

К. М. ЗАВАДСКИЙ

**О ВНУТРИКЛЕТОЧНОМ ВОЗНИКНОВЕНИИ
МЕРИСТЕМНЫХ КЛЕТОК И ПУТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ
ПОБЕГОВ-НОВООБРАЗОВАНИЙ У БЕГОНИИ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 10 IV 1951)

Нами была установлена возможность получения множества (до 5800) побегов на неповрежденной пластинке одного листа *Begonia rex*, без отделения его от материнского растения (1). В этой работе доказывается факт бескаллюсного формирования побегов-новообразований. Считавшиеся обязательными фаз «каллюсных дезорганизованных тканей» (2) в исследуемом материале обнаружить не удалось. Даже на самых ранних фазах процесса развития новообразований обнаруживались маленькие, но сформированные точки роста, размеры которых иногда были не больше одной эпидермальной клетки. Создается представление, что формообразование побега начинается еще в недрах одной из клеток эпидермиса.

Ранее на поперечных срезах пластинок укорененных листьев бегонии мы наблюдали в верхнем эпидермисе скопления, состоящие из мелких клеток, как будто расположенных внутри эпидермальных клеток. Такие данные были известны для бегонии и ранее (7). Картины, внешне сходные с упомянутыми, наблюдались М. С. Навашиным (5) в клетках меристемы корешков проростков *Speris capillaris*, семена которого подвергались воздействию аценафтена. Внутри клетки возникали перегородки, рассекающие ее тело на части самых различных форм. Некоторые из таких «дочерних» клеток были безъядерными. Навашин назвал такие клетки цитомерами. Обнаружив эту аномалию, возникшую под влиянием аценафтена, автор отметил, что «по истечении 2—3 дней после прорастания не замечается не только некроз тканей, но почти не встречается и отмирающих единичных клеток». Хотя дальнейшая судьба цитомеров не была прослежена, но можно утверждать, что в этом случае наблюдалась аномалия, а не интересующий нас нормальный процесс, ведущий к новообразованию и вегетативному размножению.

Настоящая работа была поставлена с целью установления самых ранних фаз процесса образования побега на пластинке листа и, в особенности, для проверки гипотезы о возникновении меристемных клеток точки роста из протоплазмы одной клетки эпидермиса. Подтверждение этой гипотезы должно было послужить развитию идей, разработанных О. Б. Лепешинской (3, 4).

Объектом служили взрослые листья одной из садовых форм *Begonia rex*. Пластинка листа разрезалась на черенки примерно равной площади, длиной 4—6 см. В каждом черенке сохранялся участок одной из жилок. Черенки были высажены в песок, в спертую влажную камеру, при 25°. Ежедневно фиксировалось несколько черенков. Последняя партия черенков была зафиксирована на 20-й день после высадки. Перед фиксацией

самая нижняя часть черенка (1—3 мм) и верхушка срезались так, чтобы длина фиксируемого черенка оказалась около 2 см. Материал фиксировался по Навашину, окрашивался по Гейденгайну и, для контроля за распределением нуклеопротеидов, по Фельгену. Было изготовлено и просмотрено более 18 000 микротомных серийных срезов. Все серии срезов каждого черенка просматривались последовательно снизу вверх. Микрофотографии делались при увеличениях в 150, 600, 1200 и 2400 раз.

