

УДК 581.823:582.47

БОТАНИКА

## ФОРМИРОВАНИЕ ТЯЖЕЙ ЛУБЯНОЙ ПАРЕНХИМЫ У ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

*Л. И. Лотова*

В вегетативных органах высших растений, относящихся к различным систематическим группам, нередко встречаются клетки, содержащие два и более ядер (R. Beer, A. Arber, 1915)

По мнению Страсбургера (E. Strasburger, 1893), увеличение числа ядер обусловлено либо быстрым ростом клетки, либо особенностями ее внутреннего содержимого. Многоядерные клетки наиболее характерны для питательных и запасающих тканей на ранней стадии их развития (J. Sachs, 1893; E. Strasburger, 1893). Многие исследователи (T. Pranker, 1915; R. Beer, A. Arber, 1915; R. Warcham, 1936) рассматривают многоядерность как один из нормальных этапов развития, характеризующий переход клеток от эмбрионального состояния к зрелости. В этот период в клетках происходят наиболее активные жизненные процессы. Во взрослом состоянии клетки снова становятся одноядерными вследствие либо слияния ядер, либо разрушения всех ядер, кроме одного.

Больше всего многоядерных клеток в паренхиме сердцевины и первичной коры молодых стеблей (T. Pranker, 1915). Деление ядер, не сопровождающееся образованием клеточных перегородок, наблюдается при развитии протофлоэмных волокон (F. Kallen, 1882; K. Esau, 1938, 1943), члеников сосудов у диоскорейных и молочайных (цит. по K. Esau, 1938) и члеников ситовидных трубок у табака (A. Crafts, 1934). Увеличение числа ядер вследствие повторяющихся митозов происходит при формировании трахид и ситовидных клеток у хвойных растений (Л. И. Лотова, 1967). Двухядерные «белковые» клетки, физиологически связанные с ситовидными элементами и входящие в состав сердцевинных лучей луба, отмечали у представителей семейства Pinaceae Крислер (M. Chrysler, 1913) и Сривастава (L. Srivastava, 1963).

Так как формирование тяжей лубяной паренхимы у хвойных растений имеет некоторые интересные особенности, мы считаем необходимым подробнее остановиться на этом вопросе. Наши исследования показали, что в крахмалоносной вертикальной паренхиме сосны и ели, расположенной в той части луба, которая уже не выполняет проводящую функцию, двухядерные клетки встречаются нередко. Вблизи камбиальной зоны, где происходит дифференциация гистологических элементов вторичной флоэмы, многоядерные паренхимные клетки довольно обычны.

Камбиальные зоны сосны и ели состоят из длинных прозенхимных инициальных клеток, которые либо сразу превращаются в материнские клетки гистологических элементов флоэмы и ксилемы, либо предварительно делятся в продольном или косо-поперечном направлении

(W. Raatz, 1892; L. Srivastava, 1963). Материнские клетки скоро становятся многоядерными вследствие нескольких асинхронных митотических процессов (Л. И. Лотова, 1967). На ранней стадии развития между будущими ситовидными элементами и клетками, которые должны превратиться в тяж лубяной паренхимы, нет больших различий.

