

Я. Е. ЭЛЛЕНГОРН, И. Е. ГЛУЩЕНКО и А. С. АФАНАСЬЕВА

О ГЕНЕЗИСЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 13 VIII 1951)

Вирховианские и морганистские установки в биологии надолго задержали изучение и правильное решение основных вопросов развития науки о клетке. Советским биологам принадлежит честь не только отстаивать принцип развития в этой области науки, но и на основе диалектико-материалистического метода развить новую теорию о происхождении клеток из живого вещества. Мы имеем в виду многолетние успешные экспериментальные работы О. Б. Лепешинской⁽⁵⁾ над проблемой происхождения (развития) клеток не из готовых материнских клеток, а из вещества, не имеющего клеточной структуры.

Изучая растительные объекты, мы интересовались по преимуществу тем, является ли митоз единственным способом размножения ядер в растительном организме и каковы связи способов их размножения с онтогенетическим циклом развития организма. Как известно, существующие представления о размножении ядер сводятся к тому, что ядра, размножаясь, делятся путем митоза, т. е. из ядер возникают хромосомы, которые в свою очередь «расщепляются» в анафазе. Таким путем из одного ядра получается два ядра, а затем из одной клетки возникает две. Если просмотреть любые руководства по цитологии, анатомии и физиологии растений, то может создаться такое впечатление, что деление клетки без возникновения в ядре хромосом не имеет места, а если и существует, то является патологическим. Однако наступило время пересмотреть подобные представления.

Еще Герасимовым⁽³⁾ в 1892 г. установлено, что у спирогиры под воздействием паров эфира наблюдается особый тип деления ядра — амитоз, который через некоторое время сменяется митозом. Работы Герасимова послужили толчком к появлению ряда исследований в том же направлении. М. А. Барон⁽²⁾ показал, что амитоз является «реактивным актом нормального клеточного деления».

Существенный интерес представляло изучение не митотических форм деления ядер. Вопрос этот не новый, но, к сожалению, основательно забытый. Только в наше время можно говорить о возникновении ядер. Если О. Б. Лепешинская доказала возникновение ядер и клеток из живого вещества, то возникновение ядер в ядрах, точнее зарождение ядер в ядрах, было известно давно. Еще в 1901 г. иллюстрации этого явления дал, например, П. А. Поляков⁽⁶⁾. В 1924 г. С. А. Усов⁽⁹⁾ писал, что в тканях шелковичного червя второго возраста наблюдалось зарождение в ядрах «I генерации» ядер «II генерации», а в последних — ядер «III генерации». В литературе известны многочисленные попытки показать, что клетка делится, а митозы при этом не наблюдаются^(10, 11).

Наши собственные наблюдения связаны с вопросами размножения клеток в некоторых тканях растительных организмов. На постоянных окрашенных анатомических препаратах из поперечных срезов черешка листа *Hedera helix* было изучено размножение клеток. Если взять четвертый лист, считая от точки роста стебля, то в паренхиме черешка его происходит размножение клеток. В клетках постепенно появляются перегородки, разделяя клетку на две, иногда на три, четыре и т. д. части. О митозе здесь не может быть и речи. Клетки рубцуются, но митотических картин делений наблюдать не удастся, между тем как обычно рубцевание описывалось как ответная реакция на травму, ожог, плазмолиз. В данном случае мы наблюдаем рубцевание в нормально развивающемся черешке.

Рубцевание клеток — явление очень широко распространенное среди растительных организмов. Так например, в черешке листа томата в тот момент, когда начинается утолщение его около стебля, что несомненно обусловлено увеличением размера его, можно обнаружить рубцевание клеток как коровой, так и сердцевинной паренхимы. Рубцевание клеток стебля томата имеет место в том случае, когда в пазухе листа закладывается пасынок. То обстоятельство, что при заложении бокового побега не удается наблюдать митозов, не мешает тому, что впоследствии, хотя бы при зацветании пасынков, вполне отчетливо будут видны в тканях его митотические деления.

В развивающемся плоде томата также нельзя обнаружить митотических делений ядер, хотя клетки интенсивно размножаются. Это размножение осуществляется не путем митоза, а так же путем рубцевания.

