

Б. В. КЕДРОВСКИЙ и К. П. ТРУХАЧЕВА  
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАЗОФИЛЬНЫХ КЛЕТОК И МИТОЗОВ  
В МЕРИСТЕМЕ КОРЕШКОВ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком Л. А. Орбели 29 I 1948)

В ботанической цитологии мало известно, что фиксированная плазма молодых клеток первичных меристем (зачатков листьев и сосудистых пучков, точек роста корешков и т. д.) отличается высоким сродством к основным анилиновым краскам. Для животных клеток в настоящее время твердо установлено, что это сродство (базофилия) зависит от содержания в них рибозонуклеиновых (рибонуклеиновых) кислот (1). У растений причина базофилии несомненно та же, хотя это и показано до сих пор в гораздо меньшем числе работ (2, 3). В частности, в корешке лука высокое содержание нуклеиновых кислот в плазме базофильных клеток было обнаружено Касперссоном и Шульцем (2) с помощью анализа ультрафиолетового спектра клеток и подтверждено нами с помощью метода избирательного переваривания в энзиме рибонуклеазе (метод Браше (4)).

Работа была выполнена на 13 видах покрытосемянных: яблоне, иве, гранате, степной карагане, элодее, подсолнечнике, вике, горохе, пшенице, ячмене и овсе. Фиксация — жидкость Бирх-Гиршфельда (жидкость Ценкера с 3% сулемы вместо 5% и с 10% формола вместо уксусной кислоты); окраска — эозин-азур. Результаты: плазма клеток голубая, ядрышки лиловые, хромозомы синие. Ядра красятся в разные оттенки синего и лилового цвета. Корешки были исследованы на продольных и частью на поперечных срезах.

Распределение базофильных клеток в верхушечной меристеме корешка оказалось очень сходным у всех растений. Это позволило создать для него общую схему, изображенную на рис. 1, где густота пунктира указывает на интенсивность базофилии плазмы, т. е. тем самым на относительное содержание рибонуклеиновых кислот.

Бледно окрашенные инициальные клетки в апикальной группе (рис. 1, а) содержат изменчивое количество клеточных вакуолей (6, 7) и, как правило, не очень

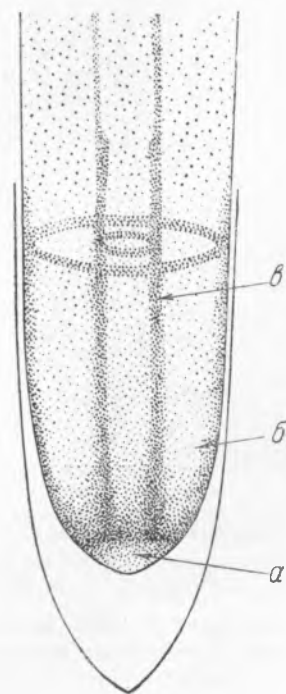


Рис. 1. Схема распределения базофильных клеток в корешке у покрытосемянных растений: а — группа инициальных клеток; б — наружный базофильный цилиндр; в — внутренний базофильный цилиндр. Вверху цилиндрические слои изображены в поперечном разрезе

много нуклеиновой кислоты. Из инициальной группы возникают про-

дольные ряды клеток, которые тянутся вдоль по корешку и образуют его тело. Они расположены концентрическими слоями вокруг оси органа. В этих клетках система вакуолей быстро редуцируется, и круглые первоначально вакуоли превращаются в сеть или в переплет из узких каналцев (6, 7). Одновременно с этим плазма клеток возрастает в массе и становится сильно базофильной. Процесс этот особенно ярко выражен в наружных клеточных рядах и в рядах, образующих перицикл и прокамбий. Максимум окрашиваемости цитоплазмы обычно расположен на уровне, где все

слои еще сильно базофильны. Эта стадия является временной, и по мере того, как клетки отделяются все больше и больше от инициальных клеток, они постепенно развивают обильную систему вакуолей и утрачивают базофилию. Этот процесс идет с различной скоростью в разных клеточных рядах, быстрее всего в средних слоях периблемы и в центральном стержне. Так, на определенном уровне, немного различном у различных видов, вокруг стержня возникают два широких многорядных цилиндрических слоя из базофильных клеток с более бледной прослойкой между ними (рис. 1, 2 и 3). Наружный цилиндр (рис. 1, б)



