцев (рис. 3, Д), но и к их слиянию. Такие широкие прямые канальцы, обычно свободные от цитоплазматического материала, часто называют перфорациями [14, 17].

Хептон и Престон [43], одни из первых изучившие ультраструктуру ситовидных полей у разных растений, высказали предположение, что их эволюция шла от многочисленных узкопросветных плазмодесменных канальцев к образованию более малочисленных широких, сквозных прямых канальцев. Формирование медианной полости, по-видимому, следует рассматривать как промежуточную стадию развития ситовидного поля, сохраняющуюся у ситовидных элементов более примитивных типов строения. Интересно, что формирование канальцев ситовидных полей, находящихся на конечных стенках члеников ситовидных трубок покрытосеменных, не сопровождается образованием медианных полостей, в то время как в ситовидных полях, расположенных на боковых стенках, они хорошо выражены [35].

Медианные полости развиваются также в простых порах паренхимных клеток [35]. Так как ситовидное поле — это результат особого типа дифференциации первичного порового поля паренхимной клетки, специализировавшейся на выполнении функции проведения, то наличие в нем медианной полости некоторые авторы [23] склонны рассматривать как рекапитуляцию древнего признака, а ситовидное поле хвойных, характеризующееся наиболее сложным строением, считают боковым направлением эволюции [56].

Увеличение диаметров, а следовательно, и площадей поперечных сечений канальцев ситовидных полей в эволюции растений прослеживается довольно четко. Если у *Laminaria* их диаметры не превышали в среднем 0,06 мкм, то у папоротников они достигали 0,5 мкм, у эфедры — 0,8 мкм, у хвойных — 1—2 мкм; у покрытосеменных (*Cucurbita* и *Ailanthus*) их размеры варьируют от 0,5—1 до 10—14 мкм [25]. Расширение канальцев коррелирует с сокращением их числа на 1 мкм<sup>2</sup>: у *Laminaria* их 50—60, у хвойных (*Metasequoia*) — около 30, у многих покрытосеменных — 3—6. В простых ситовидных пластинках покрытосеменных канальцы крупнее, чем в сложных, но из-за обилия канальцев общая площадь их просветов в сложной ситовидной пластинке больше, чем в простой [32], да и сами ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками более широкопросветные.



Эволюция флоэмного транспорта, по-видимому, не коррелировала с преобразованиями ситовидных пластинок, и можно согласиться с мнением исследователей [52], считающих, что тип строения ситовидной пластинки, зависящий от степени наклона конечной стенки членика ситовидной трубки, не имеет важного филогенетического значения.

Суммируя изложенные сведения, попытаемся дать общее представление о характере структурных преобразований ситовидных элементов в эволюции высших растений.

1. К наиболее примитивному типу строения проводящих элементов флоэмы принадлежат удлиненные клетки с плазмодесмами, более или менее равномерно распределенными по всем стенкам.

2. В процессе эволюции происходила агрегация плазмодесм на определенных участках клеточных стенок, трансформировавшихся в ситовидные поля с более широкими канальцами, чем плазмодесменные.

3. В эволюции проводящих элементов первичной и вторичной флоэмы наблюдаются одинаковые тенденции, проявляющиеся в укорочении клеток вследствие деления флоэмных инициалей поперечными перегородками и локализации плазмодесменных и ситовидных полей на конечных стенках.

4. Исходным для эволюции проводящих элементов вторичной флоэмы семенных растений, по-видимому, был тип строения, свойственный папоротникам.

5. В процессе эволюции выработались два типа строения проводящих элементов: ситовидные клетки, у которых боковые и конечные стенки существенно не различаются по строению и расположению ситовидных полей, и ситовидные трубки, у которых ситовидные поля, находящиеся на конечных стенках их члеников, имеют широкопросветные, сквозные прямые каналы, образующиеся не только в связи с сильным расширением плазмодесменных канальцев, но и в результате их слияния вследствие сильной эрозии клеточной оболочки. Ситовидные клетки свойственны всем архегониальным, ситовидные трубки — только покрытосеменным растениям.

6. Эволюция члеников ситовидных трубок тесно связана с увеличением площади ситовидных полей и суммарной площади просветов канальцев. Типы строения ситовидных пластинок, вероятно, не имеют важного филогенетического значения. С осторожностью этот признак следует применять и в диагностических целях.