В случае рубцевания клеток ядра размножаются либо путем «почкования», когда из одного ядра получается сразу несколько, либо путем деления ядра сначала на два, а затем на три, четыре и т. д. В очень молодом черешке *Hedera helix* в тканях паренхимы можно наблюдать ядра с интенсивно красящимися ядрышками и тонкой сеточкой. Когда выяснилось, что в таких ядрах имеются два или больше ядрышек, то удалось подметить, что ядра распадаются на несколько ядер: на столько, сколько в ядре возникло ядрышек. Первым предположением было, что ядрышки делятся, однако очень скоро мы убедились в том, что ядрышки не делятся, а в ядре с одним ядрышком постепенно возникает второе ядрышко. После появления второго ядрышка оформляется самостоятельность второго ядра. Вернее, на месте одного ядра появляются два (а может быть, и более) самостоятельных ядерных остова. Ядра в этот момент еще не разделены, они представляются хотя и сложным, но единым целым. Эти ядра, следуя терминологии Усова, можно расценить как ядра «II генерации» в отношении исходных ядер паренхимы клеток черешка. Одно ядро порождает около себя другие или разделяется на два ядра — деление это заметно довольно отчетливо. Иногда поверх ядра лежит нечто вроде червя, иногда из ядра выступает своеобразный вырост. Так или иначе ядро разделяется на две части без митотического цикла. Заметим тут же, что в корешках *Hedera helix* имеет место митотическое деление.

Таким образом, мы встретились со способом размножения ядер высших растений, который имеет общие черты с картиной размножения ядра и клетки у простейших, наблюдавшейся А. Алексеевым еще в 1924 г. (1). Митоз, бесспорно, является наиболее сложным способом деления клетки, но мы не можем согласиться с тенденцией видеть митоз или аналогичные ему стадии там, где его нет. Наблюдается любопытное положение — покрытосемянному, высокоорганизованному растению, которому безусловно присущ и митотический способ деления ядра, в процессе онтогенеза оказывается свойствен весьма простой способ деления ядер и клеток.

Аналогичный процесс размножения клеток мы наблюдали при изучении процесса регенерации клеток в тканях клубня картофеля. Из клубня картофеля вырезались кубики размером примерно в 2 см³ и сохранялись во влажных эксикаторах различное время. Затем делался срез так, чтобы в срез попала пораненная плоскость и более глубоко лежащая исходная ткань. Проводились как прижизненные наблюдения, так и исследования на постоянных препаратах. При этом в субтравматической зоне клеток наблюдался процесс рубцевания. Он происходит следующим образом: появляются перегородки, делящие параллельно грани среза клетки на ряд клеток. Вновь возникшие клетки имеют вид камбиальных клеток таблитчатой формы; в них реакция нейтральная или слабо щелочная. В участке нерубцующихся клеток реакция остается кислой. Таким образом, не только морфологически, но и физиологически рубцующиеся клетки имеют ряд специфических особенностей.

В ткани клубня картофеля после разрезания его по грани среза происходит интенсивное рубцевание клеток. Таким путем возникает тот слой кожицы, который затягивает рану. От клетки в результате рубцевания отделились безъядерные участки, которые и кутинизируются в первую очередь*.

Непосредственно за гранью среза на 4—5-й день после разрезания клубня картофеля во всех клетках произошло рубцевание, в результате чего клетки разделились пополам. В некоторых клетках в каждой половине видно было по ядру. Процессы рубцевания клетки и размножения ядра в данном случае шли синхронно, минуя митоз. Но это отнюдь не значит, что в данном случае возникают какие-то неполноценные ядра. На 5-й день наблюдений ядро вытягивается, иногда кажется, что оно как бы застревает между перегородкой, возникающей в результате рубцевания клетки, и таким путем разделяется на две части. Для высших растений такое деление ядра, конечно, кажется необычным. Как указывалось выше, Герасимов после воздействия паров эфира наблюдал амитозы, очень напоминающие то деление ядра, с которым встретились в данном случае мы.

Помимо процесса, когда ядро разделяется на две части (что уже описано и для *Nedera helix*), возможен другой путь размножения ядра. На ядре возникает сразу несколько выростов. В каждом из них постепенно оформляются ядрышки. По терминологии Усова, те ядра, где уже оформились ядрышки, в отношении исходного ядра будут ядрами второго поколения, а выросты на каждом из оформляющихся ядер будут ядрами третьего поколения. Аналогичные данные можно найти в работах А. Ф. Гордеевой⁽⁴⁾ и П. С. Ревуцкой^(7, 8).