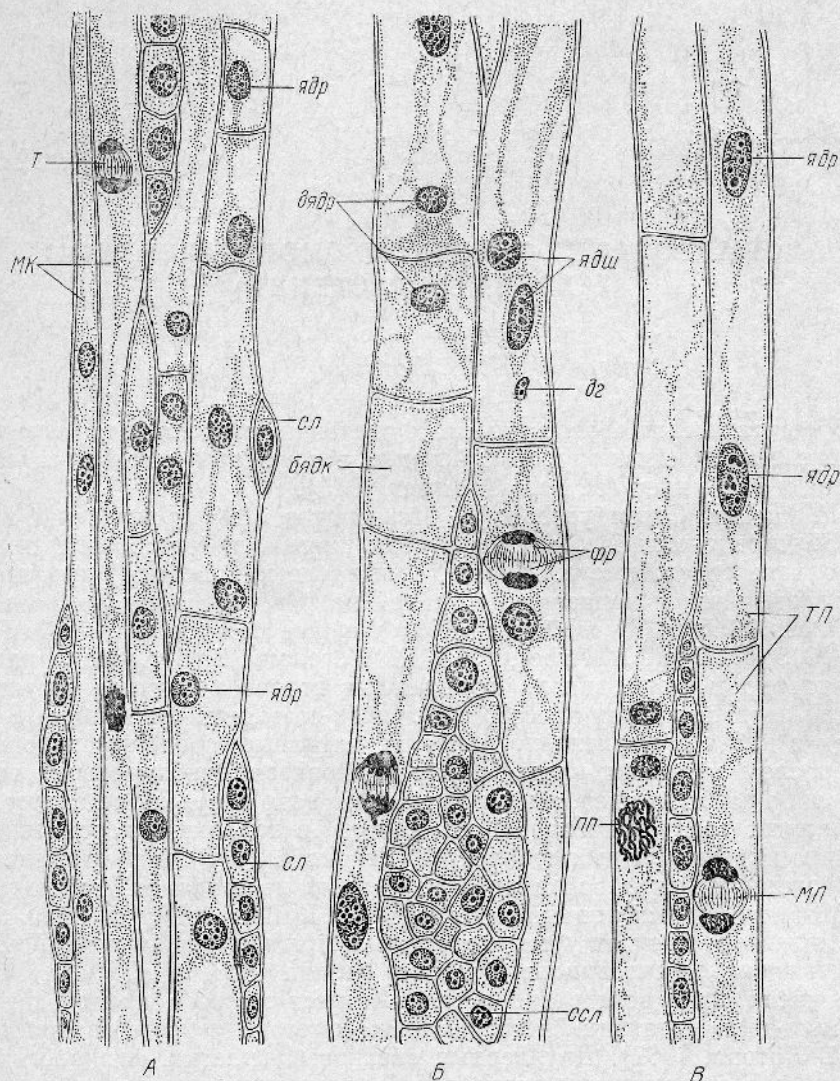


Рис. 1. Образование тяжей паренхимных клеток в прикамбиальной зоне вторичной коры сосны; тангентальный срез. А — синхронное деление ядер, предшествующее образованию паренхимных клеток; Б, В — деление ядер в двуядерных клетках паренхимы:

МК — материнские клетки тяжей лубяной паренхимы, ядр — ядра, т — телофаза делящегося ядра, фр — фрагмопласт, мл — межклетная пластинка, пп — поздняя профаза делящегося ядра, ядш — ядрышки, дядр — дочерние ядра, бядк — безъядерная клетка, дг — дегенерирующее ядро, тл — тяжи протоплазмы, сл — однорядные сердцевинные лучи, ссл — сложный сердцевинный луч

Формирование тяжа паренхимных клеток начинается с новой серии митозов, происходящих уже в многоядерной клетке, но в этих случаях каркинез сопровождается цитокинезом. Межклетная пластинка, в образовании которой участвует фрагмопласт, закладывается горизонтально (рис. 1). Чаще всего в материнской клетке можно видеть одно делящееся ядро, но нередко наблюдаются синхронные деления двух или трех

ядер (рис. 1, А) В результате цитокинеза могут возникнуть клетки разных размеров. В связи с тем, что материнская клетка была многоядерной, молодые клетки, составляющие тяж лубяной паренхимы, тоже содержат два или несколько ядер, которые через некоторое время могут приступить к делению и принять участие в образовании новой клеточной перегородки (рис. 1, В).

«Дробление» материнской клетки происходит до тех пор, пока паренхимные клетки не достигнут определенных размеров. В клетках, имеющих два и более ядер, все ядра, за исключением одного, расположенного в центральной части клетки, уменьшаются в объеме и постепенно дегенерируют (рис. 1, В). По мере накопления танинов в клеточной вакуоли протоплазма и ядро отодвигаются к периферии; в сформированной клетке они располагаются постенно. Иногда дубильные вещества появляются очень рано, до завершения дифференциации паренхимного тяжа. Это не мешает, однако, дальнейшему делению клеток.

Образование перегородок в материнских клетках тяжей лубяной паренхимы, по-видимому, может происходить и без участия фрагмопласта.

Бэйли (Bailey, 1919, цит. по изд. 1954) впервые описал особенности деления длинных прозенхимных клеток на примере веретеновидных элементов камбия хвойных растений. Он отмечал, что при делении клетки в тангентальном направлении формирование перегородки между будущими дочерними клетками осуществляется с помощью двух киноплазмсом, представляющих собой скопления киноплазматических волокон. Последние перемещаются к противоположным концам клетки по мере образования между ними клеточной перегородки. На радиальных срезах скопления киноплазматических волокон имеют очертания равнобедренных треугольников, вершина которых обращена к центру клетки. На тангентальных срезах киноплазмсомы образуют перемычки между радиальными стенками клетки и представляют собой скопления зернистой массы. Картины, изображенные на рисунках 2 и 3, А, напоминают известные иллюстрации Бэйли (Bailey, 1954, стр. 4, рис. 1). два ядра находятся в средней части клетки и расположены в разных плоскостях. Скопления зернистой массы, которые можно рассматривать как киноплазмсомы, удалены от ядер на одинаковое расстояние. Нет оснований сомневаться в том, что клетки, изображенные на наших рисунках, находятся на стадии деления в тангентальной плоскости.