Рис. 2. Корешок ивы, продольный разрез

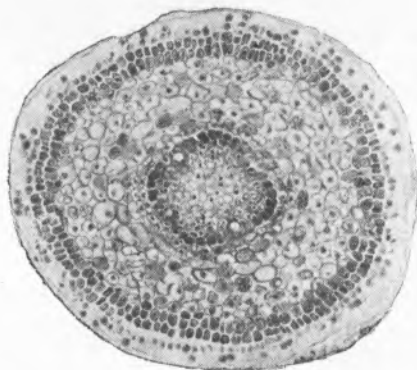


Рис. 3. Корешок ивы, поперечный разрез

включает в себя дерматоген с прилегающими рядами клеток из внешней периблемы; внутренний цилиндр (рис. 1, в) состоит из перицикла, прокамбия и на более низких уровнях — из внутренних частей периблемы.

По мере того, как клетки в дерматогене и периблеме теряют все больше и больше свою окрашиваемость, внутри их вакуолей появляются продукты клеточной деятельности (повидимому, танноиды), которые осаждаются при фиксации и окрашиваются в синий или зеленый цвет эозин-азуром. В перицикле плазма клеток сохраняет базофилию дольше, чем в любом другом слое; она удерживается пристеночным слоем плазмы даже в сильно вакуолизированных и удлинённых клетках, расположенных в корешке очень высоко. Среди этих последних еще часто встречаются клетки более молодого типа, т. е. богатые базофильной плазмой и содержащие каналцы вместо вакуолей. Отдель-

ные митозы попадают в перицикле на таких уровнях, где во всех других слоях размножение давно прекратилось. Способность к синтезу значительных количеств рибонуклеиновых кислот и способность к росту путем клеточного размножения, т. е. к истинному росту путем возрастания живой массы, являются отличительными свойствами перицикла. Обе они, повидимому, стоят в связи друг с другом и обе обеспечивают собой главную функцию перицикла — образование вторичных (боковых) корешков. При их закладке клетки перицикла утрачивают вакуоли, обогащаются базофильной плазмой и начинают усиленно размножаться.

Ткань прокамбия (десмогена) наиболее сложна по своему строению. На поперечных срезах, проведенных недалеко от инициальных клеток, она образует кольцо, в котором сегменты интенсивно окрашенных клеток чередуются с более светлыми. По мере развития ткани части этого сплошного кольца у большинства видов обособляются в группы из более темных и узких и из более светлых, вакуолизированных клеток, среди которых разбросаны и темные; у других видов разница в окрашиваемости между группами мало заметна. Из более светлых клеток скоро возникают первые сосуды. Обе группы соответствуют закладкам первичных тканей луба и древесины (рис. 3). Непосредственно около сосудов обычно располагается несколько сильно базофильных клеток, закономерно ориентированных относительно и сосудов и оси органа. На продольных срезах большинство клеток прокамбия имеет узкую удлиненную форму. У многих клеток плазма содержит лишь едва различимые каналцы и окрашивается гораздо темней ядра.

Молодые, недифференцированные элементы во всех частях корешка сильно базофильны, т. е. богаты рибонуклеиновой кислотой. По мере образования специальных продуктов (в дерматогене, перифлеме и эндодерме) или структур (прокамбий) ее количество резко уменьшается. У животных, как известно, наблюдается та же закономерность (1, 8). Пример перицикла показывает, что продукция рибонуклеиновых кислот имеет непосредственное отношение и к росту цитоплазмы растительной клетки. Аналогичная связь установлена и для животной клетки (4, 5).

Для более детального анализа связи между ростом и образованием нуклеиновых кислот (т. е. их концентрацией в плазме) было определено соотношение между степенью базофилии (как индексом нуклеидов) и процентом делений (как показателем роста) во всем теле корешка и притом в той его части, где цилиндрические слои с высоким содержанием рибонуклеиновой кислоты могли быть достаточно хорошо отграничены от смежной ткани. В качестве нижней границы был взят уровень, расположенный на расстоянии около 60 мк от вершины инициалей, в качестве верхней границы — уровень, на котором дерматоген и вся перифлема уже не различались по окрашиваемости. В промежутке оба цилиндра были видны столь же

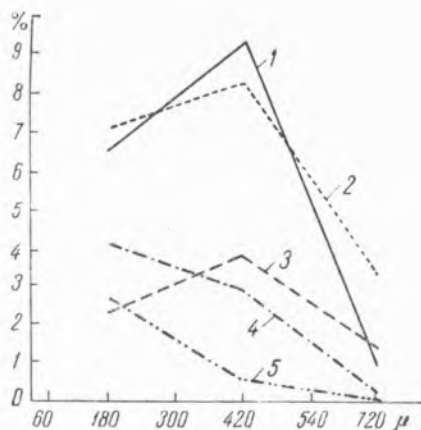


Рис. 4. Распределение митозов на разных уровнях корешка яблони: 1 — в наружном базофильном цилиндре; 2 — во внутреннем базофильном цилиндре; 3 — в перифлеме между цилиндрами; 4 — в центральном стержне; 5 — в корневом чехлике.