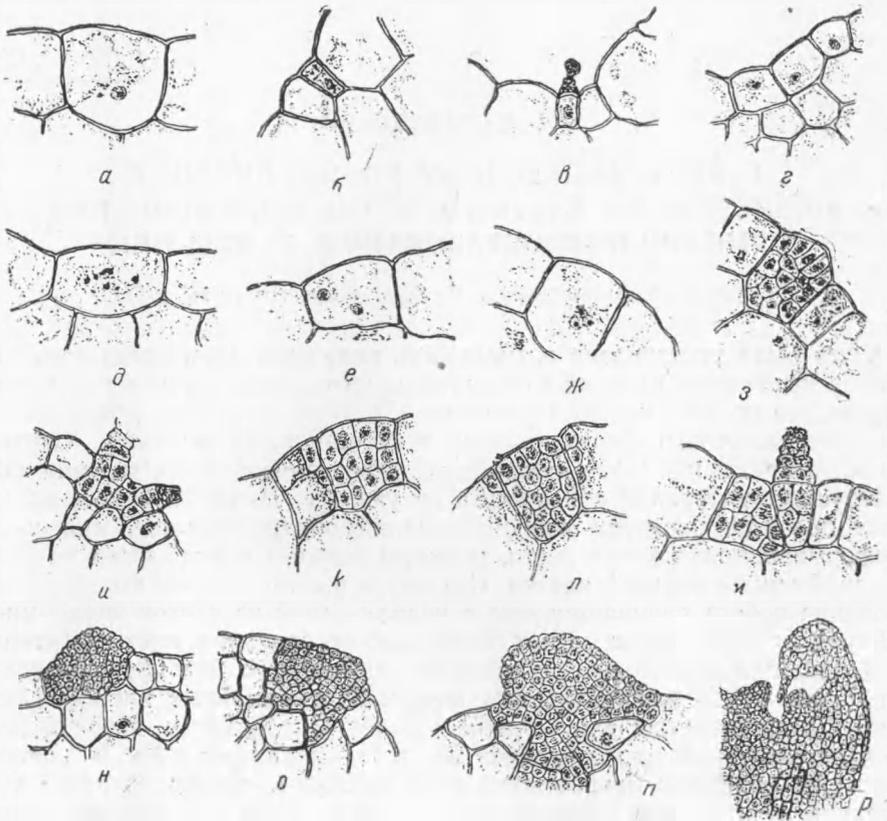


Рис. 1. Последовательность фаз развития меристематических клеток внутри клетки верхнего эпидермиса и формирование точек роста и почек у бегонии

Рисунки, приведенные в данной работе, сделаны по микрофотографиям (см. рис. 1).

В клетках эпидермиса у черенков, зафиксированных на 1—3-й день после высадки, не наблюдалось каких-либо изменений, но уже начиная с 4-го дня и во все последующие дни были установлены процессы постепенного развития побегов-новообразований. Так, у черенков 4-го дня после высадки наблюдались самые первые фазы этого процесса и то только в эпидермисе над главной жилкой в самой нижней части черенка (выше 10—20-го среза, при отсчете снизу вверх все картины были обычными). На срезах, сделанных из нижней части черенков, зафиксированных позже 4-го дня после высадки, наблюдались более поздние фазы процесса, а картины, характерные для ранних фаз, наблюдались на срезах, сделанных из более верхней части черенка, причем процесс новообразований в нижней части черенка распространялся уже и в сторону от жилки. Например, у черенков 14-го дня после высадки даже на самых верхних срезах можно было наблюдать несколько первых фаз процесса новообразования побегов, а на срезах базальной части черен-

ков попадались уже сформированные почки (точка роста с 1—2 листочками).

Таким образом, оказалось возможным на срезах 14—20-дневных черенков показать все фазы процесса развития новообразований от самого начала и до образования почки. Имея это в виду, в данной работе приводятся рисунки с микрофотографиями срезов только 14-го дня высадки. На таблице приведены типы обычных клеток верхнего эпидермиса (рис. 1, а, б, в, г). У некоторых клеток хорошо видны покоящиеся ядра.

Первая фаза процесса состоит в распаде, рассасывании ядра или в многократном делении ядра. Изменения ядер и ядерных веществ нами специально не прослеживались, но часто обнаруживались клетки со многими мелкими ядрами (рис. 1, д), а также клетки двуядерные или с тремя ядрами (рис. 1, е, ж). Следующая фаза, подробно прослеженная нами, заключается в возникновении внутри одной эпидермальной клетки многих мелких меристемных клеток. Этот процесс, вероятно, проходит всегда одновременно и весьма быстро. Возникающие из протоплазмы мелкие меристемные клетки плотной массой наполняют оболочку бывшей эпидермальной клетки. Оболочка бывшей эпидермальной клетки теперь является как бы вместилищем, туго набитым меристемными клетками. Такое вместилище с меристемными клетками приведено на рис. 1, з. Этот этап процесса новообразования можно назвать фазой «мешочка». На этой фазе процесса еще полностью сохраняется оболочка «материнской» клетки.

Далее происходит рассасывание, а иногда, видимо, и разрыв верхней стенки бывшей клеточной оболочки, и меристемные клетки начинают образовывать выпячивание — бугорок; это — фаза «зачатка точки роста» (рис. 1, и, о). В этот период формирования точки роста в процесс вовлекается протоплазма соседних клеток эпидермиса и несколько позднее — лежащих ниже паренхимных клеток.

