

К. П. ТРУХАЧЕВА и Б. В. КЕДРОВСКИЙ

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЫ СТЕБЛЯ БУЗИНЫ

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 12 IV 1951)

Известно, что рост в толщину наземных побегов высших растений происходит только в течение теплых месяцев года. Можно ожидать, что в течение полного годичного цикла растущие клетки стебля будут испытывать закономерные изменения в связи с периодом покоя, подготовки к росту и самого роста и дифференцировки.

Под камбиальной зоной мы понимаем не только собственно камбий, т. е. один слой меристематических клеток, но и все примыкающие к нему со стороны древесины и луба мало дифференцированные слои, по внутреннему строению клеток еще трудно отличимые от его собственных элементов. К этому же слою мы отнесли и клетки меристематического характера, в дальнейшем образующие клетки сердцевинных лучей. Термин «камбиальные клетки» мы будем употреблять в более широком смысле слова.

Наши исследования были проведены на обыкновенной бузине (*Sambucus racemosa* L.). В течение двух лет (1946 и 1947 гг.) были фиксированы ежемесячно маленькие кусочки участков стебля. Фиксация производилась тотчас же в жидкости Ценкера в модификации Б. В. Кедровского (1). Срезы (7 μ) окрашивались эозин-азуром по Максиму. По этому методу нуклеиновые кислоты в растительных, как и в животных, объектах окрашиваются в голубой цвет (2), а белки — в лиловатый или в розовый. В цитоплазме окрашиваются рибонуклеиновые, а в ядре — тимонуклеиновые кислоты. Для сравнения окрашиваемости материала разных месяцев срезы наклеивались на одно и то же стекло. Изучались преимущественно радиальные срезы, несколько реже тангентальные.

Строение камбиальных клеток. Клетки преобладающего типа строения имеют на радиальных срезах цилиндрическую форму; их продольный и поперечный диаметр или равны (клетки меристемы лучей) или диаметр по длине стебля больше. Другие гораздо менее многочисленные клетки имеют форму узкую, веретеновидную, с постепенно заостряющимися концами. Цитоплазма клеток цилиндрических испытывает закономерные превращения в течение года (см. ниже), а цитоплазма веретеновидных клеток остается без существенных изменений. Эти последние клетки бедны вакуолями, цитоплазма их обильна и красится в голубой цвет столь же интенсивно или лишь несколько слабее, чем ядро (см. рис. 2, а). В цилиндрических клетках ядро всегда красится интенсивнее, чем цитоплазма. В клетках меристемы корня и стебля она красится тоже в голубой цвет, но интенсивнее, чем ядро. Обратные

отношения в силе окрашиваемости устанавливаются лишь по мере дифференцировки. Относительно большее богатство цитоплазмы нуклеиновой кислотой является признаком большей молодости клетки. Сходное с этим отношение найдено и у животных. У всех камбиальных клеток ядра довольно богаты хроматином, структура которого в течение года закономерных изменений не испытывает. У цилиндрических клеток изменяется число и положение ядрышек.

В течение зимних месяцев (XI, XII, I, II) плазма цилиндрических клеток обильна и богата окрашивающимися в лиловый цвет включениями, которые лежат внутри плохо фиксируемых вакуолей. На фиксированных препаратах она плотно прилежит к целлюлозной стенке, что не соответствует недавним наблюдениям П. Генкеля и Е. Окниной⁽³⁾, сделанным в зимние месяцы на других растительных тканях.