#### Литература

1. Бородин И. П. Курс анатомии растений. — М. — Л.: Сельхозгиз, 1938.
2. Гамалей Ю. В. Флоэма. — В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей/Под ред. М. Ф. Даниловой и Г. М. Козубова. — Петрозаводск, 1980, с. 187.
3. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 8, с. 1081.
4. Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 9, с. 1233.
5. Еремин В. М. К вопросу о филогенетической специализации элементов вторичной флоэмы в семействе Pinaceae Lindl. — Лесн. журн., 1976, № 2, с. 5.
6. Федров Г. Б. Об уменьшении числа окаймленных пор в трахеидах хвойных в процессе эволюции. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведение, 1975, № 5, с. 107.
7. Коровин В. В. Структурные особенности коры березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). — Биол. науки, 1970, № 11, с. 55.
8. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. — М.: Наука, 1976.
9. Лотова Л. И. Анатомические исследования коры высокорослых и низкорослых яблонь. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведение, 1959, № 3, с. 45.
10. Лотова Л. И. О структуре коры *Ginkgo biloba* L. — В кн.: Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971, с. 127.
11. Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. — Автореф. докт. дис. М., 1983.
12. Лотова Л. И. Анатомия коры некоторых представителей порядка Fagales. — М.: ВИНТИ, 1984, № 2643-84 Дел.

13. Лотова Л. И., Лярская Р. П., Ярославцев Г. Д. Анатомия сросшихся корней двух видов кедра. — Сборник работ Государственного Никитского ботанического сада. Ялта, 1960, т. 32, с. 81.
14. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. — М.: Сов. наука, 1949.
15. Гахтаджян А. Л. Высшие растения. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
16. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. — Л.: Наука, 1979.
17. Эсау К. Анатомия семенных растений. Кн. I. — М.: Мир, 1980.
18. Эсау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1969.
19. Ярмоленко А. В. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. — Сов. ботаника, 1933, № 6, с. 46.
20. Яценко Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. — М.: Высшая школа, 1961.
21. Alosi M., Evert R. F. Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Ephedra*. — Amer. Journ. Bot., 1972, v 59, № 8, p. 818.
22. Boodle F. L. S. Comparative anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. — Ann. Bot., 1901, v 25, № 58, p. 359.
23. Burr F. A., Evert R. F. Some aspects of sieve element structure and development in *Selaginella kraussiana*. — Protoplasma, 1973, v 78, № 1—2, p. 81.
24. Crafts A. S. Metabolic interrelations between phloem and xylem. — In: Recent Advances in Botany Montreal, 1961, v 2, p. 1224.
25. Crafts A. S. Translocation in Plants. — N. Y., 1962.
26. Dute R. R., Evert R. F. Sieve-element ontogeny in the root of *Equisetum hiemale*. — Amer. Journ. Bot., 1977, v 64, № 4, p. 421.
27. Duthe A. V. Anatomy of *Gnetum africanum*. — Ann. Bot., 1912, v 26, № 102, p. 593.
28. Eggert D. A., Gaunt D. D. Phloem of *Sphenophyllum*. — Amer. Journ. Bot., 1973, v. 60, № 8, p. 755.
29. Esau K. Development and structure of the phloem tissue. — Bot. Rev., 1939, v. 5, № 7, p. 373.
30. Esau K. The phloem. — Handbuch der Pflanzenanatomie. Stuttgart, 1969, Bd. 5, T. 2.
31. Esau K., Cheadle V. I. Wall thickening in sieve elements. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1958, v 44, № 6, p. 546.
32. Esau K., Cheadle V. I. Size of pores and their contents in sieve elements of dicotyledons. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1959, v 45, p. 156.
33. 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.
34. Eschrich W., Steiner M. Die Struktur des Leitungsgewebesystems von *Polypodium commune*. — Planta, d. 82, № 1, S. 33.
35. Evert R. F., Borman Ch. H. et al. Structure and development of sieve-areas in leaf veins of *Welwitschia*. — Protoplasma, 1973, v. 76, № 1, p. 23.
36. Evert R. F., Eichorn S. E. Sieve-element ultrastructure in *Platyterium bifurcatum* and some other Polypodiaceous ferns: the nacreous wall thickening and maturation of the protoplast. — Amer. Journ. Bot., 1976, v. 63, № 1, p. 30.
37. Haberlandt C. Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. — Leipzig, 1896.
38. Hartig T. Untersuchungen über die Organization des Stammes der einheimischen Waldbäume. — Jahrb. Fortschr. Forstwiss. u. forstl. Naturkunde, 1837, Bd. 1, S. 126.
39. Héban C. Remarques sur la phloème des cryptogames vasculaires et son évolution. — C. r. Acad. Sci., 1968, D266, № 22, p. 2120.
40. Héban C. Evidence for the presence of sieve elements in the vascularised gametophytes of *Psilotum* from Holloway's collections. — N. Z. Journ. Bot., 1976, v. 14, № 2, p. 187.
41. Héban C. et al. Le phloème de *Lycopodium clavatum*: organization, ultrastructure et histochimie. — Canad. Journ. Bot., 1978, v. 56, № 23, p. 2973.
42. Hemmenway A. F. Studies on the phloem of the dicotyledones. II. The evolution of the sieve-tube. — Bot. Gaz. 1913, v 55, № 3, p. 236.
43. Hepton C. E. L., Preston R. D. Electron microscopic observations of the structure of sieve-connections in the phloem of Angiosperms and Gymnosperms. — Journ. Exp. Bot., 1960, v 11. № 33, p. 381.
44. Huber B. Das Siebröhrensystem unser Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. — Jahrb. Wiss. Bot., 1939, Bd. 88, S. 176.
45. Huber B. B. Grundzüge der Pflanzenanatomie. — Berlin, 1961.
46. Hume E. M. M. The histology of the sieve tubes of *Pteridium aquilinum* with some notes of *Marsilea quadrifolia* and *Lygodium dichotomum*. — Ann. Bot., 1912, v 26, № 102, p. 573.
47. Jeffrey E. C. The Anatomy of Woody Plants. — Chicago, 1926.
48. Jørgensen L. B., Møller J. F., Wagner P. Secondary phloem of *Trochodendron aralioides*. — Bot. Tidsskr., 1975, v 69, № 4, p. 217.
49. Kollmann R. Cytologie des Phloems. — In: Grundlagen der Cytologie. 3. Jena, 1973, S. 479.
50. Kruatrachue M., Evert R. F. Structure and development of sieve elements in the leaf of *Isoetes muricata*. — Amer. Journ. Bot., 1974, v 61, № 3, p. 253.

