

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
ИНСТИТУТ ЛЕСОВЕДЕНИЯ РАН  
Отделение биологических наук

Романовский М.Г.

# **ПОЛИТЕНИЯ И ГИСТОГЕНЕЗ У ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Гриф и К  
Москва-Тула ♣2014

УДК 630; 634.0.17+582.632.2  
ББК ....

*Ответственный редактор:*  
доктор биологических наук В.А. Брынцев

*Рецензенты:*  
доктор биологических наук В.В. Коровин  
кандидат сельскохозяйственных наук П.А. Аксенов

**М.Г. Романовский.** Политения и гистогенез у лесных растений. – Москва-Тула.: Гриф и К. – 2014 – 123 с.

Рассмотрены установленные и предполагаемые на основании автоматизма лавинообразных клеточных делений случаи политении хромосом инициальных клеток эмбриональных структур и меристем растений. Утверждается ведущая роль политении в защите генома от давления мутаций и при обеспечении ускоренной экспрессии генов, срочно востребуемых в онтогенезе. Политения инициальных клеток одна из гарантий устойчивости гистогенеза и функционирования организмов. Представления о политении инициальных клеток меристем открывают новые подходы к ключевым вопросам теории морфогенеза и продукционного процесса, дендроклиматологии, дендрохронологии, селекции растений.

Книга адресована широкому кругу биологов, интересующихся генетическими механизмами дифференциации биологических таксонов, детерминацией эмбриогенеза и органогенеза, устойчивостью морфогенеза растений, проблемами лесной генетики и селекции, генетики популяций, а также аспирантам и студентам.

Работа выполнена благодаря поддержке грантов Президента РФ НШ-6959.2010.4; НШ-2807.2012.4 и НШ-1858.2014.4.

**M.G. Romanowsky.** Polytene and Hystogenesis in forest plants. Moscow – Tula: Grif & Co – 2014 – 123 p.

ISBN 978-5-85879-497-4

© ИЛАН, текст, 2014

© Гриф и К., издание, 2014

## Содержание

<b>Введение.....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1.</b>	
<b>Политенные хромосомы .....</b>	<b>4</b>
<i>1.1. Хромосомы слюнных желез личинок двукрылых насекомых .....</i>	<i>6</i>
<i>1.2. «Ламповые щетки» .....</i>	<i>7</i>
<i>1.3. Результаты и методы определения содержания ДНК в отдельных ядрах .....</i>	<i>8</i>
<b>Глава 2.</b>	
<b>Политенные модели эмбриогенеза растений .....</b>	<b>11</b>
<i>2.1. Путь от гаметогенеза до семеношения у хвойных .....</i>	<i>11</i>
<i>2.2. Эмбриогенез покрытосеменных .....</i>	<i>24</i>
<i>2.3. Политения – необходимое условие старта эмбриогенеза .....</i>	<i>41</i>
<b>Глава 3.</b>	
<b>Политенная модель работы камбия .....</b>	<b>44</b>
<i>3.1. Последовательность формирования клеток камбием хвойных.....</i>	<i>45</i>
<i>3.2. Производные камбия лиственных древесных пород .....</i>	<i>60</i>
<i>3.3. Регуляция работы камбия .....</i>	<i>70</i>
<b>Глава 4.</b>	
<b>Политения инициалей осевых меристем и листовых примордий .....</b>	<b>75</b>
<i>4.1. Апикальная меристема побега .....</i>	<i>75</i>
<i>4.2. Апикальная меристема корня .....</i>	<i>89</i>
<i>4.3. Инициали листовых примордий, филлотаксис .....</i>	<i>94</i>
<b>Глава 5.</b>	
<b>Индукцированная политения .....</b>	<b>101</b>
<i>5.1. Политения в тканях листа и светоиндукция .....</i>	<i>101</i>
<i>5.2. Индукция политении иными воздействиями .....</i>	<i>109</i>
<i>5.3. Ингибирование синтеза политенных копий ДНК .....</i>	<i>109</i>
<b>Заключение .....</b>	<b>111</b>
<b>Библиография .....</b>	<b>112</b>

## Введение

В книге рассмотрено явление, достаточно типичное для эмбриогенеза, но редко упоминаемое при интерпретации наблюдений за развитием растений, – «политения» (Биологический ..., 1989) или «полинемия» (Гершкович, 1968, с. 167). Хотя политенные (полинемные) хромосомы из слюнных желез насекомых сыграли беспрецедентную роль в развитии цитогенетики, информация о них стоит особняком, не вплетаясь в общую канву биологических знаний.

Политенные хромосомы позволили на световых микроскопах изучать такие события молекулярного уровня, как дупликации, делеции, инверсии, транслокации отрезков хромосом и связанных с ними отрезков молекулы ДНК. Наблюдения за образованием утолщений (пуфов), появляющихся в течение онтогенеза то в одних, то в других участках политенных хромосом, легли в основу генетики развития (Боген, 1970; Дубинин, 1970; Стент и Келиндар, 1961; Царев и др., 2001 и мн. др.).

Клетки соматического и полового рядов воспроизводят и трансформируют свой геном с великим напряжением сил. «Редупликация» требует не только прямых затрат энергии и сырьевых ресурсов на синтез «кирпичиков», из которых монтируется копии молекул ДНК, но и затрат на обеспечение необходимой точности копирования, на контроль правильности копирования, исправление (репарацию) появившихся повреждений и ошибок. Как элемент обеспечения надежности воспроизведения информации, записанной в ДНК, - политения распространена гораздо шире, чем представляется нам.

В книге я попытался определить вероятное место политении в жизни клеток, обеспечивающих эмбриогенез и морфогенез. Мой обзор опирается на общеизвестные цитологические наблюдения, давно вошедшие в учебные пособия. Основу рассуждений составляют соотношения численностей родоначальных и производных клеток. Фактические оценки наличия и содержания ДНК в инициальных клетках до сих пор немногочисленны. Несовершенны и методы измерения содержания ДНК в отдельных ядрах. Упомяну только Фёльген - отрицательную реакцию ядер яйцеклеток многих растений в начале их «созревания», говорящую об отсутствии в них ДНК (Ермаков и др., 1981; Поддубная-Арнольди, 1976).

Основные положения моей работы доложены и обсуждены на заседаниях постоянно действующего совместного семинара ГОУ ВПО МГУ Леса и ГБУ науки Института лесоведения РАН «Производственный процесс и структура деревьев, древесин, древесостоев» в 2009-2011 гг.

## Глава 1.

### Политенные хромосомы

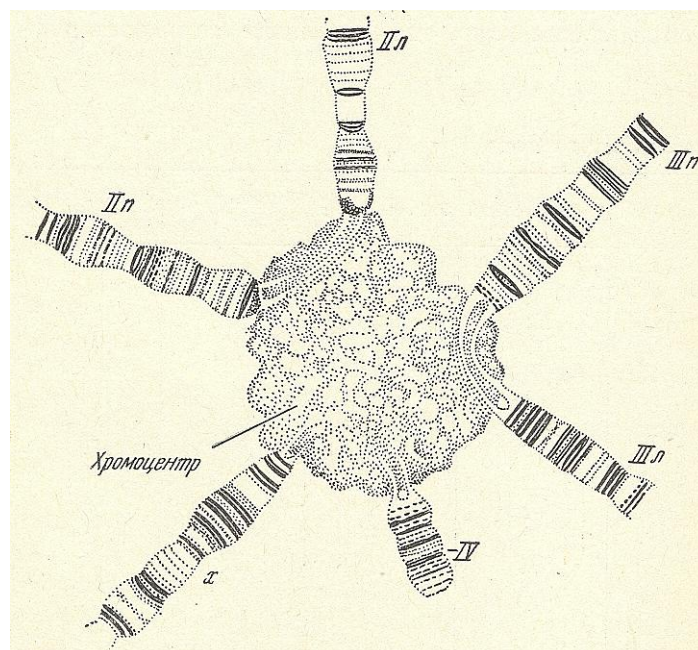
Гигантские хромосомы еще в конце XIX столетия описал Э. Бальбиани (Биологический ..., 1989). В каждой из политенных хромосом число молекул ДНК может превышать тысячу (Биологический ..., 1989). Я, однако, подозреваю, что Э. Бальбиани назвал гигантские хромосомы «политенными» не из-за их многонитчатости и многокопийности заключенных в них молекул ДНК, но по их поперечно-полосатой структуре. Поперечная полосатость связана с чередованием эухроматиновых и гетерохроматиновых участков по-разному окрашиваемых красителями, например, гематоксилином Гейденгайна. Буквально «политенные» - многоленточные. Поэтому И. Гершкович (Гершкович, 1968) предпочел именовать гигантские хромосомы не политенными, а полинемными (многонитевыми), а явление многократного умножения ДНК без дальнейшего расхождения копий назвал полинемией. Я, однако, предпочитаю употреблять привычный термин – «политенные» хромосомы (ПХ). Во многих случаях правильнее сказать политенные ядра, поскольку далеко не всегда политенные молекулы ДНК вторично (четвертично) спирализованы и упакованы в хромосомы (Георгиев, 1989). Иногда они присутствуют в клеточном ядре в виде спутанного клубка нитей, подобного тому, что мы видим в хромоцентре, образованном центромерными областями пяти ПХ плодовой мушки *Drosophila melanogaster* L. (рис. 1.1).

При делениях клетки с ПХ, загодя созданные копии ДНК распределяются по хромосомам дочерних клеток, минуя синтез новых молекул. Политенные состояния присущи привычным для нас митотическим и мейотическим циклам. Перед делениями, в постсинтетический период  $G_2$  каждая молекула ДНК представлена двумя копиями, хромонемами (Гершкович, 1968; Дубинин, 1970; Стент и Келиндар, 1961; Царев и др., 2001). Причем, в отдельных случаях  $G_2$  состояние может быть долгоживущим.

«Деление» без расхождения хромосом нередко называют «эндомицитозом» (Атабекова и Устинова, 1967; Устинова, 1965 и др.), что представляется неверным: митоз непременно завершается расхождением хромосом. Д. Мэзия объединяет эндомицитоз и политению, как частные случаи эндорепродукции генома (Мэзия, 1963).

Клетки слюнных желез личинок двукрылых насекомых содержат в интерфазе по 1000-2000 копии каждой молекулы ДНК (Дубинин, 1970). Благодаря этому IV микро-

хромосома дрозофилы, видимая в оогонии точкой, в клетках слюнной железы превращается в короткую хромосому, гигантскую по толщине (рис. 1.1 и 1.2).



**Рис. 1.1.** Хромосомный центр в ядрах клеток слюнных желез дрозофилы, образованный слиянием центромерных гетерохроматиновых районов II, III, IV и X-хромосом. Принадлежность фрагментов II, III хромосом левому или правому плечу указана индексами «л» и «п». IV хромосома изображена полностью. Y-хромосома, почти целиком представленная гетерохроматином, «поглощена» хромосомным центром (Дубинин, 1970 и др.).

Число нитей – хромонем, определяемое при электронно-микроскопических исследованиях хромосом, благодаря разному уровню спирализации молекул ДНК, не равно числу копий молекулы в хромосоме. В дальнейшем изложении мы будем употреблять термин «число нитей» как синоним числа деспирализованных молекул ДНК и обозначим его символом  $t$ . Если общее число хромосом в клетке, включая гомологичные,  $X$ , то общее число молекул ДНК –  $Xt$ .

Число хромосом в клетке  $X$  можно выразить через ploidy набора хромосом  $Y$  (не рассматривая анеуплоиды, миксоплоиды).  $X = Yn$ , где  $n$  – число хромосом у гаплоида (при  $Y = 1$ ). В таком представлении общее число молекул ДНК в ядре на стадии  $G_1$  запишется  $Xt = Ynt$ .

Диплоидный набор хромосом  $2n$  может быть однокопийным на стадии  $G_1$  клеточного цикла, когда каждая хромосома несет по одной молекуле ДНК,  $t=1$ . Если синтезированы копии молекул, - 2-х копийным, как перед митозом или перед мейозом

(стадия  $G_2$ ),  $t = 2$ . Если же синтезировано больше двух копий, - политенным  $t = N$ , где  $N = 2^i$ ,  $i > 1$  (Гершкович, 1968).

В интерфазной политенной хромосоме на пресинтетической стадии  $G_1$  митотического цикла число молекул ДНК равно  $t$ . Ниже для сокращения объема обозначений вместо  $t = 1$  будем писать «1*t*»; или, к примеру,  $t = 2048$  запишем как «2048*t*».

Еще одна широко употребляемая система обозначений связана с индексацией содержания ДНК в ядре клетки, имеющей гаплоидный  $1n$  набор хромосом – «*c*» (Суонсон и др., 1969; Коровин и Зуихина, 2010; Царев и др., 2001 и мн. др.). Зигота  $2n$  при  $t = 1$  содержит  $2c$ , при  $t \neq 1$  содержание ДНК в ядре -  $2ct$ . Гамета, имеющая  $t$ -уровень политении, содержит  $tc$  ядерной ДНК.

Уровень политении ядра будет нашей путеводной нитью в дальнейшем изложении. Под уровнем политении я понимаю число  $t$  синтезированных, но не разошедшихся копий молекулы ДНК. Можно сказать, что  $t$  – число копий, приходящихся на одну хромосому, однако не всегда генетический материал ядра оформлен в виде хромосом. В ядрах интерфазных клеток эукариот молекулы ДНК могут быть политенными, не будучи организованы в систему хромосом, такими как в «хромоцентре» (рис. 1.1).

При делениях, накопленные копии распределяются по хромосомам (ядрам) дочерних клеток без синтеза новых молекул ДНК. При мейозе, например, копии ДНК, созданные заранее, по две хромонемы на каждую хромосому-гомолог, во время редукционного деления расходятся по гаметам.

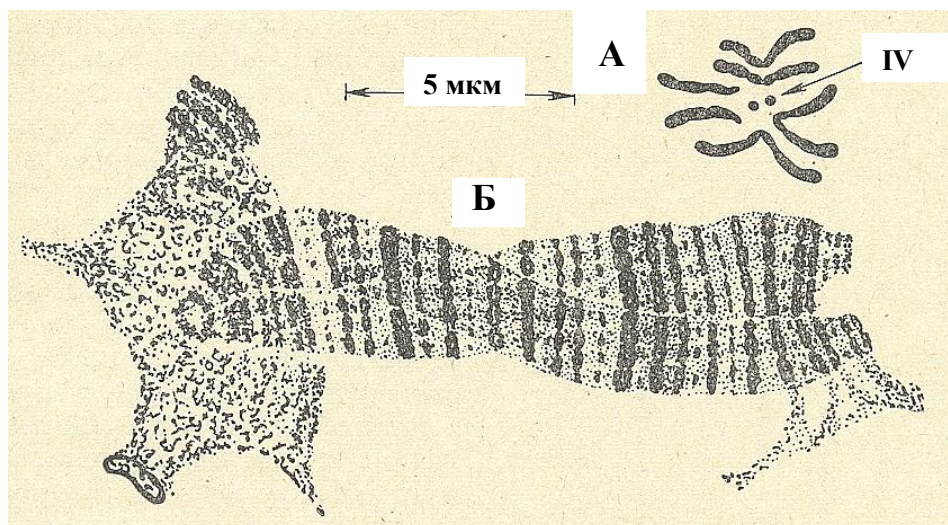
Число  $t$  молекул ДНК в ПХ может превышать  $10^3$  (Биологический ..., 1989). По Н.П. Дубинину число копий молекулы ДНК в ПХ слюнных желез личинок двукрылых насекомых превышает  $2000t$  (Дубинин, 1970). И. Гершкович указывает  $512t$  (Гершкович, 1968). Число хроматиновых нитей, хромонем в гигантской хромосоме достигает  $1024t$  (Стент и Келиндар, 1961; Суонсон и др., 1969).

### ***1.1. Хромосомы слюнных желез личинок двукрылых насекомых***

Эухроматиновые районы гигантских хромосом слюнных желез у двукрылых насекомых наделены четким неповторимым рисунком из поперечных полос, хромомер (дисков) различной толщины. Их прицентромерные гетерохроматиновые области в клетках слюнных желез личинок дрозофилы сливаются в грубозернистую массу, названную «хромоцентром» (рис. 1.1).

Обретая политению, хромосомы как бы распухают, становятся гигантскими, увеличивая свой объем пропорционально числу  $t$  нераспределенных копий молекулы

ДНК (рис. 1.2). По толщине хромосомы можно примерно оценить число хромоном, содержащихся в ней (Nagl, 1962, 1965).



**Рис. 1.2.** Микрохромосома IV (А) в клетках нервного узла дрозофилы (указана стрелкой) и в форме гигантской хромосомы (Б) в клетках слюнных желез. По (Дубинин, 1970; Bridges, 1935).

### 1.2. «Ламповые щетки»

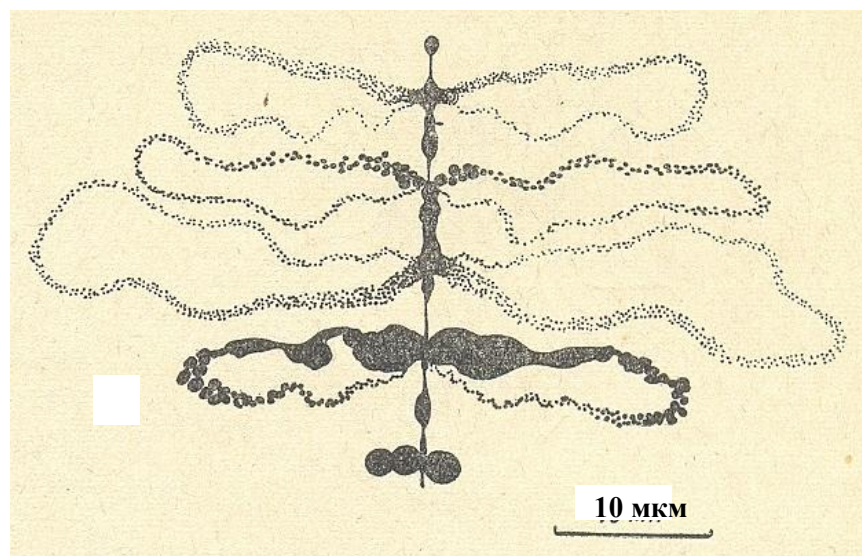
Гигантские хромосомы первичных ооцитов позвоночных, «ламповые щетки» достигают длины 800 мкм. Они обнаружены в растущих ооцитах моллюсков, амфибий, птиц, млекопитающих. Молекулы ДНК в хромосомах этого морфологического облика сильно деспирализованы. По И. Гершковичу (Гершкович, 1968) у тритона *Triturus viridescens* содержание ДНК в «ламповой щетке» лишь в 4 раза больше, чем в хромосоме соматической клетки. То есть «ламповая щетка» несет всего 4 молекулы ДНК, тогда как гигантские хромосомы слюнных желез двукрылых насекомых содержат многие сотни копий молекулы (Гершкович, 1968; Дубинин, 1970 и др.).

Нити молекул ДНК в хромосомах связаны с молекулами белков, закручены в двойные, четверные спирали и малодоступны для общения с цитоплазмой (Суонсон и др., 1969). В «ламповой щетке» ооцита на отдельных отрезках хромосомы две из четырех нитей ДНК деспирализованы. На однонитевых последовательностях молекулы в петлях «ламповой щетки» синтезируется РНК (Стент и Келиндар, 1961). Парные хромомеры, спрятанные в оси хромосомы ооцита, остаются неактивными (рис. 1.3).

Петли ламповой щетки – аналог пухов гигантских хромосом в слюнных железах личинок двукрылых насекомых. В пухе так же происходит деспирализация молекулы и



выпетливание ее участков, на которых на определенных фазах онтогенеза синтезируется РНК (Боген, 1970; Суонсон и др., 1969; Стент и Келиндар, 1961).



**Рис. 1.3.** Фрагмент хромосомы типа «ламповой щетки» в первичном ооците тритона. Черным залиты локусы, в которых синтезированы наиболее длинные молекулы РНК, «меченные» максимальным числом включенных атомов  $H^3$ . По (Дубинин, 1970; Гершкович, 1968).

### 1.3. Результаты и методы определения содержания ДНК в отдельных ядрах

И.П. Ермаков с соавторами (Баранцева, 1992; Ермаков и др., 1980, 1981) методом цитофотометрии показали, как меняется содержание ДНК в процессе созревания яйцеклетки *Pinus sibirica* Du Tour.. Установлена 32-кратный рост дозы ДНК в ядре по мере созревания яйцеклетки сосны кедровой сибирской, и, вероятно, большинства сосен. По И.П. Ермакову (Ермаков и др., 1981) 32-копийная полипloidия возникает заново в расширяющемся ядре яйцеклетки в процессе синтеза ДНК. Я, однако, полагаю, что объем связывания красителя, акридинового оранжевого, определяющий интенсивность флюоресценции хроматина (количество ДНК оценивали по флюоресценции), изменяется не в результате синтеза новых молекул ДНК, а в процессе прогрессирующей депирализации (деконденсации) уже имевшихся копий молекул при созревании яйцеклетки перед оплодотворением. Параллельно увеличиваются объемы ядра и клетки.

Распространяя это экспериментально установленное значение,  $32t$  яйцеклетки, назад, по ходу эмбрионального цикла, получим для исходных клеток зародышевого ряда уровень полипloidии  $2048t$ . (В главе 2 основания для такого заключения будут изложены более подробно).

В опыте И.П. Ермакова с соавторами, в качестве контроля использованы делящиеся соматические клетки корня на стадии мета и анафазы (Баранцева, 1992; Ермаков и др., 1980). Если флуоресцентные красители связываются только с одной из двух реплицированных хромомем (подобно тому, как в «ламповых щетках» овоцитов позвоночных на участках выпетливания ДНК транскрибируются только две из четырех хромомем), уровень полипении исходных клеток зародышевого ряда кедровых сосен следует удвоить. Если  $32t$  яйцеклетки, обнаруженные с помощью ядерных красителей, отражает лишь  $\frac{1}{2}$  часть заключенных в ядре молекул, то уровень полипении яйцеклетки  $64t$ , а для начальных стадий эмбриогенеза пятихвойных сосен получим фантастическую цифру  $4096t$ , в которую трудно поверить. (Повод для подобных подозрений дает утверждение И. Гершковича (Гершкович, 1968) о  $4c$  содержании ДНК в ламповых щетках, при одноконтной структуре молекулы в петлях (Суонсон и др., 1969)).

Определение содержания ДНК в отдельных ядрах сталкивается со значительными трудностями. Достаточно сложно выделить из общей массы единичную клетку и фотометрировать ее ядро, связавшее краситель, люминесцирующий при облучении светом определенной длины волны. Поэтому огромные ядра яйцеклеток *Pinus sibirica* Du Tour., достигающие перед оплодотворением  $178 \text{ мкм}$  на  $160 \text{ мкм}$  (Третьякова, 1990) исключительно удобны для исследования (Баранцева, 1992; Ермаков и др., 1980).

Не менее интересный объект – гигантские инициальные клетки-трубки в эмбриональных культурах растительных тканей (Третьякова и Ижболдина, 2009). Вообще, в культуре тканей отдельные клетки и ядра проще выделить и исследовать.

Еще один путь определения содержания ДНК в клетке – блокировка синтеза ДНК с последующим подсчетом клеточных делений (Мэзия, 1963). Число дочерних клеток (ядер), появившихся из одной клетки (ядра) без синтеза новой ДНК, за счет предварительно «насинтезированных» копий молекулы, говорит об уровне полипении хромосом инициальной клетки.

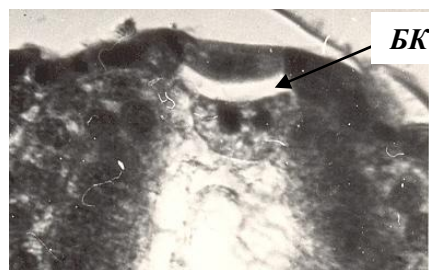
Неожиданные возможности сравнительного исследования уровня полипении открывает индуцированная полипения. Экстремальные воздействия (резкое охлаждение, ионизирующая радиация и др.) приводят к появлению полипентных состояний клетки (Мэзия, 1963). Но наиболее обычна полипения, индуцированная высокой освещенностью (Мэзия, 1963; Iwamura, 1955). По-видимому, все  $C_3$  растения, выходящие в первый ярус сложных фитоценозов, образуют листву светового и теневого типа (Синнот, 1963). На фоне высокой освещенности в мезофилле формируются дополнительные слои столбчатой паренхимы. При замораживании образцов мезофилла оказалось воз-

можно разделить его на клеточные слои и отдельно измерить содержание ДНК в губчатой и столбчатой паренхиме. Оказалось, что в плоском листе покрытосеменных лесных деревьев клетки наиболее освещенных слоев имеют копию генома  $4t$  и выше.

Косвенные методы – по размеру клеток, ядер, хромосом часто удачны, но не дают полной уверенности в выводах. Ядро клетки может «распухать» не только при синтезе новых копий молекулы, но и при деконденсации молекул ДНК, а также при накоплении белков и РНК (Хесин, 1967). Толщина хромосом, измеренная W. Nagl у оплодотворенной яйцеклетки сосны обыкновенной, в 32 раза превышала толщину хромосом в соматических клетках (Nagl, 1965). Размеры сливающихся ядер спермия, сперматозоида и яйцеклетки дают нам повод для размышлений об относительном уровне полипloidии гамет.

Не все ясно с традиционными методами окраски ядерного материала (Пирс, 1962). Всегда ли они успешно работают? Гематоксилины хорошо и равномерно прокрашивают эухроматиновые участки гигантских хромосом, содержащие диски хромомеров. Гетерохроматиновые участки ПХ, лежащие между дисками, ахроматичны. При проведении реакции Фельгена хроматин должен окрашиваться реактивом Шиффа, однако это происходит не во всех случаях (Атабекова и Устинова, 1967; Ермаков, 1981; Гершкович, 1968; Поддубная-Арнольди, 1976; Устинова, 1965).

Красители далеко не всегда способны связаться с молекулой ДНК. Вероятно, у нее, существуют ахроматиновые состояния, недоступные для окрашивания (Поддубная-Арнольди, 1976, с.210). Можно снова вспомнить Фельген - отрицательную реакцию ядерного материала яйцеклетки в начале ее «созревания». Непрокрашиваемые состояния часто возникают при окраске эмбриональных структур гематоксилином. На фоне темных клеток, с ядром и цитоплазмой богатыми хроматином, появляются «светящиеся» клетки, не связывающие краситель. К таким структурам можно отнести брюшную канальцевую (БК) клетку архегония сосны, образующуюся при последнем делении центральной клетки архегония на БК и яйцеклетку (рис. 1.4).



**Рис. 1.4.** Брюшная канальцевая клетка (БК) не прокрашивается гематоксилином Гейденгайна и выглядит светлой полосой отделяющей ядро яйцеклетки от яруса шейковых клеток архегония. Фото Л.В. Хромовой, *Pinus sylvestris* L. (Хромова, 1986).

## Глава 2.

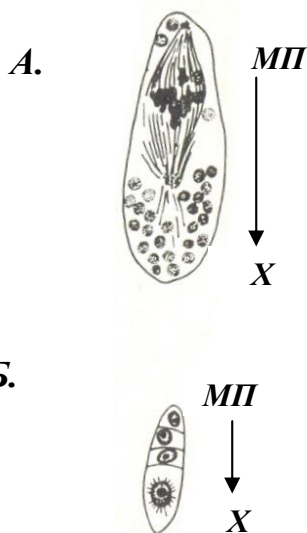
### Политенные модели эмбриогенеза растений

Клетки зародышевого пути требуют особой охраны и защиты. Возможно поэтому, онтогенез следующего спорофитного поколения при половом размножении начинается с создания и взаимной сверки множественных копий молекул ядерной ДНК. Родоначальные женские клетки макроспороцита синтезируют политенные копии генома. У сосновых дробления функциональной макроспоры порождают тысячи свободных ядер ценоцитного макрогаметофита (мегагаметофита). Но только одна из дочерних клеток, имеющая политенный  $32t$  набор молекул ДНК (Баранцева, 1992; Ермаков, 1980) при гаплоидном  $1n$  наборе хромосом, выделяется в качестве яйцеклетки, женской «гаметы» и начинает путь нового поколения.

#### *2.1. Путь от гаметогенеза до семеношения у хвойных*

Образование семяпочки у хвойных начинается с обособления археспоры среди клеток нуцелуса на семенной чешуе макростробила (шишки). Археспора делится на макроспороцит и родоначальную клетку тапетальных слоев семяпочки. Макроспороцит, диплоидная  $2n$   $G_2$  клетка, претерпевает мейоз и порождает в норме линейную тетраду гаплоидных  $1n$  макроспор. Линейка макроспор закладывает ось будущего макрогаметофита. Одна из макроспор (функциональная) на халазальном конце линейки, обращенном вглубь семяпочки, получает в наследство весь набор материнских митохондрий, «митохондрий» и продолжает рост (рис. 2.1). Остальные макроспоры, лишённые митохондрий, деградируют (Тренин, 1988, с. 66-68). У некоторых видов, особей и в отдельных семяпочках после первого деления мейоз в микропилярной клетке не завершается, и образуется триада макроспор (Тренин, 1988; Хромова, 1986 и др.).

Функциональная макроспора долгое время увеличивается в размерах и не делится. В этот период она, может синтезировать запас политенных копий молекул ДНК. Не исключено, что синтез политенной ДНК начинается еще раньше, в макроспороците. Последующие деления макроспоры при образовании макрогаметофита сопровождаются распределением наработанных ранее копий молекулы (нитей). Необходимость создания предварительного резерва макромолекул, потребных для дальнейшего автономного развития женского гаметофита, в значительной мере определяется формированием спородермы, внутренней оболочки макроспоры (Тренин, 1988), лишённой плазмодесм и изолирующей макрогаметофит от общения с окружающими тканями спорофита.



**Рис. 2.1.** Мейоз в материнской клетке макроспорлиственницы (Тренин, 1988; Juel, 1900).

*А* – первое деление макроспороцита, вверх микропилярный полюс (*МП*) клетки, внизу халазальный (*Х*). Митохондрии концентрируются у халазального полюса, ориентированного внутрь семязпочки. *Б* – линейная тетрада макроспор (гамет), образующаяся после двух делений мейоза, из них только халазальная становится функциональной макроспорой.

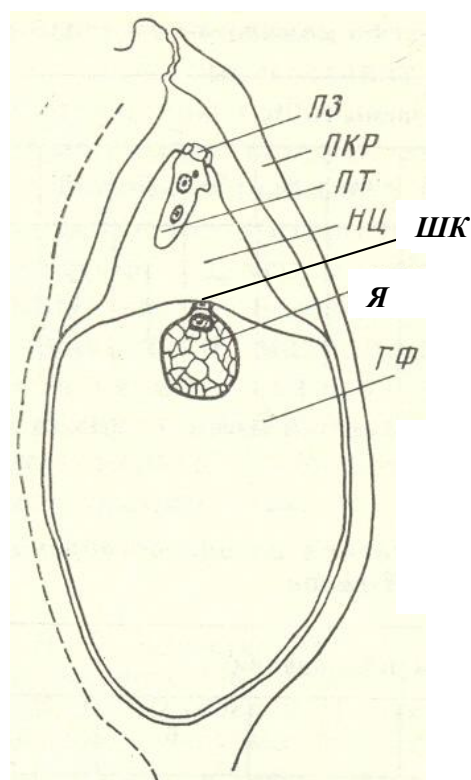
Экстраполируя линию наращивания числа копий ДНК назад, от яйцеклетки до хромосом макроспоры *Pinaceae*, мы видим, что ее ядро может содержать  $2048 = 2^{11}$  нити хромонем (11 циклов удвоения молекулы ДНК),  $t = 2048 = 32 \cdot 64$  копии. Автоматизм и слаженность симультативных делений ядер ценоцитного макрогаметофита (Тренин, 1988; Хромова, 1986; Царев и др., 2001; Ferguson, 1904; Schnarf, 1933; Singh, 1978 и др.) свидетельствуют в пользу того, что деления проходят без синтеза ДНК, с простым распределением копий молекул по дочерним ядрам. В однолетнем ценоцитном макрогаметофите двухвойных сосен функциональная макроспора дробится на 32 ядра и в таком виде зимует (Хромова, 1986; Ferguson, 1904). У пятихвойных сосен зимующий макрогаметофит содержит большее количество свободных ядер. У *Pinus sibirica* Du Roiг. к концу первой вегетации по И.Н. Третьяковой их 80-100 (Третьякова, 1982). В дальнейшем изложении я исхожу из гипотезы единства полового процесса у сосновых и не рассматриваю возможность, более высокого  $2^{12}$  уровня политении  $4096t$  макроспор пятихвойных сосен.

Тридцать два ядра ценоцитного гаметофита зимуют в альвеолах (в клеточных оболочках альвеол стенка, обращенная внутрь общей цитоплазмы, не формируется), или свободно, обладая  $64t$  уровнем политении. От одного до четырех ядер макрогаметофита выпадают из последнего цикла симультативных делений и сохраняют более высокий уровень политении –  $128t$ . Такие ядра, в отличие от остальных, окружены замкнутой клеточной оболочкой, примыкающей к обкладке мегаспоры (тапетуму) в микропилярной зоне, позже они становятся инициалами архегониев.

Проверкой предлагаемого механизма образования архегониев могли бы послужить точные оценки числа свободных (альвеолярных) ядер в макрогаметофитах второго года, образовавших разное число архегониев. По завершении стадии ценоцитного развития макрогаметофита число свободных ядер должно соответствовать  $2048-128a$ , где  $a$  - число архегониев. У особой одного вида такие подсчеты на представительной выборке семян не проводили. Отмечено, однако, что у семейств и видов голосеменных с комплексами архегониев ценоцитные макрогаметофиты имеют меньшее число свободных ядер (Тренин, 1988; Царев и др., 2001).

В двухлетнем женском гаметофите *Pinus strobus* L. насчитывается ~2000 ядер (Ferguson, 1904). Примерно такое же число ядер содержат и макрогаметофиты других сосен к моменту перехода к клеточному строению (Хромова, 1986).

На втором году развития женского гаметофита центральная клетка архегония ЦКА  $128t$  отделяет первичную шейковую клетку  $64t$  (рис. 2.2). У *Pinus sylvestris* L. дифференцируется в среднем 2.1 архегония, от 1 до 4 (Sarvas, 1962). Остальные свободные ядра макрогаметофита делятся, образуя  $1526 \div 1920$  ядер эндосперма.



**Рис. 2.2.** Продольное сечение семяпочки сосны обыкновенной, содержащей женский гаметофит с одним архегонием (Романовский и Хромова, 1987).

ПЗ – пыльцевое зерно; ПКР – интегументы семяпочки; ПТ – пыльцевая трубка; НЦ – нуцеллус; ШК – четыре клетки шейки архегония, подстилаемые брюшной канальцевой клеткой; Я – яйцеклетка; ГФ – женский гаметофит.

Архегоний (Я; ШК и брюшная канальцевая клетка (см. рис. 1.4)) развивается из клетки  $128t$ . Эндосперм (ГФ) строится из 1920 ядер  $1t$ .

Необходимое число политенных копий молекул ДНК –  $1920t+128t = 2048t$ .

Через 2-3 дня первичная шейковая клетка  $64t$  делится на 4 клетки однослойной шейки архегония,  $4(16k)$ , из которых впоследствии у многих видов хвойных дифференцируется несколько ярусов шейковых клеток, (Тренин, 1988; Третьякова, 1982).

*ЦКА 64t* делится на брюшную канальцевую клетку и яйцеклетку, редуцируя набор ядерной ДНК до *32t* (см. рис. 1.4). Гаплоидный геном ядер яйцеклеток, начинающих созревание и находящихся у микропилярного полюса, представлен 32-х копийным набором ДНК (Баранцева; 1992; Ермаков и др., 1980; Nagle, 1965).

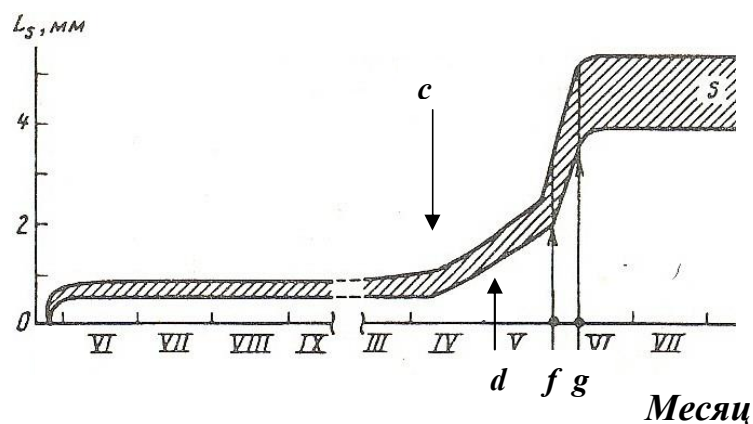
В процессе созревания ядро перемещается к центру яйцеклетки, погружаясь в «пенистую» вакуолизированную цитоплазму и увеличиваясь в объеме. Сначала оно не окрашивается красителями, специфически связывающимися с хроматином (Фельген - отрицательно), затем, по мере расширения и «созревания», начинает связывать акридиновый оранжевый и окрашиваться реактивом Шиффа по Фельгину, что по моим представлениям связано с деспирализацией (деконденсацией) молекул ДНК. В процессе деспирализации ДНК объем ядра яйцеклетки возрастает в 1100 раз (Третьякова, 1982; Ермаков и др., 1981).

Предложенная схема противоречит оценкам содержания ДНК в процессе созревания яйцеклетки, полученным И.П. Ермаковым с соавторами (Баранцева, 1992; Ермаков и др., 1980) классическим методом цитофотометрии после окраски ядра акридиновым оранжевым. В их интерпретации *32t* политения в расширяющемся ядре яйцеклетки создается заново, за счет синтеза ДНК. Я же полагаю, что связывание красителя, определяющее интенсивность флюоресценции хроматина, по которой оценивают концентрацию ДНК в ядре, так же как и объем ядра и клетки, изменяются в процессе прогрессирующей деспирализации молекул ДНК перед оплодотворением.

Основная масса политенных ядер макрогаметофита на втором году развития продолжает делиться, редуцируя *64t* уровень политения до однокопийного *1t*. Макрогаметофиты и содержащие их семяпочки растут. Однако, семяпочки некоторых «высокочереззерных» (ВЧ) деревьев сосны в период роста женских гаметофитов второго года (на рис. 2.3 период между событиями *c* и *f*) демонстрируют два альтернативных варианта поведения. У ВЧ особей сосны обыкновенной и кедра сибирского примерно половина семяпочек ежегодно замедляет рост и образует мелкие недоразвитые семена. Половина же успешно достигает оплодотворения (Ирошников, 1974; Романовский, 1997; Романовский и др., 1991). Термин «высокочереззерные» введен А.И. Ирошниковым (Ирошников, 1974), по аналогии с сельскохозяйственной статистикой семеношения зерновых культур (Гуляев и Мальченко, 1975).

После созревания урожая семян из раскрывшихся шишек ВЧ особей сосны обыкновенной, кроме семян с семенной кожурой нормального размера (пустых и полных), высыпаются мелкие семена длиной 1-3 мм. На семенных чешуях от них остаются

мелкие реплики - «следы». В целом шишка оказывается полупустой. В популяциях европейской южной тайги и в хвойно-широколиственных лесах ВЧ сосны составляют 10-30% семеносящих деревьев. В некоторых окраинных популяциях и древостоях сосны ВЧ форма превалирует (Романовский, 1997).



**Рис. 2.3.** Рост по длине ( $L_s$ , мм) семян (S) *Pinus sylvestris* L. (1996 г., Московская обл.).

Момент оплодотворения (g) совпадает с завершением роста семечки и началом склерификации семенной кожуры вокруг полных и пустых семян (Романовский, 1997).

c – начало роста семечек на втором году развития, d – появление архегониев, f – выделение яйцеклеток, g – оплодотворение.