Формирование меристемы внутри соседних клеток происходит иначе, чем в «очаговой» клетке. Меристемные клетки возникают не одновременно, а последовательно. Вначале в новообразование вовлекается только участок протоплазмы, прилегающий к клетке — «очагу». Такие картины можно видеть на рис. 1, к, л, м. Впоследствии такой зачаток точки роста оформляется в настоящую точку роста побега (рис. 1, н). Возникшая таким путем точка роста в дальнейшем развивается обычным путем — происходит дифференциация зачатков листьев и, наконец, формируется почка (рис. 1, р).

Возникновение меристемных клеток наблюдалось нами внутри эпидермальных клеток всех типов: в крупных эпидермальных клетках с выпуклой верхней стенкой, расположенных на плоских поверхностях эпидермиса, в стороне от главной жилки (рис. 1, з); в более мелких клетках из эпидермиса над главной жилкой (рис. 1, о); в крупных клетках в стороне от главной жилки во впадинах пластинки (рис. 1, л); наконец, в мелких клетках на поперечном срезе в форме усеченного конуса, служащих основанием волоскам, расположенным чаще всего на дне маленьких впадинок эпидермиса (рис. 1, и, м).

Прево, изучавший процесс новообразований у бегонии, недавно описал возникновение точки роста, которая, по его мнению, формируется только из клеток, образовавшихся в результате «подразделения маленькой клетки под волоском» (6). По Прево, клетки «под волоском» имеют исключительное значение — это «организаторы» всего процесса. Однако, как это нами показано, к новообразованию меристемы оказывается способной протоплазма не только клеток под волоском, но и эпидермальных клеток всех других типов.

Иногда в нашем материале процесс новообразований начинается в клетках «под волоском» или в соседних клетках эпидермиса, т. е. в непосредственной связи с клетками «под волоском». Однако оказалось, что

эта связь не обязательна. В большом числе случаев ясно наблюдается процесс новообразования меристемы внутри эпидермальных клеток, далеко лежащих от волосков и расположенных в центральных частях выпуклых участков пластинки. Устанавливалось это просмотром серий, что исключает возможность каких-либо ошибок в наблюдении. Этот факт доказывает ошибочность признания клеток «под волоском» особыми «резервными» клетками. Клетки «под волоском» морфологически и функционально связаны с жизнью волоска и нет оснований приписывать им роль уже развенчанных *i*-клеток, как это по существу делает Прево. Известно, что идея о вечно юных *i*-клетках, расположенных будто бы среди специальных тканевых клеток, но не вовлеченных в тканевую жизнь, а обособленных от нее и ждущих особого случая, чтобы проявить свои зародышевые потенции,— является порочной.

В ы в о д ы

1. Меристемные клетки, из которых начинает формироваться точка роста нового побега, возникают в недрах одной эпидермальной клетки.

2. Никакой дедифференцировки эпидермальной клетки путем последовательного деления не происходит. Меристемные клетки будущей точки роста возникают не путем деления эпидермальной клетки, а формируются в н у т р и этой клетки из протоплазмы.

3. Живое вещество эпидермальной клетки целиком тратится на развитие меристемных клеток, а оболочка до поры до времени еще сохраняется. На этой фазе развития будущий побег представлен группой мелких меристемных клеточек, заполняющих все пространство внутри клеточных стенок бывшей клетки.

4. Мелкие меристемные клетки, зарождающиеся и развивающиеся из протоплазмы эпидермальной клетки, в дальнейшем размножаются путем деления и являются основой развивающегося побега.

5. После возникновения меристемных клеток внутри одной эпидермальной клетки в процесс образования точки роста постепенно вовлекаются и соседние клетки, оболочки которых вначале сохраняются, а затем растворяются. Благодаря последнему обстоятельству образовавшаяся точка роста не несет никаких следов бывших эпидермальных клеток и далее формируется в почку, побег и растение обычным путем.

Поступило
7 IV 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. М. Завадский, Уч. зап. Лен. гос. ун-та, сер. биол. наук, дарвинизм и генетика, № 26 (1951). ² Н. П. Кренке, Регенерация растений, 1950. ³ О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, 1950. ⁴ О. Б. Лепешинская, Изв. АН СССР, сер. биол., № 5 (1950). ⁵ М. С. Навашин, ДАН, 19, № 3 (1938). ⁶ P. C. Prévot, La revue scientifique, 86, 5 (1948). ⁷ A. M. Hartsema, Recueil des Trav. bot. néerland., No. 23 (1926).