Мы не намеревались показать, что «амитоз» заменяет собой митоз и не ставили своей задачей устанавливать связь амитоза и митоза — этим

* В связи с затронутым вопросом уместно коснуться попутно того, как в стебле возникает древесина. В общем известно, что древесина возникает в процессе деления камбиальных клеток. Делясь, камбиальные клетки откладывают древесину. У ряда растений был изучен процесс, приводящий к возникновению клеток древесины. Создается такое впечатление, что явление это безусловно изучено и не может привлечь внимания к себе. В недавно появившейся работе К. П. Трухачевой и Б. В. Кедровского⁽¹²⁾ этот вопрос пересматривается наново. Хотя авторов и интересует цикл нуклеиновых кислот в камбиальных клетках бузины, но они говорят уже о возможности амитоза. Авторы не говорят прямо о размножении ядер немитотическим путем, но данные их иллюстрируют именно этот процесс. Если в сторону древесины будет отделен безъядерный участок камбиальной клетки, то возникает сосуд. При отделении от камбиальной клетки ядерной клетки образуется один из элементов древесной паренхимы. Мы упомянули об этом потому, что судьба безъядерных участков, отделяемых как от ткани клубня картофеля, так и от камбиальных клеток по сути дела одинакова — они отмирают или кутинизируются (образуя кожицу), или одревесневают (образуя сосуд). Мы хотим привлечь внимание к тому, что процесс формирования тканей тесным образом связан с типом деления клеток, а он (в противовес общераспространенному представлению) очень разнообразен и, очевидно, отражает специфику тканеобразования.

вопросам было уделено достаточное внимание другими авторами. Наша цель — показать, что при образовании тканей далеко не всегда происходят митотические деления. Ядра делятся, увеличивается число клеток, ткань растет, развивается, а митозы при этом отсутствуют.

Наши наблюдения показывают, что мы имеем дело не просто с «прямым» делением ядра, а с зарождением ядер в клетке внутри имеющегося ядра. Такой процесс размножения ядер очень напоминает размножение ядер у ряда филогенетически примитивных организмов. В процессе онтогенеза мы находим повторение филогенетически древних черт. Вместо ядер мы видим образования, напоминающие (судя по циклу развития их) протокарионы. Конечно, цитологию этого процесса, а главным образом, физиологическую сторону, следует тщательно изучить.

В заключение мы хотели бы заметить следующее. Цитологи растений, как правило, изучали, только те ткани, где хорошо видны хромосомы, и не занимались широко вопросами происхождения и развития тканей растительного организма. Анатомы, занимаясь изучением тканей, не уделяли внимания протопласту. Наличия в клетке перегородки было достаточно, чтобы сказать, что она поделилась. Анатомов не интересовало, как поделилась та или иная клетка. Такую односторонность нужно ликвидировать, так как нельзя изучать растение только с цитологической, анатомической и т. д. точки зрения. Нельзя точно так же ограничиваться изучением клетки только «классическими» методами, а необходимо использовать и методы физиологической цитологии.

Поступило
13 VIII 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Алексеев, Arch. f. Protistenkunde, 49 (1924). ² М. А. Барон, Реактивные структуры внутренних оболочек, М., 1949. ³ Герасимов, Bull. de la Soc. Imp. des Natur., Moscou, № 1 (1892). ⁴ А. Ф. Гордеева, Тез. докл. 5-го Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 144, 1949. ⁵ О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, изд. АН СССР, М.—Л., 1945; Изв. АН СССР, сер. биол., № 5 (1950); Происхождение клеток из живого вещества, М., 1951; Агробиология, № 2 (1951). ⁶ П. А. Поляков, Биология клетки, 1, СПб., 1901. ⁷ П. С. Ревуцкая, ДАН, 73, № 1 (1950); 72, № 6 (1950). ⁸ П. С. Ревуцкая и И. А. Жутаев, ДАН, 77, № 5 (1951). ⁹ С. А. Усов, Русск. зоол. журн., 4 (1924). ¹⁰ G. Haberlandt, Sitz. Ber. d. Pr. Akad. d. Wiss., 16 (1913); 20 (1919); Jahrb. f. wiss. Bot., 11 (1920). ¹¹ J. Massart, Mémoires de l'Ac. R. de Belgique, 57 (1898). ¹² К. П. Труха, чева и Б. В. Кедровский, ДАН, 78, № 6 (1951).