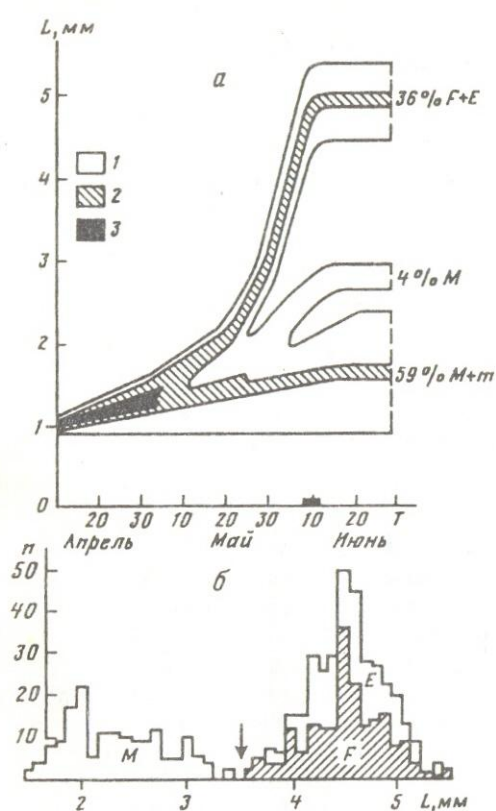
Торможение роста половины семечек у ВЧ особей сосны обыкновенной начинается на втором году их роста. Недоразвитые семена наблюдаются и у елей (Andersen, 1965) и, вероятно, среди других родов голосеменных, но только у сосны, в отличие от множества других видов, недоразвитые семена отделены от полных и пустых, погибших после оплодотворения, четким размерным рубезом (рис. 2.4).

Свойство формировать полупустые шишки с недоразвитыми семенами закреплено в генотипе матери и наследуется при вегетативном размножении. В вегетативном потомстве деревьев с нормальной наполненностью шишек пустыми и полными семенами ВЧ особи не появляются. При свободном опылении ВЧ деревья (Украина, лесосеменная плантация сосны обыкновенной) передают свою особенность примерно 37% семенного потомства (Романовский и др., 1991).

В 1986 г., пытаясь понять причины гибели макрогаметофитов у высокочереззерных сосен, Л.В. Хромова препарировала их семечки с первой декады апреля по вторую декаду июля. В нормально развивавшихся семечках высокочереззерных сосен (их судьба окончательно определилась за 10-20 дней до оплодотворения), так же как и



в подавляющем большинстве семяночек низкочереззерных сосен, 29 мая архегонии сформировали шейки, брюшные каналцевые клетки и яйцеклетки, а женский гаметофит имел полностью целлюлярное строение (рис. 2.5 а). В тот же день, 29 мая в семяночках, отставших в росте (просмотрено более 200 семяночек), мы наблюдали, с примерно равной частотой, следующие варианты состояния макрогаметофита: 1 - выделены инициалы архегониев, микропиллярная зона клеточная, халазальная – свободная; 2 – ценоцитный женский гаметофит; 3 – вместо женского гаметофита полость, окруженная дегенерирующими свободными ядрами; 4 – полость макрогаметофита зарастает нуцеллярными клетками (Романовский и др., 1991).



**Рис. 2.4.** Динамика роста и конечные размеры ( $L$ , мм) полных, пустых и недоразвитых семян у высокочереззерных ВЧ деревьев сосны обыкновенной, Московская обл., 1986 г. (Романовский, 1997).

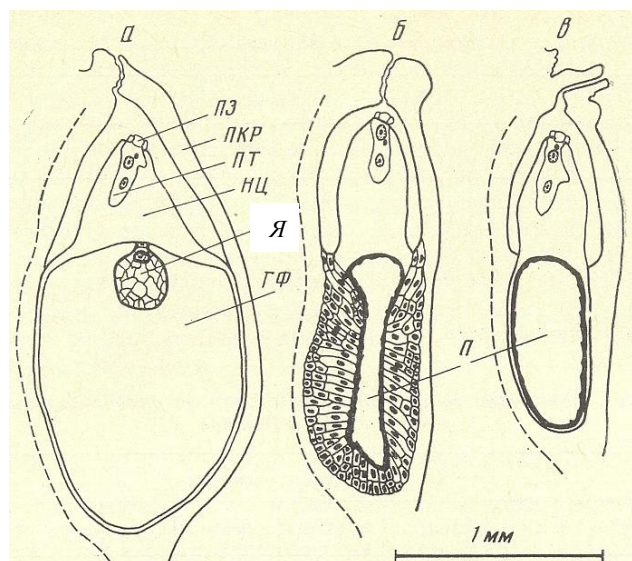
*A* – динамика роста по длине семяночек ВЧ дерева. Плотность распределения: 1 – не более 10% семяночек фертильного яруса шишки; 2 – 10-20%; 3 - более 20% на скользящий класс 0.1 мм  $L$ .

*B* – распределение ( $n$ ) длине  $L$  семян, извлеченных из зрелых шишек 14-и деревьев ВЧ типа. Семена: мелкие –  $M$ ; пустые –  $E$ ; полные –  $F$ . Часть мелких семян осталась не извлеченной, на семенных чешуях.

Микрогаметофит в нуцеллусе мелких недоразвитых семян развивается нормально (Романовский и др., 1991), но макрогаметофит погибает в начале второго сезона (отрезок  $c-f$  на рис. 2.3) на свободнаядерной стадии развития (рис. 2.5). При этом, гибель женского гаметофита никак не связана с состоянием мужского (Романовский и др., 1991; Хромова, 1999; Хромова и др., 1990). Семяночки с погибшими макрогаметофитами и жизнеспособными микрогаметофитами продолжают наращивать размеры семенной кожуры, параллельно с ростом нормальных семяночек, будущих пустых и полных семян (рис. 2.4). Размеры отстающих семяночек у сосны обыкновенной увеличи-

ваются вплоть до момента оплодотворения и прекращения роста нормально развивающихся семяпочек, точка *g* на рис. 2.3 (Романовский, 1997).

Если одна из хромосом в геноме матери не синтезирует 2048 копий молекулы ДНК, - половина макрогаметофитов не сможет завершить свободоядерную стадию развития. Половина семяпочек погибнет, что мы и наблюдаем у ВЧ сосен. Вероятно, именно неспособность ВЧ деревьев к синтезу должного числа копий ДНК в хромосомах одного из двух гаплотипов диплоида определяет ~50% смертность эмбрионов.



**Рис. 2.5.** Гибель макрогаметофита у высокочереззерных сосен. Синхронные препараты: *a* – нормально развитая семяпочка; *б, в* – макрогаметофит погиб, *б* - полость зарастает клетками тапетума; *в* - полость на месте макрогаметофита.

ПЗ – пыльцевое зерно; ПТ – проросшая пыльцевая трубка, П – полость, образовавшаяся на месте макрогаметофита. Остальные обозначения см. на рис. 2.2. По (Романовский и др., 1991).

Дополнительная причина нарушений, вызывающих неспособность к синтезу необходимого количества копий ДНК, - мутации макроспороцитов и макроспор в период мейоза (Романовский, 1997). Чувствительность мейоза хвойных к мутационным повреждениям во много раз выше, чем митоза и на несколько порядков выше чувствительности покоящихся стадий (Романовский, 1997; Хромова, 1999; Хромова и др., 1990; Sparrow & Woodwell, 1962). У сосен, обследованных нами в зоне аварии ЧАЭС, мейоз в 1986 г. проходил на фоне облучения ~ 20 рад; на следующий год резко возросла череззерница шишек (Романовский, 1997; Хромова, 1999; Хромова и др., 1990). На ценоцитной стадии развития в 1987 г. дополнительно погибло 35% макрогаметофитов, развивавшихся из облученных макроспор. Смертность облученных макрогаметофитов второго года развития, находившихся весной 1986 года на стадии автоматических распределительных делений, не изменилась в сравнении с контролем. Облучение сказалось только на смертности образованных ими эмбрионов (Романовский, 1997).

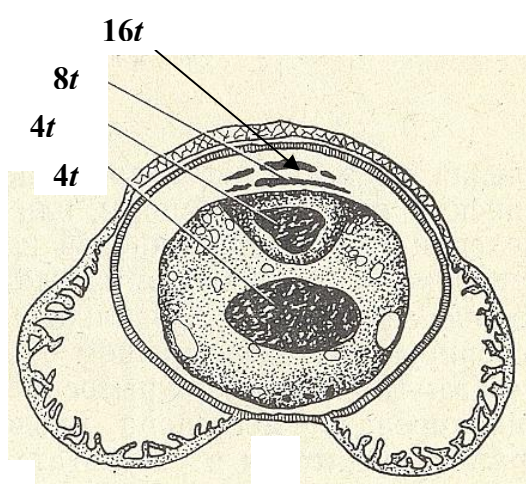
Спустя год после острого радиоактивного облучения гибель семяпочек имитировала естественный процесс образования недоразвитых семян у ВЧ особей (Хромова,

1999). Определенный тип первичных мутационных повреждений ДНК послужил, очевидно, препятствием для завершения синтеза политенных копий молекулы в пострадавших макроспорах. Спустя год подобные повреждения, полученные хотя бы одной из хромосом, заблокировали завершение формирования женского гаметофита.

Развитие мужского гаметофита хвойных пород также связано с политенией инициальных клеток. События микрогаметогенеза, представляющиеся избыточно сложными и лишены смысла, получают значение естественного хода редукции политенной копии гаплоидного генома от  $32t$  у микроспоры до  $1t$  у спермиев.

После мейотического деления микроспороцита, четыре микроспоры сосновых в относительно короткий период своего созревания и превращения в пыльцевые зерна (Тренин, 1988) синтезируют по 32 хромонемы в каждой хромосоме. Последующая редукция политении  $32t$  происходит при созревании и прорастании пыльцы.

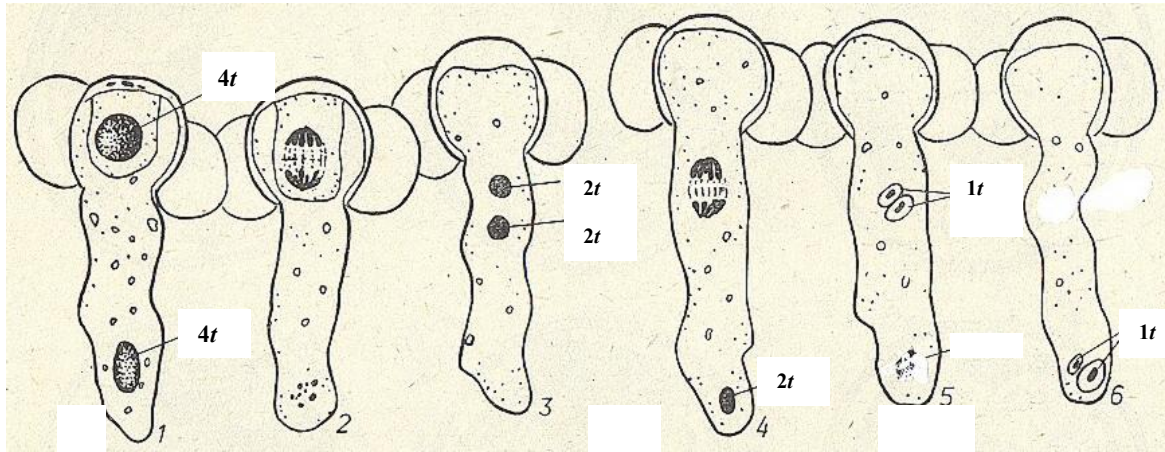
При созревании пыльцевого зерна последовательные деления микроспоры отчленяют у сосновых две отмирающие проталлиальные клетки  $16t$  и  $8t$ . Третья клетка с ядром  $8t$  делится на антеридиальную (генеративную) и вегетативную (сифоногенную) клетки  $4t$  и  $4t$  (рис. 2.6).



**Рис. 2.6.** Пыльцевое зерно *Pinus sylvestris* L.: пыльцевые оболочки и заключенный в них микрогаметофит. По (Любавская, 1982).

Проталлиальные клетки  $16t$  и  $8t$ . Вегетативная и антеридиальная клетки  $4t$ . Антеридиальная клетка «прилипла» к мембране вегетативной. Названия клеток по (Хромова и Романовский, 2012).

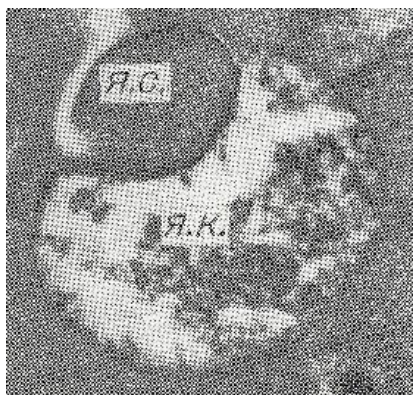
После вставания пыльцевой трубки в нуцеллус семязпочки, вегетативное ядро  $4t$  движется по пыльцевой трубке в сторону архегония, где, в конце концов, деградирует (рис. 2.7, 1 и 2). Антеридиальное ядро делится еще раз с образованием генеративной  $2t$  и базальной  $2t$  клеток (рис. 2.7, 3). Ядро базальной клетки  $2t$  перемещается в дистальный конец пыльцевой трубки, где также теряет цитоплазму и деградирует (рис. 2.7, 3 и 4). Генеративная клетка делится на два спермия,  $1t$  и  $1t$ , устремляющихся к дистальному концу пыльцевой трубки, чтобы участвовать в оплодотворении (рис. 2.7, 5 и 6).



**Рис. 2.7.** Развитие мужского гаметофита хвойных пород. По (Любавская, 1982).

Пыльцевые трубки на схеме условно изображены не ветвящимися и примерно равной длины.

Если, как предлагает И.В. Ермаков (Ермаков и др., 1981), принять, что спермий при оплодотворении приносит такое же количество молекул ДНК, какое содержится в гаплотипе яйцеклетки (по 32 на каждую хромосому,  $t = 32$ ), то, разворачивая цепочку в обратном направлении, получим для микроспор  $t = 1024$ . Правда, существует возможность повторного цикла синтеза копий молекул ДНК. У сосны обыкновенной он мог бы проходить в период остановки роста пыльцевой трубки: с конца мая по начало мая следующего года. Однако высокий уровень политении спермиев, учитывая соотношение размеров ядер спермия и яйцеклетки и дальнейший ход раннего эмбриогенеза, - маловероятен. Во время сингамии объем ядра яйцеклетки в 16 раз превышает объем ядра спермия у *Pinus sibirica* Du Tour. (рис. 2.8) и  $\sim$  в 100 раз у *Abies sibirica* Ledeb. (Некрасова и Рябинков, 1978; Третьякова, 1982).



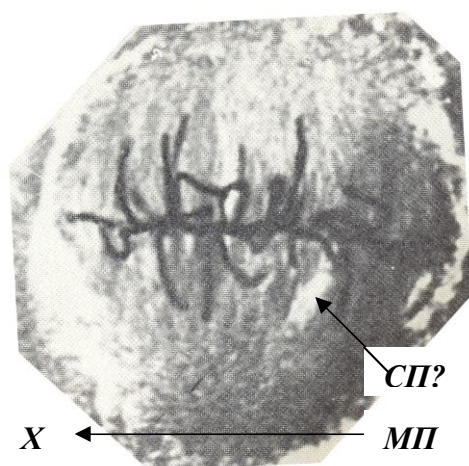
**Рис. 2.8.** Слияние ядер спермия и яйцеклетки *Pinus sibirica* Du Tour. (Третьякова, 1982).

ЯС – ядро спермия.

ЯК – ядро яйцеклетки

Проникая в яйцеклетку, спермий утрачивает двойную ядерную мембрану. Она сливается с оболочкой ядра яйцеклетки. В нуклеоплазму яйцеклетки попадает только

содержимое ядра спермия, не оформленное в виде хромосом, подобное ядерной зоне прокариот. В метафазе первого деления оплодотворенной яйцеклетки, вместо ожидаемого при мейозе расхождения 24-х хромосом зиготы, видны только 12 хромосом материнского гаплотипа, расходящихся по дочерним ядрам. Хромосом спермия нет, его генетический материал, возможно, представлен светлой тенью, «призраком» (рис. 2.9). На рис. 2.9 ядерный материал спермия (*СП?*) расположен, предположительно, вблизи метафазной пластинки и передвигается от микропилярного *МП* полюса «зиготы» к халазальному *X*-полюсу.



**Рис. 2.9.** Метафаза первого деления оплодотворенной яйцеклетки *Pinus sibirica* Du Tour. (Третьякова, 1982).

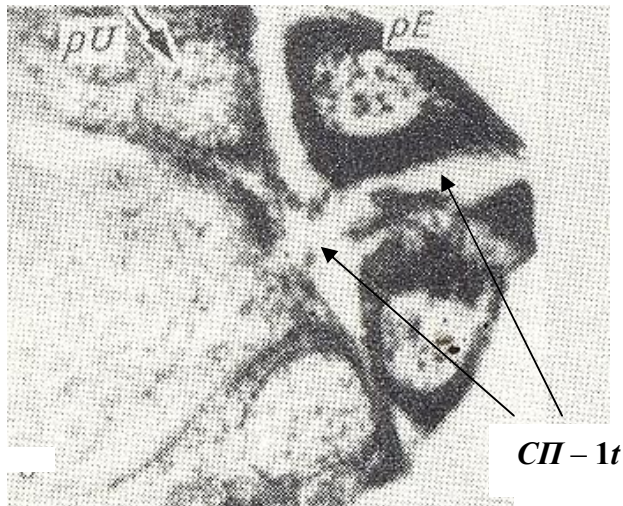
Метафазная пластинка лежит в плоскости, содержащей микропилярный (*МП*) и халазальный (*X*) полюса семязпочки. В дочерние ядра расходятся по 12 материнских хромосом. Возможно, светлая тень *СП?* – ядерный материал спермия, перемещающийся к *X*-полюсу семязпочки.

«Тени» от ядра нефункционального спермия, и ядер, деструктурированных во время роста пыльцевой трубки, вегетативного ядра и ядра базальной (стебельковой) клетки, по наблюдениям И.Н. Третьяковой, можно обнаружить у микропилярного полюса в цитоплазме яйцеклетки (Третьякова, 1982).

Образовавшиеся после первого деления оплодотворенной яйцеклетки два ядра по  $16t$  повторно синхронно делятся, образуя 4-клеточный проэмбрио. Четыре дочерние свободных ядра по  $8t$  группируются у *X*-полюса архегония в плоскости перпендикулярной оси *МП-X* (Третьякова, 1982). Генетический материал ядра спермия оказывается зажатым между ними (по фотографиям И.Н. Третьяковой, 1982).

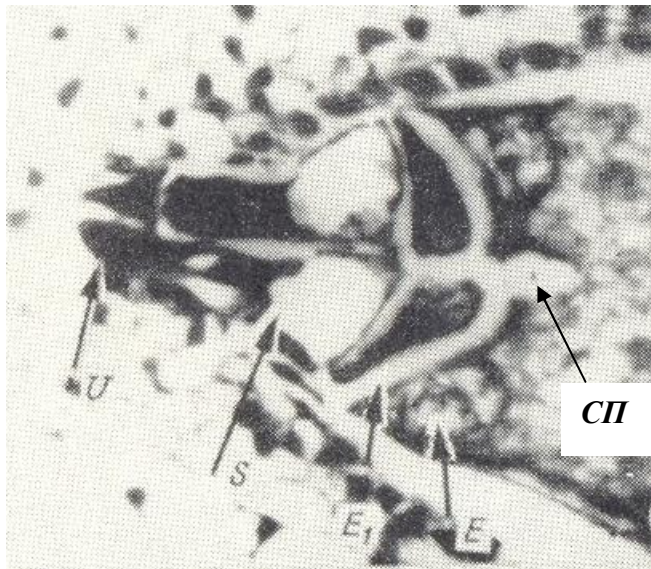
При следующем делении 4-х ядер, метафазные пластинки снова располагаются перпендикулярно оси *МП-X*. Ядра синхронно делятся, что приводит к образованию 8-клеточного проэмбрио, состоящего из двух 4-х клеточных ярусов: *pU* и *pE*. На этой стадии проэмбриогенеза уровень политении ядер редуцирован до  $4t$  (рис. 2.10).

Генетический материал спермия, содержащий, как я предполагаю,  $1t$  набор молекул ДНК, виден светлой, не прокрашиваемой областью между четырьмя клетками яруса *pE* (рис. 2.10, *СП*).



**Рис. 2.10.** Продольное сечение 8-ядерного проэмбрио  $4t$  *Pinus sibirica* Du Tour. (Третьякова, 1982). Генетический материал спермия (СП), зажат между двумя четырехклеточными поясами  $pU$  и  $pE$ . (в основном  $pE$ ).

На следующем этапе эмбриогенеза тетрады клеток (ядер) в двух поясах  $pU$  и  $pE$  восьми клеточного проэмбрио, имеющие уровень политении  $4t$  (рис. 2.10), снова делятся, в каждом поясе синхронно. Образуется 16-ти клеточный проэмбрио с уровнем политении клеток  $2t$  (рис. 2.11).



**Рис. 2.11.** Продольное сечение 16-ти клеточного проэмбрио  $2k$  *Pinus sibirica* Du Tour. (Третьякова, 1982).

Генетический материал спермия (СП) погружается в эндосперм.

Одна из клеток в поясе розетки  $U$  поделилась. Ядра клеток первичного суспензора  $S$  не окрашиваются гематоксилином, так же как генетический материал СП.

Четыре тетрады клеток 16 клеточного проэмбрио выстроены вдоль оси бывшего архегония  $МП-X$ , направленной от микропиллярной (шейковой) области вглубь макрогаметофита, в «коррозионную» полость (Dogra, 1967). Копийность политенных молекул ДНК гаплоидного материнского генома во всех четырех тетрадах редуцирована до  $2t$ :  $4(2t)$ ;  $4(2t)$ ;  $4(2t)$ ;  $4(2t)$ . В непрокрашенном образовании, отмеченном на рисунке индексом «СП» можно заподозрить генетический материал спермия. Обращаю внимание читателя на то, что ядра четырех клеток пояса  $S$  также остаются светлыми и не окрашиваются красителями хроматина (рис. 2.11).

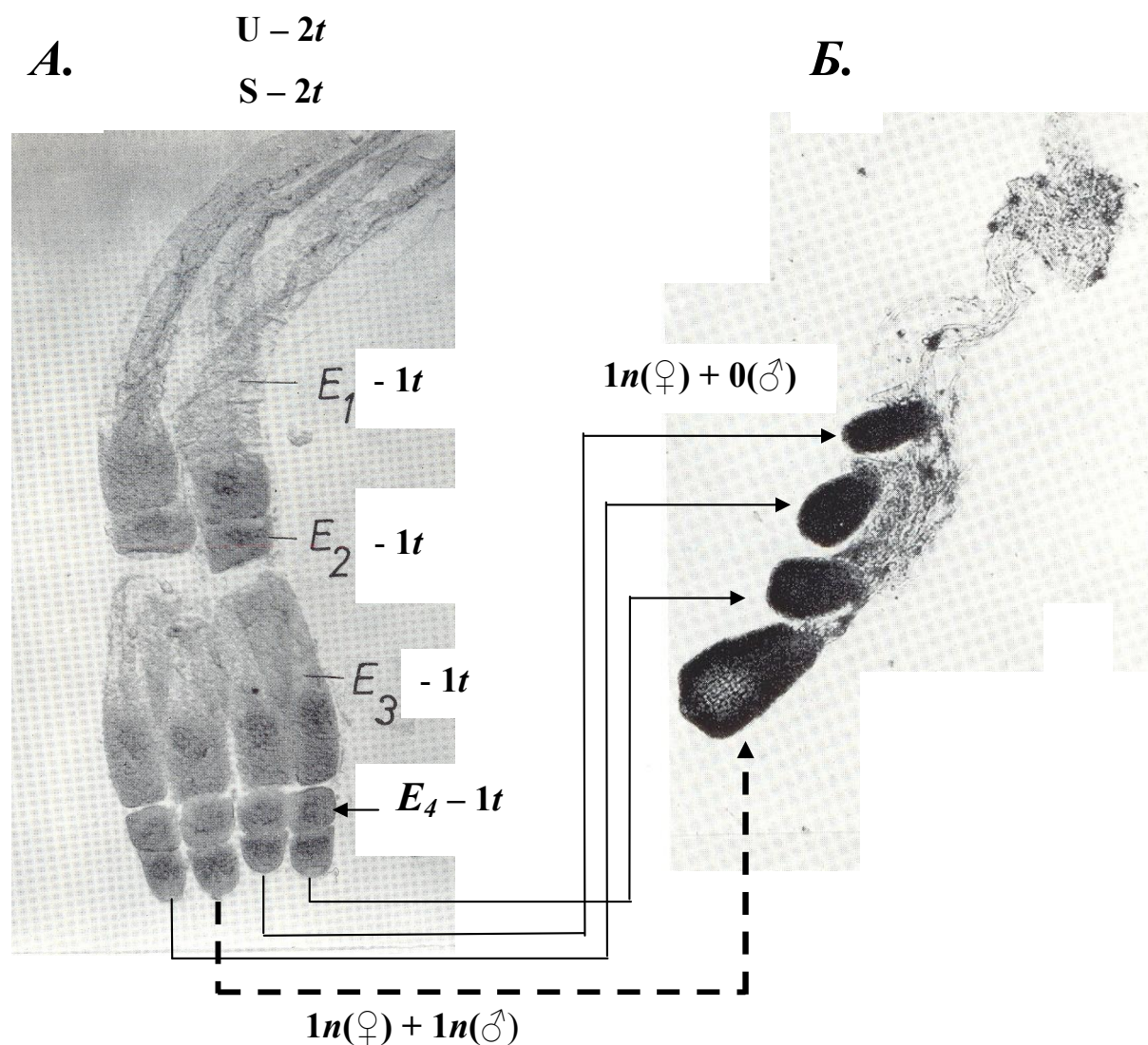
На рис. 2.11 сечение 16 клеточного проэмбрио кедра сибирского больше напоминает детскую игрушку – пирамиду - трансформер, чем линейную структуру. В линейную «подвеску» (рис. 2.12 *A*) часть клеток проэмбрио превращается после удлинения и дополнительных делений. При делениях уровень копийности ДНК в материнском гаплотипе клеток дистальных ярусов редуцируется до  $1n(1t)$  набора. Только после редукции материнского гаплотипа сосновых до одноклеточного состояния можно говорить о появлении истинной женской гаметы.

В клетках, редуцировавших уровень копийности до  $1t$ , впервые происходит настоящий мейоз с синтезом и распределением по дочерним клеткам новых молекул ДНК. Во время мейоза генетический материал спермия включается в одну из клеток дистальной тэтрады. Образуется истинная зигота,  $2n(1t)$ , формирующая при последующих митотических делениях мелкоклеточную эмбриональную массу из которой развивается зародыш (рис. 2.12).

Клетки последней тэтрады подвески зародышей у сосны обыкновенной, как и у большинства других сосен, не связаны между собой плазмодесменными тяжами. На рис. 2.12, их производные, ярусы  $E_3$  и  $E_4$ , распадаются на четыре нити, увенчанные мелкоклеточными эмбриональными массами, – четырьмя кливажными эмбрионами. Развитие сфероидов эмбриональных масс на оконечностях нитей суспензора знаменует переход к раннему эмбриогенезу после восстановления  $1t$  состояния клеток и начала митозов. (Параллельно в семяпочке сосны обыкновенной могут развиваться и конкурировать в зародышевой камере другие гетероэмбрионы, еще от 0 до 3 тэтрад, происходящих из других оплодотворенных архегониев, если таковые существовали).

Спермий приносит в яйцеклетку однокопийный набор молекул ДНК, и отцовский  $1n$  гаплотип включается в ядро лишь одной из 4-х клеток дистальной тэтрады подвески. В эмбриональной структуре, развивающейся из одного архегония, отцовский набор хромосом достается только одному из 4-х расщепленных (кливажных) эмбрионов, венчающих 4 нити подвески (Романовский, 1999). Остальные эмбриональные массы в связке одного суспензора при расщепленной полиэмбрионии, развиваются без оплодотворения, воспроизводя гаплоидный генотип  $1n(1t)$ . Таким образом, сингамия завершается только на переходе к раннему эмбриогенезу. Возникает зигота  $2n$ , дающая начало лидирующему диплоидному зародышу. Три зародышевые массы из четырех гаплоидны. В редких случаях (десятые доли процента) один из гаплоидных зародышей сосны обыкновенной развивается в малорослый проросток – «сиамский» близнец нор-

мального диплоидного всхода. Из таких зародышей можно вырастить гаплоидные растения (Исаков и др., 1981).



**Рис. 2.12.** Тэтрада кливажных полиэмбрионов у *Pinus sp.*. По (Dogra, 1967).

*A* – 16-клеточный вторичный проэмбрио  $U, S, \{E_{1-2}\}, \{E_{3-4}\}$  начинает формирование мелкоклеточных эмбриональных масс после деления клеток двух нижних тэтрад  $E_1 \rightarrow \{E_{1-2}\}, E_2 \rightarrow \{E_{3-4}\}$  подвеска. *B* – эмбриональные массы переходят к позднему эмбриогенезу (начало дифференциации тканей лидирующего кливажного зародыша).

После деления, клетки четырех тэтрад подвеска  $\{E_{1-4}\}$  – имеют уровень политении  $1t$ . При первом же митотическом делении клеток  $E_4$ , сопровождающемся синтезом ДНК, ядерный материал спермия включился в ядро одной из 4-х дочерних клеток. Последующие митозы производят мелкоклеточные эмбриональные массы.



Мужской гаплотип достается только одной из четырех клеток, завершающих нити подвеска. Эта клетка образует диплоидную эмбриональную массу, превращающуюся затем в лидирующий эмбрион. На рис. 2.12 диплоидный эмбрион - лидер отмечен пунктирной стрелкой.

У ели, и у других хвойных, у которых нет расщепленной полиэмбрионии, суспензор завершается одним диплоидным эмбрионом (Dogra, 1967). Спермий сливается с одной из клеток в дистальной тетраде подвеска. В результате масса первичных клеток зародыша может располагаться несколько ассиметрично относительно оси удлинения подвеска. У некоторых видов хвойных ядро спермия несет, по-видимому, хромосомы более высокого уровня политении, чем у двуххвойных сосен, не  $1t$ , а  $2t$ ,  $4t$  (см. относительный размер сливающихся ядер на рис. 2.8), и сингамия может происходить в одной из окончных клеток подвеска до завершения редукции политении.

Подводя итог, отметим, что течение эмбриональных процессов у хвойных хорошо согласуется с представлениями о политении макро и микроспор, гаметофитов, архегониев, проэмбрио, эмбрионов. Многочисленные деления клеток эмбриональных структур получают значение этапов в процессе редукции уровня политении от нескольких тысяч до 1. Зачем требуется создавать столь многочисленные копии молекул ДНК? Помимо сверки идентичности информации и производства дублей в количестве, достаточном для автономного дробления макроспоры (мегаспоры), политения у многоклеточных организмов обеспечивает осуществление коротких и исключительно интенсивных этапов экспрессии ключевых генов, контролирующих эмбриогенез. Интенсивность транскрипции генов на однокитевых выпетливаниях молекул ДНК в эухроматиновых зонах политенных хромосом у растений возрастает, так же как в «пуфах» гигантских хромосом животных, - пропорционально  $t$ .

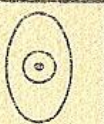
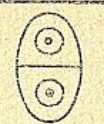
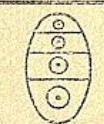
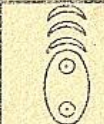
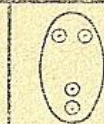
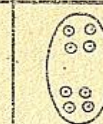
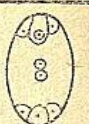

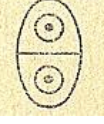
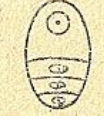


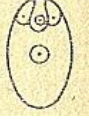
## 2.2. Эмбриогенез покрытосеменных

Зародышевый мешок покрытосеменных ( $ЗМ$ ) неповторимое образование, не отмеченное более ни в одном из таксонов.  $ЗМ$  - фирменный знак покрытосеменных растений. Хотя в деталях ход эмбрионального процесса у покрытосеменных растений удивительно разнообразен, но в большинстве случаев образование  $ЗМ$  проходит по единой преобладающей схеме (Поддубная-Арнольди, 1976). Из 16 типов и подтипов дробления материнской клетки макроспор (археспоры), выделенных И.Д Романовым, (табл. 1) ~80% видов образуют  $ЗМ$  Polygonium-типа (Романов, 1945, 1971).

Клетка женского археспория с крупным ядром и ядрышком, материнская клетка макроспор (табл. 1,  $МКМ$ ), окруженная тапетальными (кроющими) клетками, выделя-

ется в нуцеллусе, ближе к его вершине. В типичном случае мейоз археспориальной клетки приводит к появлению четырех гамет, макроспор (мегаспор). Одна из них (функциональная макроспора) увеличивается и становится материнской клеткой ЗМ. Наиболее распространен ЗМ Polygonium-типа, состоящий из восьми ядер.

**Таблица 1.** Прообразные типы дробления материнской клетки макроспор (МКМ). Два из 16-ти типов формирования зародышевого мешка (ЗМ) покрытосеменных растений (Поддубная-Арнольди, 1976; Романов, 1945, 1971; Устинова, 1965).

Тип зародышевого мешка	МКМ	Мейоз			Митоз		ЗМ
	Материнская клетка мегаспор	Деление I	Деление II	Деление III	Деление IV	Деление V	Зрелый зародышевый мешок
Polygonium							
Oenothera							

После мейоза (табл. 1, деления I и II), как правило, образуются 4 макроспоры. Три из них отмирают. Ядро сохранившейся функциональной макроспоры делится еще три раза (тип Polygonium) или два раза (тип Oenothera). Образуется 8-и, реже 4-х ядерный ЗМ (табл. 1, деления III - V).

ЗМ покрытосеменных лишен спородермы и оперативно общается с окружающими тканями материнского спорофита, получая от них необходимое питание. Клетка археспория, материнская клетка макроспор (табл. 1, МКМ), более или менее надежно изолирована толстой каллозной оболочкой только на время прохождения мейоза. Оболочки клеток ЗМ хотя и прослеживаются вплоть до созревания зародышей и эндосперма, но в процессе эмбриогенеза последовательно истончаются (Поддубная-Арнольди, 1976). При мягкой ферментной мацерации завязи центральную клетку ЗМ можно извлечь целиком в тонкой каллозной рубашке (Абрамова и др., 1982; Еналеева и др., 1972; Петрова, 1970). Тонкие, армированные редкими фибриллами, каллозные оболочки не представляют заметной преграды для транспорта нуклеотидов и полисахаридов внутрь ЗМ.

Проницаемый ЗМ, казалось бы, снимает необходимость формирования множественных политенных копий молекул ДНК загодя, на стадии функциональной макроспоры и позволяет синтезировать новые копии в процессе эмбриогенеза. Каллозная

оболочка *ЗМ* обеспечивает интенсивный обмен веществами с окружающими тканями (Поддубная-Арнольди, 1976, с. 171). Возможно, именно проницаемость *ЗМ* в значительной мере определяет большую, в сравнении с голосеянными растениями, изменчивость и эволюционную пластичность покрытосеменных. Скорость видообразования у покрытосеменных возрастает более чем на два порядка (Коровин и Зуихина, 2010; Любавская, 1982 и мн. др.).

Обычно *ЗМ* формирует нижняя халазальная макроспора. Верхние, микропилярные макроспоры деградируют. Перед дальнейшими делениями (табл. 1, деления III-V) функциональная макроспора синтезирует политенные копии молекул ДНК до  $128t$  при дроблениях по типу *Polygonium* и до  $64t$  – по типу *Oenothera*. Такое число политенных молекул ДНК обеспечивает минимальный  $16t$  уровень копийности ДНК в хромосомах яйцеклетки, достаточный для стандартного течения эмбриогенеза. Ниже я попытаюсь показать, что в  $G_1$  фазе клеточного цикла каждая хромосома соматических клеток покрытосеменных несет по 2 молекулы ДНК и имеет уровень политении  $2t$ .

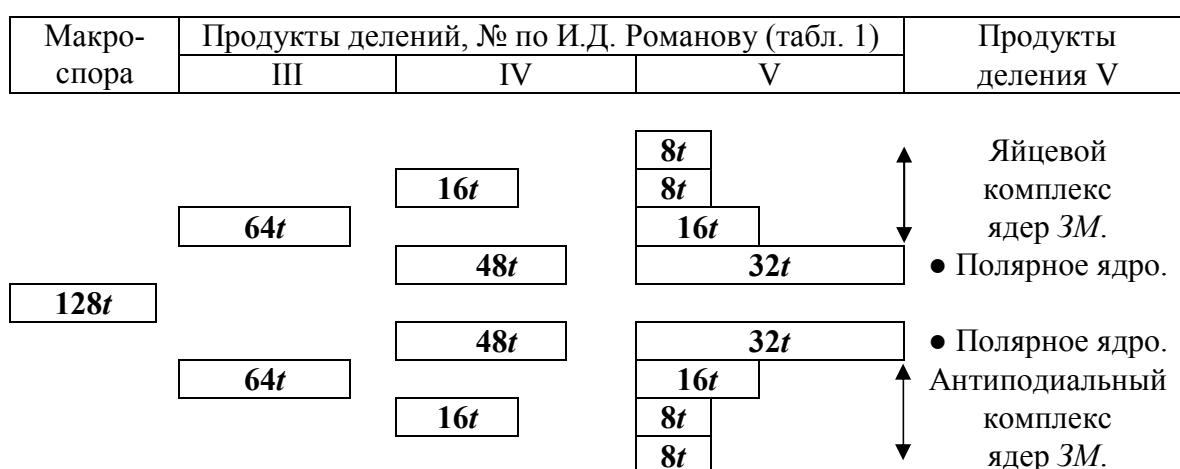
Макроспора и производные ядра ценоцитонного зародышевого мешка последовательно дробятся митотически, образуя 2, затем 4, затем 8 дочерних ядер. В результате последнего митоза (V деления по И.Д. Романову, табл. 1) в *ЗМ Polygonium* типа появляются 8 ядер, разделенных вакуолью и якобы генетически равноценных. Дальнейшая же последовательность формирования *ЗМ*, напротив, свидетельствует об их неравнозначности. Начинается дифференциация ядер *ЗМ* и клеток, заключающих ядра, непонятная при идентичности их гаплотипов (табл. 1, рис. 2 13).

Из каждой четверки ядер по одному ядру поступает в центр *ЗМ*, в цитоплазму центральной клетки. Три клетки, остающихся в микропилярной части *ЗМ*, дифференцируются в комплекс яйцевых клеток (яйцеклетка и 2 синергиды), а три в халазальной части *ЗМ* – превращаются в антиподы. Генетическую эквивалентность микропилярной и халазальной триады восьмиядерного *ЗМ* подтверждает инверсия полярности *ЗМ*, обнаруженная у некоторых видов покрытосеменных, когда из трех микропилярных клеток формируется комплекс антипод, а из халазальной триады - яйцевой аппарат (Поддубная-Арнольди, 1976, с. 173). По-видимому, пара синергид, между которыми заключена яйцеклетка, и пара антипод, прилежащих к «главной» антиподиальной клетке, генетически равноценны. Таким образом, в 8-ядерном *ЗМ* мы имеем три типа клеток (ядер): центральные *ЗМ*, центральные в полярных триадах и сопутствующие в яйцевом и антиподиальном аппаратах (рис. 2.13).

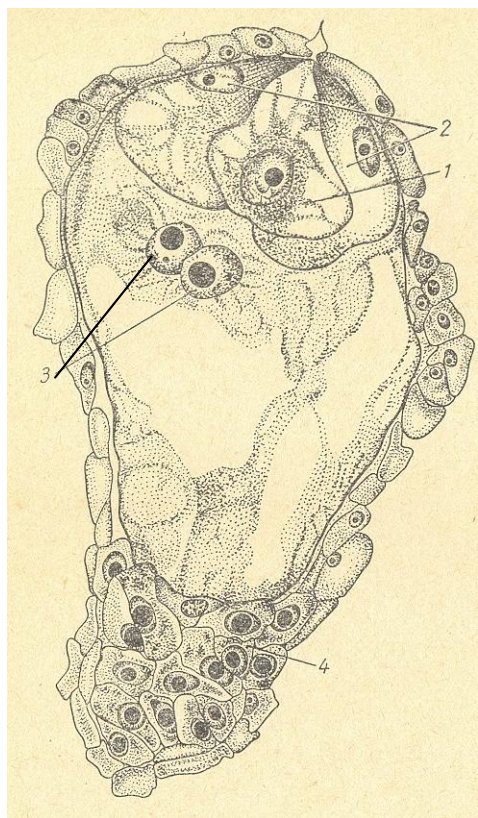
Все становится на свои места, если допустить, что при делении макроспоры  $128t$  образуются неравноценные клетки, с разным уровнем политении. Пара синергид  $8t$  и такая же пара  $8t$  антипод; яйцеклетка  $16t$  и главная из антипод  $16t$ ; два центральных ядра по  $32t$  (в сумме по  $128X$  молекул ДНК, разложенных перед началом дробления по  $X$  хромосомам макроспоры). Подобный тип дробления возможен, если политенные молекулы ДНК в каждой хромосоме заранее, еще до делений упакованы в «вязанки», имеющие по  $8t$ ,  $16t$ ,  $32t$  молекул ДНК. При делении ядра «вязанки» разного объема, не распадаясь, распределяются по разным хромосомам, а хромосомы с идентичными уровнями политении  $t$  расходятся по разным дочерним ядрам. Предварительная «расфасовка» молекул ДНК по «геномам» неравного объема и неравного уровня  $t$  копийности предполагает возможность ассиметричных делений, очень часто наблюдаемых и в эмбриогенезе, и при гистогенезе (Третьякова и Ижболдина, 2009; Мэзия, 1963, Эзау, 1980). Функциональная макроспора Polygonium-типа (табл. 1) перед началом дроблений имеет  $128t$  уровень политении. В результате дробления макроспоры образуются неравноценные клетки:  $4 \cdot 8t + 2 \cdot 16t + 2 \cdot 32t$  (в том числе яйцеклетка  $16t$ ).