Абсцисса — расстояние от инициальной группы в микронах. Ордината — процент делящихся клеток

отчетливо, как на рис. 3. Весь этот интервал, длиной в 720  $\mu$ , был разделен на 3 равных отрезка и в каждом отдельно был определен процент митозов в цилиндрических слоях с разной степенью базофилии и в оси. Работа была выполнена на поперечных срезах через корешок яблони. Для счета клеток был взят каждый второй срез. Результаты изображены в табл. 1 и на рис. 4.

Табл. 1 и рис. 4 показывают, во-первых, что оба базофильных цилиндрических слоя на всех уровнях корешка размножаются быстрее, чем его более бледно окрашивающиеся части; во-вторых, что максимальное количество митозов в трех основных слоях корешка падает на расстояние около 420  $\mu$  (0,4—0,5 мм) от инициальной группы. Сходное положение максимума клеточного размножения было уже раньше установлено для некоторых других растений<sup>(9)</sup>. Уровень этот не соответствует уровню максимального содержания рибонуклеиновой кислоты, который, как уже было указано, расположен гораздо ближе к вершине. Иначе говоря, между количеством рибонуклеиновой кислоты и интенсивностью размножения, т. е. приростом клеточной массы, дейст-

Таблица 1

Часть корешка	Число клеток	Число делений	% делящихся клеток
Наружный базофильный цилиндр . . . . .	12 868	812	6,31
Хромофобная (бледная) часть периферы . . . . .	28 363	776	2,79
Внутренний базофильный цилиндр . . . . .	2 201	151	6,86
Ось корешка кнутри от базофильной части прокамбия . . . . .	4 597	127	2,80
Корневой чехлик . . . . .	7 999	167	2,08

вительно существует связь, которая, однако, не является прямым количественным соотношением. Максимум накопления, т. е. максимальная интенсивность синтеза рибонуклеиновой кислоты, достигается клетками гораздо раньше, чем они начинают размножаться с наибольшей скоростью. Усиленный синтез нуклеиновой кислоты и обогащение ею цитоплазмы предвзает рост живой массы.

Повидимому, эта закономерность имеет довольно широкое значение, так как аналогичные примеры можно найти и у животных. Так, в кроветворной ткани костного мозга млекопитающих наивысшим содержанием рибонуклеиновой кислоты отличаются самые молодые формы (гемоцитобласты), которые в нормальных условиях почти не размножаются. Образование новых лейкоцитов, постепенно поступающих в кровь, происходит за счет роста и деления более зрелых потомков гемоцитобластов — миелоцитов. Из такого рода наблюдений складывается впечатление, что богатое содержание рибонуклеиновой кислоты лишь обеспечивает клеткам обширные строительные возможности (в смысле способности к росту и к дифференцировке), которые иногда используются значительно позже. Сама по себе кислота эта не является стимулом к синтетической работе.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии  
Академии Наук СССР

Поступило  
25 I 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. Кедровский, Усп. совр. биол., 15, № 3, 295 (1942). <sup>2</sup> T. Caspersson and I. Schultz, Nature, 143, 602 (1939). <sup>3</sup> T. Painter, Bot. Gaz., 105, 58 (1943). <sup>4</sup> J. Brachet, Arch. de biol., 53, 207 (1941). <sup>5</sup> T. Caspersson, Naturwissensch., 29, 33 (1941). <sup>6</sup> C. Zirkle, Z. Zellforsch., 16, 26 (1932). <sup>7</sup> A. Guilliermond, The Cytoplasm of the Plant Cell, Chron. Bot. Comp. Waltham, Mass., 1941. <sup>8</sup> T. Caspersson and B. Thorell, Chromosoma, 2, 132 (1941). <sup>9</sup> O. Schuepp, Meristeme In Handb. der Pflanzenanat. hersg. v. Linsbauer, 4, Abt. 1, T. 2, Berlin, 1926.