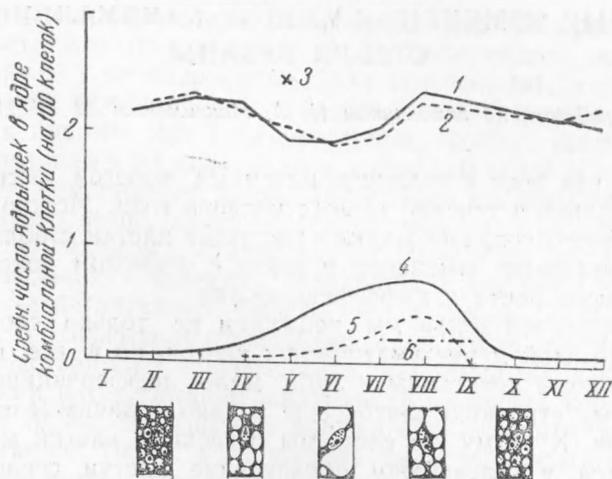


Рис. 1. Сезонные изменения камбиальной клетки стебля бузины. 1—число ядрышек 1946 г.; 2—1947 г.; 3—молодой побег, 1946 г.; 4—число веретеновидных клеток; 5—митозы; 6—«амитозы». Внизу — сезонные изменения в цитоплазме

С начала марта клетки начинают обогащаться вакуолями (см. рис. 1) и «лиловые» включения в них исчезают. Начиная с апреля, громадное большинство цилиндрических клеток достигает полной вакуолизации, в результате чего вся камбиальная зона разбухает и становится богатой водой. Пристеночный слой цитоплазмы окрашивается с прежней интенсивностью: концентрация рибонуклеиновой кислоты существенно не изменяется. Такое строение цилиндрических клеток сохраняется до августа — сентября, когда вновь редуцируются вакуоли и появляются вышеописанные «лиловые» включения. Клетки приобретают зимний тип строения.

В течение сезонного цикла у цилиндрических клеток изменяется также число и положение ядрышек. Число ядрышек определялось каждый раз для ста клеток на несмежных срезах. В некоторые месяцы (II и III) подсчеты производились несколько раз благодаря обнаружению случайных отклонений; в этих случаях были взяты средние значения. Результаты подсчета изображены на рис. 1. На рисунке видно, что число ядрышек резко падает в период от начала вегетационного периода до августа. В апреле — мае многие ядрышки передвигаются к периферии и ложатся у самой внутренней поверхности ядра. Возможно, что это указывает на переход некоторых веществ из ядра в плазму⁽⁴⁾.

Как известно, в летние месяцы происходит рост и дифференцировка клеток стебля. Часть клеток камбиальной зоны превращается непосредственно в элементы луба и древесины, другая же часть претерпевает деление, обеспечивая образование новых элементов. У бузины отдельные митозы появляются с начала апреля. Число их постепенно возрастает, в июле — августе достигает максимума, а затем быстро падает (см. рис. 1). Число их незначительно и точного подсчета произвести не удалось. В зимнем материале митозов не обнаружено. Отсюда следует, что накопление меристематических клеток происходит преимущественно во второй половине лета. В это же время обнаружены были своеобразные скопления ядер, лежащих очень близко друг от друга (см. рис. 2, б). Клеточных перегородок между ними или следов фрагмопласта не было обнаружено. Возможно, что эти группы ядер возникают путем прямого деления. В конце концов из них, вероятно, возникают очень узкие элементы, которые дают начало узким сосудам, характерным для осенней древесины.

Обсуждение результатов

Основным результатом работы является обнаружение циклических изменений клеток камбиальной зоны. Мы ожидали увеличения базофилии, т. е. концентрации рибонуклеиновых кислот перед периодом дифференцировки и размножения и в течение его (2). Однако, если это обогащение нуклеиновыми кислотами цитоплазмы и существует, то оно слишком незначительно, чтобы его можно было обнаружить с помощью гистологических методов. Другими словами, нуклеиновые кислоты не накапливаются в клеточной плазме. Важно отметить, что при столь малой концентрации нуклеиновых кислот размножение клеток происходит очень медленно.

Изучение сезонных изменений числа ядрышек показывает, что оно уменьшается в течение первой половины лета, возрастает в августе и на этом уровне держится всю зиму. Очевидно, ядро заранее, еще осенью подготавливается к своей последующей работе весной, связанной с активностью ядрышек. Возможно, что эта деятельность стоит в связи с продукцией рибонуклеиновой кислоты в цитоплазме (5, 6), которая, однако, в ней не накапливается, а используется тут же. Возможно также, что этот процесс стимулирует образование тех особых веществ, которыми осенью наполняются клеточные вакуоли.