Дробление ядра макроспоры  $128t$  происходит по следующей схеме (табл. 2). После второго деления макроспоры (IV по И.Д. Романову) образуются неравноценные (ассиметричные по уровню политении) дочерние продукты  $16t$  и  $48t$ . Ядра  $48t$  несут в себе хромосомы с уже расфасованными молекулами ДНК, в «вязанках» по 32 и 16 молекул, и при следующем дроблении (V по И.Д. Романову) образуют продукты  $16t$  и  $32t$ . Ядра  $16t$  делятся «правильно» на равноценные продукты, образуя по два ядра  $8t$ .

**Таблица 2.** Дробление ядра макроспоры на 8 ядер зародышевого мешка  $3M$  с неодинаковым уровнем политении хромосом  $t$ .



При дроблении макроспоры по типу *Fritillaria* все неравноценные ядра *ЗМ* образуются не из функциональной макроспоры (гаметы), а путем прямого дробления макроспороцита (Эзау, 1980). Мейоз не нужен. Молекулы загодя уложены в связки по *3t*, *16t*, *32t*, соответствующие порциям ДНК, приходящимся на геном будущих клеток *ЗМ*. Дальнейшая судьба дочерних клеток определяется только распределением насинтезированных копий ДНК по ядрам.



**Рис.2.13.** Зародышевый мешок *Zea mays* L.  
По (Атабекова и Устинова, 1967).

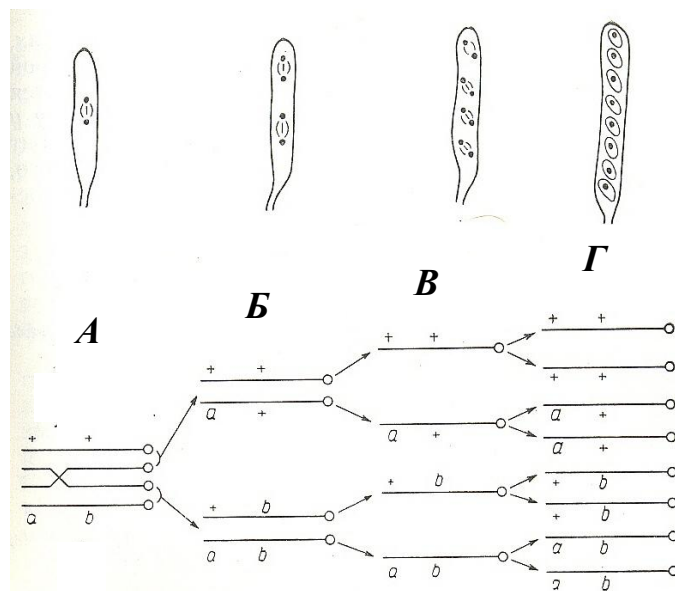
- 1 – яйцеклетка *16t*;
- 2 – синергиды *8t*;
- 3- полярные ядра центральной клетки *32t*;
- 4 – антиподальный комплекс (производные трех первичных клеток антипод).

Благодаря налаженному питанию извне, от тканей предыдущего спорофитного поколения, отдельные ядра в процессе развития *ЗМ* способны наращивать уровень полипloidии. Так, у видов *Allium sp.* (Поддубная-Арнольди, 1976, с. 169-171) одна из двух синергид становится гигантской, что, скорее всего, указывает на приобретаемый ею в процессе развития более высокий полипloidный статус. Обычно же синергиды недолговечны и вскоре после оплодотворения исчезают.

У многих покрытосеменных растений на завершающих стадиях формирования *ЗМ*, в период наиболее интенсивного обмена веществ в *ЗМ*, халазальные клетки антиподального комплекса начинают делиться. В семействе *Poaceae* число антипод достигает 60, у представителей семейства *Bambuseae* – 300. Часто клетки антипод многоядерны; у *Asteraceae* число ядер достигает 40. Нередко ядра антипод вследствие эндо-

репродукции (эндомиоза) превращаются в гигантские. Уровень полиплоидии антипод достигает до  $16n$ , но чаще антиподы не полиплоидны, а политенны (Ивановская, 1973; Hasitschka-Jenschke, 1957, 1959; Tschermak-Woess, 1971).

Образование типового 8-ядерного ЗМ покрытосеменных немного напоминает дробление на 8 ядер зиготы *Neurospora crassa* (рис. 2.14).



**Рис. 2.14.** Дробление зиготы *Neurospora crassa*: *A* - зигота, *B* – продукты первого деления мейоза, *C* - продукты второго деления мейоза, *D* – восемь аскоспор - результат синхронного митоза четырех гаплоидных ядер. По (Суонсон и др., 1969).

Пара хромосом несет мутантные аллели *a* и *b*; и «+» - аллели «дикого» типа.

При половом размножении хлебной плесени, в результате слияния гаплоидных ядер, происходящих из двух мицелиев противоположного полового типа (типа скрещиваемости), образуется диплоидная зигота, сразу же переходящая к мейозу (рис.2.14,  $A \rightarrow B$ ), затем митозу (рис.2.14,  $B \rightarrow D$ ) с образованием 8 клеточного линейного синцития (Стент и Келиндар, 1961; Суонсон и др., 1969). Завершив дробление, ядра одеваются оболочками и пакуются в цепочку из восьми отдельных клеток, аскоспор, заключенных в общую «сумку» (рис. 2.14). Почему-то, не окончив цитокинез, у четырех ядер, продуктов мейоза возникает необходимость поделиться еще раз митотически (рис. 2.14,  $B \rightarrow D$ ), с образованием восьми гамет  $1t$  - вместо четырех.

Мицелии разного сексуального типа сливаются в  $G_2$  состоянии. При слиянии ядер гетеротипических мицелиев каждая «сестринская хромосома» зиготы получает по 2 молекулы ДНК. В новообразованной зиготе синапс и кроссинговер претерпевают

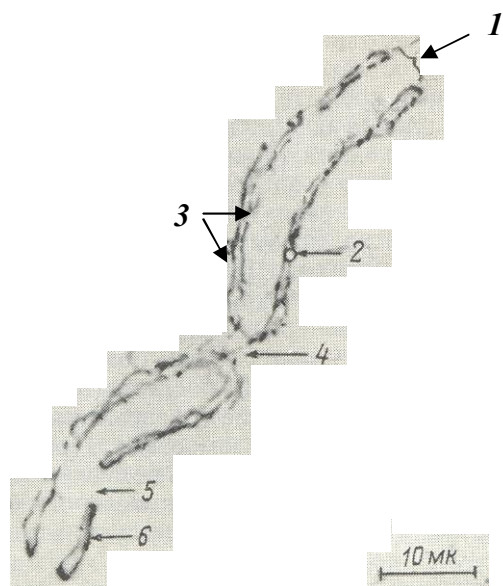
только 2 нити из 4-х, привнесенных в зиготу двумя двух-молекулярными гаметами (рис. 2.14, А). Дальнейшие деления распределяют заранее наработанные копии молекул ДНК, включая новые кроссоверные варианты, возникшие в результате синапса, по четырем гаметам  $1n1t$ , образующимся на последней фазе мейотического дробления (рис. 2.14 В). Однако переход к нормальным митозам и образованию нового гаметофитного мицелия требует «возрождения» фазы синтеза ДНК, что и происходит при последнем делении с образованием 8 ядер (рис. 2.14 Г). Первые мейотические деления зиготы (рис. 2.14, А и В) после «пресинаптического» синтеза ДНК, представляют собой редукцию уровня полипloidии  $2t$  «хромосом» синтезированных на стадии, предшествовавшей синапсу до однопloidного состояния, без синтеза новой ДНК.

Итак, по классическим представлениям (рис. 2.14) конечные продукты полового процесса у аскомицетов, аскоспоры, возникают вследствие мейотического деления короткоживущего диплоидного ядра зиготы, за которым непременно следует митоз. В итоге ядро зиготы дробится не на 4, а на 8 ядер (у некоторых видов на 128 и более, но чаще всего - 8), позднее ядра обособляются в отдельные клетки, аски. Аскоспоры дают начало гаплоидной конидиальной фазе существования гриба (Биологический ..., 1989).

Переход к синтезу ДНК при митотическом делении, завершает автоматические распределительные деления, идущие с редукцией уровня полипloidии и не требующие почти никаких энергетических затрат (Мэзия, 1963). Последнее деление с синтезом ДНК является, возможно, обязательным условием дальнейшего продолжения жизнедеятельности дочерних клеток.

покрытосеменных растений  $x$  по 2 молекулы ДНК в фазе  $G_1$  молекулы ДНК упакованы в хромосомах  $2t$  парами. В метафазе митоза в делящихся клетках покрытосеменных отчетливо видны 2 нити, соответствующие двум молекулам ДНК (рис. 2.15). Следовательно, и гаметы несут не по одной, а по две молекулы ДНК. Формула истинной гаметы покрытосеменных растений  $1n2t$ . Формула зиготы  $2n2t$ . В фазе результата синхронного синтеза копий обеих молекул, хромосомы приобретают по 4 молекулы ДНК. Гаметы покрытосеменных, по исследованиям Е.Н. Герасимовой-Навашиной (Герасимова-Навашина, 1971), не синтезируют ДНК (находятся в  $G_1$  стадии) и только после оплодотворения, уже в зиготе переходят к S-стадии, а затем вступают в  $G_2$  стадию. По нашим же представлениям, синтез ДНК в зиготе и в производных клетках вообще не начинается, вплоть до завершения дроблений подвеска зародыша и формирования сферической (глобулярной) зародышевой массы.

У животных, судя по электронно-микроскопическим фотографиям, метафазные митотические хромосомы  $G_2$  содержат только по две молекулы ДНК, связанных белковым остовом хромосомы. Интерфазные предмитотические хромосомы несут по одной молекуле ДНК (Георгиев, 1989, с. 110).



**Рис. 2.15.** Препарат хромосомы из метафазной пластинки митоза в клетках конского боба *Vicia faba* L. (*Faba vulgaris* Moench.). Из (Суонсон и др., 1969).

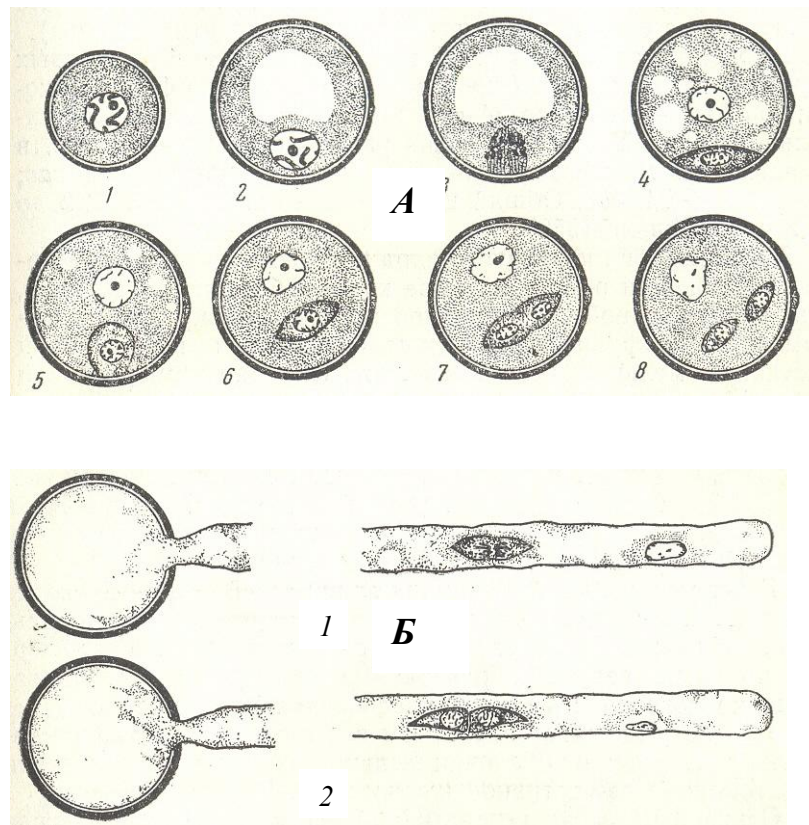
- 1 – хромосома, состоящая из двух хроматид;
- 2 – хроматида из двух хромонем;
- 3 – две хромонемы;
- 4 – центромера;
- 5 – вторичная перетяжка;
- 6 – спутник.

Микроспорогенез покрытосеменных также не обходится без образования полигенных копий молекул ДНК. Перед мейозом археспориальные клетки микроспор интенсивно синтезируют и накапливают нуклеопротеиды, необходимые для дифференциации материнских клеток микроспор (Никифоров, 1973; Фурсов и Шкуренко, 1968). Материнские клетки микроспор выделяются в археспориальной ткани пыльников сначала тесно сближенными группами клеток, связанных между собой плазмодесмами. Затем микроспороциты обособливаются и располагаются в полости пыльника свободно. С профазы мейоза вокруг микроспороцита откладывается каллоза. В течение мейоза толстая и плотная каллозная оболочка надежно изолирует микроспороцит от внешних влияний (Heslop-Harrison & Mackenzie, 1967). После мейоза и образования тетрад микроспор (спорад) каллозная оболочка постепенно гидролизуеться и исчезает. По мере растворения каллозной оболочки микроспороцита, вокруг микроспор нарастает собственная оболочка, микроспоры превращаются в пылинки (Поддубная-Арнольди, 1976). Спорада из четырех микроспор обычно распадается на отдельные пыльцевые зерна. Внутри пыльцевого зерна развивается мужской гаметофит, микрогаметофит (рис. 2.16).

Окончательно дифференцированный мужской гаметофит покрытосеменных обычно возникает в результате двух делений. Продукты первого деления - вегетативная



(сифоногенная) и генеративная (спермиогенная) клетки. Второе деление претерпевает только генеративная клетка (ядро), образуя в результате два спермия (рис.2.16). Часто генеративная клетка делится уже после прорастания пыльцы (рис.2.16 Б) в пыльцевой трубке (Магешвари, 1954; Maheshwari & Kanta , 1964).



**Рис. 2.16.** Мужской гаметофит покрытосеменных включает 2 спермия и вегетативное ядро (Магешвари, 1954).

А. Развитие микрогаметофита от микроспоры до образования двух спермиев (1-8) проходит внутри пылинки.

Б. Микрогаметофит завершает дифференциацию после образования пыльцевой трубки (1-2).

Фотометрические исследования показали, что количество ДНК в вегетативном и генеративном ядрах сначала одинаково; однако уже в телофазе первого деления микроспоры содержание ДНК в генеративном ядре резко увеличивается (Suita, 1936; La Cour, 1943). Рост содержания ДНК в генеративном ядре, может отражать не только синтез молекул ДНК *de novo*, но также и деконденсацию (деспирализацию) комплексов ДНК с гистонами и другими белками (см. раздел 1.3). Разное «содержание» ДНК в ядрах мужского гаметофита определяет их разную роль в эмбриогенезе и разную устойчивость к ионизирующему облучению (Koller, 1943; Ogur, 1951).

К сожалению, исследования содержания ДНК в отдельных ядрах покрытосеменных, также как и у голосеменных растений (Ермаков и др., 1980, 1981), наглядно демонстрируют несовершенство цитохимических, фотохимических методик. Материнские клетки макроспор и сами макроспоры по завершении мейоза дают отрицательную

(или слабую) реакцию на ДНК. Не выявляется ДНК ни в яйцеклетке, ни в центральных ядрах *ЗМ* (Поддубная-Арнольди, 1976).

В микроспороците политенные копии молекул ДНК  $256t$  нарабатывается еще перед «мейозом». После мейоза каждая микроспора получает политенные  $64t$  молекулы ДНК. Естественно принять, что уровень политениии генетического материала спермия, предназначенного для оплодотворения яйцеклетки, равен уровню политениии ядра яйцеклетки  $16t$ , а уровень политениии второго спермия, предназначенного для центральной клетки *ЗМ*, –  $32t$ . В таком случае развитие мужского гаметофита предстает как редукция политениии  $64t$  у микроспор с асимметричным распределением копий ДНК, заранее упакованных в неравные «связки». Продукты первого деления микроспоры - вегетативное ядро  $16t$  и генеративное  $48t$ . При следующем ассиметричном делении генеративного ядра  $48t$ , происходящем в пыльцевом зерне или в пыльцевой трубке после прорастания пыльцы, образуются два спермия с уровнем политениии:  $16t$  и  $32t$ .

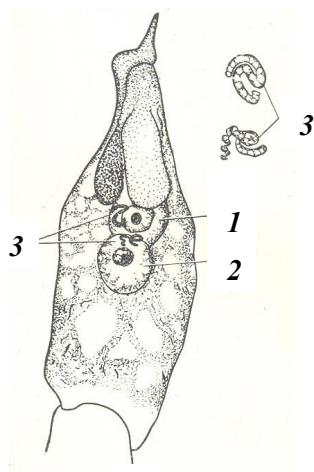
Появление двух неравнозначных по морфологии спермиев, так же как появление неравнозначных ядер в *ЗМ*, связано с исходным распределением молекул ДНК в хромосомах по неравночисленным «связкам», с последующим расхождением «связок» равного объема по разным дочерним ядрам.

Некоторые тристильные виды покрытосеменных образуют в разных пыльниках пыльцевые зерна трех разных типов (Волкова, 2011). Пылинки отличаются размером и функциональной специализацией, участвуя в опылении цветков разного полового типа. На основе единого генотипа образуются три типа дочерних микроспор. Подобную специализацию микрогаметофитов также можно объяснить предварительной расфасовкой хромосом по «связкам» трех типов, при наличии последующего отбора в разных пыльниках микроспор разного уровня политениии.

*ЗМ* и двойное оплодотворение покрытосеменных, не имеют аналогов в других растительных таксонах (Поддубная-Арнольди, 1976; Романов, 1945, 1971). Специфическая черта процесса – неравноценность, казалось бы, гомогенных продуктов дробления клеток, ядер (рис. 2.17). Чтобы объяснить разное поведение каждого из пары спермиев и существование нескольких характерных ролей у ядер *ЗМ*, в действии с названием - двойное оплодотворение, С.Г. Навашин, сформулировал гипотезу их энантиморфизма, предположив, что у спермиев и ядер *ЗМ* существуют правые D и левые L формы (Навашин, 1973; Молчан, 1969). Действительно, два спермия, выходящих из одной пыльцевой трубки, имеют разную морфологию и состоят, по меньшей мере, из двух субъединиц, часто закрученных спирально. Этот, «высший» уровень упаковки нуклеопр-

теидов в компактные структуры, соответствующие группам хромосом пока не исследован.

Пример надхромосомной организации генетического материала клетки – кольцевые структуры, объединяющие все хромосомы, присутствующие в геноме, можно найти у *Oenothera* sp. (Гершкович, 1968; Дубинин, 1970). Кольцевые структуры читаются также на отдельных препаратах в слившихся ядрах центральной клетки 3М злаков (Поддубная-Арнольди, 1976, см. рис. 19). Сверхорганизацию хромосом можно увидеть в поздней анафазе – ранней телофазе митоза клеток корневых окончаний, на стадии фрагмопласта, еще не дотянувшегося до клеточной стенки. В уплощенных дочерних клетках (ширина  $b$  клеток  $0.5 \div 0.2$  длины  $l$ ) все хромосомы плотно уложены бок о бок в две удлиненные структуры ( $b:l \approx 0.3$ ), занимающие объем будущих ядер (Атабекова и Устинова, 1967, *Aloe* sp., рис. 45; Ромедер и Шёнбах, 1962, *Picea abies* Karst., рис. 69; Устинова, 1965, *Allium cepa* L., рис. 9 и др.). Линейные и спирализованные структуры, состоящие из нуклеопротеидов и доставляемые спермиями к ядрам центральной клетки и яйцеклетки, полностью (или почти полностью) лишены собственной цитоплазмы. По существу, эффективный спермий покрытосеменных – гигантская «хромосома», объединившая в себя все политенные хромосомы микроспоры.



**Рис. 2.17.** Двойное оплодотворение у подсолнечника *Helianthus annuus* L. по С.Г. Навашину (Устинова, 1965).

1 – яйцеклетка;

2 – слившиеся ядра центральной клетки;

3 – спермии;

Справа те же спермии (3), увеличенные в три раза.

Е.Н. Герасимова-Навашина выделяет у покрытосеменных два основных типа оплодотворения яйцеклетки: премитотический и постмитотический (Герасимова-Навашина, 1957; Поддубная-Арнольди, 1976). В первом случае ядро яйцеклетки и спермий сливаются сразу при контакте, во втором – во время первого «митоза» неоплодотворенного ядра яйцеклетки. При слиянии второго спермия с ядрами центральной клетки 3М образуется триплоидное ядро, политенный «контейнер» всех ядер будущего эндосперма покрытосеменных.

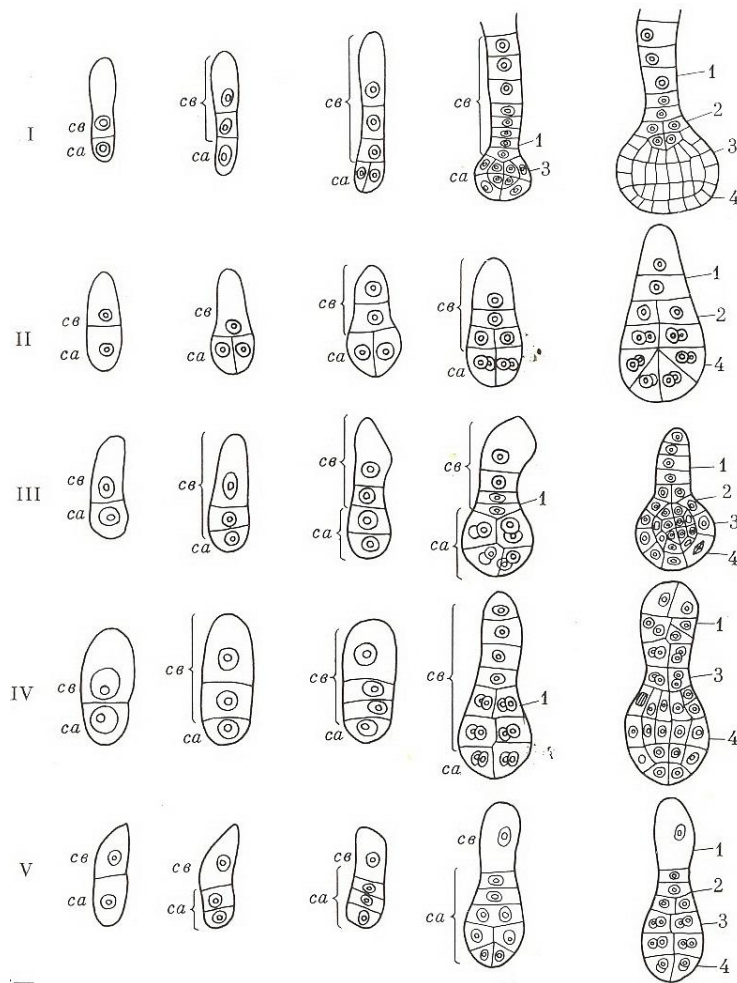
Попытаемся еще раз оценить возможное число политенных копий ДНК в хромосомах яйцеклетки и новообразованной зиготы, исходя из событий эмбриогенеза, следующих за оплодотворением.

После первого деления зиготы перегородкой, перпендикулярной микропилярно-халазальной оси семязачки, появляются две клетки: апикальная *ca* на халазальном полюсе и более крупная базальная *cb* на микропилярном (рис. 2.18). Из базальной *cb* клетки образуются суспензор (подвесок) и гипофиз (гипофизис) зародыша. Ткани эпикотила будущего дифференцированного зародыша возникнут из апикальной клетки *ca* (Эзау, 1980; Schnarf, 1931).

Производная от *ca* многоклеточная эмбриональная масса у покрытосеменных венчает цепочку клеток подвеска, производных от *cb*. Подвесок состоит чаще всего из 8 клеток (рис. 2.18, тип I *Scuciferae*). Для того чтобы к завершению формирования подвеска уровень политении *cb* был редуцирован до  $2t$  (предполагаемое состояние соматических клеток покрытосеменных растений), достаточно чтобы клетка *cb* обладала  $16t$  уровнем политении. Такая оценка возникает при условии последовательных делений всех клеток подвеска. Если каждая клетка суспензора делится снова и снова, цепочка клеток будет удлиняться следующим образом:  $16t \rightarrow 2 \cdot (8t) \rightarrow 4 \cdot (4t) \rightarrow 8 \cdot (2t)$ . Однако реальные размеры клеток подвеска и их ядер существенно различаются. Особенно выделяется крупная базальная клетка подвеска. По мере делений и удлинения суспензора (рис. 2.18; 2.19) уровень политении его клеток падает, а размеры клеток уменьшаются. Часто в цепочке подвеска можно выделить группы клеток одинакового (близкого) размера. По-видимому, дробления клеток суспензора проходят по иной схеме, и уровень политении клетки *cb* превышает  $16t$ . Например, при последовательных дроблениях дистальных клеток суспензора уровень политении будет изменяться от базальной  $256t$  до дистальной  $2t$  клетки следующим образом:  $256t \rightarrow 128t \rightarrow 64t \rightarrow 32t \rightarrow 16t \rightarrow 8t \rightarrow 4t \rightarrow 2t$ ; а оценка уровня политении *cb* составит  $512t$ . Соответственно, уровень политении оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) мог бы при таком сценарии дроблений достигать  $1024t$ , хотя, учитывая исходную асимметрию *ca* и *cb* производных зиготы,  $t$  родоначальной клетки может оказаться и другим.

Клетки, объединенные в цепочку суспензора, связаны между собой и с базальной клеткой многочисленными плазмодесмами. При развитии эмбриона по типу *Scuciferae* (рис. 2.18, тип I) дистальная клетка суспензора делится напоследок перегородкой, перпендикулярной его оси, и крайняя из двух образовавшихся клеток, «гипофиза», включается в образование собственно зародыша, формируя после серии дроблений

инициальную зону корня, корневой чехлик, инициали первичной коры (Эзау, 1980). У покрытосеменных растений, и у двудольных, и однодольных, производные *cb*-клетки образуют структуры, сохраняющие радиальную симметрию (рис. 2.18).



**Рис. 2.18.** Типы первичной дифференциации тела зародыша. По (Поддубная-Арнольди, 1976; Schnarf, 1931).

Типы: I – Cruciferae; II – Asteraceae; III – Solanaceae; IV – Chenopodiaceae; V – Caryophyllaceae.

Производные апикального ядра *ca* и базального – *cb*.

1 – суспензор; 2 – гипофиз; 3 – подсемядольное колено; 4 – семядоли.

Клетка *ca* делится сначала перегородками, параллельными оси суспензора (рис. 2.18, тип I). Затем следует поперечное деление. Образуются две тэтрады, затем два октанта клеток (напоминает дробления клеток *ЗМ*, только гамета порождает 1 октант, а зигота – 2 октанта). Размер клеток в процессе дроблений глобулярного зародыша уменьшается. Число клеток на глобулярной стадии развития достигает 64 (Эзау, 1980). Это позволяет предполагать  $64t$  политению хромосом клетки *ca*, или, учитывая  $2t$  статус соматических клеток покрытосеменных, –  $128t$ . При дальнейшей дифференциации производные апикальной *ca* клетки у двудольных растений утрачивают радиальную симметрию, зародыш уплощается и становится билатеральным. В результате последовательных дроблений гипофиза и *ca*-клеток образуется многоклеточный билатерально симметричный зародыш с радиально симметричным *cb*- производным гипокотилем (Эзау, 1980). У однодольных покрытосеменных растений симметрия *ca* - производных

структур зародыша полностью нарушена (из-за гибели одной из дистальных *ca* - производных клеток зародыша на стадии первого продольного деления?).

Особый тип развития зародыша *Piperaceae*, не отраженный на рис. 2.18, начинается с продольного деления зиготы плоскостью параллельной микропилярно - халазальной оси. Этот тип развития зародышей свойственен представителям *Loranthaceae* и обнаружен только в 7 семействах из 185 исследованных у покрытосеменных (Поддубная-Арнольди, 1976).

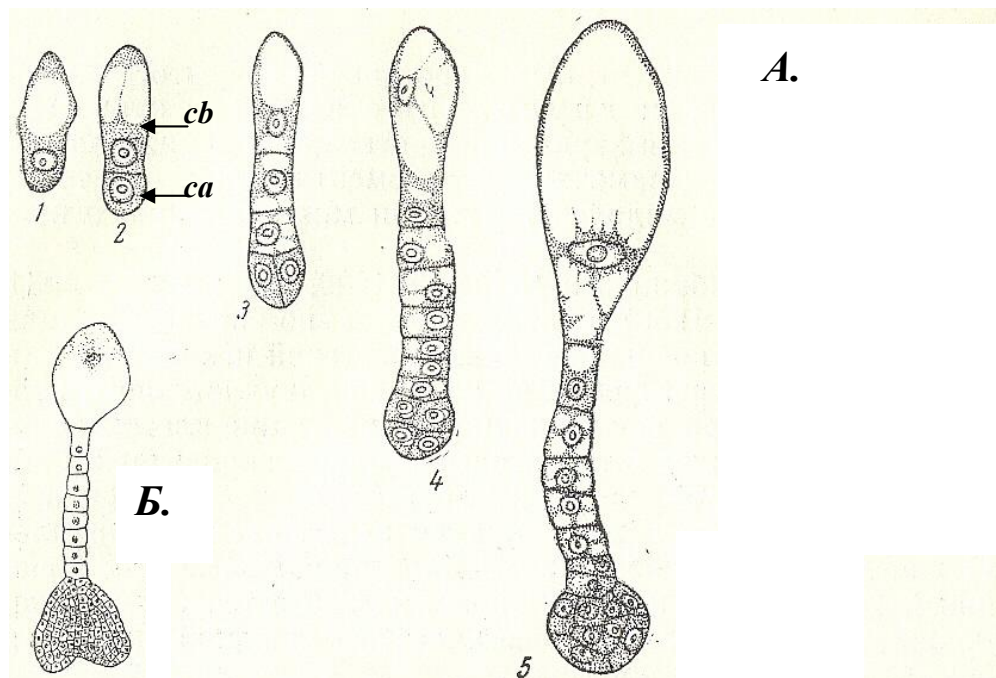
В ядрах клеток суспензора, антипод, синергид обнаружены гигантские политенные хромосомы с поперечными полосами, появляющимися при окраске красителями хроматина (Nagl, 1962, 1969). У *Phaseolus coccineus* L. копияность ДНК в базальном ядре подвеска достигает  $4096t$  (Nagl, 1962). По J. Bochdanowicz уровень копияности ДНК в клетках суспензора *Alisma plantago-aquatica* L., определенный по содержанию ДНК в ядрах, нарастает по мере развития зародыша от  $2t$  до  $1024t$  (Bochdanowicz, 1973). Возможно, при этом синтезируются новые копии молекул ДНК, но, как уже отмечалось, нарастание содержания ДНК в ядре может отражать, не только синтез новых молекул, но и деконденсацию наличных молекул ДНК в хромосомах (см. рубрику 1.3). Считается, что развитый и долго сохраняющийся суспензор обеспечивает зародышу лучшие условия питания и приспособленность к колебаниям внешних условий (Поддубная-Арнольди, 1976). Короткие суспензоры образуются при остановке дроблений клеток на том или ином уровне политении.

Итак, при наиболее распространенном *Cruceferae* типе развития зародыша (рис. 2.19), апикальная клетка поделившейся зиготы *ca* имеет геном с уровнем политении  $64t$ . Оценки уровня политении базальной клетки *cb* лежат в пределах  $16 < t < 512(4096)$ . В целом зигота, предполагая ее асимметричное деление  $64t + 192t$ , может иметь уровень политении  $256t$ .

Уровни политении яйцеклетки  $16t$  и  $32t$  ядер центральной клетки *ЗМ*, названные выше, при анализе дифференциации ядер *ЗМ* (табл. 2), отражают минимальные значения, необходимые для появления всех составляющих 8-клеточного *ЗМ*. Реальный уровень политении ядер может оказаться в  $2^n$  раз выше, как из-за более высокого исходного  $t$ -уровня ядер *ЗМ*, так и из-за возможности повторных циклов синтеза ДНК в дочерних ядрах, разрешенных благодаря проницаемости *ЗМ* покрытосеменных растений для нуклеопротейдов, поступающих извне, от тканей спорофита предыдущего поколения.

Принимая условие равенства копияности гаплотипов яйцеклетки и оплодотворяющего ее спермия, мы ожидаем, что минимальный уровень политении хромосом

спермия, оплодотворяющего яйцеклетку -  $16t$ . Соответственно, уровень политении макро- и микроспор -  $128t$  и  $64t$ . Однако, анализ численности продуктов дробления оплодотворенной яйцеклетки вынуждает нас увеличить оценки уровня политении макро- и микроспор, в сравнении с оценками, полученными при описании ядер  $3M$  (табл. 2).



**Рис. 2.19.** Эмбриогенез крестоцветного растения *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. (Устинова, 1965).

*А.* Зигота (1) дробится на базальную *cb* и апикальную *ca* клетки (2). Базальная клетка *cb* образует 8-клеточный подвесок зародыша; апикальная *ca* формирует глобулярную массу эмбриональных клеток (3-5). Вслед за глобулярной фазой дифференциации тканей зародыша (*А*) начинается билатеральная фаза его развития (*Б*).

Еще один путь оценки  $t$  – подсчет числа производных клеток, образующихся в результате делений ядер центральной клетки  $3M$ . В свободноядерных эндоспермах *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl. и *Triticum aestivum* L. насчитывается  $\sim 2048$  ядер (Петрова, 1970). Если исходить из этого, хромосомы центральных ядер пред началом делений имеют уровень политении  $2048t$ . Отметим, что определенный таким образом уровень политении центральных ядер  $3M$  покрытосеменных растений точно соответствует уровню политении функциональной макроспоры у голосеменных (см. раздел 2.1). Совпадение кажется формальным: в случае голосеменных гаплоидный эндосперм развивается до оплодотворения, триплоидный эндосперм покрытосеменных – после (Поддубная-Арнольди, 1976). Возможно, однако, что предельное число политенных копий мо-

лекулы ДНК, помещающихся в хромосоме, отражает общие структурные, стереохимические ограничения мультипликации ДНК.

Иногда при образовании первичного ядра эндосперма спермий сливается только с одним из ядер центральной пары *ЗМ*. Иногда эндосперм образуется без оплодотворения и без предварительного слияния полярных ядер из одного полярного ядра. В результате клетки эндосперма могут быть и диплоидными, и гаплоидными. Но типичный случай – триплоидия эндосперма. Еще первые подсчеты хромосом в клетках эндосперма у *Capsella bursa pastoris* L. и *Crepis virens* Vill. в начале XX века показали триплоидность их кариотипа (Навашин, 1915). Отметим, что триплоидия ядер центральной клетки *ЗМ* говорит о равенстве пloidности набора хромосом в центральных ядрах *ЗМ* (потенциального) и в ядре спермия, принявшего участие в сингамии.

Приведенная выше модель  $16t$  уровня политении ядер спермия, оплодотворяющего  $16t$  яйцеклетку, и  $32t$  у спермия, сливающегося с  $32t$  центральными ядрами *ЗМ* отражает лишь минимальные требования к уровню политении ядер, задействованных в двойном оплодотворении. Если центральные клетки имеют по  $2048t = (32 \cdot 64)t$ , то уровень политении всех предшествующих стадий следует также увеличить в 64 раза. Необходимо учитывать, однако, и возможность синтеза дополнительных политенных копий ДНК, внутри проницаемых для нуклеотидов каллозных оболочек *ЗМ*. Нередко происходит лизис тапетальных (интегументальных) клеток, окружающих центральную клетку, их содержимое переходит внутрь *ЗМ* с последующим пищевым использованием поступившего цитоплазматического материала (Эзау, 1980).

По замечанию И.Д. Романова (1945) *ЗМ* покрытосеменных проходит в своем онтогенезе (начиная от материнской клетки макрогаметофита) всего 3-5 делений с образованием 4-16 свободных ядер, тогда как у голосеменных происходит 8-11 делений – с образованием 256-2048 ядер. Вроде бы наблюдается тенденция к упрощению эмбриогенеза. Однако число ядер в триплоидном эндосперме покрытосеменных не уступает числу ядер в макрогаметофите хвойных. Различие не в числе продуктов дробления и не в уровне политении исходных ядер. У хвойных дробление эндосперма предваряет созревание яйцеклетки и сингамию. У покрытосеменных ядра центральной клетки *ЗМ* начинают делиться только после факта двойного оплодотворения.

Процессы эмбриогенеза у голосеменных и покрытосеменных трудно сопоставимы. Покрытосеменные демонстрируют, по-видимому, премейотический (прегаметический) синтез молекул ДНК. «Гаметы» (макро- и микроспоры) покрытосеменных выходят из «мейоза» имея по много десятков политенных молекул ДНК в хромосомах. Ядра



соматических клеток *Angiospermae*, делящихся митозом, содержит не по одной, а по две молекулы ДНК на хромосому на стадии  $G_1$  (на стадии  $G_2$  - по 4 молекулы).

У голосеменных сингамия половых ядер происходит при разном уровне политении: яйцеклетка  $32t$  и спермий  $1t$  (у некоторых видов спермии  $2t$ , возможно, -  $4t$ ). Разница уровней политении ликвидируется в процессе проэмбриогенеза в момент «истинной сингамии». У покрытосеменных ядра сливаются, обладая, по-видимому, одинаковым уровнем политении.

Симультактивное митотическое деление 4-х ядер  $3M$  покрытосеменных (деление V по схеме И.Д. Романова (табл. 1, 2)) завершается появлением восьми неравноценных ядер. Наиболее естественным объяснением их неравноценности представляется асимметричное деление макроспоры на производные ядра с разным уровнем политении. Предварительная упаковка в ядре мегаспоры политенных молекул ДНК, в неравноценные связки (по  $t = 4, 8, 16, 32$  штуки), с последующим корпоративным расхождением связок с одноименным  $t$  при делении к разным полюсам ахроматинового веретена, по разным дочерним ядрам, обеспечивает неравноценность ядер-продуктов деления мегаспоры у покрытосеменных растений. У голосеменных также возможны асимметричные деления клеток, например, клеток подвеска зародыша (см. рис. 2.12), или клеточек-трубок, инициирующих соматический эмбриогенез (Третьякова и Ижболдина, 2009), но асимметричные деления не составляют у них обязательную основу гаметогенеза.

У голосеменных деления ядер (клеток) эндосперма и проэмбрио идут на фоне последовательной редукции политении макроспоры, «женской гаметы» до уровня ( $1n, 1t$ ). Нарушение строгой последовательности делений клеток макрогаметофита на генетически равноценные продукты можно увидеть только в выделении инициалей архегониев и в задержке редукции политении яйцеклеток на фоне продолжающегося дробления ядер макрогаметофита. Оплодотворение и образование истинной зиготы у голосеменных происходит после уравнивания гаплотипа макроспоры и спермия. У покрытосеменных зигота возникает при сингамии половых клеток с одноименным уровнем политении. Зигота дробится и редуцирует политению хромосом до двухнитевого  $2t$  состояния, уже после оплодотворения, образуя в конечном итоге клетки ( $2n, 2t$ ).