Однако перемычки, напоминающие агрегации киноплазматических волокон и состоящие из зернистой массы, могут образоваться в любой части клетки, независимо от наличия ядер. Иногда в клетке возникают две пары перемычек. Хотя отдельные фрагменты рисунка 3, Г очень сходны с картиной, изображенной на рисунке 3, А, трудно предположить, что в одной клетке одновременно закладываются две тангентальные перегородки. Кроме того, две пары поделившихся ядер лежат в одной плоскости и не сосредоточены в средней части клетки, что, как правило, наблюдается при делении клеток в тангентальном направлении. Естественно предположить, что образование в клетке попереч-

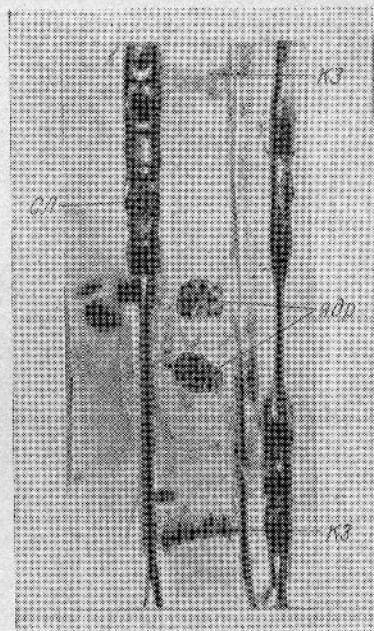


Рис. 2. Ядра и киноплазмсомы в материнской клетке флоэмы, делящейся в тангентальной плоскости; тангентальный срез: ядр — ядра, кз — киноплазмсомы, сл — сердцевинный луч



ных перегородок предшествует появление горизонтальных перемычек, которые, возможно, представляют собой скопления протоплазматического материала, более плотного, чем остальная часть протоплазмы. Это, вероятно, также потому, что на поверхности перемычки, обращенной к одному из концов клетки, часто возникает уплотнение, напоминающее