Постепенное увеличение числа ядрышек совпадает во времени с увеличением числа митозов, т. е. с более энергичным размножением клеток. В мае 1946 г. мы исследовали камбиальную зону молодого весеннего побега. Ее клетки отличались повышенной базофилией цитоплазмы и большим числом ядрышек, чем в старой части стебля. Число митозов в молодой части стебля было также выше, чем в старой. Это наблюдение еще раз показывает, что высокая активность ядрышек, повышенное

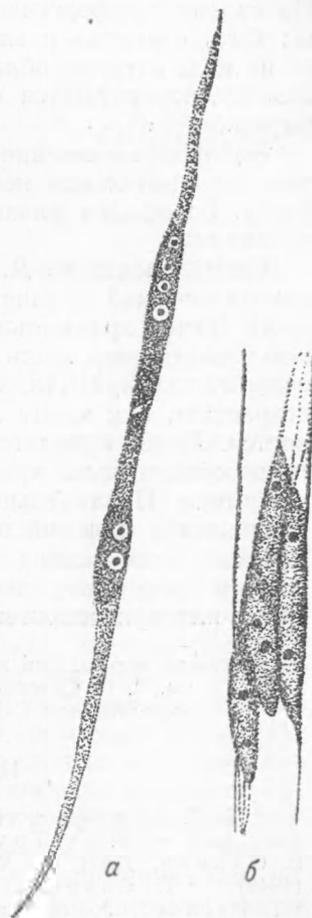


Рис. 2. *а* — веретеновидная клетка, заканчивающая свое деление на две; май, молодой побег, 1946 г.; *б* — группа тесно лежащих ядер внутри одной камбиальной клетки, возникшая, вероятно, путем амитозов; август, 1947 г.

содержание в цитоплазме, т. е. повышенная продукция рибонуклеиновой кислоты, и интенсивность синтеза плазмы тесно связаны между собою и являются частями одного и того же биологического процесса. Веретеновидные клетки являются особым клеточным типом. Число их возрастает в течение лета (см. рис. 1). Они размножаются путем митозов. По своему морфологическому значению они частично, вероятно, должны быть отнесены к элементам собственно камбия — по крайней мере, те из них, которые обладают высокой базофилией. Другая часть, видимо, превращается в вытянутые тонкостенные клетки типа камбиформа.

Наблюдение весенне-летней вакуолизации клеток было подтверждено при дополнительном исследовании некоторых других видов (липа, сирень). Базофилия плазмы в течение годового цикла остается и у них неизменной.

По предложению Д. А. Транковского*, мы дополнительно произвели цитохимический анализ камбиальной зоны на содержание в ней крахмала. Зимой крахмальные зерна из клеток этой зоны практически исчезают, сохраняясь лишь в единичных клетках. С мая количество клеток, содержащих крахмал, и число крахмальных зерен в них постепенно возрастает, а к концу лета (VIII и особенно IX) более резко увеличивается. В это время года большинство клеток ими переполнено. В октябре общая масса крахмальных зерен вновь уменьшается; в ноябре их уже мало. Параллельно с их исчезновением возрастает масса окрашивающихся в лиловый цвет зерен осадка внутри вакуома. Химическая природа этого осадка не вполне ясна. По всей вероятности, он возникает в результате действия фиксатора на растворимые при жизни белки или нуклеопротеиды.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
17 III 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. В. Кедровский, Журн. общ. биол., 1, № 2, 317 (1940). ² Б. В. Кедровский и К. П. Трухачева, ДАН, 60, № 3 (1948). ³ П. Генкель и Е. Окниа, ДАН, 62, № 3 (1948). ⁴ P. Huber, Zs. Zellforsch., 34, No. 4, 428 (1949). ⁵ T. Caspersson, Symp. Soc. for Exper. Biol., No. 1, 127 (1947). ⁶ T. Painter, Journ. Exper. Zool., 100, 523 (1945).

* Пользуемся случаем выразить сердечную благодарность Д. А. Транковскому за ряд ценных указаний при совместном обсуждении результатов работы.