Дробящиеся эмбриональные структуры обладают у голосеменных радиальной симметрией, образуя зародыши, вписанные в тела вращения. Покрытосеменные лишь в раннем эмбриогенезе образуют глобулярную зародышевую массу (до 64 клеток). С началом дифференциации зачатков семядолей зародыши утрачивают радиальную симметрию и приобретают билатеральную у двудольных растений или становятся асси-

метричными у однодольных (Эзау, 1980). Лишь производные гипофиза (продукт дистальной клетки суспензора) формируют у покрытосеменных радиально симметричные структуры зародышевой оси на корневом полюсе эмбриона, в продолжении подвеска.

Макрогаметофит голосеменных достаточно надежно изолирован от общения с окружающими тканями материнского спорофита дифференцированной оболочкой - спородермой. Зародышевый мешок покрытосеменных окружен эластичной, тонкой каллозной пленкой, проницаемой для относительно крупных молекул олигосахаридов и нуклеотидов, свободно поступающих от окружающих тканей.

Высокий уровень копийности генома  $256t$  микроспороцита покрытосеменных растений, вероятно, наращивается еще до «мейоза», до дробления на 4 микроспоры – пылинки по  $64t$ . Деление микроспороцита можно назвать мейозом, в классическом понимании, а продукты деления гаметами, лишь с определенными оговорками. У голосеменных же микроспороцит претерпевает, по-видимому, истинный мейоз, образуя гаметы ( $1n$ ,  $1t$ ), и только после мейоза микроспоры приобретают необходимый уровень политении ( $1n$ ,  $32t$ ). В процессе дифференциации микрогаметофита у голосеменных уровень политении снова редуцируется до  $1t$  у спермиев (см. рис. 2.6; 2.7). У покрытосеменных два спермия имеют неравный уровень политении: у одного  $t$  соответствует политении – яйцеклетки, не менее  $16t$ , у другого  $t$  на уровне центральных клеток –  $32t$ . Возможно также, что уровни политении спермиев выше указанных значений  $t$  в 64 раза.

Сложность и поливариантность системы эмбриогенеза покрытосеменных соответствует повышенной изменчивости продуцируемых эмбриональных структур. Вероятно, в этом кроется основная причина эволюционной подвижности *Angiospermae*. Современные покрытосеменные растения насчитывают более ~240 000 видов (~13 000 родов из ~350 семейств). Голосеменные только ~2 000 видов, в том числе ~550 видов хвойных (Коровин и Зуихина, 2010 и др.).

### **2.3. Политения – необходимое условие старта эмбриогенеза**

Воспроизведение молекул ДНК - основная задача деления клеток. Можно сказать, что это вообще основная задача всего живого вещества, известного нам (у некоторых вирусов, правда, функция «конвариантной редупликации» возложена на РНК). Хроматиды, соответствующие гигантским молекулам ДНК, сцепленным с сопутствующими белками - гистонами, перед делением (митозом или мейозом) синтезируют на собственной исходной матрице копии молекул ДНК. В ядрах клеток, инициирующих лавинообразные деления эмбриогенеза и морфогенеза, синтезируются множест-

венные политенные копии молекул ДНК (во всех хромосомах инициальной клетки воспроизводится в норме одинаковое число копий). Политения защищает информационные молекулы от мутационных повреждений. При несоответствии стандарту, девиации нуклеотидных последовательностей в одной или нескольких нитях, молекулы ДНК коррегируются согласно преобладающему варианту. Политения – средство защиты от давления мутаций яйцеклеток, инициалей первичных и вторичных меристем и фотосинтезирующих клеток. Образование пуфов, с выпетливаниями нитей ДНК в местах дислокации транскрибируемых генов (Боген, 1970) дает возможность получить молекулы мРНК и их продукты в количестве, умноженном на число  $t$ . Многокопийные варианты позволяют в ударном темпе экспрессировать отдельные нужные гены «в нужное время». Поделившиеся клетки с разным уровнем политения обретают разную судьбу. «В современных исследованиях случаи обнаружения эндомитозов настолько участились, что возникает вопрос, не является ли этот тип деления обязательным спутником дифференциации некоторых клеток растительных тканей» (Атабекова и Устинова, 1967). Политения – необходимый атрибут раннего эмбриогенеза растений и животных (Баранцева, 1992; Гершкович, 1968; Ермаков и др., 1980; Мазунин и Володько, 2010; Мэзия, 1963).

Асимметричное деление, предшествующее началу эмбриогенеза, предполагает неравное распределение политенных копий молекул ДНК по дочерним клеткам и предварительную упаковку молекул в связки, из разного числа молекул. По Д. Мэзия асимметричные деления всегда свидетельствуют о политении генома материнской клетки (Мэзия, 1963). В культуре тканей появление политенных клеток столь же необходимо для старта эмбриогенеза, как в естественных условиях необходима  $32t$  политения яйцеклетки хвойных или не менее  $16t$  - покрытосеменных.

Соматический эмбриогенез в культуре каллусов впервые был инициирован у гевеи *Daucus carota* в суспензии отдельных клеток и небольших клеточных групп, (Reinert, 1958; Steward e.a., 1958). В настоящее время опыты с культурами тканей, завершившиеся образованием зародышей, а затем взрослых растений, выполнены у огромного числа видов, еще больше видов показало способность к эмбриогенезу *in vitro* (Поддубная-Арнольди, 1976). Дифференциация зародышей, «эмбриоидов» (Поддубная-Арнольди, 1976; Vasil & Hildebrandt, 1966) при соматическом эмбриогенезе начинается с появления крупных политенных клеток. В каллусной культуре хвойных эмбриогенез инициируют особые клетки – «трубки» длиной 200 мкм (нормальные клетки изодиаметричны ~20 мкм). Только после асимметричного деления клеток- трубок, производ-

ный мелко клеточный пояс, формирующийся из меньшей дочерней клетки, начинает дробиться, образуя эмбриональную массу, превращающуюся при соответствующей последовательности пассажей культуры на разные питательные среды в дифференцированный проросток (Третьякова и Ижболдина, 2009).

В культуре пыльцевых зерен на искусственной питательной среде у представителей семейств *Poaceae*, *Solanaceae*, *Cruciferae* и других образуются андрогенные гаплоидные «эмбриониды». Возникнув, из вегетативной клетки пыльцы, они проходят глобулярную, затем двусемядольную стадии (Guha & Maheshwari, 1964, 1966; Nitsch, 1971; Norrell, 1973; Zenkteler, 1971 и др.). Благодаря политении хромосом, предположительно, 16t, вегетативное ядро способно увеличивать в культуре свою метаболическую и морфогенетическую активность (Поддубная-Арнольди, 1976)

Возникновение «эмбрионидов» у растений в естественных условиях (Поддубная-Арнольди, 1976; Эзау, 1980; Konar & Nataraja, 1965 и др.) также связано с особыми тканями и органами, образующими политенные клетки. Это широкие и агрегатные флоэмные лучи, вторичные листовые меристемы, травматические каллусы и т.п.

В ходе эмбриологических процессов у животных политения, по-видимому, не менее значима, чем у растений (Дубинин, 1970; Гершкович, 1968; Мэзия, 1963). Достаточно вспомнить гигантские хромосомы овоцитов позвоночных, или хромосомы клеток слюнных желез личинок насекомых (см. рис. 1.1-1.3). Судя по различиям размеров гамет (объем яйцеклетки позвоночного примерно в 500 раз больше объема сперматозоида) и автоматизму первых дроблений оплодотворенной яйцеклетки, эмбриогенез позвоночных протекает также на фоне редукции высокого уровня политении материнского генома. Клетки бластомеры до 8-го дробления сохраняют тотипотентность, в дальнейшем утрачиваемую (Мазунин и Володько, 2010). Характерная особенность бластомеров – отсутствие роста клеток между делениями, что присуще производным политенных клеток. Вследствие этого, при каждом синхронном дроблении объем клеток уменьшается вдвое (Биологический ..., 1989).

Политения, вероятно, – всеобщая основа дифференциации клеток у многоклеточных организмов (Becker, 1964). Наличие пачек хромосом, в разной степени взаимосвязанных между собой, определяет возможность асимметрических делений политенных клеток и придает дополнительную степень свободы процессу дифференциации продуктов деления (Мэзия, 1963).

## Глава 3.

### Политенная модель работы камбия

Анализируя работу камбия, я ограничусь рассмотрением древесных видов и, преимущественно, тем, как инициальные клетки стволового камбия производят веретеновидные элементы ксилемы (древесины).

Камбий древесных пород, латеральная меристема, представленная камбиальным цилиндром ствола (стебля). Вовне от «цилиндра» камбий порождает клетки луба (флоэмы), а внутрь - клетки древесины (ксилемы). Камбий состоит из лучевых и веретеновидных клеток-инициалей. Продукты деления лучевых и веретеновидных инициалей дифференцируются в принципиально различные элементы ксилемы и флоэмы древесного растения. Продукты лучевых – в радиальные цепочки паренхимных клеток, а веретеновидных – в клетки удлиненные аксиально. Группа клеток лучевой инициали своими общими очертаниями напоминает инициаль веретеновидного элемента, разделенную на несколько клеток поперечными перегородками. Кроме этого, среди камбиальных инициалей встречаются особые, специализированные группы клеток, производные которых образуют дополнительный элемент древесины и луба, - многорядные, широкие лучи. У кольцесосудистых лиственных пород, широкие лучи видны на срезах и сколах древесины невооруженным глазом (Эсау, 1969; Ширнин, 1999 и др.). На поверхности камбиального цилиндра инициали многорядных (широких) лучей встречаются значительно реже, чем однорядных. Наиболее широкие, комплексные (агрегатные) лучи служат потенциальными очагами зарождения во флоэме боковых придаточных органов, побегов, корней, а у травяных растений еще и «эмбриоидов» (Коровин и Курносов, 2004; Поддубная-Арнольди, 1976; Эсау, 1980; Bannan, 1937). Инициали широких лучей, судя по их выдающейся способности к морфогенезу, обладают высоким уровнем политении.

На « типовые » клетки камбия: инициали веретеновидных элементов и однорядных (« олигорядных ») лучей, - приходится ~99% поверхности камбиального цилиндра. Инициали веретеновидных элементов занимают около 90% площади камбия, инициали « олигорядных » сердцевинных лучей - около 8-9%. Термин « сердцевинные лучи », прижившийся в отечественной литературе, не точен, поскольку появление большинства лучей в древесине фиксируется не от сердцевины или вблизи от нее, а на более поздних этапах развития стебля. Л.Л. Новицкая предлагает именовать сердцевинные лучи про-

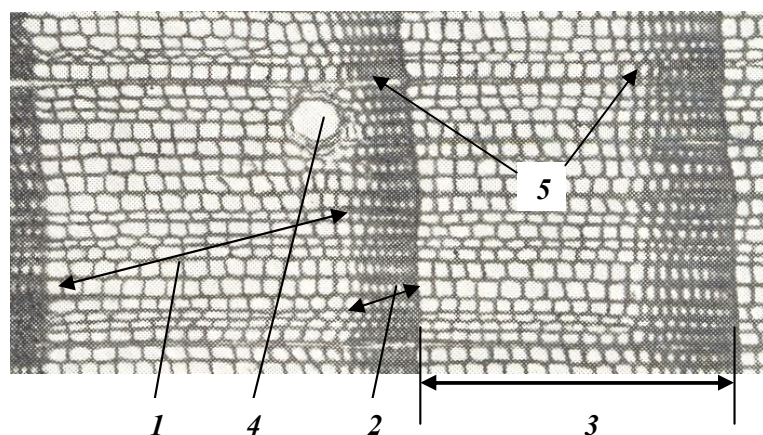
сто лучами, или ксилемными и флоэмными лучами в зависимости от их местонахождения (Новицкая, 2008).

У дуба черешчатого инициали олигорядных лучей, шириной в один – три ряда клеток, занимают в среднем ~8% поверхности камбиального цилиндра стебля. Инициали более широких лучей - ~ 1% (Романовский и др., 2008). Основная площадь камбиального цилиндра (~91%) приходится на инициали веретеновидных элементов.

Дальнейшая «позиционная» специализация продуктов деления камбиальных инициалей происходит позже, когда камбий удаляется от них, оставляя производные клетки за собой в зоне дифференциации ксилемы, или отодвигая их перед собой к периферии стебля (ствола) в зону дифференциации флоэмы.

### 3.1. Последовательность формирования клеток камбием хвойных

Основной веретеновидный элемент ксилемы хвойных пород - трахеиды. От параметров трахеид, от их среднего числа в радиальных рядах клеток, отложенных камбием за время формирования годичного кольца ксилемы, зависят средние объемные и технические характеристики древесины (Уголев, 2001 и мн. др.). Клеточные полости трахеид заполнены протопластом лишь на короткое время. Затем, еще до конца вегетации, протопласты отмирают, клетки превращаются в элементы механической и, благодаря порам на радиальных стенках, проводящей ткани. Клеточные стенки трахеид - основная структурная единица ксилемы. Их масса у хвойных древесных пород примерно на треть определяет суммарную (стебли, корни, листья) годичную продукцию биомассы (Экосистемы ..., 2004). На поперечном срезе древесины ствола (стебля) сосны видна однородная сеть повторяющихся радиальных рядов сечений трахеид, с редкими вкраплениями смоляных каналов и радиальными тяжами ксилемных лучей (рис. 3.1).



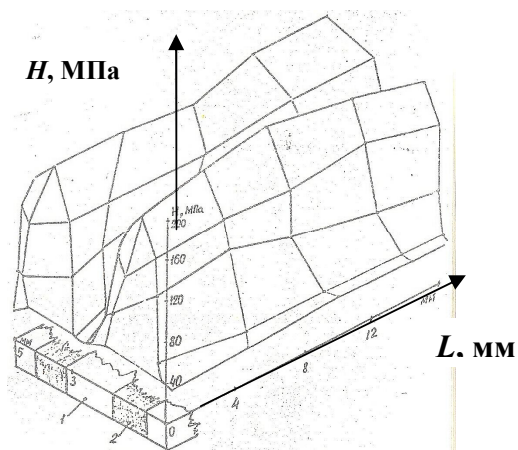
**Рис. 3.1.** Древесина *Pinus sylvestris* L., поперечный срез ствола (Вихров, 1959).

1 –ранние трахеиды; 2 – поздние трахеиды; 3 – годичный ряд трахеид; 4 - смоляной канал, 5- радиальная серия паренхимных клеток - луч.

Дополнительное разнообразие веретеновидных элементов ксилемы возникает в процессе позиционной дифференциации производных камбия. У хвойных деревьев

благодаря дополнительной дифференциации образуется редкая древесная тяжевая паренхима и смоляные каналы, окруженные паренхимными обкладками из клеток-спутников (рис. 3.1).

Границы годовичных приростов (колец) обычно хорошо различимы на поперечных срезах стеблей (стволов) хвойных пород. Годичный слой заканчивается отложением более плотной поздней древесины, сформированной толстостенными трахеидами (рис. 3.1 и 3.2). Ранние трахеиды, отложенные весной, имеют более крупные просветы клеточных полостей, иные, чем у поздних трахеид, физико-механические свойства и отражательную способность сечений клеточных стенок (Стасова, 1991; Фрей-Вислинг и Мюлеталер, 1968). Как правило, физико-механические свойства ранней и поздней древесины хвойных деревьев, чрезвычайно контрастны. У лиственницы сибирской, например, плотность ранней древесины  $380 \text{ кг м}^{-3}$ , а поздней –  $960 \text{ кг м}^{-3}$  (рис. 3.2). Интегральная плотность образца лиственничной древесины ( $700 \text{ кг м}^{-3}$ ) - средневзвешенная из плотностей ранней и поздней зон годовичного прироста (Санаев, 1980).



**Рис. 3.2.** Микро твердость  $H$  поверхности радиального среза ксилемы лиственницы при перемещении  $L$  вдоль и поперек годовичного кольца (Санаев, 1980).

$1$  – ранняя зона;  $2$  – поздняя зона.

Микротвердость ранней древесины *Larix sibirica* Ledeb.–  $H = 20 \text{ МПа}$ , поздней  $H = 134 \text{ МПа}$ .

Число трахеид, образовавших за год в радиальную серию, и средний радиальный поперечник их сечений определяют ширину годовичного кольца хвойных древесных пород (Кузьмин и Ваганов, 2007). Радиальный поперечник трахеид  $d_r$ , завершивших рост и обретших нерастяжимые клеточные стенки (Фрей-Вислинг и Мюлеталер, 1968), уменьшается в течение вегетации (рис. 3.3).

У сосны обыкновенной в условиях I-II бонитета  $d_r$  трахеид, дифференцирующихся в начале вегетации  $50\text{-}60 \text{ мкм}$ , - в конце  $d_r = 10 \text{ мкм}$ . Пограничный размер  $d_r \approx 30 \text{ мкм}$ . Протопласты трахеид, имеющих  $d_r \leq 30 \text{ мкм}$ , долгое время остаются живыми и откладывают утолщенные вторичные клеточные стенки (Романовский и др., 2009). У поздних трахеид отношение величины просвета трахеиды, «люмена» к  $d_r$  резко сокра-

щается, а отношение толщины клеточных стенок к «люмену» возрастает (Шипицына, 2007). Рубеж, разделяющий ранние и поздние трахеиды,  $d_r \approx 30$  мкм - константная характеристика вида *Pinus sylvestris* L. (рис. 3.3).



**Рис. 3.3.** Радиальный размер трахеид ( $d_r$ ) и толщина клеточных стенок ( $b$ ) в годичном кольце *Pinus sylvestris* L. (Шипицына, 2007).

В поздней древесине отношение толщины клеточных стенок к величине просвета, «люмена» ( $2b : (d_r - 2b)$ ) скачкообразно возрастает.

Делясь периклинально, перегородками параллельными образующим поверхности камбиального цилиндра, камбиальные инициали строят радиальные цепочки производных клеток (Иванов, 1939; Эсау, 1969; Bailey, 1919; 1920; 1923 и др.). От камбия к центру ствола отходят – ксилемные ряды (древесина), а к периферии ствола – флоэмные (луб). Типичное соотношение ксилемных и флоэмных производных камбия в стволе генеративно спелой особи (фазы *g* по Смирновой и др., 1999) сосны обыкновенной представлено на рис. 3.4.

Клеток ксилемы за сезон образуется в два раза больше, чем клеток флоэмы (Новицкая, 2008 и др.). Впрочем, у отдельных видов хвойных, например *Thuja occidentalis* L., преобладание ксилемных производных камбия над флоэмными может быть, по-видимому, еще большим, не двух, а восьмикратным (Эсау, 1980, с 163-164). У старовозрастных, перестойных деревьев сосны обыкновенной число клеток ксилемы и флоэмы в годовом приросте примерно одинаково (Астраханцева, 2009).

Приращение числа клеток поочередно происходит то во флоэмном, то в ксилемном радиальных рядах камбиальных производных. Поделившись, одна из дочерних клеток сохраняет статус инициали, другая претерпевает серию делений и ее производные образуют порцию волокнистых элементов ксилемы, если они отходят от камбия к оси древесного цилиндра, или флоэмы, если вовне. Камбиальная инициаль «мигает», отчленяя порции клеток (кванты) то ксилемного, то флоэмного ряда (рис.3.4).

Инициальные клетки камбия (рис.3.4, И), делясь синхронно на протяженных дугах поперечного сечения ствола, продуцируют тангенциальные слои дочерних клеток. Слой производных от И клеток порождает радиальные ряды, делящихся, а затем дифференцирующихся веретеновидных элементов, взаимосвязанных плазмодесменными



тяжами. Вместе с И делящиеся клетки ксилемы и флоэмы составляют камбиальную зону. В камбиальной зоне генеративно спелого *g* дерева до начала дифференциации каждая клетка, производная от И, должна поделиться на две во флоэмном радиальном ряду или на четыре - в ксилемном (рис. 3.4). В зонах дифференциации волокнистых элементов число клеток удваивается: четыре клетки во флоэме и восемь в ксилеме.

Зона дифференциации клеток флоэмы	6	6	6	6	6	Созревающая флоэма
	5	5	5	5	5	
	4	4	4	4	4	Радиально расширяющиеся клетки флоэмы
	3	3	3	3	3	
	Камбиальная зона	2	2	2	2	2
1		1	1	1	1	
И		И	И	И	И	Камбиальные инициалы
1		1	1	1	1	Делящиеся клетки ксилемы
2		2	2	2	2	
3		3	3	3	3	
4		4	4	4	4	
Зона дифференциации клеток ксилемы	5	5	5	5	5	Радиально расширяющиеся клетки ксилемы
	6	6	6	6	6	
	7	7	7	7	7	
	8	8	8	8	8	Созревающие клетки ксилемы
	9	9	9	9	9	
	10	10	10	10	10	
	11	11	11	11	11	
	12	12	12	12	12	

**Рис. 3.4.** Зоны формирования камбиальными инициалами (И) клеток флоэмы и ксилемы (Коровин и Курносов, 2004) на поперечном срезе ствола (стебля) генеративно спелого *g* (Смирнова и др., 1999) хвойного дерева.

Предположение о необходимости политении хромосом камбиальных инициалей родилось из попыток объяснить случаи шаговых изменений ширины годичных колец древесины (Магомедмирзаев, 1968, Романовский и Щекалев, 2009). Незначительные вариации мощности радиального ряда ксилемных производных камбия ( $\pm 1$  клетка) при визуальном наблюдении не были бы заметны. А вот потеря или добавление кванта из  $\sim 10$  клеток будет очевидна. Если число трахеид в радиальном ряду пополняется квантами, то ширина годичного кольца древесины будет предпочтительно принимать опре-

деленные значения. Даже одно годичное кольцо в разных секторах поперечного сечения стебля нередко скачкообразно изменяет ширину, что вполне естественно, если инициали на разных дугах камбиального цилиндра «испускают» разное число ксилемных квантов.

Средний радиальный поперечник трахеид хвойных древесных пород при сечении клеток на середине их длины  $d_r = 30 \div 35$  мкм. Если трахеиды появляются квантами, пропорциональными числу  $t = 2^i$  политенных копий молекулы ДНК в хромосомах инициали, а затем число клеток в составе кванта еще и удваивается при переходе от рас- делительных делений, редуцирующих уровень  $t$ , к митозу (см. рис. 2.14), то добавка или выпадение кванта из  $2^3 \cdot 2 = 16$  элементов ( $\pm 0.48 \div 0.56$  мм) вполне уловима глазом; тем более, - кванта из  $2^4 \cdot 2 = 32$  элементов ( $\pm 0.96 \div 1.12$  мм).

Камбиальные производные (ксилемные и флоэмные) создаются поочередными порциями. За квантом флоэмных производных следует квант ксилемных производных. После каждого деления камбиальная инициаль переходит из фазы  $G_2$  в фазу  $G_1$  и берет паузу, необходимую для синтеза новых молекул ДНК, число которых после деления уменьшилось вдвое. Во время этой паузы производные клетки ксилемного ряда претерпевают в камбиальной зоне серию делений, выходят в зону дифференциации, расширяются в радиальном направлении, а затем, достигнув конечного размера, начинают созревать, наращивая изнутри вторичные оболочки (рис. 3.4).

Удобнее всего наблюдать радиальные ряды клеток, отчленяемых камбиальными инициалами наружу (флоэмные ряды) или внутрь ствола (ксилемные), у хвойных пород, у которых они наиболее упорядочены. Классические схемы камбиальной зоны и зон дифференциации клеток флоэмы и ксилемы (рис. 3.4) первоначально были разработаны именно для хвойных деревьев (Иванов, 1939; Bailey, 1920; 1923 и мн. др.).

Попытаемся подробнее проследить порядок образования веретеновидных элементов ксилемы хвойных пород, исходя при этом из предположения, что по окончании дифференциации трахеида получает цитоплазму с ядром, содержащим одно-копийный,  $1t$  набор молекул ДНК.

Для хвойных деревьев, вступивших в период генеративной зрелости  $g$  (Смирнова и др., 1999), политенная модель деления камбиальных инициалей выглядит следующим образом. Перед делением, в фазе  $G_2$  клеточного цикла, каждая хромосома инициалей обладает 16-ю копиями молекулы ДНК в виде  $16t$  нитей - хромонем. При этом диплоидная  $2n$  инициальная клетка  $G_2$  содержит  $32c$  дозы ядерной ДНК ( $c$  - характеризует одноклеточное состояние ядер у гаплоида  $1n$  в пресинтетической фазе  $G_1$ ).

После деления политенной камбиальной инициали  $16t \rightarrow 8t+8t$ , - две дочерние клетки должны выбрать, которая из них (наружная или внутренняя) останется исполнять роль инициали. Инициаль будет снова наращивать копии молекул ДНК от  $8t$  до  $16t$ . Вторая клетка  $8t$  пополнит ксилемный ряд, если она располагается внутри камбиального цилиндра, или флоэмный ряд, если снаружи. При первом делении в сезоне вегетации инициалью становится обычно внутренняя клетка, наружная  $8t$  дает производные флоэмного ряда (Коровин и Курносов, 2004). При последующих делениях выбор судьбы дочерних клеток происходит в режиме чередования: то внутренняя, то наружная клетка сохраняют статус камбиальной инициали. Соответственно, то наружная, то внутренняя клетка становится родоначальницей флоэмного или ксилемного кванта.

Ксилемный радиальный ряд трахеид, вытянутый от инициали в сторону сердцевины стебля, начинается в камбиальной зоне четырьмя делящимися клетками (рис. 3.5, клетки «1-4»). За ними следует зона дифференциации ксилемы, включающая 8 клеток (рис. 3.5, клетки «5-12»). В этой дистальной (относительно камбия) восьмерке четыре расширяющихся клетки более или менее синхронно преобразуют свои размеры, от плоских, сжатых в радиальном направлении, характерных для клеток камбиальной зоны, к более или менее изодиаметрическим (рис. 3.5, клетки «5-8»). Достигнув в поперечном сечении формы, стандартной для клеток зрелой ксилемы, трахеиды начинают «созревать» (рис. 3.5, клетки «9-12»), наращивая вторичные клеточные оболочки, не подлежащие дальнейшему растяжению. В каждой из двух лидерных, дистальных тетрад первого ксилемного кванта (клетки «5-8» и «9-12», квант *I* на рис. 3.5) все 4 клетки имеют близкие размеры, толщину оболочек, консистенцию и окраску цитоплазмы (Иванов, 1939; Коровин и Курносов, 2004; Bailey, 1919, 1923).

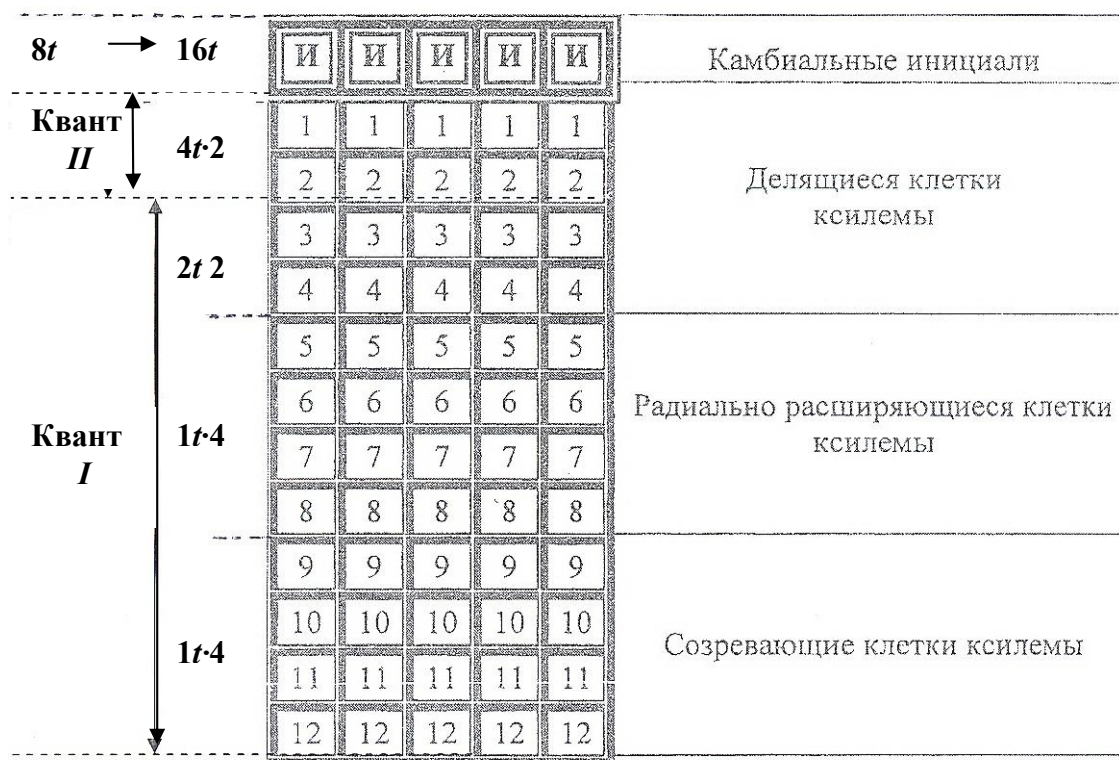
На рисунках 3.4 и 3.5 радиальные размеры всех клеток (инициальной «И» и ее производных «1-12») условно изображены одинаковыми. На самом же деле, камбиальные инициали и делящиеся клетки «1-4» радиально приплюснуты. Отношение их тангенциального поперечника к радиальному:  $\eta \approx 5 \div 10$ . Клетки «5-8» увеличивают свой радиальный размер, их сечения становятся примерно изодиаметрическими, у клеток «9-12» отношение  $\eta \approx 0.3 \div 2$  (см. рис. 3.1).

Слева на рисунке 3.5 указаны уровни политении  $G_1$  клеток ксилемного ряда, состоящего из двух последовательных квантов (рис. 3.5, кванты *I* и *II*), у *g*-дерева. Более поздний, еще не дифференцированный квант *II*, лежит ближе к камбиальным инициалам, и представлен всего двумя клетками по  $4t$  (клетки «1» и «2» на рис. 3.5). Квант *I*

(клетки «3 - 12» на рис. 3.5) уже удалены от инициалей, и его дистальная четверка (клетки «9-12»,  $1t$ ) вышла в зону созревания трахеид.

После деления  $16t \rightarrow 2 \cdot (8t)$  инициальная клетка «И», лежащая снаружи, снова начнет синтезировать копии молекул ДНК, а внутренняя клетка  $8t$ , обращенная к сердцевине ствола, становится материнской для очередного ксилемного кванта трахеид. Редукция политении хромосом ксилемного кванта  $8t \rightarrow 8 \cdot (1t)$  заканчивается переходом к митозу. В результате, по окончании делений возникает не 8 клеток  $1t$ , а 16, подобно тому, как у аскомицет дробление зиготы завершается в типичном случае образованием не четырех, а восьми гаплоидных аскоспор (см. рис. 2. 14).

До следующего деления, ожидаемого через  $\sim 15$  суток, новая инициаль удвоит число молекул ДНК  $8t \rightarrow 16t$ . Но при делении И( $16t$ ) ее дочерняя клетка  $8t$  отчленится от И уже в другую сторону, наружу, и станет родоначальницей флоэмного радиального кванта веретеновидных элементов.



**Рис. 3.5.** Схема формирования радиального ряда трахеид, начиная от камбиальной инициали (И) до зоны созревания трахеид (клетки «9-12»), на поперечном срезе стебля хвойного генеративно спелого  $g$  дерева. По рис. 3.4 (Коровин и Курносов, 2004).

Слева указан уровень политении  $Nt$  клеток ксилемного радиального ряда и число клеток обладающих данным уровнем  $t$ .

Проксимальные клетки  $I$  ксилемного кванта («3» и «4» на рис. 3.5) имеют еще  $2t$  уровень политении. При делении клетка «4» и за ней «3», перейдут от редукции поли-тенных копий ДНК к синтезу, их ядра поделятся дважды, образуя две линейные тэтрады  $1t$ . Продукты деления предыдущей пары клеток  $2t$  – (тэтрады клеток «5-8» и «9-12») уже вышли из камбиальной зоны. Одна тэтрада (клетки «5-8») находится в зоне радиального расширения трахеид, другая - (клетки «9-12») приступила к построению вторичных оболочек в зоне «созревания» клеток ксилемы (рис. 3.5).

Исследования включения меченых предшественников ДНК в ядра клеток, производных от инициалей центрального цилиндра корневых меристем, показали, что  $^3\text{H}$ -метки не содержат только 30-50% дочерних клеток. Завершив автоматические распределительные деления, не требовавшие синтеза ДНК, клетки (ядра) производные поли-тенной инициали И при последующих делениях перешли к митозу (Иванов, 1974; Webster & Davidson, 1968). В модели, представленной на рис. 3.5, меченые предшественники ДНК, поступившие в цитоплазму клеток после деления И, будут включены только в клетки, осуществившие митотический цикл с синтезом ДНК, то есть в хромосомы восьми ядер из 12-клеточного ряда ксилемных производных, то есть ~67% (рис. 3.5, клетки «5-12»). Клетки «1-4» (~33% ядер) останутся без радиоактивной метки.

Квант  $\Delta r$ , начавший дифференциацию (рис.3.5, квант  $I$ , клетки «3-12»), состоит из двух полу-квантов: «проксимального» (клетки «3» и «4» с уровнем политении  $2t$ ), и «дистального» (восемь клеток «5-12» с уровнем политении  $1t$ ). Из 8 клеток дистального полу-кванта одна тэтрада пребывает в зоне растяжения (рис. 3.5, клетки «5-8»); вторая (клетки «9-12») - вышла в зону дифференциации трахеид. По завершении делений всех клеток ксилемного кванта  $I$  (клетки «3-12») сформируется 16 трахеид. Еще раз отметим, что тэтрады, находящиеся в состоянии растяжения (клетки «5-8») и начавшие дифференциацию (клетки «9-12»), хорошо просматриваются на поперечных срезах камбиальной зоны  $g$  деревьев, как относительно однородные четверки клеток, окруженные общей оболочкой (Иванов, 1939; Bailey, 1919, 1923).

Во флоэмных рядах камбиальных производных мы обнаруживаем только две делящихся клетки «1» -  $8t$  и «2» -  $4t$  (см. рис. 3.4). Клетка «1» -  $8t$  полностью содержит последний «второй» флоэмный квант. Клетка «2» -  $4t$ , еще не поделившаяся клетка предыдущего, «первого» кванта, уже оттеснена к периферии. Зона дифференциации клеток флоэмного ряда представлена парой расширяющихся «3» и «4» клеток ( $2t$ ) и парой созревающих «5» и «6» клеток ( $2t$ ). Флоэмный квант образован восьмью клетками. К лидерному кванту  $I$  относятся клетки «2-6», обязанные расхождению 8 молекул ДНК,

содержавшихся в хромосомах первой производной от инициали. Клетка «1» флоэмного ряда  $8t$  - материнская клетка второго флоэмного кванта.

Клетки флоэмного ряда прекращают деления и приступают к дифференциации, не переходя к митозу, не синтезируя новых молекул ДНК в хромосомах. Флоэмные радиальные кванты по этой причине вдвое короче ксилемных.

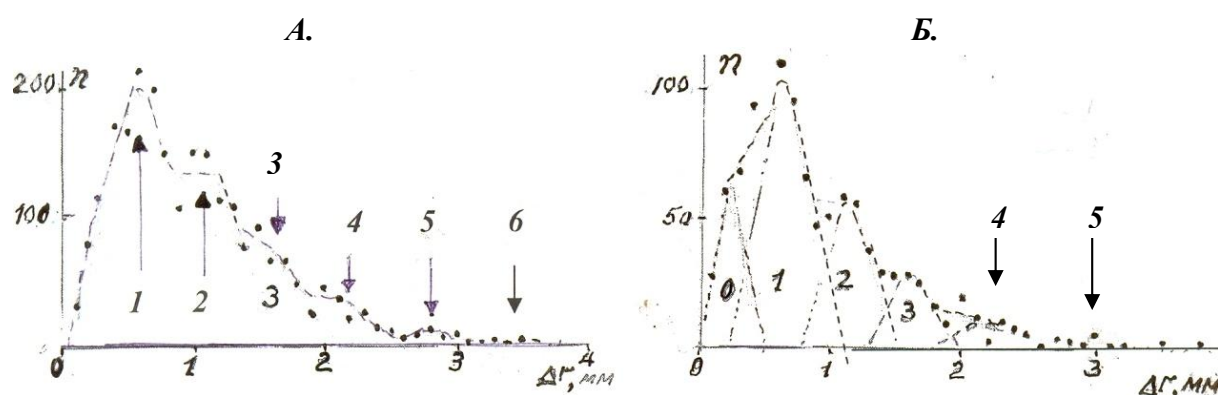
Итак, у деревьев сосны обыкновенной в  $g$  периоде онтогенеза (Смирнова и др., 1999) квант ксилемных камбиальных производных, слагающий радиальные ряды трахеид годичного кольца, образуется 16 клетками, со средним поперечником  $d_r = 31 \div 34$  мкм. Расстояние между соседними модами ширины годичных колец, шаг в ряду модальных значений  $\Delta r \approx (16 \cdot 31) \div (16 \cdot 34)$  мкм; где 16 – число клеток, входящих в квант, а 32 и 34 мкм средние значения  $d_r$  трахеид. Шаг составляет примерно 500-550 мкм. На более ранних фазах онтогенеза -  $v$ , возможно, также  $g_1$  (Смирнова и др., 1999), камбиальные инициали в благоприятных условиях производят более длинные, 32-клеточные кванты. На сенильных  $s$  стадиях онтогенеза, - только короткие, 8-клеточные кванты.

В лесной зоне (Архангельская, Костромская, Вологодская, Московская области) генеративно – зрелые  $g$ -деревья сосны обыкновенной в древостоях IV-V классов бонитета образуют годичные кольца с характерным основным максимумом встречаемости  $n(\Delta r) \approx 0.55$  мм (рис. 3.6). Этот максимум  $n(\Delta r)$  создают 16-клеточные одноквантовые радиальные ряды трахеид. Основной максимум  $n(\Delta r)$  сопровождается слева более или менее выраженная мода  $n(\Delta r)$  на  $\sim 0.25$  мм «аварийных» (или сенильных) восьмиклеточных приростов, образованных полу-квантами (как правило, максимальная частота  $n$  «аварийных»  $\Delta r$  в 2 раза меньше, чем  $n(\Delta r)$  в основном максимуме,  $n(0.55 \text{ мм}) \approx 2n(0.25 \text{ мм})$ ). Справа следуют обычно 3-4 (до 6, 7) максимума  $n(\Delta r)$ , имеющих примерно одинаковую, или плавно убывающую частоту, и разделенных интервалами 500-560 (600) мкм (рис. 3.6). Чем выше производительность насаждений, тем больше интервалы между максимумами  $n(\Delta r)$ , и тем из большего числа квантов строятся варианты годичного радиального прироста древесины (Романовский и Щекалев, 2009)..

С ухудшением погодных условий и условий экотопа, радиальный поперечник трахеид  $d_r$  уменьшается, - в спелых  $g$ -древостоях сосны обыкновенной  $d_r$  меняется от 50-60 мкм до 10-20 мкм (Антонова, 1999; Астраханцева, 2009; Шипицына, 2007). Поэтому, при обобщении данных о приростах разных лет дискретность  $\Delta r$ , зависимость  $\Delta r$  от числа камбиальных ксилемных квантов, не всегда очевидна. Тем не менее, при построении обобщенных распределений замеров  $\Delta r$ , в древостоях близкой производи-

тельности дискретность  $\Delta r$  можно обнаружить. Например, как на рис. 3.6 у модельных деревьев сосны обыкновенной, из насаждений IV класса бонитета, сваленных в Архангельской области (Романовский и Щекалев, 2009).

На рис. 3.6 Б показана модель распределения ширины годичных колец  $\Delta r$  на комлевых спилах, сделанных у поверхности почвы, у 16 модельных деревьев, представленных на рис. 3.6 А. Общее распределение  $\Delta r$  удачно аппроксимируется серией из 5-6 групп с треугольными симпсоновскими распределениями годичных колец по ширине (Романовский, 1994, 2011). Первая группа «0» - наиболее низкие аварийные, сенильные приросты имеют вдвое меньшую область определения и дисперсию  $\Delta r$  по сравнению с остальными «1-5» группами «нормальных» приростов.