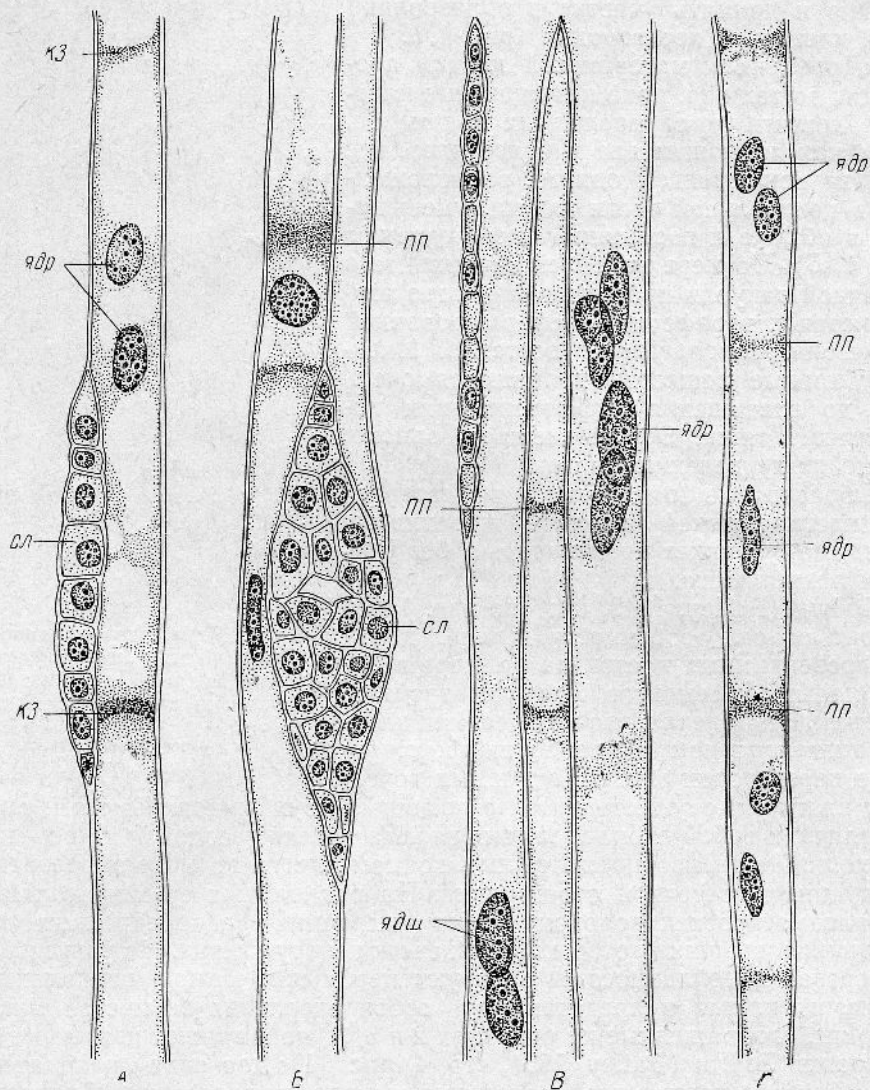


Рис. 3. Образование перегородок между клетками без участия фрагмопласта. А — киноплазмозомы в клетке, делящейся в тангентальном направлении (средняя часть клетки); Б — перемычки, ограничивающие участок клетки с одним ядром; В — образование перемычек на конце клетки, лишенном ядер; Г — образование в клетке нескольких перемычек: ядр — ядра, кз — киноплазмозомы, ядрш — ядрышки, пп — протоплазматические перемычки, сл — сердцевинные лучи

тонкую перегородку между клетками, которое впоследствии приобретает более резкие контуры. В тех случаях, когда на тангентальных срезах прикарбиальной зоны вторичной коры между отдельными клетками, составляющими тяж лубяной паренхимы, отчетливо выражены перегородки, к ним со стороны одной из клеток всегда примыкают скопления зернистой массы, которые по мере утолщения стенки уменьшаются в объеме и, наконец, исчезают, сливаясь с цитоплазмой.

Наши наблюдения подтверждают мнение Страсбургера (1888), Ф. Н. Крашенинникова (1937), Е. Робертиса и др. (1962), Д. Мэзия (1963) об автономности цитокинеза в многоядерных клетках и о том, что клеточное деление следует рассматривать как результат активного синтеза оболочки и вещества клеточной мембраны всем протопластом клетки.

В одной и той же материнской клетке тяжа лубяной паренхимы можно встретить оба типа формирования клеточных перегородок: с помощью фрагмопласта и независимо от него. Перегородка может возникнуть в любом месте клетки, отрезав от нее участок, не содержащий ядра (рис. 3, Б). Безъядерные клетки в течение некоторого времени остаются живыми, затем они отмирают и деформируются под давлением соседних элементов. Отмиранию клетки часто предшествует отложение в ней кристаллов оксалата кальция.

В некоторых материнских клетках поперечные перегородки вообще не образуются. Сривастава (1963) называет эти элементы веретеновидными клетками лубяной паренхимы. Они рано заполняются дубильными веществами и в функциональном отношении не отличаются от обычных клеток, входящих в состав тяжей. Веретеновидную паренхимную клетку, вероятно, можно рассматривать как пример неотении (А. Л. Тахтаджян, 1964).

### Литература

- Крашенинников Ф. Н. 1937 Лекции по анатомии растений. Биомедгиз, М.—Л.  
Лотова Л. И. 1967. О многоядерной стадии развития ситовидных элементов и трахид хвойных растений. Вестн. Московск. гос. ун-та, сер. VI, № 5.  
Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. ИЛ, М.  
Робертис Е., Новинский В., Саэс Ф. 1962. Общая цитология. ИЛ, М.  
Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Изд-во «Наука», М.—Л.  
Bailey I. W. 1954. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance. Repr. in «Contributions to plant anatomy», *Chronica botanica*, vol. 15, № 1—6.  
Beer R. and Arber A. 1915. On the occurrence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. *Ann. Bot.*, vol. 29, № 116.  
Chrysler M. A. 1913. The origin of the erect cells in phloem of the Abietinae. *Bot. Gaz.*, vol. 56, № 1.  
Crafts A. S. 1934. Phloem anatomy in two species of *Nicotiana* with notes on the interspecific graft union. *Bot. Gaz.*, vol. 95, № 4.  
Esau K. 1938. The multinucleate condition in fibers of tobacco. *Hilgardia*, vol. 11, № 8.  
Esau K. 1943. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of the bast fibers. *Amer. Journ. Bot.*, vol. 30, № 8.  
Kallen F. 1882. Verhalten des Protoplasma in den Geweben von *Urtica urens*. *Flora*, № 6, № 7.  
Pranker T. L. 1915. Notes on the occurrence of multinucleate cells *Ann. Bot.*, vol. 29, № 95.  
Raatz W. 1892. Die Stabbildungen im secundären Hozkörper der Bäume und die Initialtheorie. *Jahrb. Wiss. Bot.*, Bd. 23, H. 1—2.  
Sachs J. 1893. Physiologische Notizen. VI. Ueber einige Beziehungen der spezifischen Grösse der Pflanzen zu ihrer Organization. *Flora*, № 77.  
Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, vol. 36, № 1.  
Strasburger E. 1888. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. *Histologische Beiträge*, H. 1.  
Strasburger E. 1893. Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse. *Histologische Beiträge*, H. 5.  
Warcham R. T. 1936. «Phragmospheres» and the «multinucleate phase» in stem development. *Amer. Journ. Bot.*, vol. 23, № 9.