51. Kruatrachue M., Evert R. E. The lateral meristem and its derivatives in the corn of *Isoetes muricata*. — Amer. Journ. Bot., 1977, v. 64, № 3, p. 310.
52. McDaniels L. II. The histology of the phloem in certain woody angiosperms. — Amer. Journ. Bot., 1918, v. 7, № 7, p. 347.
53. Moeller J. Anatomie der Baumrinden — Berlin, 1882.
54. Northcote D. H., Wooding F. B. P. The structure and function of phloem tissue. — Sci. Prog., Oxford., 1968, v. 56, p. 35.
55. Ggura J. Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. — Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer., 1938, d. 7, T. 2.
56. Paliwal G. S., Behnke H.-D. Light microscopic study of the organization of phloem in the stem of *Gnetum gnemon*. — Phytomorphology, 1973, v. 23, № 3—4, p. 183.
57. Parthasarathy M. V., Koltz L. H. Palm «Wood». II Ultrastructural aspects of sieve elements, tracheary elements and fibres. — Wood Sci. a. Technology, 1976, v. 10, p. 247.
58. 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.
59. Satterwait D. F., Schopf J. W. Structurally preserved phloem zone tissue in *Rhynia*. — Amer. Journ. Bot., 1972, v. 59, № 4, p. 373.
60. Schejrer D. C. The thickening leptoid (sieve element) wall of *Dendrologotrichum* (Bryophyta): cytochemistry and fine structure — Amer. Journ. Bot., 1977, v. 64, № 3, p. 369.
61. Schmitz K., Srivastava L. The fine structure of sieve elements of *Nereocystis lutea*. — Amer. Journ. Bot., 1976, v. 63, № 5, p. 679.
62. Shah J. J., Fotedar R. L. S. Structure and development of phloem in the rachis of *Pteris longifolia*. — Phytomorphology, 1974, v. 24, № 1—2, p. 1.
63. Shripad Agashe N. Phloem studies in the pteridophytes. Part I. *Equisetum*. — Amer. Fern. Journ., 1968, v. 58, № 2, p. 74.
64. Smith A. I. The comparative histology of some of the Laminariales. — Amer. Journ. Bot., 1939, v. 26, № 8, p. 571.
65. Srivastava L. M. The secondary phloem of *Austrobaileya scandens*. — Canad. Journ. Bot., 1970, v. 48, № 2, p. 341.
66. Stevenson D. W. Ultrastructure of the nacreous leptoids (sieve elements) in the polytrichaceous moss *Atrichum undulatum*. — Amer. Journ. Bot., 1974, v. 61, № 4, p. 414.
67. Sykes M. G. The anatomy and morphology of *Tmesipteris*. — Ann. Bot., 1908, v. 22, № 85, p. 63.
68. Sykes M. G. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. — Ann. Bot., 1908, v. 22, № 86, p. 291.
69. Want F. The phloem of *Psilotum triquetrum*. — Austral. Journ. Sci., 1963, v. 25, № 11, p. 469.
70. Warmbrodt R. D., Evert R. F. Structure of the vascular parenchyma in the stem of *Lycopodium lucidulum*. — Amer. Journ. Bot., 1974, v. 61, № 5, p. 437.
71. 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., 1958.
72. Ziegler H. Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems II. Mitt. Die Siebplatten bei der Braunalge *Macrocystis pyrifera* (L.) A. G. — Protoplasma, 1963, Bd. 57, H. 1—4, S. 786.
73. Ziegler H. Differenzierte Zelltypen im Pflanzenreich. — In: Die Zellen. Struktur und Funktion. Stuttgart, 1966, S. 124.
74. Ziegler H., Ruck J. Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. III. Die «Trompetenzellen» von *Laminaria*-Arten. — Planta, 1967, d. 73, № 1, S. 62.
75. Zimmermann M. N. Transport in the phloem. — In: Zimmermann M. N. a. Brown C. L. Trees structure and function. — Berlin, N. Y., 1971, p. 221.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 18 мая 1984 г.