**Рис. 3.6.** Распределение ( $n$ ) годичных колец 16 деревьев *Pinus sylvestris* L. из сосняков IV класса бонитета по ширине ( $\Delta r$ , мм) на выпилах: 0 м и  $\frac{1}{4}H$ ;  $\frac{2}{4}H$ ;  $\frac{3}{4}H$  высоты ствола ( $H$ ). Северо-Двинский бассейн, измерения Р.В. Щекалева (Романовский и Щекалев, 2009). Частоты  $n$ : точки – эмпирические; пунктир - сглаженные по 3.

**А** - Суммарное распределение ширины годичных колец на всех выпилах. **Б** - Распределение  $\Delta r$  на высоте 0 м.

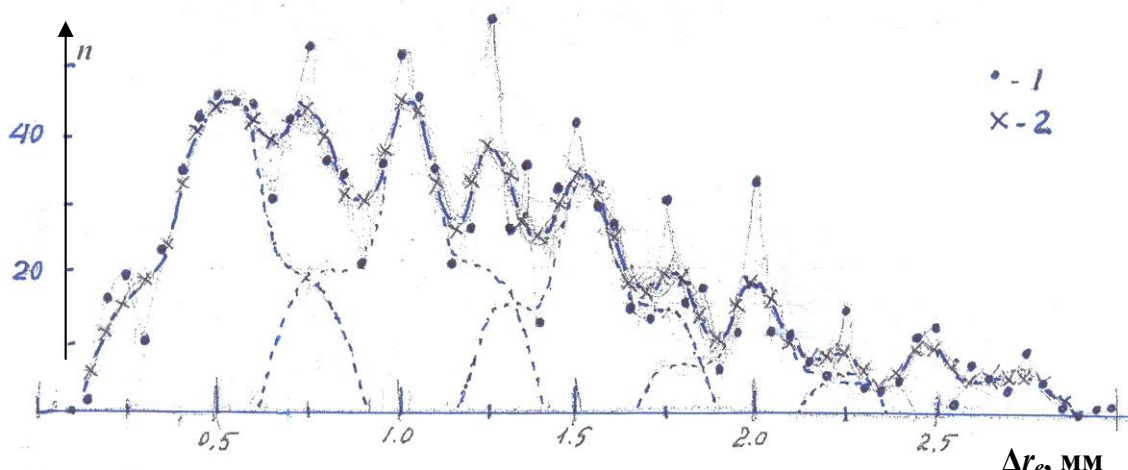
«0» – «аварийная» (сенильная) мода  $\Delta r$ , «1-6» – «нормальный» ряд мод  $\Delta r$ .

Однако яснее всего квантованность радиального прироста сосны обыкновенной просматривается при исследовании ширины слоев ранней древесины  $\Delta r_e$  в низкопроизводительных насаждениях (рис. 3.7).

В высокопродуктивных сосняках поперечник трахеид  $d_r$  в течение сезона уменьшается от  $d_r \sim 60$  мкм до  $d_r \sim 30$  мкм. Рубеж  $d_r = 30 \pm 31$  мкм (рис. 3.3) четко разделяет ранние и поздние трахеиды (Антонова, 1999; Стасова, 1991; Астраханцева, 2009; Романовский и др., 2009; Романовский и Щекалев, 2009; Шипицына, 2007). В сосняках V класса бонитета скудные условия питания деревьев «вырезают» в период формирования ранней древесины из ряда потенциальной изменчивости  $d_r$  ранних трахеид, стро-

го калиброванные клетки. Старт прироста начинается с  $d_r \approx 32$  мкм, а к поздним трахеидам с утолщенными клеточными оболочками дерева в любых сосняках переходят при  $d_r \approx 30$  мкм. В результате, в низкобонитетных сосняках изменчивость  $d_r$  трахеид ранней древесины втиснута в узкие рамки  $30 \text{ мкм} < d_r < 32 \text{ мкм}$ . При калиброванных размерах трахеид в низкопроизводительных сосняках изменчивость ширины ранней зоны годичного кольца  $\Delta r_e$  по годам определяется только числом ксилемных квантов, сформированных камбием с начала вегетации до перехода к дифференциации узкопросветных трахеид поздней древесины.

На рис. 3.7 представлено распределение ширины слоев ранней древесины на поперечных спилах стволов на высоте 0.4-0.5 м у 40 деревьев из низкопроизводительного багульниково-сфагнового сосняка V класса бонитета (Московская область). Для прецизионного анализа формы распределения  $\Delta r_e$  существенно, что данные относятся к одной фазе онтогенеза деревьев, представляя последние 30 лет жизни низкопроизводительного перестойного насаждения, в котором возрастными изменениями  $\Delta r$  можно пренебречь (Кузьмин и Ваганов, 2007; Ловелиус, 2000; Frits, 1976 и др.).



**Рис. 3.7.** Распределение ( $n$ ) годовых колец 40 деревьев *Pinus sylvestris* L. по величине прироста ранней древесины ( $\Delta r_e$ , мм).

Частоты  $\Delta r_e$ : 1 – исходные измерения; 2 – сглаженные по 3.

Пунктиром заданы частные распределения  $\Delta r_e$ , состоящих из  $l$  повторов 16-клеточных квантов ( $l = 1 \div 5$ ) с примыкающими полу-квантами  $16l \pm 8$  клеток.

Расстояние между соседними модами (максимумами  $n(\Delta r_e)$ ) радиального прироста  $\Delta r_e$  сосны равно 500-520 мкм. Радиальные ряды ранних трахеид суммируются ксилемными квантами по 16 клеток со средним поперечником  $d_r \approx 31$  мкм. Число кван-



тов  $l$ , от одного до пяти за год. Прирост древесины генеративно - спелых деревьев сосны, построенный из  $l$  ксилемных квантов и содержит  $16l$  клеток. Вторичные максимумы  $n(\Delta r_e)$ , отстоящие на 250-280 мкм от главных (рис. 3.7), появляются за счет дополнения основных 16-клеточных ксилемных квантов 8-клеточными полу-квантами, или за счет вычитания из основного кванта восьми клеток. Наложение вторичных максимумов  $16l + 8$  и  $16(l+1) - 8$ , порождает ряд промежуточных максимумов  $n(\Delta r_e)$  в суммарном распределении (рис. 3.7).

Задержка в камбиальной зоне в конце периода раннего роста клеток «3» и «4» (см. рис. 3.5), содержащих  $4t = (2 \cdot 2t)$  копий набора ДНК, уменьшит величину прироста на «полу-квант» из 8 клеток. Использование полу-кванта, сохранившегося в камбиальной зоне от предыдущего года или периода роста, удлинит ряд  $16l$  на 8 клеток. В результате, у основных групп, сформированных  $16l$  клетками, появляются подгруппы из  $16l \pm 8$  клеток.

Деревья низкобонитетного сосняка на фоне меняющихся погод, в редкие благоприятные сезоны способны образовать  $\Delta r_e$  из пяти и даже шести ксилемных квантов (рис 3.6; 3.7). Большинство же деревьев формирует приросты, составленные не более чем из одного - двух квантов. Даже в самые благоприятные для роста годы в их индивидуальных рядах распределения  $\Delta r_e$  приросты из большего числа квантов отсутствуют. Частота деревьев, камбий которых способен сформировать 5 и более ксилемных квантов за сезон (ширина годичного кольца  $>2.5$  мм), падает при снижении потенциальной продуктивности (класса бонитета) насаждения.

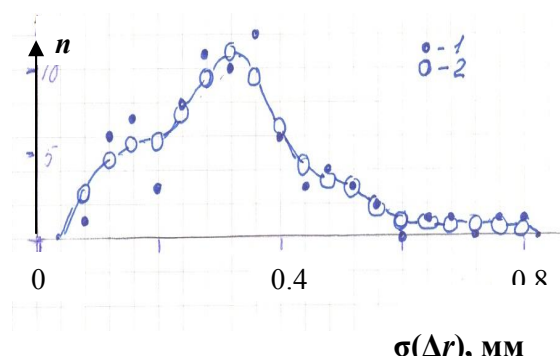
При ширине годичного кольца 0.5 см прирост будет состоять из примерно десяти квантов по 16 клеток со средним радиальным поперечником трахеид  $d_r \sim 31$  мкм. Если  $d_r$  трахеид удвоится ( $d_r \sim 60$  мкм), десять 16-клеточных ксилемных квантов составят слой древесины шириной  $\sim 1$  см. Ширина годичных колец  $\Delta r$  спелых  $g$  - деревьев одного класса роста, имеющих одинаковые возможности, на фиксированном временном интервале варьирует в основном благодаря тому, что годичные кольца в разные годы строятся из разного числа 16-клеточных ксилемных квантов.

В багульниково-сфагновых сосняках Московской и Тверской областей IV-V классов бонитета мы наблюдаем годичные кольца  $\Delta r$ , сложенные четырьмя-шестью квантами (рис. 3.6 и 3.7). Только у редких деревьев и в отдельные годы образуются приросты из 7 ксилемных квантов.

На рис. 3.8 представлено распределение 80 модельных сосен из одновозрастных  $g_2$  (Смирнова и др., 1999) древостоев пятого класса бонитета по уровню индивидуаль-

ной дисперсии  $\sigma(\Delta r)$  ширины последних 33 годовичных колец. Дисперсия приростов  $\sigma(\Delta r)$ , построенных из одинакового числа квантов ( $l = 1$ , или 2, или 3, ...), примерно соответствует 1/5 области варьирования  $\Delta r$  внутри такой, «равнокватовой» группы (Романовский, 1994, 2011; Романовский и Щекалев, 2009). Представление о варьировании величины приростов, составленных одинаковым числом квантов, дают частные распределения приростов, выделенные на рисунке 3.7 пунктиром. Область изменения  $\Delta r$  внутри группы приростов, состоящих из  $l$  квантов  $\pm 8$  клеток, в числе клеток составит  $\text{lim}(\Delta r) = 3 \cdot 8 = 24$ . В единицах измерения длины  $\text{lim}(\Delta r)$  будет определяться средним поперечником  $d_r$  трахеид: Приблизительно, можно записать:  $\text{lim}(\Delta r) \approx 24 d_r$ . При этом  $\sigma(\Delta r) \approx 1/5 \text{ lim}(\Delta r) = 0.15 \div 0.24$  мм, считая  $d_r = 31 \div 50$  мкм, в зависимости от средней продуктивности древостоя.

В багульниково-сфагновых генеративно-спелых одновозрастных перестойных сосняках V класса бонитета камбий  $\sim 40\%$  деревьев в течение 33 лет жизни формировал годовичные кольца только одного типа, из постоянного числа  $l$  ксилемных клеточных квантов;  $\sigma(\Delta r) \approx 0.16$  мм. Годовичные кольца двух типов, из  $l$  и  $(l+1)$  ксилемных квантов, сформировали  $\sim 55\%$  сосен,  $\sigma(\Delta r) \approx 0.32$  мм. Годовичные кольца трех типов, из  $l$ ,  $(l+1)$  и  $(l+2)$  квантов, наблюдаются у  $\sim 20\%$  деревьев,  $\sigma(\Delta r) \approx 0.47$  мм. Четыре типа годовичных колец  $l$ ,  $(l+1)$ ,  $(l+2)$  и  $(l+3)$ ,  $\sigma(\Delta r) \approx 0.7$  мм, встречены только у  $\sim 5\%$  деревьев.



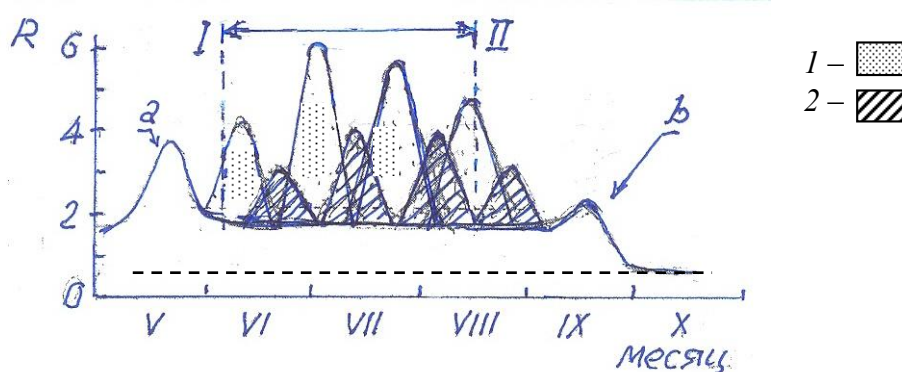
**Рис. 3.8.** Распределение 80 перестойных деревьев *Pinus sylvestris* L. из сосняков V класса бонитета по уровню варьирования ширины годовичных колец в течение последних 33 лет жизни,  $\sigma(\Delta r)$ , мм.

1 – исходные частоты, экз.; 2 – частоты, усредненные по 3.

В течение сезона вегетации активность камбиальных инициалей, отраженная в новообразовании клеток древесины, изменяется у хвойных пород циклически (Стасова; 1991). Стволовая поверхность эмитирует  $\text{CO}_2$  волнами, согласованными с частотой появления новых клеток ксилемы (Забуга, 1985; Загирова и Кузин, 1998; Романовский и др., 2009). Выход каждого радиального ксилемного кванта в зону дифференциации сопровождается подъемом интенсивности стволового дыхания (рис. 3.9).

Выходя из камбиальной зоны дистальные клетки ксилемных квантов при образовании двух тэтрад (см. рис. 3.5, клетки 5-12), переходят к мейозу и синтезу ДНК.

Клетки флоэмных квантов начинают дифференциацию, не приступая к мейозу. Затраты энергии на синтез ДНК при образовании ксилемных квантов определяют примерно вдвое более высокую интенсивность стволового дыхания во время их формирования, по сравнению с флоэмными квантами. Дополнительные дыхательных затрат требует вызревание трахеид, во время которого их стенки утолщаются до конечных размеров (Антонова, 1999; Астраханцева, 2009). Выходы ксилемных квантов сопровождаются пиками стволового дыхания (рис. 3.9). В годы, благоприятствующие приросту древесины, число регистрируемых импульсов дыхания больше; в годы угнетенного роста – меньше (Забуга, 1985; Загирова и Кузин, 1998, Романовский и др., 2009).



**Рис. 3.9.** Динамика стволового дыхания ( $R$ , мг  $\text{CO}_2$  дм<sup>-2</sup> ч<sup>-1</sup>) сосны обыкновенной в год благоприятный для радиального прироста. По (Забуга, 1985).

*I-II* – период обнаружения новых клеток в радиальных рядах трахеид.

*1* – импульсы  $R$ , связанные с образованием ксилемных квантов; *2* – флоэмные импульсы  $R$ .

Ростовая компонента  $R$  состоит из 4-х импульсов, соответствующих 4-м ксилемным и 4-м флоэмным квантам прироста. Весенний *a* и осенний *b* максимумы  $R$  связаны с транспортом, реализацией и консервацией запасных веществ. Пунктирная линия отграничивает примерный уровень  $R$ -поддержания.

Рисунок 3.9 отражает сезонную динамику стволового дыхания  $R$  на высоте 1.3 м (ВН, «breast height») над поверхностью почвы у сосны II класса возраста (21÷40 лет) со средним диаметром ствола  $\text{DBH} = 18$  см и высотой  $H = 12.1$  м (Забуга, 1985). Новые клетки в радиальных рядах трахеид появляются порциями по 8 или 16 клеток (рис. 3.9, интервал *I-II*). Вне периода образования трахеид, в начале и в конце вегетации, фиксируются максимумы  $R$  (рис. 3.9, *a* и *b*), связанные с востребованием (май, *a*) и заготовкой (сентябрь, *b*) запасов пластических веществ в лубе и заболони.

Периоды дифференциации 16-клеточных квантов ксилемы, отмечены импульсами усиления стволовой эмиссии CO<sub>2</sub>, примерно через каждые 25 дней. В промежутках между ксилемными импульсами камбиальными инициалами порождают флоэмные 8-клеточные радиальные кванты (рис.3.9, 2). Дыхательные затраты на формирование флоэмного кванта у хвойных на ~50% меньше, чем ксилемного. В радиальных ксилемных рядах синтез ДНК при митозе неизбежно следует за редукцией  $2t$  политении  $2t \rightarrow 2(1t) \rightarrow 4(1t)$ . Клетки флоэмного ряда приступают к дифференциации, завершив редукцию политении в хромосомах, но минуя фазу синтеза ДНК. Выход наиболее затратных ксилемных квантов придает пильчатость суммарной динамике газообмена ствола сосны (Забуга, 1985).

В таблице 3 даны оценочные параметры четырех ксилемных квантов, зафиксированных Г.А. Забуга (Забуга, 1985), в год благоприятный для прироста у модельного дерева  $v-g_1$  (Смирнова и др., 1999) сосны обыкновенной.

**Таблица 3.** Примерные параметры четырех квантов прироста ксилемы сосны обыкновенной в год с субоптимальными условиями. На основе данных (Забуга, 1985).

№ импульса (кванта)	Длительность, сут.	Число клеток
1	15	8
2	30	16
3	20	16
4	15	8

Наличие в камбии заранее заготовленных политенных копий ДНК позволяет производным инициальной клетки делиться в автоматическом режиме, до перехода к мейозу не заботясь о синтезе новых молекул. Деления сводятся к распределению наработанных политенных копий по хромосомам дочерних клеток (рис. 3.4, клетки «1-4» в ряде ксилемных производных И и клетки «1-6» флоэмного ряда), идущему с минимальными затратами энергии (Гершкович, 1968; Мэзия, 1963).

Комплект  $8t$  хромосом, исходящий из камбиальных инициалей генеративно-спелых  $g$  деревьев хвойных пород, распределяется по дочерним диплоидным клеткам и редуцируется до однокитового ( $1t, 2n$ ) в зонах дифференциации клеток ксилемы и флоэмы (рис. 3.4). Клетки флоэмных рядов начинают дифференциацию сразу, минуя S стадию клеточного цикла. В ксилемных рядах одновременно с последним «редукционным» делением  $2t \rightarrow 1t$  клетки переходят к синтезу новых молекул ДНК и образуют

вместо двух - четыре производные  $1t$  клетки. Из-за отсутствия в клеточных циклах флоэмных производных камбия S-фазы, флоэмные ряды оказываются вдвое короче ксилемных (см. рис. 3.4).

### 3.2. Производные камбия лиственных древесных пород

У лиственных древесных пород радиальные ряды клеток обычно не выражены. У кольцесосудистых деревьев трудно даже подсчитать однозначно в годичном кольце или в слое ранней древесины число клеток, пресекаемых радиусом, параллельным ксилемному лучу, из-за сочетания в древесине клеток, размеры которых, различаются на порядок. Диаметр поперечного сечения члеников крупных весенних сосудов (250 мкм) в 10 раз превосходит диаметр клеток либриформа (25 мкм).

Средний радиальный диаметр поперечного сечения  $d_r$  основных аксиальных элементов древесины лиственных пород (либриформа, сосудистых и волокнистых трахеид, осевой паренхимы) у кольцесосудистых деревьев 24-28 мкм, у рассеянососудистых  $d_r = 14-20$  мкм (Вихров, 1959; Коровин и Зуихина, 2010).

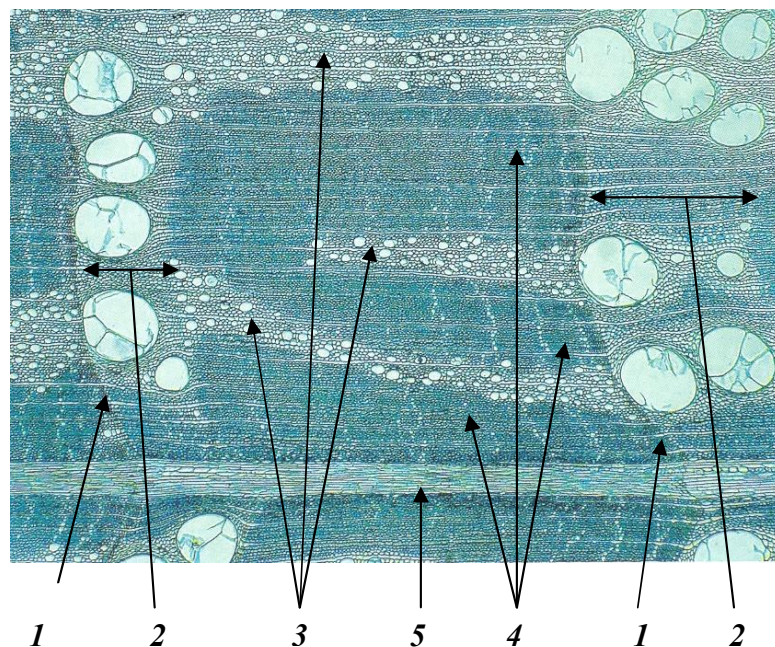
Древесина лиственных пород организована сложнее, чем древесина хвойных. Ее основные осевые веретеновидные элементы специализированы на выполнение, либо проводящих (сосудистые, трахеальные элементы), либо механических (либриформ) функций. Дополнительное разнообразие элементов ксилемы лиственных деревьев возникает при вторичной, позиционной дифференциации производных камбия.

У рассеянососудистых пород поперечное сечение годичного кольца древесины слагают повторения комплекса анатомических элементов размером  $\sim 150 \times 150$  мкм<sup>2</sup>, так же, как сложный рисунок на обоях можно представить повторениями элементарного узора. У кольцесосудистых древесных пород элементарный «мотив» соответствует в радиальном направлении толщине годичного кольца, а в тангентальном  $\sim 1500$  мкм.

Ксилема кольцесосудистых пород относится к наиболее сложно организованным древесинам (рис. 3.10). Годичный слой у них (роды дуб, вяз, ясень и др.) дифференцирован, как в радиальном направлении (ранняя и поздняя древесина), так и в тангентальном (чередующиеся в поздней древесине зоны господства либриформа и мелких сосудов).

На поперечном срезе древесины дуба белого (рис. 3.10) выделяются кольцевые зоны ранней (весенней) древесины с крупными сосудами и поздней древесины с одними лишь мелкими сосудами. Поздняя древесина подразделена на радиально вытянутые области, насыщенные или трахеальными элементами (узкие поздние сосуды, вазикентрические трахеиды), или толстостенными клетками либриформа, и переслоенные тан-

генциальными цепочками клеток аксиальной паренхимы (рис. 3.10, зоны 3, 4). В отличие от хвойных, «механические» зоны клеток либриформа (рис. 3.10, 4) у кольцесосудистых пород не образуют сплошного кольца толстостенных клеток, их слой в поздней древесине разбит на сегменты, разделенные рыхлыми «трахеальными» областями (рис. 3.10, 3).



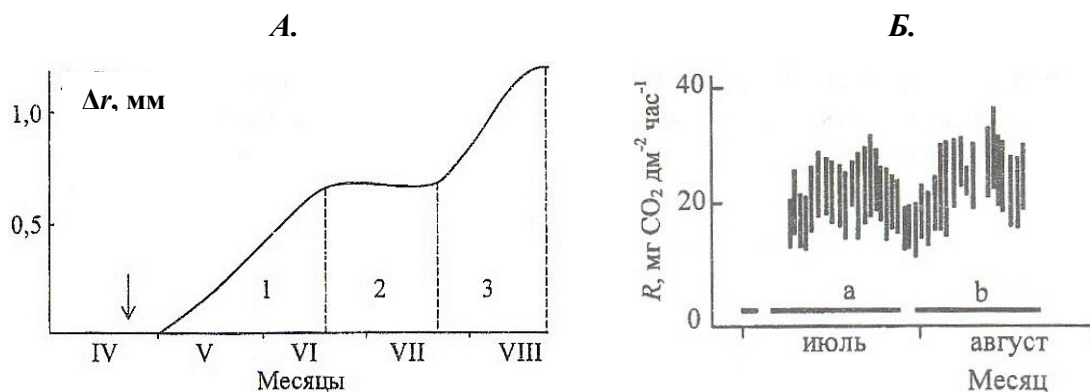
**Рис. 3.10.** Поперечный срез кольцесосудистой древесины *Quercus alba* L. (Коровин и Оганесянц, 2007).

1 – граница годовичного кольца; 2 – ранняя древесина; 3 – просветы мелких сосудов поздней древесины; 4 – зоны либриформа; 5 – широкий многорядный луч

Клетки древесины лиственных деревьев, как и хвойных, в течение сезона появляются и дифференцируются порциями (Романовский и др., 2009). Весной кольцесосудистые породы откладывают слой ранней древесины, отмеченный обилием крупных сосудов, диаметр которых в 5-10 раз превышает диаметр сосудов поздней древесины (рис. 3.11 А, период 1). Крупные сосуды ранней древесины ( $d_r \approx 250$  мкм) надуваются как пузыри, деформируя радиальные ряды клеток «нормального» размера ( $d_r \approx 27$  мкм). Затем камбий на несколько недель приостанавливает выход элементов ксилемы (рис. 3.11 А, период 2). Поздняя древесина у кольцесосудистых сенильных *s*-деревьев (Смирнова и др., 1999) появляется в августе (рис. 3.11 А, период 3). У *s*-деревьев дуба черешчатого периоды новообразования элементов ранней и поздней древесины разделяет месячная пауза (рис. 3.11 А, период 2).

У наблюдавшихся нами 250-летних деревьев дуба (динамику прироста контролировали бурением подекадных кернов в стволах заранее подобранных деревьев-аналогов) клетки поздней древесины появлялись только в самом конце июля – начале августа (Романовский и др., 2009). Во время перерыва в нарастании числа клеток кси-

лемы формируются новые клетки флоэмы (Антонова, 1999; Астраханцева; 2009; Ста-  
сова, 1991). Зафиксированный нами подъем уровня стволового дыхания  $R$  (рис. 3.11 Б,  
период -  $a$ ), на фоне отсутствия изменений в ксилемных рядах, обусловлен производст-  
вом клеток флоэмного кванта.



**Рис. 3.11.** Сезонный рост радиального ряда клеток ксилемы (А) и интенсивность дыхания (Б) перестойного дуба *Quercus robur* L., Теллермановское опытное лесничество ИЛАН, 1990 г. (Романовский и др., 2008, 2009).

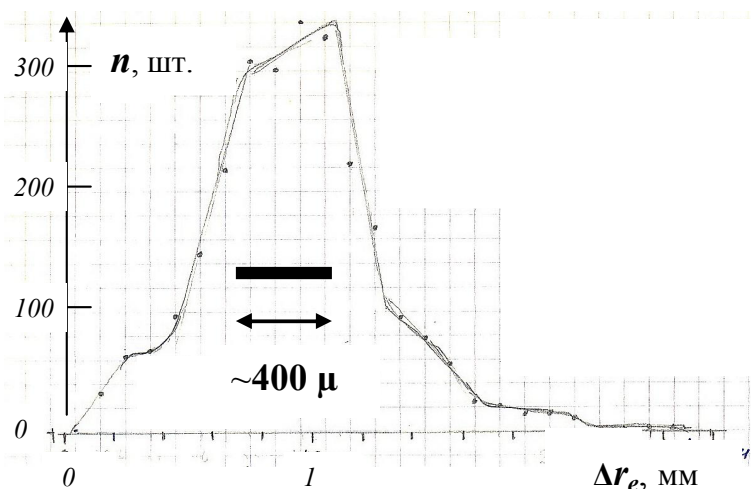
На рис. 3.11 Б по оси абсцисс выделены:  $a$  - пауза между ранним и поздним приростами (соответствует этапу 2 на 3.11 А) и  $b$  - период позднего радиального прироста ксилемы (соответствует этапу 3 на 3.11 А).

Интенсивность дыхания ствола  $R$  дуба при созидании флоэмных и ксилемных квантов прироста одинакова. Во время формирования флоэмного кванта (пауза в образовании элементов ксилемы) отмечен примерно такой же величины подъем  $R$ , как и в период позднего прироста древесины  $\Delta r$  (рис. 3.11 Б, периоды  $a$  и  $b$ ). У кольцесосудистых древесных пород, и, вероятно, у всех покрытосеменных, выход и дифференциация флоэмного кванта не сопровождается падением интенсивности  $R$ , как это было отмечено у хвойных (см. рис. 3.9). По-видимому, производные камбиальной инициали, завершив редукцию исходной политемии до уровня, свойственного соматическим клеткам покрытосеменных ( $2t$ ;  $2n$ ), переходят к энергозатратному митозу и синтезу новых молекул ДНК, независимо от того, формируют ли они ксилему, или флоэму.

Казалось бы, в сложно организованной древесине кольцесосудистых деревьев невозможно будет разглядеть отражение квантованности сезонного прироста, однако и в этом случае, распределение приростов ранней древесины  $\Delta r_e$  (определяемых со значительно меньшей точностью, чем у хвойных пород) проявляет признаки групповой структуры. Распределение  $\Delta r_e$  дуба черешчатого (рис. 3.12) представляет собой ряд,

состоящий из 6 групп (Романовский, 2011). Шаг среднегрупповых значений  $\Delta r_e$  равен  $400 \div 450$  мкм и соответствует разнице между приростами, сформированными из  $l$  и  $(l+1)$ -го квантов по 16 клеток с поперечником  $d_r = 25 \div 27$  мкм (в среднем 26 мкм).

На рисунке 3.12 показано распределение приростов  $\Delta r_e$  четырех особей поздно-распускающейся формы дуба черешчатого, стадии онтогенеза  $g_2$ - $g_3$  (Смирнова и др., 1999), возрастом 120-200 лет из Теллермановского опытного лесничества ИЛАН. Измерения общей ширины годичных колец и  $\Delta r_e$  на поперечных спилах стволов модельных деревьев на высотах 1.3 м («высота груди») и 2; 4; 6; 8; 10; 14; 18; 21 м выполнены А.В. Тихомировым (Тихомиров, 1989). Распределение начинается с вторичной моды  $\Delta r_e$  на 0.25 мм. Первый максимум встречаемости  $n(0.25 \text{ мм})$  образован «аварийными» приростами ранней древесины, появляющимися в стрессовых погодно-климатических ситуациях, или после многократной дефолиации деревьев. В молодых  $v$  древостоях (Смирнова и др., 1999) группа аварийных приростов может отсутствовать, и в этом случае, распределение  $\Delta r_e$  начинается с  $\min(\Delta r_e) \approx 0.45$  мм.

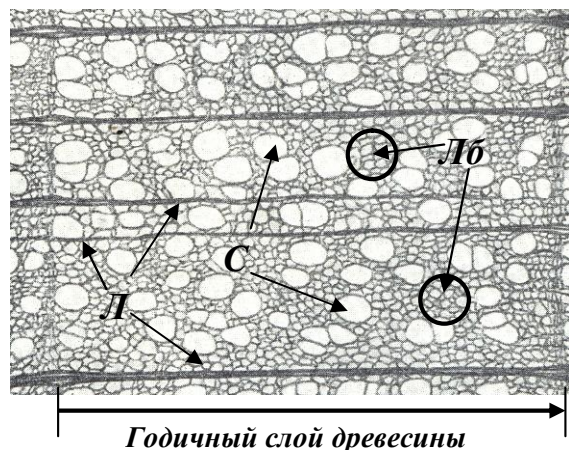


**Рис. 3.12.** Распределение ( $n$ , шт.) приростов ранней древесины *Quercus robur* L. var *tardiflora* Czern. ( $\Delta r_e$ , мм) за последние 40-90 лет; 4 дерева, по 9 выпилов на высотах от 1.3 м до 21 м (Тихомиров, 1989).

В ксилеме рассеяннососудистых древесных пород (березы, тополя, клены и др.) отдельные типы клеток не имеют строго определенных мест в годичном приросте. Набор элементов древесины однообразно повторяется фрагментами  $\sim 150 \times 150$  мкм<sup>2</sup> по всей ширине годичного кольца. Между лучами структура ксилемы не дифференцирована, ни в тангенциальном (по касательной к окружности поперечного сечения стебля), ни в радиальном направлениях (Вихров, 1959). Типичный образец поперечного сечения



стебля рассеяносудистого дерева представлен на рис. 3.13. Сосуды равномерно распределены по всему годичному кольцу. Четко отграничить зону раннего прироста невозможно. На фоне общего варьирования анатомической структуры граница области раннего прироста  $\Delta r_e$  не видна.



**Рис. 3.13.** Годичное кольцо рассеяносудистой древесины, поперечное сечение ствола *Pirus communis* L. (Вихров, 1959).

*Л* – ксилемные лучи; *С* – просветы сосудов; *Лб* – области преобладания либриформа.

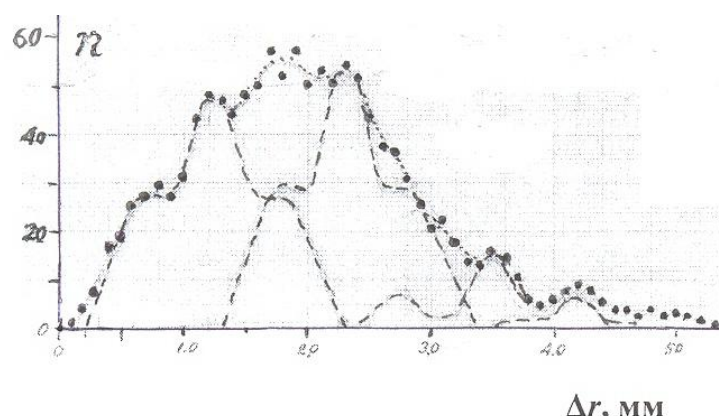
Нередко годичные кольца рассеяносудистых пород бывают отмечены одним или несколькими слоями клеток, заключающих годичный прирост, и обладающих узкими радиальными просветами. В заболони эти пограничные клетки часто сохраняют живой протопласт в течение нескольких лет (терминальная паренхима). Но в целом, годичное кольцо заполняют клетки «однородно-пестрые» по размерам (рис. 3.13). Статистическому анализу доступна только общая ширина годичного кольца  $\Delta r$ , и все же, даже по  $\Delta r$  удается во многих случаях показать, что радиальный прирост древесины построен из серии ксилемных квантов.

Радиальный поперечник клеток волокнистых элементов ксилемы рассеяносудистых древесных пород  $d_r = 14 \div 20$  мкм. У виргинильных *v*-деревьев (Смирнова и др., 1999) ксилемный квант состоит из 64 клеток. Подгруппы образуются в связи с дополнением основного кванта полуквантом из 32-х клеток, или в связи с задержкой полукванта «про запас». Годичные кольца рассеяносудистых *v*-деревьев формируются из  $64l \pm 32$  клеток, где  $l$  число квантов.

У явора *Acer pseudoplatanus* L. (рис. 3.14) стволы деревьев II класса возраста, сваленных при рубках ухода в Усть-Чорнянском лесничестве Усть-Чорнянского лесокombината (Украина), в последние 25 лет откладывали на высоте  $\sim 0.2$  м годичные кольца древесины с модальными значениями ширины  $\Delta r = 1.2; 2.3; 3.4$  и около 4.5 мм. Шаг от одной моды  $\Delta r$  до следующей  $\sim 1.1$  мм (1100 мкм). Это соответствует 64 клет-

кам со средним радиальным размером  $d_r \sim 17$  мкм, характерным для либриформа рас-сеяно сосудистых древесных пород.

Годичные кольца  $\nu$ -деревьев (Смирнова и др., 1999) явора (клена белого) построены из 64-х клеточных квантов (рис. 3.14). Распределение годичных слоев древесины по ширине ( $\Delta r$ , мм) – ряд из 4 полигонов, 4-х групп (Романовский, 2011). Каждая группа приростов  $\Delta r$  объединяет по три подгруппы, - основную, из  $l$  полных квантов, и две дополнительные, связанные с добавлением или отнятием полукванта,  $64l \pm 32$  клеток ( $l = 1 \div 4$ ). Первые 2 группы приростов  $\Delta r$ , состоят из одного и двух ксилемных квантов по 64 клетки,  $\pm$  полуквант:  $64 \pm 32$  и  $128 \pm 32$  клеток.



**Рис. 3.14.** Распределение ( $n$ ) годичных колец 17 деревьев *Acer pseudoplatanus* L. по ширине ( $\Delta r$ , мм).

Годичные слои образуют ряд из 4 групп (точки –  $n(\Delta r)$  сглажены по 3). Каждая группа состоит из трех подгрупп. Пунктиром заданы модели групповых распределений  $\Delta r$ , состоящих из  $64l \pm 32$  клеток, где  $l = 1 \div 4$  число ксилемных квантов.

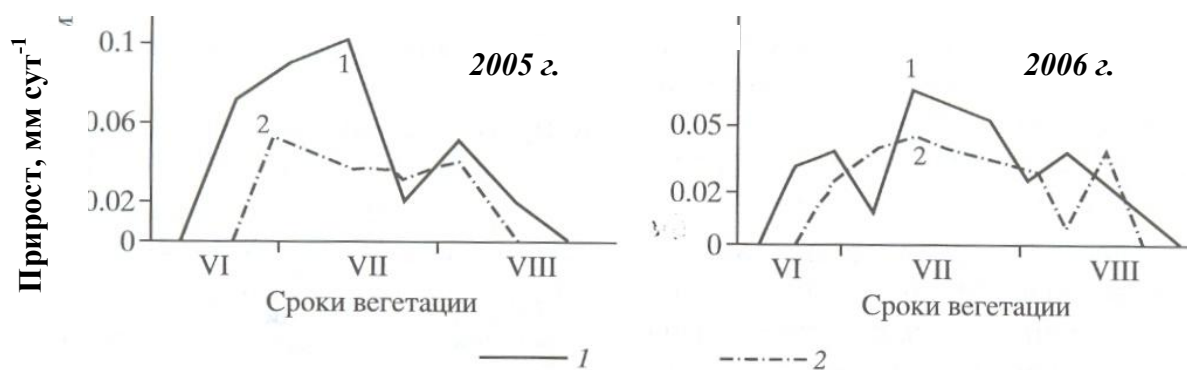
Несколько годичных колец  $\Delta r > 55$  мм, не показанных на рисунке, свидетельствуют о возможности образования деревьями явора пяти ксилемных квантов.

Наблюдения за формированием прироста  $\Delta r$  ствола дерева в течение сезона вегетации с помощью дендрометров (ленточных или световых) не позволяют обнаружить квантовый характер наращивания годичного кольца древесины. Колебания диаметра ствола в связи с влажностью древесины, приростом флоэмы и пробки, склерификацией, отшелушиванием и коллапсом отмерших клеток, - скрадывают тонкую внутрисезонную динамику  $\Delta r$  (Молчанов, 1978; Negisi, 1981; Mäkinen e.a., 2006 и др.). Возможность зафиксировать кванты  $\Delta r$  дает периодический отбор образцов древесины, с последующим изготовлением и анализом анатомических препаратов. Однако сбор и анализ высечек или кернов древесины требуют значительных затрат времени и проводятся редко

(Астраханцева, 2009; Забуга, 1985; Загирова и Кузин, 1998; Кищенко и Вантенкова, 2011; Романовский и др., 2008 и др.).

Сезонную динамику наращивания годовичного кольца ксилемы у рассеяннососудистой древесной породы представляют исследования высечек древесины *Betula pubescence* Ehrh. (L.), выполненные в Карелии, в березняках чернично-разнотравном и злаково-брусничном, в 2005 и 2006 гг. (Кищенко и Вантенкова, 2011). Новые веретеновидные элементы древесины у березы пушистой появляются на протяжении сезона вегетации тремя волнами, выраженными достаточно четко (рис. 3.15).

Радиальный прирост ксилемы фиксируется со второй декады июня. Июньская и июльская волны прироста в 2005 году в березняке чернично-разнотравном (рис. 3.15, 1) наложились одна на другую. Явно выделяется только третий (августовский) период новообразования ксилемы. В 2006 году все три максимума прироста четко обособлены.



**Рис. 3.15.** Сезонный ход удлинения радиального ряда клеток ксилемы *Betula pubescens* Ehrh. в процессе формирования годовичного кольца, Карелия. Среднесуточные приросты (мм сут<sup>-1</sup>) за периоды, разделяющие взятие образцов древесины (Кищенко и Вантенкова, 2011).

1 – березняк чернично-разнотравный; 2 – березняк злаково-брусничный

В менее производительном березняке злаково-брусничном (рис. 3.15, 2) выделяется последняя августовская волна новообразования ксилемы лишь в 2006 г. Во всех случаях, однако, сезонная динамика прироста  $\Delta r$  успешно моделируется, как трехволновая. Годичный прирост  $\Delta r$  березы пушистой строится из 3 квантов.

Развитие одного ксилемного кванта, порожденного камбиальной инициальной, до стадии дифференциации всех клеток древесины, занимает у березы около месяца. Общая ширина годовичного кольца, образованного тремя ксилемными квантами (или полуквантами), в березняке чернично-разнотравном составила в 2005 году примерно  $(1.2 + 1.3 + 0.6) = 3.1$  мм, а в 2006 г. -  $(0.8 + 1.2 + 0.6) = 2.6$  мм.

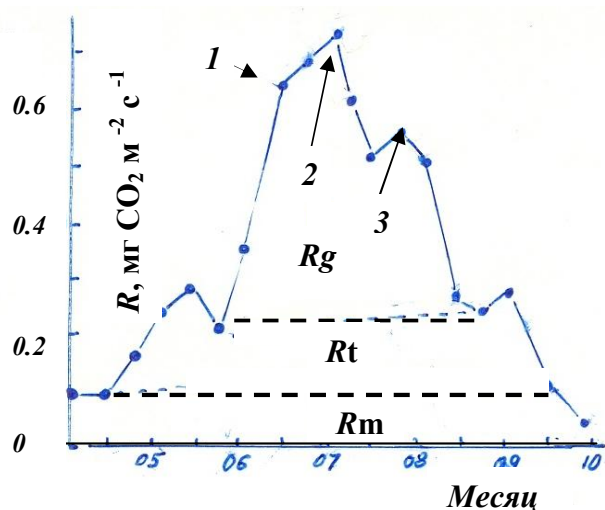
При среднем радиальном поперечнике клеток, входящих в ксилемный квант,  $d_r = 20$  мкм, ряд из 64 клеток имеет длину около 1.3 мм; ряд из  $(64-32) = 32$  клеток — 0.6 мм; из  $64+32 = 96$  клеток — 1.9 мм. Таким образом, экспериментальные наблюдения позволяют предполагать, что годичное кольцо древесины березы пушистой в Карелии в оптимальных почвенных условиях слагается из одного-двух квантов и одного-двух полуквантов (общее число импульсов прироста - 3). За год береза, вероятно, при оптимальной погодой ситуации может формировать приросты из трех 64 - клеточных квантов, а в пессимальные годы из трех 32-клеточных полуквантов.

В сезонном ходе дыхания рассеяннососудистых древесных пород (рис. 3.16) волны прироста не отражаются в виде периодических подъемов и спадов интенсивности стволового дыхания, как у хвойных (Забуга, 1985; Загирова и Кузин, 1998). Дыхательные затраты  $R$  на образование ксилемных и флоэмных квантов у покрытосеменных примерно равны. Завершив деления с распределением политенных копий молекул ДНК, требующие мизерных затрат энергии (Мэзия, 1963), клетки, производные камбиальных инициалей, и в ксилеме, и во флоэме, одинаково переходят к синтезу ДНК (в отличие от голосеменных древесных пород, у которых дистальные клетки флоэмного ряда дифференцируются, не приступив к митозу). Синтез новых молекул ДНК, в камбиальных инициалах и в производных клетках, после их перехода к митозу, — основная статья дыхательных затрат древесного ствола, определяющая величину ростовой компоненты дыхания  $R_g$ .

Падение  $R$  четко фиксируются только в периоды общего снижения интенсивности работы камбиальных инициалей, когда вместо 64-клеточных квантов (флоэмный + ксилемный + флоэмный + ксилемный) в июне и июле, в августе дерево формирует только два полукванта (ксилемный и флоэмный) по 32 клетки. В итоге за сезон камбиальная инициаль березы испускает три ксилемных и три флоэмных кванта, или целые кванты, или в комбинации с полуквантами.

Трем волнам прироста соответствуют три перекрывающихся цикла ростовой компоненты стволового дыхания  $R_g$  березы (рис. 3.16, 1-3). Сроки реализации циклов общего дыхания ствола  $R$  и его ростовой составляющей  $R_g$ , интенсивность  $R_g$ , — хорошо согласуются с подекадной динамикой формирования годичного кольца, представленной выше (рис. 3.15). Кроме того, в начале и в конце вегетации наблюдаются пики транспортной составляющей стволового дыхания  $R_t$ , связанные с усиленной переборкой пластических веществ, при реализации их запасов весной и при создании новых запасов осенью. Между весенним и осенним максимумами  $R_t$  активируются ростовые

процессы, отраженные в усилении общего дыхания  $R$ , за счет появления трехволновой ростовой компоненты  $R_g$ .



**Рис. 3.16.** Сезонный ход дыхания  $R$ , мг  $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ , ствола *Betula pubescens* Ehrh. (Цельникер и Малкина, 1993).

Выделены (пунктир) примерные границы составляющих суммарного дыхания ствола на высоте 1.3 м: ростовая  $R_g$ , транспортная  $R_t$ , поддержания  $R_m$ .

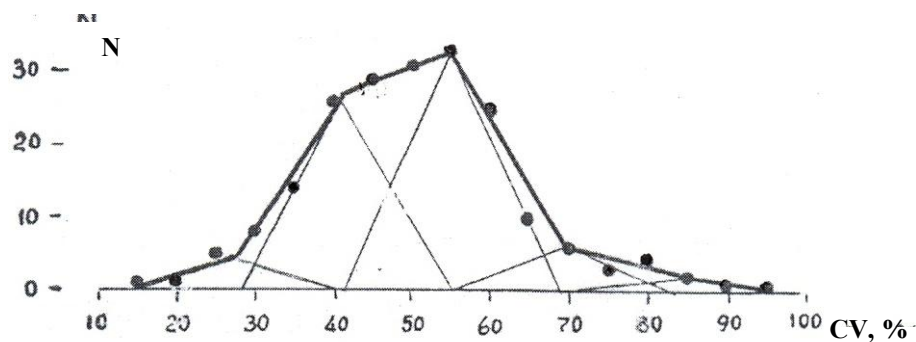
Перекрывающиеся сезонные волны

новообразования элементов ксилемы 1-3 отмечены стрелками.

Тремя волнами  $R_g$ , возможно, и ограничивается потенциал сезонных ритмов работы камбиальных инициалей деревьев рода *Betula*. У представителей рода *Acer* число квантов  $\Delta r$  не лимитировано тремя за сезон (см. рис. 3.14). Судя по изменчивости  $\Delta r$  у *Acer pseudoplatanus* L., годичное кольцо древесины кленов может формироваться из 4-5 ксилемных квантов.

На примере распределения 200 особей *Acer platanoides* L. по уровню варьирования приростов  $CV(\Delta r)$  на высоте  $\sim 0.2$  м в последние 10 лет жизни деревьев, заготовленных на сплошной вырубке, рассмотрим внутрипопуляционную изменчивость годичного прироста  $\Delta r$  кленов. Деревья условно одновозрастного сомкнутого древостоя (возрастные состояния  $g_1$  и  $g_2$ ) представляют все классы роста, - от «угнетенных» до «прегосподствующих» (Турский, 1925). По величине коэффициента вариации  $CV$  прироста  $\Delta r$  деревья распределяются в ряд из 5-и перекрывающихся групп, использовавших для построения годичного кольца древесины разное число ксилемных квантов (рис. 3.17). Встречаемость деревьев, относящихся к 1-5 группам, начиная от низших значений  $CV(\Delta r)$  к высшим: 6%, 37%, 48%, 7% и 2%.

Период наблюдения охватывает полный погодно-климатический цикл: от погод, пессимальных для прироста, до оптимальных. На фоне вариаций погоды, деревья продемонстрировали весь ассортимент своих возможностей, в разные годы, меняя число ксилемных квантов, используемых при построении годичного кольца.



**Рис. 3.17** Распределение (N) 200 деревьев *Acer platanoides* L. по коэффициентам варьирования (CV) ширины 10 последних годичных колец. Гафурийский лесхоз, Республика Башкирия.

Группа «угнетенных» деревьев с минимальной модой  $CV(\Delta r) \approx 26\%$ , в течение всех 10 лет образовывала годичные кольца  $\Delta r$  только одного типа, состоящие из одного кванта; что в годы, благоприятствовавшие развертыванию потенциальных возможностей дерева, что в пессимальные годы. Деревья, постоянно формирующие однотипные годичные кольца встречаются редко,  $\sim 6\%$  выборки (популяции). Их возможности ограничены, очевидно, не погодой, а их внутренними индивидуальными генетическими особенностями.

Большинство деревьев («подчиненные и согосподствующие») за 10 последних лет жизни образовали годичные кольца из разного числа ксилемных квантов. Приросты двух типов ( $CV \approx 40\%$ ), то из одного, то из двух ксилемных квантов, построили «подчиненные» деревья. Они составляют около 37% популяции. У «согосподствующих» деревьев, составляющих 42% популяции, встречаются годичные кольца 3-х разных типов ( $CV \approx 55\%$ ). В годы наблюдения они тратили на прирост  $\Delta r$  от одного до трех ксилемных квантов.

«Господствующие» деревья (7% популяции) за время замеров прироста  $\Delta r$  создали годичные кольца 4-х типов ( $CV \approx 70\%$ ), из 1-4 ксилемных квантов. Наконец, совсем редко ( $\sim 2\%$ ) встречающиеся, «прегосподствующие» деревья образовали на этом же погодном фоне годичные кольца 5 типов ( $CV \approx 85\%$ ).

На виргинильной  $v$  и генеративной  $g$  стадиях развития (Смирнова и др., 1999) ксилемный квант, испускаемый камбияльными инициалами рассеяннососудистых деревьев, содержит 64 клетки (возможно, до 128 клеток). Величину основного кванта, размером в 64 клетки, рассеяннососудистые породы изменяют на  $\pm$  полуквант из 32-х клеток, отложенных про запас, или извлеченных из запаса.

У хвойных бореальных лесов и кольцесосудистых древесных пород в сенильном  $s$ - состоянии годовые кольца слагается квантами по 8 клеток; в возрасте  $g$  генеративной спелости по 16 радиальных клеток; на  $v$  стадии развития по 32 клетки и, возможно, более. Соответственно, длина основного кванта прироста ксилемы, которому кратна ширина годового кольца  $g$ -деревьев, - у хвойных 0.5-0.6 мм; у кольцесосудистых 0.4-0.5 мм, у рассеянососудистых пород 1.1-1.4 мм.

### 3.3. Регуляция работы камбия

Инициали стволового камбия испускают радиальные ксилемные кванты неодинаковой величины и в разном ритме. Режимы работы камбия преобразуются во времени. В онтогенезе уровень потенциальной политемии камбиальных инициалей изменяется 4-х (8-и) кратно. У хвойных деревьев в период пика прироста уровень политемии клеток камбия в фазе  $G_1$  клеточного цикла достигает  $32t$  (возможно, -  $64t$ ) и снижается до  $8t$  на сенильной стадии развития. Уровень политемии  $t$  камбиальных инициалей рассеянососудистых древесных пород в  $v$ -состоянии -  $64t$  (возможно, - до  $128t$ ). Политемия  $t$  камбиальных инициалей изменяется по высоте ствола. Изменяется  $t$  и с размером стеблей и порядком ветвления. Величина  $t$  варьирует в соответствии с постоянными условиями, заданными дереву его местообитанием, и с переменными погодными факторами. Не всякий год и не в каждом экотопе, а также не на любой высоте ствола, - камбиальные инициали способны синтезировать в своих ядрах предельное число политемированных копий молекул ДНК, доступное для данного дерева.

Об изменениях режима работы камбия хвойных деревьев свидетельствуют изменения в сезонном ритме стволового дыхания  $R$ . В годы низкого прироста, а также у сенильных деревьев, число импульсов  $R$  сокращается. За сезон вегетации в пессимальные годы наблюдаются всего 1-3 не ярко выраженных подъема  $R$  (Забуга, 1985; Загирова и Кузин, 1998).

В предельно жестких условиях годичный прирост голосеменных деревьев редуцируется до одного полукванта. Короткие радиальные годовые ксилемные ряды из 8 клеток в год зафиксированы у перестойных сосен  $\geq 140$  лет (Астраханцева, 2009).

В условиях стресса, камбий работает в особом, «аварийном» режиме. Как показал А.В. Тихомиров (Тихомиров, 1989), - прирост  $\Delta r$  деревьев дуба в год усыхания примерно соответствует диаметру одного весеннего сосуда 160 мкм. Модальный класс ширины годового кольца дуба, не сформировавшего поздней древесины, - 150 мкм (средняя ширина «аварийного»  $\Delta r_e = \Delta r = 210 \pm 8$  мкм). На рисунке 3.12 первый вторичный максимум встречаемости ширины раннего слоя годовых колец  $\Delta r_e \sim 0.25$  мм от-

вечает «аварийным» приростам древесины, состоящим из 8 клеток мелких сосудистых трахеид или из одного крупного сосуда. В «молодых» дубняках III класса возраста, как показали измерения, выполненные А.Ф. Ильюшенко и С.А. Тарабриным, «аварийный» (сенильный) максимума встречаемости  $\Delta r$  стволовой древесины может отсутствовать.

В низкобонитетных условиях роста прироста, сформированные полуквантами, образуются достаточно часто. В распределении  $\Delta r$  сосен из низко-производительных древостоев возникает отдельный «аварийный» максимум встречаемости  $\Delta r$ , (см. рис. 3.6, Б). Аналогичная картина доминирования 8-клеточных ксилемных полуквантов наблюдается и в перестойных древостоях (Астраханцева, 2009).

Вариации ширины годичных колец (радиального прироста) происходят как за счет числа квантов, формируемых камбиальной инициальной за сезон (аддитивная регуляция), так и за счет образования разного числа политенных копий молекул ДНК в хромосомах камбиальных инициалей (мультипликативная регуляция).

Мультипликативная регуляция выражается в изменениях уровня политении  $t$  камбиальных инициалей, в пределах, доступных данному дереву, в течение онтогенеза (с возрастом дерева) и по высоте ствола (с возрастом камбиальной площадки). Аддитивная регуляция работы камбиальных инициалей, за счет числа квантов прироста, выдаваемых инициалью за сезон, более пластична. Число квантов, образуемых инициальной за вегетацию, у большинства древесных пород варьирует от одного до максимума, определяемого возможностями данного вида и данной особи, а также возрастом камбиальной площадки, производящей ксилему и флоэму. Аддитивная регуляция работы камбия согласуется с фазами внутреннего продукционного цикла, и спецификой погодных условий (Романовский, 1997; Романовский и Щекалев, 2011). Рассматривая варьирование приростов у отдельных индивидов хвойных древесных пород, мы сталкиваемся с особями способными и неспособными давать адекватные ответы на улучшение условий существования (см. рис. 3.8).

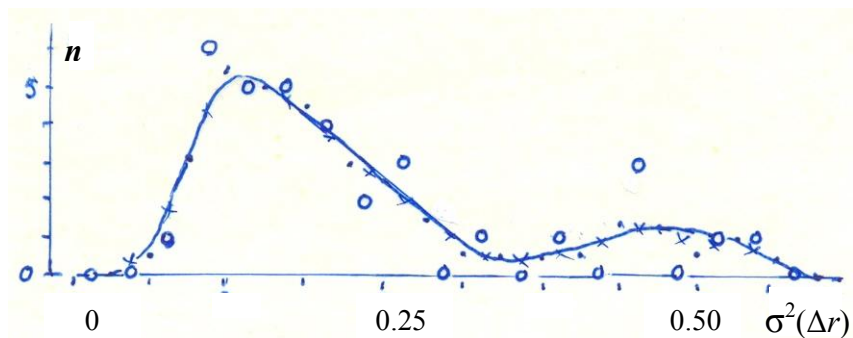
У представителей *Betulaceae* радиальный прирост стебля, ширина годичного кольца древесины регулируется, возможно, только за счет чередования квантов и полуквантов. При этом само число квантов (полуквантов), выдаваемых камбиальными инициалью за сезон жестко зафиксировано. Условно, отмечая постоянство числа ксилемных квантов (полуквантов) в годичном кольце, такой тип регуляции величины прироста  $\Delta r$  можно назвать «константным». При этом не ясно, образуются ли полукванты в результате незавершенной редукции политении камбиального кванта, как это предполагалось у хвойных, или камбиальная инициаль способна трижды в течение вегетаци-



онного периода синтезировать в своих хромосомах разное число, копий генома, то  $2 \cdot 2t$ , то  $1 \cdot 2t$ .

В семействе *Aceraceae* сезонный ритм работы камбия полностью определяется числом квантов прироста, производимых в течение сезона камбиальными инициалами особи, с постоянным уровнем  $t$  (аддитивная регуляция). При этом, продуктивность индивидуума напрямую связана с его способностью адекватно реагировать на погодные условия, сокращая или увеличивая число ксилемных и флоэмных квантов, испускаемых камбиальными инициалами в течение сезона. Камбиальные инициалы кленов сохраняют уровень  $t$  постоянным в течение одной фазы онтогенеза.

Дисперсию величины радиального прироста  $\sigma^2(\Delta r)$ , или прироста по высоте  $\sigma^2(\Delta H)$ , внутри популяции (представительная коллекция) в сравнении с эндогенным варьированием (внутри индивидуума) нередко используют при оценке генотипической компоненты изменчивости (Райт, 1978; Рокицкий, 1974; Роне, 1980; Царев и др., 2001 и др.). Очевидно, у видов с аддитивной регуляцией годичного прироста внутри одного этапа онтогенеза (хвойные, клены и др.) оценки  $\sigma^2(\Delta r)$  в разные годы будут резко различаться. В годы, когда все деревья сворачивают свои ряды изменчивости  $\Delta r$  до одно-двухквантового состояния, оценки варьирования  $\sigma^2(\Delta r)$  в пределах одной средней абстрактной особи будут минимальны (рис. 3.18).



**Рис. 3.18.** Распределение ( $n$ , число лет) оценок популяционной дисперсии ширины годичных колец  $\sigma^2_i(\Delta r, \text{мм}^2)$  в разные годы  $i$  у одних и тех же 40 деревьев *Pinus sylvestris* L. из насаждения V класса бонитета (сосняк багульниково-сфагновый).

За время описания прироста 1942-1972 гг. возраст сосен увеличился от 110 до 140 лет.

Соответственно и оценки коэффициента наследуемости  $H(\Delta r)$ , если интерпретировать их, как долю межиндивидуальной дисперсии приростов  $\Delta r$   $i$ -того года («генотипическая составляющая») в общей дисперсии  $\Delta r$ , определенной для совокупности всех

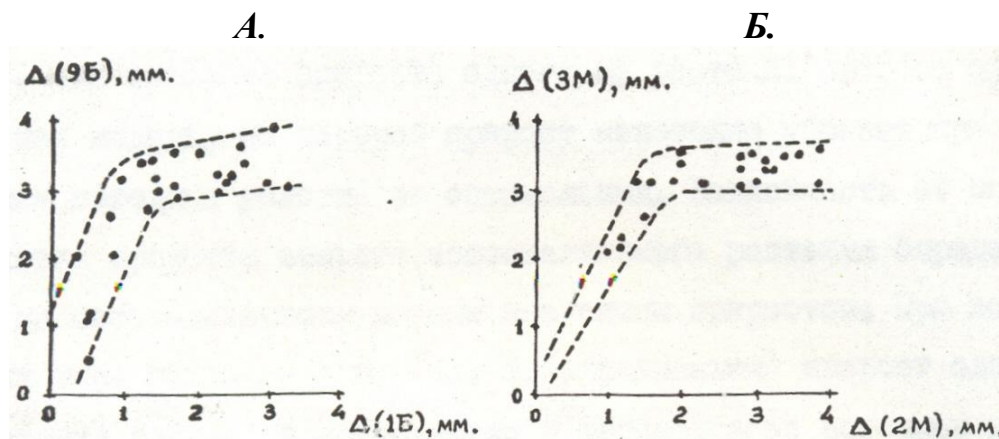
годовых колец данного года, будут изменяться по годам: от  $H \approx 0.1$  до  $H \approx 1$ . В годы минимальных приростов оценки «фенотипической составляющей» изменчивости, не связанной с наследственными особенностями индивидуумов, будут максимальны.

В зависимости от числа ксилемных квантов, которое способны выдать в условиях данного года камбиальные инициалы наблюдающихся деревьев, спектр внутривидовой изменчивости реализуется в более или менее полном объеме. Соответственно, оценка генотипического разнообразия по радиальному приросту будет минимальной ( $H \leq 0.1$ ) в годы, когда все деревья демонстрируют одинаковый минимальный прирост, и максимальной ( $H \approx 1$ ), когда деревья, камбий которых может создать более одного ксилемного кванта, полностью раскрывают свои потенциалы.

Среди деревьев со сходной динамикой формирования годовых колец можно выделить пары, в которых одна из особей в ответ на улучшение условий роста быстро увеличивает прирост, а затем «замораживает» его, вторая же продолжает наращивать прирост пропорционально росту комфортности внешних условий. Так, некоторые пары среди сопоставлявшихся модельных деревьев явора, описанных нами на Карпатах, обнаружили значимые корреляции рядов синхронных приростов, но при этом, одно из деревьев, быстро достигнув максимума  $\Delta r$ , прекращало увеличивать ширину годовых колец, в то время как другое продолжало равномерно наращивать мощность годовых колец в ответ на благоприятствование погоды. Точечные диаграммы прироста  $\Delta r$  у таких пар деревьев приведены на рис. 3.19.

В области низких  $\Delta r$  модельные деревья явора 9Б и 3М по динамике прироста сходны со сравниваемыми парными деревьями (9Б vs 1Б) и (3М vs 2М) из тех же насаждений ( $r = 0.5-0.8$ ). Но при улучшении условий роста, 9Б и 3М начинают формировать годовые кольца стандартной ширины  $\sim 2.5$  мм, состоящие из трех 64-клеточных ксилемных квантов (рис. 3.19; см. также рис.3.14). Корреляция  $\Delta r$  в сопоставляемых рядах утрачивается ( $r \approx 0$ ).

Из однородных троек 64-клеточных радиальных квантов у деревьев 9Б и 3М (рис. 3.19) сформировано  $\sim 83\%$  годовых колец. Древесина деревьев 9Б и 3М отличается не только высокой однородностью ширины годовых колец, но и однородностью внутренней структуры приростов, построенных из трех квантов. Возможно, это еще один, дополнительный фактор, определяющий особые акустические свойства резонансных древесин. Регулярно повторяющиеся структуры ксилемных квантов создают, своего рода, ксилемный фонный кристалл (Никитов, 2012).



**Рис. 3.19.** Корреляции ширины годичных колец  $\Delta$  (мм) двух пар особей *Acer pseudoplatanus* L., отобранных среди 49 модельных деревьев явора из Усть-Чорнянского А (1Б; 9Б) и Новодворнянского Б (2М; 3М) лесокombинатов Украины.

Из особенностей ритма работы камбия у разных видов древесных растений следует отметить вероятное существование таксонов с жестко зафиксированным числом  $l$  камбиальных квантов или полуквантов (по крайней мере, на  $v$  и  $g$  этапах онтогенеза) и видов, варьирующих  $l$  в широких пределах в зависимости от погодных и эдафических условий роста. Существуют, вероятно, виды, у которых уровень политении инициалей сохраняется в течение длительных периодов времени; виды, сохраняющие  $t$  инициалей в течение одного сезона; и виды, камбиальные инициалы которых оперативно изменяют  $t$  после каждого цикла прироста.

Из особенностей дифференциации камбиальных производных, предполагаемых у разных таксонов, следует особо отметить специфику условий перехода к дифференциации клеток флоэмных и ксилемных квантов у хвойных и у покрытосеменных древесных растений. Во флоэме хвойных дифференциация веретеновидных элементов, производимых камбием, начинается без перехода от распределительных делений, редуцирующих политению, к митозу и синтезу новой ДНК. Для клеток ксилемного ряда голосеменных переход к митозу - обязательное условие начала дифференциации. У покрытосеменных растений переход к митозу завершает деление всех меристематических клеток, как во флоэмном, так и в ксилемном рядах производных камбия.

## Глава 4.

### Политения инициалей осевых меристем и листовых примордий

Клетки – родоначальники меристематических клеточных клонов требуют особой охраны для поддержания стабильности генома, стабильности формы и функционального устройства дочерних многоклеточных структур. Политения – способ защиты генома от давления мутаций. Политения – механизм дифференциации жизненного пути клеток производных от политенной инициали, получивших различный уровень  $t$ . Политения позволяет в короткие критические периоды онтогенеза синтезировать ударные дозы необходимых транскриптов ДНК. Политения присуща, по-видимому, всем меристематическим тканям, апикальным меристемам в том числе.

#### 4.1. Апикальная меристема побега

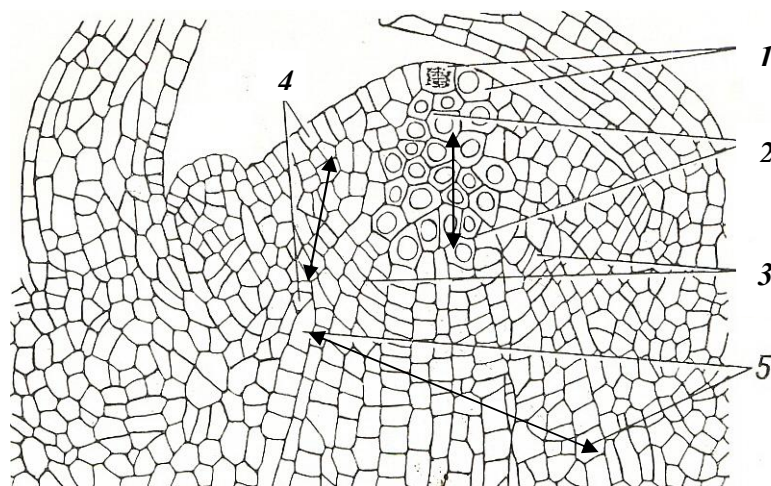
В силу политении своих хромосом, уже изготовивших копии ДНК для последующего цикла роста побега, апексы верхушечных меристем способны подолгу покоиться, почти не делясь.

У многих низших сосудистых растений (хвощей, мхов, папоротников) инициальная клетка апекса существует в единственном экземпляре и выделяется своей морфологией и размерами (Эзау, 1980). Апикальные меристемы высших сосудистых растений группируют в два основных типа в зависимости того, имеют ли разные ткани стебля или корня общие или отдельные инициальные клетки. В «открытых» меристемах инициальные клетки общие и создают клеточный материал для всех тканей. В «закрытых» меристемах инициальные клетки разных тканей, «гистогены» (Hanstein, 1870) разделены. Работает как бы серия внешне независимых апексов. При полиплоидии, спонтанной, или индуцированной колхицином, в одной из апикальных инициалей, все производные этой клетки, оказываются мечеными, полиплоидными. Это позволило определить адреса зарождения клеточных слоев во внешне непрерывном теле химерного организма (Эсау, 1969; Satina e.a., 1940). Производные меристематические клетки апикальных инициалей скреплены плазмодесмами в единую систему симпластных клеток, делящихся согласованно (Иванов, 1974).

К. Эзау назвала апикальную инициаль и ее ближайшие производные клетки «протомеристемой» (Эсау, 1969). Протомеристема (рис. 4.1, 1 и 2) отчленяет производные клетки в переходную зону (рис. 4.1, 3), явно выраженную только при интенсивном

росте побега. Благодаря правильной слоистости уплощенных клеток, переходную зону 3 нередко сопоставляют с камбием (Эсау, 1969).

Чаша клеток переходной зоны (рис. 4.1, 3) ограничивает протомеристематическую вершину побега (рис. 4.1, 1 и 2). В периоды роста побега клетки зоны 3 на флангах переходят в кольцевую область непрерывно делящихся клеток – во фланговую «эумеристему» (рис. 4.1, 4), а снизу, по оси стебля, - в колончатую меристему (рис. 4.1, 5). Так организована апикальная меристема сосны *Pinus strobus* L. (рис. 4.1).



**Рис. 4.1.** Продольный разрез апекса почки сосны *Pinus strobus* L. (Эсау, 1969).

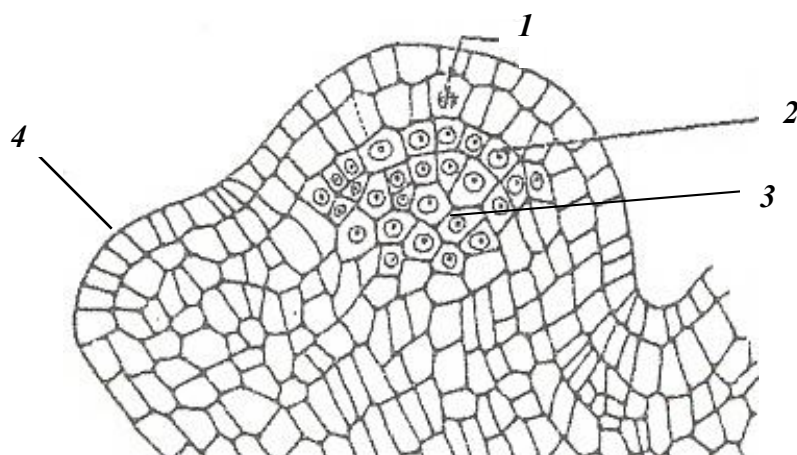
1 - инициали апикальной меристемы; 2 – центральные материнские клетки, «поющий центр»; 3 – зона перехода к собственно меристемам; 4- фланговая меристематическая зона, «эумеристема»; 5 – колончатая меристема.

Апикальная меристема стебля гороха *Pisum sativum* L. - закрытая меристема, включающая три апикальные инициали: две для слоев туники и одну для клеток корпуса (рис. 4.2). Материнские клетки корпуса делятся не только антиклинально, расплзаясь в стороны под сферической поверхностью слоев туники, но и периклинально, пополая группу, расположенных «ниже», клеток «покоящегося центра» (Clowes, 1959).

Медленно делящиеся политенные инициали в слоях туники и материнские клетки корпуса обладают запасом копий ДНК, достаточным для следующего цикла роста побега. Для дальнейшего автоматического распределения политенных копий молекул ДНК инициали отделяют производные клетки, основательницы популяций делящихся меристематических клеток.

Существенный момент развития слоев и рядов меристематических клеток – отсутствие скользящего роста (Иванов, 1974). Клетки протомеристем, фланговой и колончатой меристем (рис. 4.1); слоев туники, корпуса, центрального цилиндра (рис. 4.2)

делятся и удлиняются согласовано, симпластно, сохраняя плазмодесменные контакты, и не сдвигая относительно друг друга стенки производных клеток в контактирующих рядах, слоях или колонках.



**Рис. 4.2.** Продольный разрез верхушки побега *Pisum sativum* L. (Коровин, и Зуихина, 2010; Эзау, 1980).

1 – делящаяся клетка протомеристемы во втором слое двухслойной туники; 2 – материнские клетки корпуса; 3 – «покоящийся центр»; 4 – листовой примордий.

Число делений инициальных клеток апекса определяет число квантов роста, производимых за сезон вегетации, а уровень политении  $t$  инициалей – число клеток в каждом кванте. Побег можно представить в виде серии последовательных квантов линейного прироста, выдаваемых апикальными инициалами при делениях.

Меристематические клетки, производные апикальных инициалей, дробясь и дифференцируясь, образуют первичные ткани побега. Линейный рост побега древесных растений завершается формированием латеральной меристемы камбиального цилиндра и появлением тканей, свойственных зрелому стеблю, вторичных флоэмы и ксилемы. Клетки вторичной ксилемы утолщают клеточные стенки, древеснеют. Побег созревает, в значительной мере, утрачивает эластичность. По окончании удлинения побега можно измерить его длину и определить линейный прирост  $L$ .

Величина  $L$ , наблюдаемая по завершении удлинения побега, детерминирована задолго до окончания его роста параметрами зачаточного «побега», заложенного еще в почке. После «разверзания» почки побег подлежит удлинению и радиальной дифференциации, однако длина его уже predetermined, преформирована.

Первый побег, появляющийся у проростка сосны обыкновенной над семядолями, имеет очередное листорасположение. Он несет одиночные клиновидные листья

(хвоинки). Со второго года в пазухах простых листьев (катафиллов) закладываются зачатки почек, укрывающих укороченные побеги и иногда боковые побеги следующего порядка. С возрастом хвоя брахибластов на побеге полностью сменяет простые листья. На третьем году жизни сеянца, или несколько старше, катафиллы прекращают развитие еще в почке и еще в почке в их пазухах формируются зачатки укороченных побегов (брахибластов), имеющие у сосны обыкновенной, как и у всех двухвойных сосен, две зародышевые хвоинки (Артемов, 1976; Романовский, 1997; Frits, 1976 и мн. др.).

Начиная с третьего – четвертого года жизни сеянца и вплоть до гибели апексов на осях ветвления, побеги у сосны формируются в три этапа. Первый завершается появлением зачатков листьев, подобных семядолям. На втором - в пазухах первичных «семядолеобразных» листьев (катафиллов) появляются примордия брахибластов, возникает прокамбий, образуются тяжи трахеальных элементов протоксилемы (Эзау, 1980). На третьем этапе побег покидает почку и удлиняется, формируются вторичные ткани. «Настоящий» камбий, латеральная меристема, о работе которой шла речь в предыдущей главе, «настоящие» вторичные ксилема и флоэма побега появляются только после завершения дифференциации первичных тканей, и выхода побега из почки.

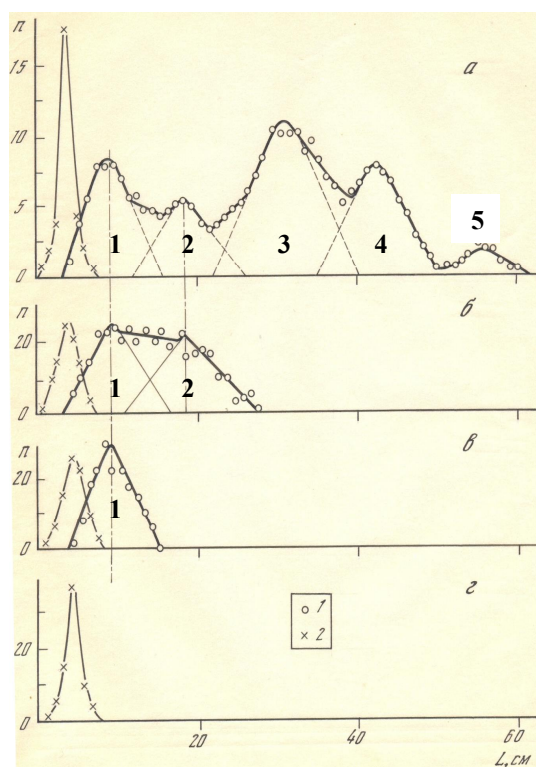
Многие виды древесных растений формируют почки по несколько раз за сезон вегетации. После кратковременного периода покоя их побеги снова трогаются в рост, образуя несколько «элементарных» побегов, в сумме составляющих годичный прирост.

У хвойных пород бореальных лесов побег будущего сезона полностью преформирован в зимующей почке. Его длина теснейшим образом увязана с положением ветви в кроне дерева и размерами почки, защищающей преформированный побег. У деревьев одноименного возрастного состояния (Смирнова и др., 1999) на побегах низших порядков («0», 1) уровень политемии апикальных меристем одинаков. У сосны обыкновенной постоянство  $t$  определяется практически идентичными условиями питания апексов, заключенных в верхушечных и мутовочных почках (Артемов, 1976).

Длина побегов  $L$  определяется не изменениями уровня политемии апикалей (мультипликативная регуляция), а числом квантов прироста  $\Delta L$  (аддитивная регуляция), испускаемых апикальной инициальной, не меняющей  $t$  в период преформирования побега.

Верхушечные побеги «0»-порядка и побеги 1-порядка образуют единый ряд  $L$ . (рис. 4.3, группы 5-1). При этом с возрастом, по мере старения ветви, ее апекс производит все более короткие побеги, составленные все меньшим числом квантов  $\Delta L$ .

В то же время, на побегах высших порядков ветвления уровень  $t$  апикальных инициалей, очевидно, снижается, в сравнении материнским побегом, так, как это происходит в апексах ветвей, завершивших осевой рост (рис. 4.3, побеги - 2).



**Рис. 4.3.** Распределение  $n$  по длине  $L$  верхушечных побегов и побегов ветвей первого порядка у 10-летних сеянцев *Pinus sylvestris* L. (Романовский, 1994).

Сеянцы: *a* – быстро растущие, продуцирующие все пять групп осевых побегов (1-5) до 60 см длиной; *б-в* – отстающие, продуцирующие побеги 1 и 2 групп (*б*) до 27 см длиной или (*в*) только 1 группы, до 16 см; *г* – сеянцы, не имеющие лидирующих побегов.

Побеги: 1 – активно растущих ветвей; 2 – ветвей, утративших осевое доминирование.

В коллекционном архиве сеянцев, созданном Г.П. Морозовым в Серебряноборском опытном лесничестве ИЛАН (Особенности ..., 1984; Романовский и Морозов, 1991), в условиях I класса бонитета были свободно размещены потомки Тверских сосен из контрастных по производительности, Va класса бонитета и I бонитета, древостоев (рис. 4.3). Архив мог характеризовать (уничтожен при расширении МКАД) амплитуду изменчивости линейного прироста *Pinus sylvestris* L. в Тверской области. Совокупность модальных значений  $L$  верхушечных побегов и побегов первого порядка у сеянцев из этой коллекции выражается как  $\{L\} = 4$  см и  $\{11.5i - 2.5\}$  см, где  $i$  – число квантов, выданных апексом побега за время его преформирования ( $i = 1 \div 5$ ). Приблизительно, перечисляя модальные значения  $L$ , разнообразие осевых побегов кроны (рис. 4.3) можно задать как  $\{L\} \approx \{9; 20; 32; 43; 55\}$  см.

Верхушечные, «0-порядка» побеги строят годичный прирост из одного - пяти квантов  $\Delta L$  со средней длиной  $\{L\} = \{9; 20; 32; 43; 55\}$  см. Апексы побегов первого порядка, заключённые в почки меньших размеров, чем верхушечные, за вегетацию выдают не более четырех квантов  $\Delta L$ . Моды  $L$  побегов первого порядка:  $\{L\} \approx \{9; 20; 32; 43\}$  см. Иногда все варианты  $\{L\}$  присутствуют среди побегов одной мутовки.



Ассортимент модальных значений  $L$  побегов второго порядка еще более сокращается, -  $\{L\} \approx \{9; 20; 32\}$  см. Побег третьего порядка ограничен вариантами -  $\{L\} \approx \{9; 20\}$  см.

По длине  $L$  верхушечных, «нулевого» порядка побегов, деревья распределяются на пять групп. Только самые высокие экземпляры, I класса роста, если использовать терминологию, разработанную для сомкнутых древостоев (Турский, 1925), производят в комфортных условиях на виргинильном этапе онтогенеза верхушечные побеги пятой группы, со средней длиной  $L \approx 55$  см; максимальной  $L \approx 60$  см (рис. 4.3, а). Верхушечные побеги деревьев II класса роста принадлежат к следующей, четвертой группе;  $L \approx 43$  см. У сеянцев III класса роста –  $L \approx 32$  см. У самых низкорослых сеянцев 10-леток верхушечные побеги относятся ко второй группе  $L \approx 20$  см (рис. 4.3, б); или же к первой группе,  $L \approx 9$  см (рис. 4.3, в).

В условиях аномального питания, освещения, при механических повреждениях кроны и др., групповая иерархия  $L$  побегов, относящихся к разным порядкам ветвления, обычно нарушается.

Кроме побегов «нормальной» длины, входящих в одну из пяти групп основного ряда изменчивости  $L$  (рис. 4.3, 1), у всех деревьев на ветвях, завершивших осевой рост, присутствуют «аварийные» побеги, отличающиеся от «нормальных» побегов примерно вдвое меньшей амплитудой изменчивости  $L$ . Мелкие почки угнетенных и отмирающих ветвей, почки в кронах сенильных особей несут апикальные меристемы, способные сформировать только один полуквант для развертывания «аварийного» побега (рис. 4.3, 2). У быстрорастущих сеянцев (рис. 4.3, а) «аварийные» побеги встречаются на нижних скелетных ветвях и на ветвях высшего порядка. Медленно растущие, «угнетенные» особи (рис. 4.3, з) образуют побеги только «аварийного» типа. Средняя длина «аварийных» побегов 4 см (Романовский, 1994).

Сеянцы, утратившие осевое доминирование, не имеют лидирующих, «верхушечных» побегов. Их апексы работают в режиме перезакладки осевых почек и формируют только «аварийные» побеги из полуквантов  $L \approx 4$  см. В сомкнутых древостоях такие особи обречены на отмирание в первые же годы жизни посева (рис. 4.3, з).

В ряду «нормальных» побегов, завершивших сезонное удлинение (рис. 4.3, побеги - 1), шаг от заданной моды  $L$  к соседней в среднем составляет  $\Delta L = 115$  мм (от 89 мм до 120 мм), что соответствует протяженности одного кванта линейного прироста. Отрезок ауксибласта (удлиненного побега) сосны длиной  $\Delta L = 115$  мм на виргинильной фазе онтогенеза в оптимальных эдафических условиях заключает в себе  $\sim 2^6 = 64$  бра-

хибласта (укороченных побега). Длина «междоузлия» варьирует ~ от 1.4 мм до 1.8 мм в зависимости от порядка ветвления побега и «неопределенно», благодаря «случайной» изменчивости. Поскольку число брахибластов детерминировано еще в почке и после развертывания побега не изменяется, по нему мы можем судить об исходной длине кванта  $\Delta L$ , выраженной в числе клеток.

После образования прокамбия и протоксилемы поверхность «центрального цилиндра» зачаточного побега выстлана инициальными клетками будущего камбиального цилиндра, имеющими на виргинильной фазе онтогенеза  $32t$  уровень политении. Общее число клеток, родоначальниц камбиального цилиндра, в центральных слоях протопобега не меньше, чем число зачатков брахибластов, заложенных во внешних слоях преформированного побега. Считая, что инициали камбиального цилиндра наследуют уровень политении клеток «внутрипочечного» побега, попытаемся оценить  $t$  апикальной инициали. Уровень политении апекса -  $n_0 \cdot 32t$ ; где  $n_0$  – число клеток – родоначальниц камбиального цилиндра на поверхности отрезка преформированного внутрипочечного побега, составленного одним квантом  $\Delta L$ , а  $32t$  – уровень политении камбиальных инициалей. Чтобы 64 клетки, «протопобега» смогли стать камбиальными инициальными  $32t$ , апекс сосны в период кульминации прироста должен иметь уровень политении хромосом не ниже  $(64 \cdot 32)t$ . Отсюда, - оценка уровня политении, приобретаемого в комфортных условиях апикальной меристемой верхушечного побега сосны на виргинильной фазе онтогенеза, -  $2048t$ .

Производные апикальной инициали, или нескольких взаимосвязанных апикальных инициалей (Эзау, 1980; Hanstein, 1870), формируя побег, последовательно сокращают уровень политении, распределяя по дочерним клеткам копии молекул ДНК. По существу, при побегообразовании идет непрерывная лавинная редукция политении, и только в конце, уже во время дифференциации производных от инициалей камбиального цилиндра, редукцию  $t$  завершает митоз, сигнализирующий о прекращении распределения копий ДНК (см. главу 3).

К старости трофическое обеспечение верхушечной инициали становится недостаточным, она утрачивает способность быстро восстанавливать уровень  $t$  и перестает делиться более одного раза за сезон. На субсенильной  $g_3$  и сенильной  $s$  фазах онтогенеза (Смирнова и др., 1999) апикальные инициали деревьев сокращают не только число выпускаемых квантов  $\Delta L$ , но и уровень политении  $t$ . Квант  $\Delta L$  уменьшается вдвое, до ~57 мм, варьируя от 44 мм до 60 мм, и содержит ~32 брахибласта, 32 метамера. Длина побега сосны обыкновенной, сформированного одним квантом  $\Delta L$  из ~32 брахибла-

стов, не подлежит дальнейшему сокращению. (Сохраняется возможность перехода к формированию побегов из полуквантов). Последующее уменьшение политении апексов происходит только за счет уровня политении итоговых продуктов деления - камбиальных инициалей  $32t \rightarrow 8t$ . На сенильных стадиях уровень политении апикальных меристем в кроне сосны падает до  $(32 \cdot 8)t = 256t$ . При этом не во все годы политения апексов может быть реализована в полном объеме. Часто, когда условия питания не позволяют клеткам преформируемого побега синтезировать ДНК для завершающей митотической фазы деления, останавливающей редукцию политении,  $L$  побега ограничивается выходом из апекса полукванта. Второй полуквант откладывается на будущий год (см. рис. 3.5).

В сосняках ниже V класса бонитета деревья никогда не выдают за сезон больше одного - двух квантов  $\Delta L$ , более того, их апексы вообще не способны производить большее число квантов  $\Delta L$ . Короткие годичные приросты  $L$  сохраняются не только в «своих», экстремальных условиях, но и после пересадки сеянцев в новую комфортную обстановку (Романовский, 1994, Романовский и Морозов, 1991). Число квантов  $\Delta L$ , выдаваемых апексом за одну вегетацию, ограничено у них внутренними, генетическими факторами (Особенности ..., 1984).

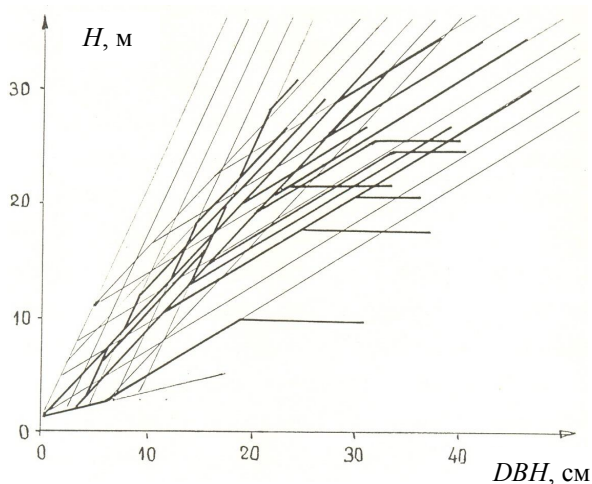
Итак, мы наблюдаем у сосны обыкновенной три основных типа побегов: «виргинильный», сформированный квантами по  $\sim 64$  брахибласта (по числу квантов  $\Delta L$  в составе побега тип представлен пятью группами  $L$ ); «сенильный» - квантами из  $\sim 32$  брахибластов (по числу квантов  $\Delta L$  - 5 групп); «аварийный» - из  $\sim 16$  брахибластов.

Варьирование уровня политении апикальных меристем верхушечных побегов и политении камбиальных инициалей стволового камбиального цилиндра при ограниченном числе альтернативных вариантов приводят к закономерной организации комплекса изменчивости диаметров (DBH) и высот (H) деревьев. Система изменчивости (DBH; H) определяется соотношениями уровней политении инициалей верхушечных и латеральных меристем и не видоспецифична. (Видовые особенности могут быть связаны с толщиной корки в составе DBH ствола).

Для сосновых, например, можно построить единое описание изменчивости (DBH; H) стволов деревьев семейства *Pinaceae*. Система изменчивости (DBH; H) состоит из универсального набора модальных онтогенетических траекторий, представленных серией ломаных линий (Романовский, 1994; 2011). При этом число возможных траекторий (DBH; H) ограничено. Набор каналов развития признака (DBH; H) у разных

особей одного вида, нередко отражает все вариации, наблюдаемые внутри рода, к которому относится данный вид (рис. 4.6).

Число каналов онтогенеза, креодов (Waddington, 1957) в ассортименте возможностей одного вида (рода) ограничено. В то же время, для вида, даже для одной особи, допускаются переходы из заданного креода в соседний, в узловых точках онтогенеза, определяемых размерными параметрами особи (Романовский, 1994, 2009). У лиственных, и у хвойных деревьев линейно-отрезочное изменение (DBH; H) продиктовано устойчивостью на протяженных фазах онтогенеза соотношений  $t$  в инициалах апикальных и латеральных меристем. Линейное перемещение точки (DBH; H) вдоль одной из параллельных прямых в косой решетке (рис. 4.6) соответствует постоянству отношения уровней политении апикальной меристемы на вершине дерева и латеральной на высоте  $BH = 1.3$  м.



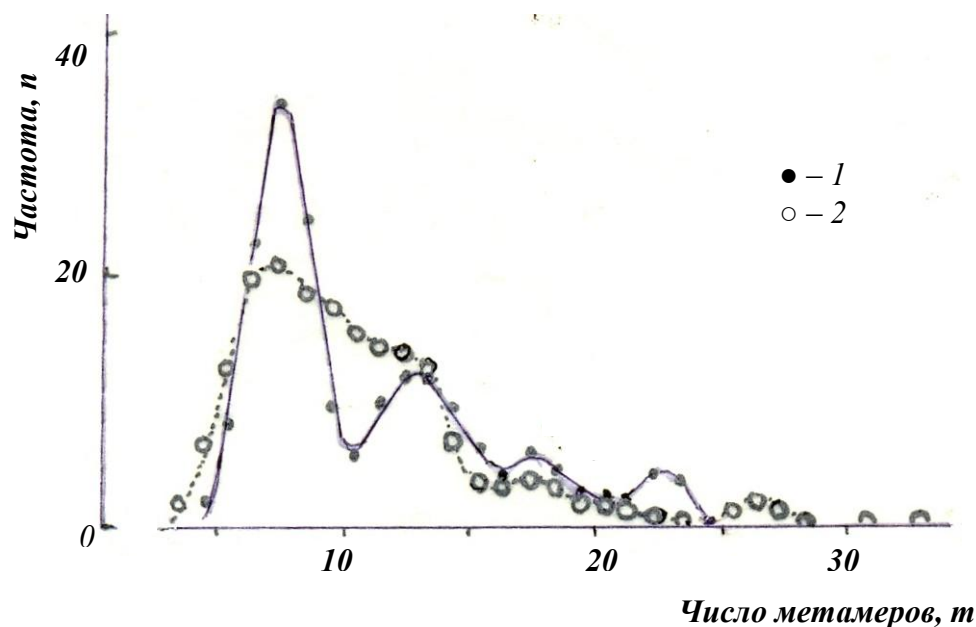
**Рис. 4.6.** Система модальных последовательностей (DBH; H) у представителей *Pinaceae* (Романовский, 1994, 2011).

Ход роста (DBH; H) предстает как выбор одной из траекторий онтогенетического движения вдоль направляющих решетки, образованной пересечением трех (пяти) серий параллельных прямых (Романовский, 1994).

Стройные системы изменчивости (DBH; H) с резкими переломами (переопределениями) линейно согласованных параметров ствола наблюдаются и у лиственных древесных пород (Романовский, 1994). Устойчивое существование подобных универсальных наборов траекторий (DBH; H) говорит, о единых внутривидовых и внутривидовых правилах регуляции роста, об ограниченных возможностях изменений уровня политении апикальных и латеральных меристем деревьев в онтогенезе.

У видов рода *Quercus* годичный побег (линейный прирост) построен из серии элементарных побегов. В условиях РФ виды *Quercus* выдают за сезон до четырех элементарных побегов. Элементарные ауксибласты *Quercus sp.* построены из 5-7 метамеров, «фитомеров» (рис. 4.7). Длина элементарного побега, выраженная в числе метамеров  $m$ , изменяется у *Q. rubrum* и *Q. robur* путем добавления к ауксибласту с минимальным  $m$  по 5 метамеров (Михалевская и Абдрахманова, 1991). Наименьший элементар-

ный побег у *Quercus sp.* состоит из  $7.5 = (2.5+5)$  метамеров. Модальные классы числа метамеров  $m$  в удлиненном побеге соответствуют  $m = 2.5 + 5i$ , где  $m$ , число метамеров, составляющих элементарный побег,  $i = 1 \div 5$ ; у отдельных видов дуба  $i$  может изменяться от 1 до 6 (7).



**Рис. 4.7.** Частота элементарных побегов,  $n$ , несущих определенное число метамеров,  $m$ , у двух видов дуба: 1 – *Quercus rubra* L. (*Q. borealis* Michx.); 2- *Q. robur* L.

По (Михалевская и Абдрахманова, 1991). Эмпирические значения  $n$  сглажены осреднением по 2.

Аналогичная квантованность числа метамеров в побегах и почках отмечена О.Б. Михалевской и Р.А. Абдрахмановой и у других видов: *Q. acuta* Thunb., *Q. acutissima* Carruth., *Q. hartwissiana* Stev., *Q. myrsinifolia* Bl., *Q. suber* L. (Михалевская и Абдрахманова, 1991). У *Q. imeretina* ярко выражены промежуточные моды, связанные с дополнением основной системы элементарных побегов, составленных из целых квантов, полуквантами. Последовательность модальных значений числа фитомеров в приросте *Q. imeretina* можно записать как  $m = (2.5 + 5i) \pm 2.5$ .

Длина метамера удлиненного побега *Quercus sp.* в период кульминации линейного прироста -  $1.5 \div 4$  см. Она меняется в зависимости от погоды вегетационного периода, расположения метамера по длине побега и др. При средней длине междоузлия 2.7 см, квант из 5 метамеров составит 13.5 см. В результате получим ряд средних линейных приростов: 20.5; 34.0; 47.5; 61.0; 74.5; (88.0; 101.5) см.

Длина веретеновидных элементов в составе кванта  $\Delta L$  у дуба 1.06 мм (Коровин и Оганесянц, 2007), соответственно, квант линейного прироста по длине выстилают  $\sim 127$  инициалей веретеновидных элементов. Ближайшее целочисленное соответствие -  $128 = 2^7$ . Если исходить из максимальной оценки уровня политении G1 апекса  $4096t$ , что соответствует 2048 соматических  $2t$  клеток, то превичный камбий дуба закладывается кольцом, вероятно, не сплошным, из 16 клеток с тангенциальной протяженностью 0.2 мм на клетку, Периметр сечения зачатка камбиального цилиндра составит  $\approx 3.2$  мм, диаметр более 1 мм.

Число квантов  $\Delta L$ , слагающих элементарные побеги дуба, равно числу делений апикальной инициали, за период формирования элементарного побега. У видов *Quercus* – число делений апекса, приходящихся на элементарный побег, доходит до 5, возможно, до 6, 7 (рис. 4.7), а число элементарных побегов до 4-5 за сезон.

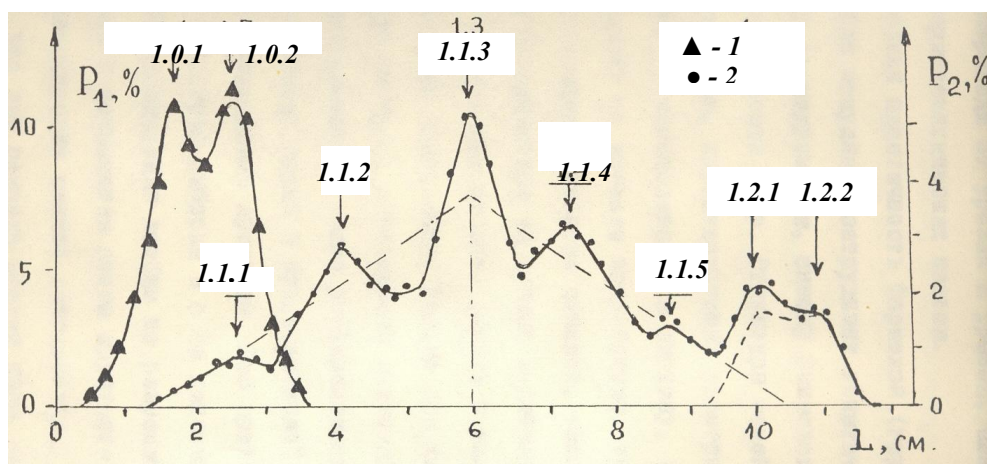
Помимо  $t$  и числа  $i$  квантов  $\Delta L$ , выпускаемых апексом в период преформирования побега, изменчивость  $L$  контролируется дополнительной генетической системой, независимой ни от режима работы апекса, ни от уровня его политении. На изменчивость  $L(i, t)$ , обусловленную варьированием числа  $i$  квантов  $\Delta L$ , выдаваемых апикальной инициалью, обладающей уровнем политении  $t$ , наложено варьирование более мелкого масштаба. Если число  $i$  квантов  $\Delta L(t)$  определяет принадлежность побега к определенной группе  $L$  (рис. 4.3, группы 1-5), то, анализируя изменчивость следующего порядка, следует говорить о подгруппах побегов (рис. 4.4).

Рисунок 4.4 отражает распределение по длине побегов на ветвях первого порядка в кроне  $s$ -дерева, завершившего активный рост в высоту и утратившего лидирующие побеги 0-порядка. Сосна  $\sim 140$  лет из древостоя V класса бонитета производит побеги только первой  $s$ -группы, с модальной длиной, примерно, 5.5 см. В кроне 140-летней сосны побеги первого порядка, первой группы естественным образом подразделены на 5 подгрупп. В чреде лет мода  $L$  побегов первой группы (рис. 4.4, подгруппы 1.1.1-1.1.5) изменяется от 5 см до 6 см, увеличиваясь в оптимальные годы примерно на 10%. В среднем же мода  $L$  побегов первой группы - 5.5 см.

Апикальные инициали побегов первого порядка  $s$ -сосны (рис. 4.4), снизившие уровень политении до  $256t$ , в течение периода вегетации претерпевают одно деление и образуют годовичные побеги, несущие в среднем по 32 брахибласта. Уровень политении инициалей камбиального цилиндра побегов составляет  $8t$ .

В совокупном распределении побегов разных лет первая группа побегов (подгруппы 1.1.1-1.1.5) фланкирована двумя бимодальными распределениями  $L$  (подгруппы

1.0.1; 1.0.2 и 1.2.1; 1.2.2), появляющимися в годы pessимальные и оптимальные для побегообразования (рис. 4.4). Происхождение этих, фланкирующих, подгрупп  $L$  аналогично происхождению подгрупп (квант  $\pm$  полуквант) радиального прироста (см. главу 3). Прирост  $L$ , также как и  $\Delta r$ , определен числом целых квантов (подгруппы 1.1.1-1.1.5) минус полуквант (подгруппы 1.0.1 и 1.0.2) или плюс полуквант (1.2.1 и 1.2.2).



**Рис. 4.4.** Распределение  $P(\%)$  по длине  $L(\text{см.})$ , побегов первого порядка в кроне 140-летнего дерева *Pinus sylvestris* L. из сосняка V класса бонитета при pessимальных ( $P_1$ ) и оптимальных ( $P_2$ ) метеорологических условиях (Романовский, 1994).

Годы периода 1920-1972 гг.: 1 - pessимальные и 2 – оптимальные для прироста  $L$  (оценка 1 или 2 по средней величине  $L$ ). 1.0.1 - 1.2.2 – индексы подгрупп побегов.

Совокупность апексов кроны одного дерева в оптимальных условиях роста производит побеги с индивидуальным ассортиментом подгрупп, однообразно повторяемым из года в год. На сенильном побеге сосны шаг, разделяющий смежные подгруппы, в условиях V бонитета составляет 15-20 мм и соответствует восьми - десяти брахибластам (рис. 4.4).

Не только сенильные побеги сосны, сложенные одним квантом  $\Delta L$ , но и побеги любой из пяти групп аддитивного ряда  $L = \sum \Delta L$  (см. рис. 4.3, группы 1-5), составленные 1-5 квантами  $\Delta L$ , независимо от класса бонитета, делятся на пять подгрупп. Хотя в ответ на резкие изменения условий роста апексы меняют число квантов  $\Delta L$ , испускаемых за время преформирования побегов, регулируя суммарную длину побега, но число подгрупп в составе конечного кванта сохраняется постоянным в чрезвычайно широких границах метеорологической обстановки и эдафических условий (рис. 4.4).

В условиях, не выходящих за пределы широкой субоптимальной зоны, апекс стебля сосны на протяжении всего периода своего существования из года в год воспро-

изводит определенную, избранную им, группу и подгруппу  $L$  (Романовский, 1994). По крайней мере, на протяжении одной фазы онтогенеза апекс выдает постоянное число квантов  $\Delta L$ , а последний квант в совокупности побегов одного дерева состоит из одинакового числа подгрупп. В условиях V класса бонитета шаг между подгруппами сенильного побега  $\sim 2$  см, на виргинильном побеге  $\sim 4-4.5$  см. В условиях I класса бонитета моды подгрупповых  $L$  верхушечных побегов разделены шагом в 5-6 см.

Структура из пяти подгрупп побегов повторяется у хвойных пород в последовательности годовых приростов  $L_i$ , формируемых в комфортных условиях апикалями. Годичные побеги  $L_i$  складываются в общую длину ветви (в случае побегов кроны), а на прививочной плантации в общую высоту рамы  $h = \sum L_i, \dots$ , где  $h$  - высота,  $L_i$  - годовые приросты,  $i$  - годы. Верхушечные апексы рамы из года в год воспроизводят побеги, относящиеся к одной и той же подгруппе. В целом же, распределение рамы одноименного клона по  $h$  повторяет подгрупповую структуру выборки побегов, расчерченных из кроны материнского дерева. При суммировании приростов десяти лет шаг от одной подгруппы  $h$  к соседней увеличится в 10 раз. В условиях I класса бонитета он составит у виргинильных сосен 50-60 см. В результате распределение по  $h$  рамы на прививочной плантации приобретет пятичленную структуру (Романовский, 1985) с частотами вариантов высоты рамы, равными частотам побегов разных подгрупп в кроне материнского дерева (рис. 4.5 а).

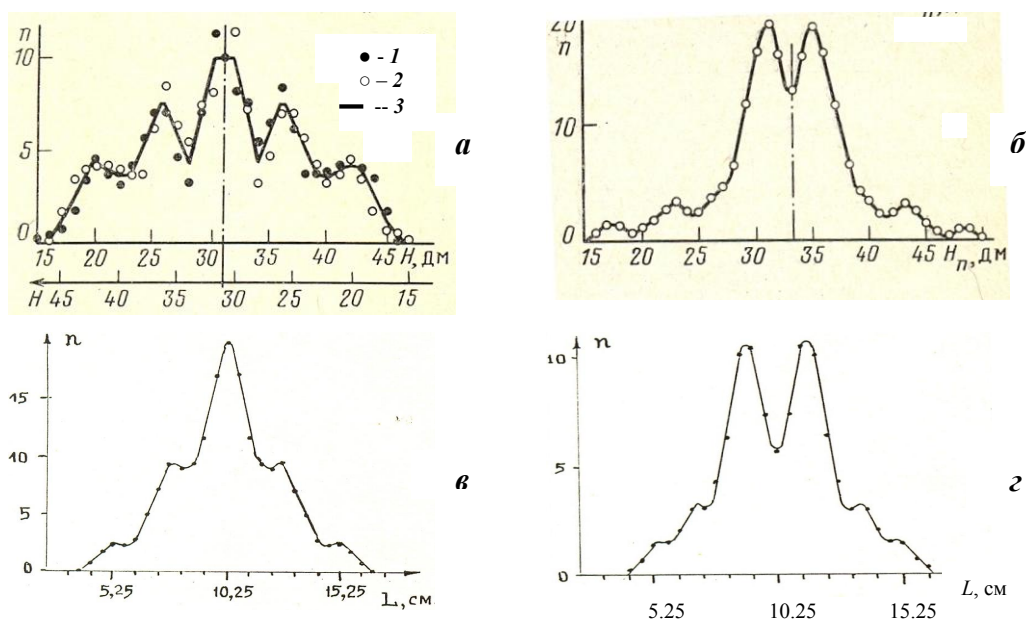
По характеру распределения  $L$  на подгруппы в популяциях хвойных пород (сосна, ель) наличествуют 3 типа деревьев. Два типа, первый и второй, демонстрируют вариационные ряды из пяти подгрупп побегов и метамеров. У деревьев второго типа ряд из пяти подгрупп  $L$  сдвинут относительно деревьев первого типа в сторону увеличения примерно на один шаг между подгруппами. Третий тип деревьев демонстрирует шестичленное подгрупповое варьирование (Романовский, 1985).

Отражая внутривидовую изменчивость материнских деревьев, клоны группируются по высоте рамы в три кластера. Два типа клонов демонстрируют пятичленную изменчивость высоты рамы со сдвигом на один шаг между подгруппами (на 50-60 см по высоте  $h$  рамы 10-летних в условиях I бонитета) и один - шестичленную (рис. 4.5, а, б). Шестичленная подгрупповая изменчивость рамы по  $h$  и по  $L$  верхушечных побегов отмечена в 25÷50% клонов сосны и ели (Романовский, 1985, 1994).

Внутри одного вида покрытосеменных растений также наблюдаются (Романовский, 1994) особи с 5-членным или 6-членным варьированием линейных размеров метамеров (рис. 4.4, в и г). Подгрупповая изменчивость участвует в определении общей



высоты лиственных деревьев, по крайней мере, некоторых видов. Изменчивость размеров, связанную с принадлежностью к подгруппам демонстрируют раметы меогих лиственных древесных пород (Романовский, 1994).



**Рис. 4.5.** Симметризованные распределения по высоте рамет  $H$  из 10-летних привитых клонов сосны *Pinus sylvestris* L. (а, б) и листовых пластинок явора *Acer pseudoplatanus* L. по длине  $L$  (в, з). По (Романовский, 1985, 1994).

а – построение симметризованного распределения по  $H$ . группы клонов рижского происхождения. Прямой ряд измерений  $H$  (1) совмещен с рядом инвертированным (2) относительно оси симметрии полигона распределения и усреднен (3).

Изменчивость приростов  $L$  по числу подгрупп, так же как и по числу квантов выдаваемых апексом (числу групп), определяется некими самостоятельными системами контроля работы генома, не связанными напрямик с политенией апексов.

В завершение раздела, посвященного апикальным меристемам стебля, образующим побеги варьирующей длины  $L$ , хочется отметить наиболее важные, на мой взгляд, следствия, вытекающие из гипотезы политении апикальных инициалей.

(1). Число делений апикальных инициалей побегов кроны и, соответственно, число выделяемых ими квантов  $\Delta L$ , суммирующихся в длине побега  $L$ , определяется независимо от уровня политении инициалей  $t$ . Инициаль может при постоянном  $t$ -уровне в ответ на скудное трофическое снабжение сокращать число квантов  $\Delta L$ , выпускаемых за время преформирования побега, или при достаточном снабжении увеличивать их число до предела, определенного генотипом особи.

(2). Камбиальный цилиндр древесных растений, латеральная меристема, возникает, как продукт частичной редукции политемии апикальных инициалей. Процесс редукции политемии апекса завершают переходом к митозу (см. главу 3) производные камбиальных инициалей. Камбиальные инициали сохраняют способность после каждого деления более или менее полно восстанавливать  $t$  на некотором промежуточном уровне между  $t$  апекса и  $t$  соматических клеток.

(3). Помимо суммирования  $i$  квантов  $\Delta L$ , образующих элементарный побег  $L$ , существует дополнительная система контроля величины линейного прироста, модифицирующая  $L(i, t)$ . Все группы побегов, составленных из одинакового числа  $i$  квантов  $\Delta L(t)$ , подразделяются на подгруппы. В течение одной стадии онтогенеза, а, возможно, всего срока своего функционирования, апекс побега сохраняет принадлежность к определенной подгруппе.

Сделанные выше оценки уровня политемии апикальных инициалей, предусматривают согласованное, но, в то же время, раздельное формирование клетками апекса: латеральной меристемы (камбия) и примордий листовых органов с их пазушными меристемами. Принятые соотношения чисел клеток и структур, производимых разыми слоями клеток апекса, на настоящий момент не обоснованы. Апекс работает по типу закрытой меристемы, в которой разные инициали формируют разные ткани. Предполагается, что у всех высших растений существуют, по меньшей мере, три гистогена (Hanstein, 1870), обладающие высокими, не обязательно равными, уровнями политемии, и координирующие свои действия в процессе морфогенеза.

#### 4.2. Апикальная меристема корня

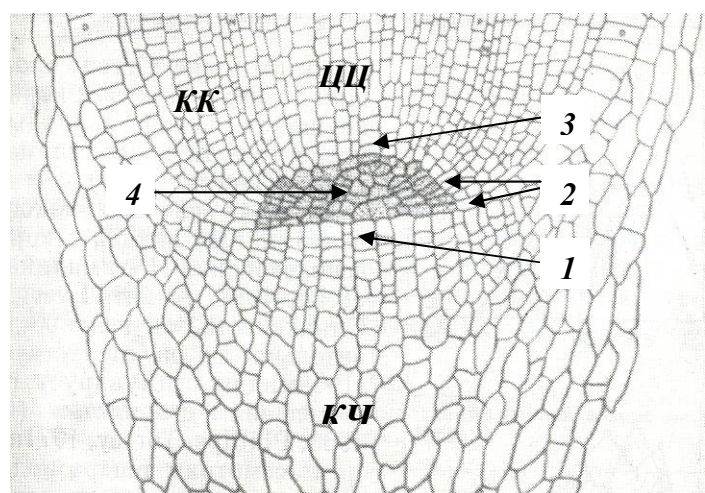
У всех высших сосудистых растений меристемы корневых окончаний устроены сходным образом (Эсау, 1969). Вероятно, наиболее подробно процессы деления и удлинения клеток корня исследованы у кукурузы *Zea mays* L. (Иванов, 1974; Эсау, 1980; Clowes, 1956, 1959 и мн. др.). Меристема корня кукурузы, представленная на рис. 4.8, относится к «закрытым». То есть, в ней наличествует несколько типов инициальных клеток, которые занимают в меристеме разные области, и соответствуют разным «гистогенам», а в конечном итоге, разным производным тканям (Hanstein, 1870). В меристеме представлены инициальные клетки чехлика корня; инициальные клетки коры и инициальные клетки центрального цилиндра. Примыкая одна к другой, инициальные клетки образуют слои, вытянутые поперек оси корня.

Каждая инициаль производит продольный ряд (колонку) делящихся дочерних меристематических клеток, нарастающую перпендикулярно «инициальному слою» и

примерно параллельно оси корня. Происхождение всей колонки меристематических клеток от единственной клетки «инициального слоя» подтверждается наследованием производными клетками однотипных специфических aberrаций, приобретенных инициально под действием мутагенных факторов, например, ионизирующего излучения (Brumfield, 1943), или полиплоидии при обработке корней колхицином (Nemeš, 1964).

Отделившаяся от инициали дочерняя клетка несколько раз делится, затем продукты ее деления переходят к растяжению. По общему контуру клеточных оболочек на продольных срезах растущего корня в рядах (колонках) клеток, производных от инициалей, можно выделить разновозрастные, сестринские группы. Клетки из контактирующих соседних колонок корневой меристемы, скреплены слабее, чем продольные клетки одной колонки. При мягкой мацерации кончика корня хромовой кислотой в суспензии клеток выделяются линейные пары, четверки, восьмерки клеток. «Сестринские» клетки, имеют примерно одинаковые размеры (Иванов, 1974; Clowes, 1965).

За инициальными корневого чехлика (рис. 4.8, 1), в сторону базальной части корня, располагаются медленно делящиеся клетки «покоящегося центра» (рис. 4.8, 4). Со стороны окончания корня покоящийся центр ограничен слоем инициалей корневого чехлика, а со стороны основания корня слоем инициалей коры и центрального цилиндра корня (рис. 4.8, 2 и 3).



**Рис. 4.8.** «Закрытая» меристема кончика корня *Zea mays* L., обладающая несколькими гистогенами (Иванов, 1974; Clowes, 1956).

Выделены редко делящиеся клетки покоящегося центра (4),.

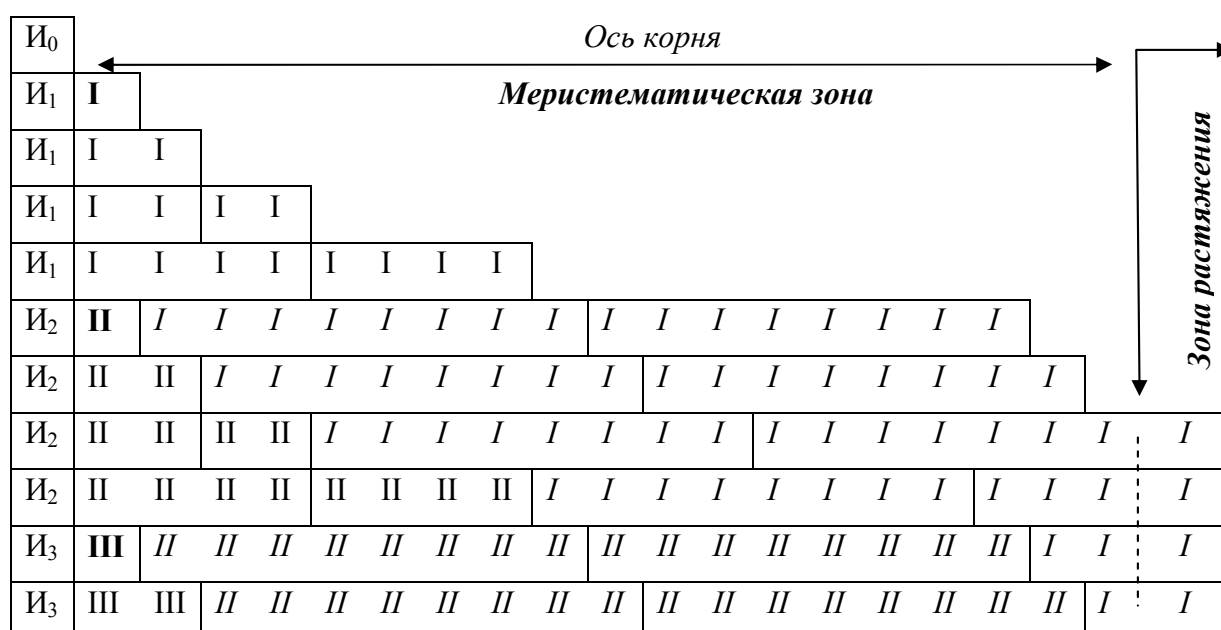
ЦЦ – центральный цилиндр; КК – первичная кора корня; КЧ – корневого чехлика.

Инициальные клетки: 1 – корневого чехлика; 2 – коры; 3 – центрального цилиндра корня. Покоящийся центр – 4.

После деления инициальная, клетка, примыкающая к покоящемуся центру, остается в составе инициального слоя. Вторая, удалившаяся от покоящегося центра, приступает к дальнейшим делениям. Образовавшиеся 2 клетки, делятся более или менее

синхронно еще раз на 2 двойки. Частота синхронных делений существенно выше ожидаемой при случайном совпадении (Иванов, 1974). В сестринской паре каждая клетка делится пополам; образуются 2 линейные тэтрады клеток имеющих близкие размеры. Четыре производные клетки объединены общей оболочкой, более толстой, чем перегородки, разделяющие членов одной тэтрады. Четыре клетки могут поделиться еще раз, также более или менее синхронно, и породить линейную восьмерку клеток, связанных общей оболочкой и обильными плазмодесмами (Иванов, 1974).

Дистальные клетки меристематической колонки все больше удаляются от инициали. На последнем этапе (двух четверок, либо двух восьмерок) они уходят из зоны меристемы корня в зону растяжения и начинают удлиняться (рис. 4.9).



**Рис. 4.9.** Схема развития продольного ряда клеток, производных инициали И, возникших в результате ее делений I-III; в колончатой меристеме корня *Zea mays* L. По (Иванов, 1974, рис. 48).

Подстрочными индексами И<sub>і</sub> обозначены номера последовательных клеточных циклов инициали  $i = 0, 1, 2, 3, \dots$ , проходящей между делениями фазы M, G<sub>1</sub>, S, G<sub>2</sub>. Продукты *i*-иого деления И обозначены римскими цифрами I-III. Полужирным шрифтом выделены клетки родоначальницы меристематических колонок. Группы сестринских клеток объединены общим контуром. Клетки, появившиеся в результате редукции уровня политении обозначены прямым шрифтом. Курсивом выделены клетки, возникшие в результате митоза.

Когда клетка колончатого ряда, выходят в зону растяжения, за ней образуется последовательность из 20 клеток (рис. 4.9), или в тонких корнях (при низком уровне полинении инициалей) из 8 клеток. Тнициаль, оставшаяся на границе покоящегося центра, делится снова. Меристематическая зона корня лежит между слоем инициальных клеток и клетками, приступившими к растяжению (Иванов, 1974).

Число делений клетки до выхода в зону растяжения, длина отрезка корня, на котором меристематические клетки интенсивно делятся, - зависят от уровня полинении инициалей и тесно связаны с толщиной окончания корня и условиями его питания. Размер покоящегося центра, периодически пополняющего совокупность инициалей, также связан с диаметром корня. В тонких корнях покоящийся центр может вообще отсутствовать (Эзау, 1980). В толстых корнях покоящийся центр состоит у некоторых видов из 500-1000 клеток; производные каждой инициали образуют колонки из сотен делящихся клеток; длина же «меристематического» окончания корня, промеренная от кончика корневого чехлика составляет ~2.5 мм (Эзау, 1980; Erickson & Sax, 1956).

Последние деления в ряду меристематических производных инициальной клетки соответствуют митозу и происходят с синтезом новых молекул ДНК. В результате, клетки меристемы, синтезирующие ДНК включают радиоактивные метки, если такие метки, привязанных к нуклеотидам, вовремя предоставлены в среду инкубации корня. При поступлении в течение одного клеточного цикла Иі меток  $^3\text{H}$  в цитоплазмы производных клеток меченые ядра в меристематических колонках и в зоне растяжения, составят (рис. 4.9) от  $16/24 \approx 67\%$  до  $16/17 \approx 94\%$  (Иванов, 1974; Webster & Davidson, 1968). От 5% до 42% клеток в начале меристематических колонок не синтезируют новых молекул ДНК перед делением, а просто распределяют заготовленные копии. Митоз, завершающий редукцию полинении хромосом инициальной клетки, служит сигналом к остановке роста посредством делений. Дистальные клетки меристематической колонки переходят к росту путем растяжения (Иванов, 1974).

При одинаковом возрасте всходов, в идентичных условиях культивирования у разных видов, разных сортов, разных проростков одного вида, - отрезок корня, на котором обнаруживаются делящиеся клетки, имеет разную длину. В тонких корнях деления отмечаются только в 10-20 клетках каждого продольного ряда колончатой меристемы. В толстых – в ряду дочерних клеток, порожденных инициалью, могут делиться 200-250 клеток (Иванов, 1974; Clowes, 1959). Учитывая, что только треть делящихся клеток (66-83 из 200-250) распределяет копии молекул ДНК, наработанные инициалью, а остальные синтезируют ДНК заново, уровень полинении инициали после её деле-

ния (фаза G<sub>1</sub>) можно оценить как 64*t*. Однако, учитывая 2*t* политению соматических клеток покрытосеменных растений (клетки переходят от редукционных делений к митозу при достижении уровня политении 2*t*), оценку *t* следует удвоить. Ближайшее соответствие уровня политении G<sub>1</sub> инициальных клеток «толстого» корня *Zea mays* L. ~ 2<sup>7</sup>*t* = 128*t*. Поделившись, G<sub>2</sub> инициаль 256*t* образует 2 клетки 128*t*, одна из которых начнет делиться дальше, порождая квант, колонку из 64 клеток 2*t*. В тонких корнях, где инициали выпускают кванты по 8 или 16 клеток оценка уровня политении G<sub>1</sub> инициалей с учетом 2*t* соматических клеток составит 16*t* и 32*t*. Инициали G<sub>2</sub> будут обладать политенией 32*t* и 64*t*, соответственно.

Приведенная схема (рис. 4.9), напоминает модель работы камбия хвойных деревьев (см. рис. 3.5). Только, в отличие от голосеменных растений, соматические клетки покрытосеменных при митозе воспроизводят не 1*t*, а 2*t* хромосомы (см. рис. 2.15). Если постоянный множитель 2 в показателе уровня политении клеток покрытосеменных растений записывать отдельно, то *t* следует обозначать не 2<sup>*n*</sup>*t*, а 2<sup>*n*-1</sup> 2*t*.

На схеме 4.9 инициаль-G<sub>2</sub> колончатой меристемы с 16·2*t* уровнем политении делится на две клетки 2 (8·2*t*), одна из которых остается в слое инициалей на границе покоящегося центра и снова наращивает 16·2*t* политению, другая начинает делиться. Две производные от 8·2*t* клетки → 2·(4·2*t*) делятся на 2 пары сестринских клеток → 2·(2·2*t* + 2·2*t*). После образования двух тэтрад 2·(2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t*) из клеток с соматическим уровнем политении 2*t*, присущим покрытосеменным растениям, включается синтез новых молекул ДНК, и в процессе митотического деления образуются две линейные октады из 2*t* клеток 2·(2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t* + 2*t*).

Деления клеток покоящегося центра меристемы корня происходят в 16 раз реже, чем производных клеток инициалей корневой меристемы (Иванов, 1974; Clowes, 1965), что, вероятно, обусловлено необходимостью синтеза перед делением в среднем в 16 раз большего числа копий молекул ядерной ДНК. Уровень политении клеток покоящегося центра, порождающих 16·2*t* инициали не менее 16<sup>2</sup>·2*t* = 512*t*. Если 16-кратное увеличение уровня политении *t* клеток покоящегося центра, сохраняется, то *t* клеток порождающих G<sub>2</sub> инициали 128*t* можно оценить как 2048*t*. При G<sub>2</sub> инициалей 256*t* - 4096*t*. Обладая высокой политенией ядер, клетки покоящегося центра, в комфортных условиях роста постоянно обновляют окружающие слои инициалей: в сторону кончика корня – инициалей корневого чехлика, в сторону основания корня - центрального цилиндра и коры.

После облучения рентгеновскими лучами в дозе 1700 р митотический индекс клеток покоящегося центра (отношение числа клеток с митозами к общему числу просмотренных клеток) через 30 минут возрастает более чем в 10 раз (Clowes, 1970). Через 6 ч после облучения он снова снижается до нормального уровня. Часть клеток покоящегося центра переходит к делению, минуя период синтеза ДНК, прямо из состояния  $G_1$  (Clowes, 1965, 1970). Это согласуется с представлениями о политенном статусе клеток покоящегося центра и порождаемых ими инициалей колончатых меристем.

Пониженная чувствительность клеток покоящегося центра к ионизирующей радиации, охлаждению и другим стрессовым воздействиям сопряжена с продолжительностью периода  $G_1$  клеточного цикла (определен по «необнаружению» синтеза ДНК). Считается, что в клетках чехлика корня кукурузы период  $G_1$  отсутствует, деления идут непрерывно, вплоть до остановки; в то время как в клетках покоящегося центра период  $G_1$  «удивительно растянут» (Иванов, 1974; Clowes, 1965, 1970).

При любом подавлении делений клеток корневой меристемы (облучение, резкое охлаждение, ингибиторы делений и др.) клетки покоящегося центра переходят к ускоренной репликации (Иванов, 1974; Clowes, 1959, 1965, 1970; Hall e.a., 1962), восстанавливая поврежденные клетки в окружающих слоях инициалей.

#### **4.3. Инициали листовых примордий, филлотаксис**

Материалы этого раздела не претендуют на убедительность. Их задача только показать возможность развития политенных моделей в приложении к дифференциации листовых примордий и к описанию филлотаксиса побегов. Слишком многие вопросы, касающиеся филлотаксиса, не достаточно ясны для конструирования развернутых и убедительных моделей.

Дальнейшее изложение относится к растениям, имеющим во взрослом состоянии очередное или супротивное листорасположение, - покрытосеменным и голосеменным, представителям *Pinaceae*. Листовые примордия (листовые бугорки) появляются у них поочередно, в очагах локальных клеточных делений, возникающих в некотором удалении от апекса, у некоторых видов, попарно, супротивно. В течение онтогенеза растение нередко переходит от супротивного листорасположения к кососупротивному, а затем к очередному.

В побегах с супротивным листорасположением делительная активность пробуждается одновременно на диаметрально противоположных радиусах апикальной меристемы, возможно, наследуя билатеральность зародыша. Образование листовых бугорков вызывает периодические изменения размера и формы апекса побега (Эзау, 1980).

У голосеменных и у двудольных покрытосеменных растений закладка листовых примордий начинается обычно с появления очага периклинальных делений (клеточные перегородки закладываются примерно параллельно поверхности) во втором или третьем клеточном слое от поверхности протопобега. В поверхностных клеточных слоях над очагом периклинальных делений идут, в основном, антиклинальные деления (клеточные перегородки закладываются перпендикулярно поверхности).

У однодольных растений листовые примордия возникают в поверхностном клеточном слое, начинаясь с локального очага периклинальных делений (Эзау, 1980).

У растений с супротивным листорасположением перед синхронным заложением пары листовых примордий апекс побега проходит фазу максимальной площади. По мере формирования «пластохрона», листовые зачатки поднимаются над апикальной меристемой, и ее диаметр уменьшается, наступает фаза минимальной площади (Эзау, 1980).

Во всех случаях разрастание листовых примордий происходит в периферическом очаге делений, удаленном от апикальных инициалей не менее чем на 10-20 клеток. В зоне образования листового бугорка клетки чаще метятся  $^3\text{H}$ -тимидином (Эзау, 1980). Свидетельствует ли это об активизации синтеза митохондриальной или ядерной ДНК? Заканчивается ли в листовых бугорках редукция политении апикальных инициалей и начинается синтез ядерной ДНК *de novo*?

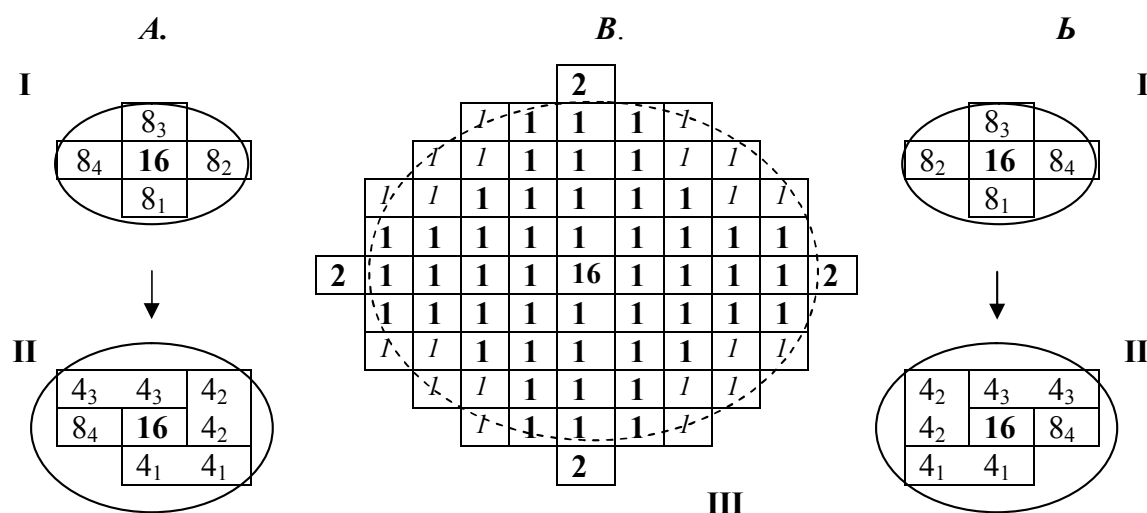
Судя по разобщению нитей подвески при кливажной полиэмбрионии хвойных (см. рис. 2.12), последние стадии редукции политении инициалей, до уровня, свойственного соматическим клеткам ( $1t$  у голосеменных и  $2t$  у покрытосеменных), сопровождаются отсутствием плазмодесм, связывающих клетки в соседних клеточных рядах. Ряды, не скрепленных тяжами плазмодесм с клетками смежного ряда, будут обеспечивать успешную пролиферацию клеточных масс в нижних, подлежащих слоях.

Возможно, именно с разрывом структур, производных апикальной *ac* клетки (Schnarf, 1931), связано появление независимых клеточных линий двух семядолей, у зародышей двудольных покрытосеменных растений. После их разобщения апекс зародыша «внедряется» между ними (см. рис. 2.18).

В пазухах листовых примордий (см. рис. 4.1) закладываются новые скопления меристематических клеток, способные дать начало побегам следующего порядка ветвления. Совокупность листовых примордий, их расположение (филлотаксис) определяют систему пазушных почек, систему побегов высшего порядка, а в онтогенезе систему ветвления всего растения.



Начать обсуждение проблем филлотаксиса следует, вероятно, с взгляда на апикальную меристему (апекс) сверху, вдоль оси побега. Движение клеток в слоях туники предстает при этом как радиальное расползание клеточных рядов от политенных апикальных инициалей с редукцией по ходу делений уровня политении. В побегах со спиральным листорасположением инициаль поочередно посылает лучи меристематических клеток по последовательным азимутам апикальной полусферы (окружности). На определенном удалении от апекса («на окружности») на окончаниях радиальных лучей поочередно возникают очаги делений (Эзау, 1980). Периметр окружности, ограничивающей радиальное разбегание клеток, по мере удаления от апекса растет, соответственно растет число клеток, необходимых для заполнения секторов между «лучами» (рис. 4.10). Клетки, завершающие «лучи», обладающие избыточным уровнем политении, могут служить затравками листовых примордий. На рис. 4.10, *В* это периферические клетки «2» с уровнем политении  $2t$ .



**Рис. 4.10.** Модель формирования четырехсемядольного эмбриона сосны.

I-III – стадии делений политенной апикальной инициали ( $16t$ ) и ее производных. I – цикл делений инициали. II – деления производных клеток. III – апекс зародыша.

Последовательность делений *A* – левосторонняя; *B* – правосторонняя. *B* – апекс с четырьмя клетками  $2t$ . Цифрами 1-16 обозначен уровень  $t$  клеток апекса. Курсивом «*l*» отмечены клетки  $1t$  исходной эмбриональной массы раннего эмбриона.

При переходе хвойных к завершающей стадии эмбриогенеза глобулярная масса недифференцированных клеток раннего зародыша удлиняется. На вершине сферического куполообразного завершения оси зародыша выделяется крупная клетка - инициаль, или группа инициалей (см. рис. 2.12). По периметру апикального «купола» зародыша

дыша, отдельные клетки, разделенные примерно равными промежутками, начинают делиться, возникают бугорки, утолщения. Совокупность делящихся клеток, равноудаленных от апекса и одна от другой, образует подобие волнистого валика, ограничивающего халазальную вершину зародыша, число волн равно числу будущих семядолей.

Модель дифференциации четырехсемядольного зародыша хвойной породы представлена на рис. 4.10 в качестве простейшей. Уровень политении апекса  $16t$  выбран произвольно. Число клеток в радиальных рядах, исходящих из апекса, и делящихся без синтеза ядерной ДНК, ограничено уровнем политении апикальной инициали. Редуцировав политению до  $1t$  у голосеменных (или  $2t$  у покрытосеменных) клетки переходят к митозу с синтезом новых копий ДНК. Редукция политении апикальной меристемы до уровня соматических клеток (или иного метастабильного уровня) завершится не одновременно в лучевых сериях клеток, разбегающихся по прямой, и в промежуточных секторах. Дистальная клетка луча, исходящего из апекса, не успеет полностью редуцировать политению до момента остановки делений клеток внутри сектора. Клетки, вынужденные заполнять избыток пространства между двумя последовательными «лучами», испущенными апексом, прекратят деления, связанные с «редукцией» политении и перейдут к митозу.

После деления апикальной инициали (условно  $16t$ ) одна из клеток  $8t$  становится родоначальницей ряда производных клеток, вторая сохраняет апикальное положение и снова удваивает число молекул ядерной ДНК, возвращаясь к состоянию  $16t$ . В результате четырех последовательных делений с поворотом митотического веретена на  $90^\circ$  по часовой стрелке (рис. 4.10, *IA*), или против нее (рис. 4.10, *IB*), образуются четыре клетки  $8t$ , обозначенные на схеме как  $8_i$ , где  $i = 1 \div 4$  – номер деления инициали (рис. 4.10, *IA* и *IB*). Дробление клетки  $8t$  приводит к появлению двух клеток  $4t$ , одна из которых становится родоначальницей радиального луча производных клеток, а вторая дробится на клетки, заполняющие сектор между двумя соседними взаимоперпендикулярными лучами. На схемах (рис. 4.10, *IIA* и *PIB*) обозначены также клетки  $8_4$ , последние из производных апикальной инициали  $16t$ , не успевшие еще поделиться на две  $4t$  клетки.

Дистальные клетки в радиальных лучах клеток, отходящих от первых  $4t$  производных инициали, сохраняют повышенный уровень политении (на схеме рис. 4.10, *III* – клетки  $2t$ ), что впоследствии определяет их особую роль в морфогенезе зародыша, проростка. Проксимальные клетки лучей, связанные плазмодесмами с клетками, заполняющими межлучевой сектор, переходят к митозу и делятся, образуя из клеток  $2t$  по четыре клетки  $1t$ .

В приведенной схеме делений и дифференциации производных клеток апикальной меристемы непринужденно находится место для хиральной асимметрии заложения семядолей (Брынцев, 2006; Голиков, 2011; Хохрин, 1977 и др.). Варианты левой и правой последовательности дифференциации семядолей на схеме (рис. 4.10, *A* и *B*) представлены слева и справа от центральной схемы четырехсемядольного зародыша.

При закладке большего числа семядолей, апикальная инициаль, перед началом делений клеток в производных «лучах», успевает поделиться еще несколько раз, окружив себя не четырьмя, а 5-8(9)-ю производными клетками  $8t$ .

Разное число семядолей закладывается эмбрионами при одинаковом уровне  $t$  апикальных инициалей. Первые надсемядольные побеги у всходов *Pinus sylvestris* L. в штучных посевах семян на питомнике Серебряноборского опытного лесничества ИЛАН по окончании вегетации образовали ряд с модальными значениями длины  $l \approx 2.5i$ , см, где  $i = 1 \div 5$ . При этом, у всходов, имевших разное число семядолей, одинаково наблюдались все члены ряда  $l$ . Надсемядольные побеги в подавляющем большинстве случаев удлинялись за счет последовательного суммирования квантов, испускаемых апикальными инициалами (аддитивная регуляция), а не за счет увеличения  $t$  (мультипликативная регуляция). Лишь 3% всходов имели побеги, выходящие по длине за пределы ряда  $l = 2.5i$ . Только такие проростки можно заподозрить в увеличении уровня  $t$  апикальной инициали сразу же после закладки семядолей.

Для дальнейшего развития модели, на мой взгляд, требуется выяснить, как число семядолей зависит от диаметра зародыша, и, косвенно, от его массы. Замеры парных индивидуальных параметров, (диаметр эпикотилия - число семядолей), или (масса зародыша - число семядолей), зародышей хвойных мне не известны. Оптимальный объект для исследования этого вопроса - соматические зародыши в культуре тканей (Третьякова и Ижболдина, 2009). Однако, косвенно, взаимосвязь размеров зародышей с числом семядолей подтверждают опыты по проращиванию семян.

Из данных, которыми я располагаю, наибольший интерес представляют оценки среднего числа семядолей в полусибсовых семьях сосны обыкновенной (подеревные потомства) с параллельным определением посемейной массы 1000 семян. Масса 1000 семян ( $M1000$ ) – показатель, принятый в лесном семеноведении. Хотя партии полусибсовых семян часто немногочисленны, их масса все равно пересчитывается в стандартную,  $M1000$ , г. Перед определением  $M1000$  семена сортировали на пустые и полные.  $M1000$  определяли только для полных семян. Масса отдельного семени, тем более  $M1000$ , лишь косвенно связана с массой зародыша; а масса зародыша с его диаметром,

от которого, предположительно, в наибольшей степени зависит число закладывающихся семядолей.

По результатам проращивания семян, собранных в Украине, выборки по 30 семей из трех популяций сосны (Лютеж, Сорокошичье, Добрянка) Г.П. Морозов рассчитал коэффициенты корреляции  $r$  среднесемейных значений числа семядолей и M1000 (Романовский и др., 1991). Они изменялись в пределах 0.24-0.35. В целом же по совокупности из 90 полусибсовых семей корреляция среднесемейных значений M1000 и числа семядолей у всходов  $\sim 0.28 \pm 0.05$ .

Распределение всходов сосны обыкновенной из Московской области в семейных посевах штучными семенами  $5 \times 5 \text{ см}^2$  на лесном питомнике Серебряноборского опытного лесничества ИЛАН представлено в таблице 4.

**Таблица 4.** Число семядолей, рост и сохранность сеянцев с моноподиальным ветвлением в штучных посевах семян сосны обыкновенной из Московской области.

Параметр	Число семядолей у всходов					
	4	5	6	7	8	9
Число всходов 1985 г.	79	562	1043	325	35	2
Число сеянцев 1990 г.*	29	174	354	114	15	0
Выживаемость 1990, %	37±5	31±2	34±1	35±3	43±8	-
Высота 1990 г., см ± m	56.5±5.7	55.0±2.2	56.1±1.5	53.3±2.7	53.6±7.1	-

\* 76 сеянцев кустовидной формы не представлены в таблице

До 6 лет дожили сеянцы, обладавшие на стадии проростков 4-8 семядолями. Редкие проростки с тремя семядолями, отмеченные при лабораторном тестировании партий семян (0.13%), не взошли. Проростки с девятью семядолями (0.04%), взошли, но полностью выпали из посева к трехлетнему возрасту. Дальнейший рост сеянцев 6-летних был в среднем слабо обратно пропорционален ( $r > -0.1$ , зависимость недостоверна) числу семядолей, зарегистрированному у них при прорастании в грунте (табл. 4).

Полусибсовые семьи, выращенные из семян урожаев 1984 г. (из Московской обл.) и 1986 г (из Киевской обл.), по среднему числу семядолей у проростков разделились на три кластера с равновероятными распределениями. Для обоих мест заготовки сосновых семян выделяются 3 интервала средних чисел семядолей, 4.8- 5.3; 5.4- 6.0 и 6.1- 6.6 (Украина) и 5.1- 5.5; 5.6- 6.1; 6.2- 6.5 (Россия), внутри которых полусибсовые семьи (общее число семей - 180) распределены равномерно. Распределения, равноверо-

ятные на некоторых интервалах значений признака, свойственны гаплоидным объектам (Романовский, 1994). По-видимому, масса семени отражает не столько массу зародыша, сколько массу гаплоидного женского гаметофита, служившего ему пищей, а трофический режим эмбриона лишь в некоторой степени ( $r \approx 0.3$ ) определяет его размеры.

После полной смены очередной хвои побегов на хвою брахибластов, происходящей в возрасте 3 года или старше, рост сеянцев сосны обыкновенной в комфортных условиях зависит, прежде всего, от числа квантов, выпускаемых апексом за период преформирования побега. В 10-летних посевах на том же лесном питомнике Серебряноборского опытного лесничества ИЛАН длина побегов  $L$  успешно интерпретируется как функция числа квантов  $\Delta L$  испускаемых апексом (см. рис. 4.3). Казалось бы полная аналогия: число семядолей  $n$  – функция числа квантов, выпущенных апексом, и длина побега  $L$ , а в конечном итоге, высота растения тоже функция числа квантов. Однако кванты, испускаемые апикальными инициалами проростка и виргинильного (имматурного) растения, совершенно различные явления. В старших возрастных группах апекс верхушечного побега хвойных выдает кванты  $\Delta L$  содержащие по 64, или 32 метамера. Квант апикали проростка соответствует всего лишь одной семядоле.

Представления об апексе с постоянным, очень высоким уровнем политении инициальных клеток, формирующем камбий на отрезках побега  $\Delta L$  в процессе лавины делений производных клеток, противоречат представлениям об апексе, формирующем лучи меристематических клеток при образовании листовых примордий. Путь к разрешению этого конфликта представлений указывает апикальная меристема корня. Она совмещает в себе группы клеток с исключительно высоким уровнем  $t$  (клетки покоящегося центра) и единичные инициалы с относительно небольшим уровнем  $t$ , и отходящими от них колонками клеток, подобными «лучам» апикальной меристемы, несущими на концах затравки листовых примордий.

Полная модель дроблений производных клеток, испускаемых апикальной инициалью побега, имеющего клетки корпуса и два-три слоя туники, должна быть трехмерной. Модель обязана учитывать онтогенетические изменения в строении апекса. Развернутая модель должна также предусмотреть возможность приостановки редукции политении на промежуточных метастабильных этапах, например, при достижении  $32t$  или  $16t$ . Только тогда, как мне кажется, удастся адекватно описать многие морфогенетические процессы.

## Глава 5.

### Индукцированная политения

Хромосомы естественным путем приобретают высокие уровни политения в клетках, попавших в особо выгодные условия питания. Клетки затоваренные, обеспеченные избыточно, наращивают политенные копии молекул ДНК и получают исключительное значение в морфогенезе растительных органов. Однако, помимо инициалей, определенных на роль своим положением в теле растения, в некоторых случаях клетки могут увеличивать политению в процессе развития ткани, органа в ответ на давление внешних условий.

У покрытосеменных растений наиболее распространенный и естественный путь внешней индукции политения - интенсивное освещение органа в период морфогенеза. Возможно, политения, позволяет клеткам защитить геном от мутагенных компонентов светового потока (Рыбкина и др., 2010).

#### 5.1. Политения в тканях листа и светоиндукция

Во время роста и дифференциации фотосинтезирующих органов  $C_3$  растения формируют листья (хвою) либо светового, либо теневого типа в зависимости от освещенности (Мокроносов, 1983. и мн. др.). Световые и теневые листья существуют, вероятно, у всех древесных пород бореальной зоны (Синнот, 1963). Однако, специализация ассимилирующих органов: световой и теневой хвои у хвойных пород (табл. 5) и световых и теневых листьев у лиственных деревьев, проходит по-разному.

**Таблица 5.** Некоторые параметры световых типов побегов (хвои) у *Picea abies* (L.) Karst., возраст 5-20 лет, Серебряноборское опытное лесничество ИЛАН (Прохоров и Романовский, 1990).

Параметры	Тип побега (хвои)		
	теновой	свето-теновой	световой
Плато фотосинтеза, $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$	1.4±0.1	2.4±0.2	3.4±0.3
Средняя длина хвои, см	1.00±0.01	1.35±0.01	1.76±0.04
Масса единицы длины хвои, $\text{мг см}^{-1}$	1.4±0.1	1.3±0.1	1.1±0.2

У взрослых голосеменных и покрытосеменных растений тенденции изменения размеров фотосинтезирующих органов в зависимости от освещенности противоположны. У голосеменных световые листья (хвоя) крупнее, у покрытосеменных, наоборот,

мельче. Линейная плотность теневой хвои,  $\text{мг см}^{-1}$ , выше, чем световой (табл. 5). Поверхностная плотность,  $\text{мг см}^{-2}$ , теневых листьев (аналог линейной плотности хвои), наоборот, меньше, чем световых.

Типичное для покрытосеменных растений соотношение размеров световых и теневых листьев, обратное приведенному для ели в табл. 5, можно наблюдать у дуба *Quercus robur* L. Средняя площадь листовой пластинки светового листа  $34(30) \text{ см}^2$ , свето-теневого –  $53(60) \text{ см}^2$  и теневого –  $85(90) \text{ см}^2$ . Измерения выполнены в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН на малых выборках из короны 250-летнего дерева; в скобках приведены примерные значения площади листьев, ожидаемые в больших выборках (Романовский и Молчанов, 2002).

Обсуждая вопрос о размерах световой и теневой хвои, необходимо отметить особенности морфогенеза хвои у голосеменных лесообразователей бореальной зоны РФ, представителей *Picea*, *Abies*, *Pinus* и *Larix*. У елей и пихт хвоя на побеге расположена в виде очередных одиночных листьев. У лиственницы на удлинённом побеге в пазухах очередных листьев (хвоинок) могут закладываться укороченные побеги (брахибласты), образующие ежегодно, в течение многих лет пучки хвоинок. У сосен на взрослых побегах хвою несут только брахибласты, появляющиеся еще в почках, в пазухах чешуйчатых бесхлорофилльных катафиллов (Артемов, 1978).

Хвоя елей и пихт продукт единого цикла морфогенеза побега. Примордия хвоинок закладываются как неотъемлемая и не самостоятельная часть побега (Артемов, 1978; Ковалев, 1993). Выйдя из почки, побег не подлежит изменению.

Хвоя брахибластов *Pinus* образуется в процессе двух морфогенетических циклов (Артемов, 1976). У сосен при преформировании взрослых побегов, в пазухах зачатков первичных листьев еще в почке возникают инициалы брахибластов. Хвоя брахибластов может изменять длину и после выхода побега из почки, в зависимости от условий внешней среды во время роста хвоинок и побега (Ельчина и Ковалев, 1992).

Охвоенный побег у елей и сосен несет хвоинки стандартной длины (Fritts, 1976; и др.). Поэтому правильнее говорить не о световых и теневых листьях хвойных деревьев, а о световых и теневых побегах. Уровень политении инициалей хвоинок определен еще во время преформирования побега. Избрав размер хвои, побег воспроизводит его без изменений на всем протяжении годичного прироста. Хвоя на брахиблассах, усеивающих ауксибласт сосен, в пределах годичного прироста столь же однородна, как одиночные хвоинки елей.

Хвоинки побегов, сформировавшихся в теневых и световых условиях, имеют особую анатомическую структуру. Площадь поперечного сечения жилки в световой хвое составляет 88% площади сечения мезофилла. В теневой – 50-60% (Ковалев, 1993).

У взрослых деревьев (стадии онтогенеза *v, g, s*) елей и пихт в зависимости от условий преформирования побега согласовано изменяются длина побега, длина хвои на побеге, ее световой тип и интенсивность фотосинтеза хвои (табл. 5). Как возникает световая хвоя у светолюбивой сосны, и как ее идентифицировать, - не вполне ясно.

Сосны обладают дополнительной степенью свободы, способностью согласованно изменять длину хвои на всех брахибластах побега в зависимости от внешних условий в период роста хвоинок. В опыте Л.М. Ельчиной и А.Г. Ковалева, при полном затоплении корневой системы сеянцев во время удлинения побегов, длина хвои уменьшилась примерно в два раза (Ельчина и Ковалев, 1992). Конечная длина клеток в составе продольного сечения мезофилла *Pinus sylvestris* L. осталась при этом прежней. Зато, число клеток сократилось на 56%. За счет уменьшения числа клеток хвоя стала на 17 мм короче. В «нормальных» условиях (контроль) сеянцы имели хвою длиной ~30 мм, а колонки мезофилла состояли в среднем из ~796 клеток. В условиях затопления корней в плоскости продольного сечения хвои насчитывалось ~350 клеток. При этом на 1 мм длины хвои приходилось по-прежнему 40-48 клеток мм<sup>-1</sup>. Мезофилл хвои строится ее инициалами из квантов состоящих из ~400 клеток. Ближайшее значение уровня политении инициалей мезофилла  $t = 2^8 = 512$ .

Очевидно, в стрессовых ситуациях, при недостаточном трофическом обеспечении клетки мезофилла, закончив редукцию уровня политении ДНК инициалей, не переходят к митозу. Так же как флоэмные ряды в лубе стеблей взрослых деревьев (см. главу 3), колонки клеток мезофилла сосновой хвои, не синтезируют молекул ДНК и не удваивают число производных инициали. Выпадение митоза вдвое сокращает число клеток. Генетический смысл перехода к митозу, так же как и его выпадения по окончании редукции политении, не понятен.

Зависимость размеров хвои (прежде всего, ее длины) от множества факторов: от стадии онтогенеза, условий преформирования и роста охвоенных побегов, - вносит путаницу в вопрос о световой и теневой хвое. Длина еловой хвои уменьшается не только в ответ на изменения освещенности почек, но и при любом ином воздействии, угнетающем прирост побега. Хвоя брахибластов сосен также сокращает длину в ответ на ухудшение условий роста, притом не только при воздействиях угнетающих факторов во время преформирования внутрипочечного побега, но и после выхода побега из поч-



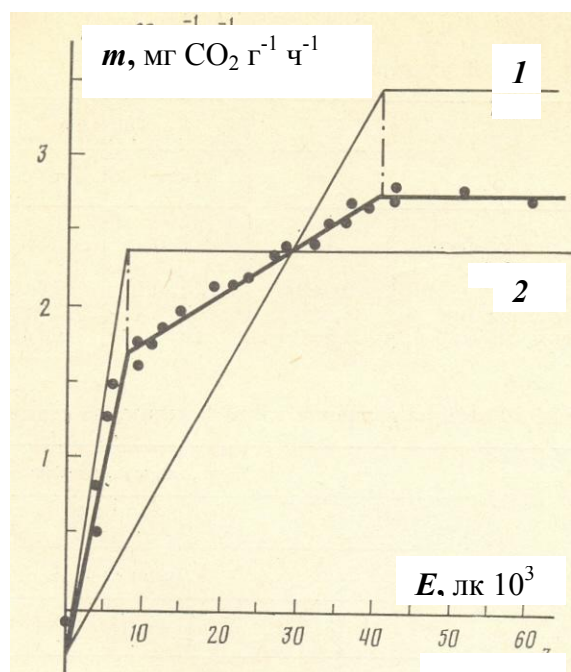
ки, при его удлинении (Ельчина и Ковалев, 1992). Примерами резкого, двукратного сокращения длины хвои в экстремальных условиях могут служить, ель в лесотундре, или сосна на выходах скальных пород, или внебонитетные редины олиготрофных болот, где короткая хвоя сочетается с редким стоянием деревьев и предельно высокой освещенностью, по освещенности хвоя соответствует световой.

Противоположные нашим (Прохоров и Романовский, 1990) оценки, соотношений длины хвои на теневых и световых побегах можно найти в книге «Рост и газообмен  $\text{CO}_2$  у лесных деревьев» (Ковалев, 1993; Цельникер, 1993). По этим оценкам, подкрепленным устоявшимися представлениями о теневых и световых листьях у покрытосеменных растений, световая хвоя на 15-30% короче теневой. Ю.Л. Цельникер отмечает, что интенсивность фотосинтеза, ассимиляция  $\text{CO}_2$  на грамм сырой или сухой массы, у теневой и световой хвои *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* Karst. примерно одинакова. При насыщающем освещении уровни светового плато фотосинтеза световой и теневой хвои сосны практически равны (Цельникер, 1993).

Длина колонки мезофилла, коррелирующая с длиной хвоинки, определяется исключительно числом клеток вдоль продольного сечения мезофилла (Ковалев, 1993). Размер клеток мезофилла хвойных пород остается постоянным при любом освещении. Возможно, существует дополнительный способ световой адаптации хвои. При интенсивном освещении в период удлинения хвоинок часть клеток в колонках мезофилла прекращает деления и сохраняет уровень политени выше  $1t$ , число клеток в колонках сокращается, хвоя укорачивается. При таком способе адаптации теневая хвоя окажется длиннее световой и, возможно, будет обладать меньшей линейной плотностью.

Световые условия дифференциации последовательных разногодичных побегов меняются в процессе роста дерева. Это наиболее заметно у теневыносливых видов хвойных деревьев с густой кроной. Уровень освещения побегов, преформирующихся в почках ели из нижней части кроны, с возрастом, как правило, сокращается. На ветвях замедливших рост, особенно межмутовочных, образование последующих побегов происходит в новых, более «теневых» условиях. При помещении в экспозиционную камеру для измерения газообмена отрезка ветви, включающего приросты двух лет, сформировавшиеся в разных световых условиях, вместо классической световой кривой, выходящей на заданное плато, в таких случаях перед «плато» наблюдается прямолинейная переходная область. Ее появление связано с тем, что побег текущего года адаптирован к пониженной освещенности, тогда как предыдущий побег формировался в условиях лучшего освещения. Когда хвоя нового побега достигает уровня светового довольствия

(рис. 5.2, 2), более длинная хвоя предыдущего прироста, преформированного в условиях относительно высокого освещения, – продолжит увеличивать мощность фотосинтеза (рис. 5.2 1), взбираясь на свое, более высокое плато (Прохоров и Романовский, 1990).



**Рис. 5.2.** Световая кривая фотосинтеза,  $m(E)$ , еловой хвои 2-х последовательных приростов (Прохоров и Романовский, 1990).

Экспериментальная кривая (точки) результат суммарной работы двух типов хвои (1 и 2) при соотношении масс фотосинтезирующих клеток разного типа 2 : 1.

Хвоя прошлогоднего побега (1) имеет более высокое плато фотосинтеза  $m = \text{MaxPh}(1)$ . Хвоя побега текущего года (2) снижает плато  $\text{MaxPh}(2) < \text{MaxPh}(1)$ .

Итак, у голосеменных растений параметры побега, в том числе и световой тип, определяются еще в почке во время преформирования. Последующая экологическая специализация побегов не сопровождается изменением политении  $t$  инициальных клеток хвои. Адаптации осуществляются на основе манипуляций с заданным уровнем политении. У *Picea* инициали листовых примордий наследуют (Артемов, 1976) уровень политении  $t$  от клеток материнского побега, во время роста побегов хвоя не меняет длину. У *Pinus* и, вероятно, *Larix* хвоя брахибластов способна укорачиваться вдвое в ответ на неблагоприятные условия роста побега (Ельчина и Ковалев, 1992). Высокая интенсивность освещения при удлинении побега индуцирует у хвойных деревьев преобразование первичной политении ассимилирующих клеток, производных от инициалей мезофилла, но не переопределение  $t$  заново.

Подобие «настоящей» световой индукции политении можно наблюдать у водоросли *Chlorella*. При определенном режиме освещения у нее появляются крупные «световые» клетки, обладающие политенными хромосомами с уровнем политении  $16t$  (возможно,  $-16 \cdot 2t$ ), способные дробиться 4 раза подряд без синтеза ДНК. В результате появляется 16 мелких «темновых» хлорелл (Мэзия, 1963, с.63; Iwamura, 1955). Судя по крупным размерам световых клеток, политения хлореллы обусловлена блокированием

фазы G<sub>2</sub> в течение трех клеточных циклов. У водоросли *Coccoloba* светоиндуцированные клетки, способные к высокоинтенсивному фотосинтезу, появляются под действием постоянного повышенного освещения (Lambers e.a., 1998).

«Вторичная» политения, заново устанавливающая уровень  $t$  в соответствии со световой обстановкой в период дифференциации клеток мезофилла, присуща покрытосеменным C<sub>3</sub> видам. Измерение количества ДНК, приходящейся на одну клетку палисадной и губчатой паренхимы листового мезофилла C<sub>3</sub> растений, после расщепления на слои замороженного листа или мацерации листа, показало, что в удлинённых клетках палисадной паренхимы концентрация ДНК в 2-4 раза превышает, ее концентрацию в клетках губчатой паренхимы (Мокроносков, 1983; Maksymowich, 1973). Относительная продолжительность синтеза ДНК, установленная с помощью <sup>3</sup>H – тимидина в палисадных клетках мезофилла, указывает на политацию, а не с полиплоидию генома палисадной паренхимы (Maksymowich, 1973). На препаратах мезофилла, полученных путем замораживания – скалывания, удлинённые клетки палисадной паренхимы (Эзау, 1980, Lambers e.a., 1998) удивительно напоминают клетки-трубки в каллусной культуре тканей эмбрионных зародышей голосеменных (Третьякова и Ижболдина, 2009).

Освещение листа во время его роста и дифференциации вызывает синтез политенных хромосом в ядрах инициальных клеток мезофилла. Принимая  $2t$  политению для соматических клеток покрытосеменных растений (см. рис. 2.15), уровень  $t$  клеток губчатой паренхимы мезофилла следует оценить в  $2t$ , а палисадной в  $4t$  и  $8t$ . Кратность копирования ДНК в палисадных клетках мезофилла возрастает параллельно росту освещенности клеточного слоя и увеличению вероятности мутаций под действием коротковолновых компонент светового потока (Мэзия, 1963; Рыбкина и др., 2010). Инициалы клеток мезофилла под действием освещения приобретают  $4t$ ,  $8t$  нитей ДНК в политенных хромосомах диплоидного набора. Согласованно с наличием и уровнем политении клеток палисадных слоев меняются толщина, поверхностная плотность листовых пластинок и величина светового плато фотосинтеза (Романовский, 2009; Экосистемы ..., 2004). Судя по этим параметрам, некоторые деревья способны образовать инициальные клетки листового мезофилла с  $16t$  политенным геномом. Некоторые - вообще не синтезируют в клетках мезофилла политенные хромосомы, и при высокой освещенности выживают лишь под затеняющим пологом господствующего древостоя (Романовский, 2009). «Вторичная» политения сопровождает световую дифференциацию листьев у всех лесообразующих лиственных пород деревьев европейской России.

При низкой освещенности инициальные  $G_2$  клетки мезофилла обладают  $4t$  уровнем политения. При дифференциации мезофилла набор ДНК инициалей редуцируются до генома клеток губчатой паренхимы:  $4t \rightarrow (2t + 2t)$ . При повышенной освещенности инициальные клетки синтезируют 8 политечных копий молекул ДНК и проходят серию делений  $8t \rightarrow (4t + 4t) \rightarrow (4t + 2t + 2t)$  с образованием слоя  $4t$  клеток палисадной паренхимы. И, наконец, инициаль, накопившая  $16t$  нитей ДНК, проходит еще более длинный путь делений  $16t \rightarrow (8t + 8t) \rightarrow (8t + 4t + 4t) \rightarrow (8t + 4t + 2t + 2t)$ ; и образует два слоя палисадной паренхимы с  $8t$  и  $4t$  политечными наборами ДНК.

Освещение листа, одновременно с индукцией политения ядер, вызывает и усиленную дифференциацию тилакоидов в хлоропластах (Фрей-Вислинг и Мюлеталер, 1968). В итоге, специализированные световые и теневые листья  $C_3$  растений, сочетают функциональные особенности (интенсивность фотосинтеза) с особенностями структуры фотосинтезирующих органов и органелл (Мокроносков, 1983; Lambers e.a., 1998).

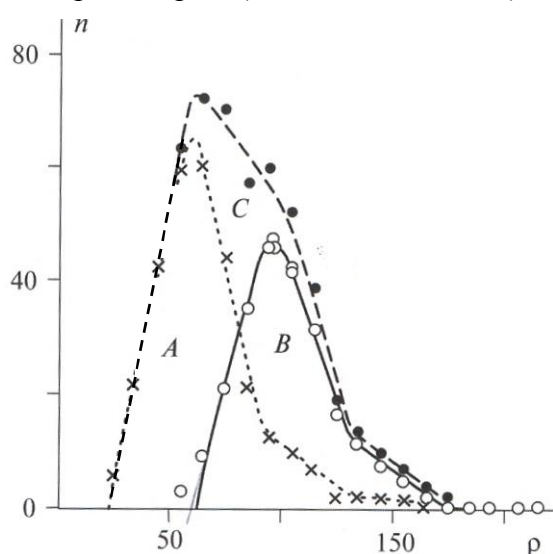
Листья  $C_3$  растений приспособляются к интенсивности света в период роста и дифференциации. Листья *Atriplex triangularis*, выращенные при различных вариантах освещенности 92, 290 и 920  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , приобретают разную величину плато фотосинтеза  $\sim 7, 19$  и  $34 \mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , соответственно. Освещая 100, 400 и 600  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  культуры водоросли *Coccomyxa sp.*, выращиваемые в тонком слое воды, можно «поставить» у клеток способность выходить на плато фотосинтеза пропорциональное величине освещения,  $\sim 300, 650$  и  $>800 \mu\text{моль CO}_2 \text{ мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$  на единицу массы хлорофилла (Lambers e.a., 1998).

Благодаря тому, что световые листья приобретают дополнительные абаксиальные этажи мезофилла из одного - двух слоев палисадной паренхимы, они значительно толще теневых. Толщина листовой пластинки дифференцирует листья  $C_3$  растений, специализировавшиеся к разной интенсивности освещения (Синнот, 1963). С толщиной листа тесно и линейно ( $r = 0.91$ ) коррелирует интенсивность фотосинтеза листьев дуба на плато световой кривой (Цельникер, 1993). Линейные корреляции между толщиной листа, поверхностной плотностью листовых пластинок и интенсивностью фотосинтеза установлены у многих покрытосеменных древесных растений (Синнот, 1963; Lambers e.a., 1998; McMillen e.a., 1983 и мн. др.).

Средняя толщина листовой пластинки теневых листьев *Fagus sylvatica* – 0.13 мм, световых – 0.21 мм; у *F. orientalis* теневых – 0.08 мм, световых – 0.15 мм. Световые листья примерно в 2 раза толще теневых (Lambers e.a., 1998). Э. Синнот (Синнот, 1963)

приводит сводку данных по четырем родам лесных древесных растений *Quercus*, *Fagus*, *Acer*, *Tilia*, – все они имеют световые и теневые листья, и у всех толщина светового и теневого листа различается примерно в 2 раза.

Распределение листовых пластинок, отобранных из разных ярусов листового полога дубравы, по поверхностной плотности  $\rho$  ( $\text{г м}^{-2}$ ) указывает на наличие не двух (световые и теневые), а трех (световые, свето-теневые и теневые), или даже – четырех типов листьев (рис. 5.2). Листовые пластинки из нижней части кроны деревьев дуба чаще всего имеют  $\rho \approx 60 \text{ г м}^{-2}$ ; из верхней –  $\rho \approx 100 \text{ г м}^{-2}$ . Листья с  $\rho > 175 \text{ г м}^{-2}$ , вообще не встречаются в нижней части кроны; листья, имеющие  $\rho < 55 \text{ г м}^{-2}$ , отсутствуют в верхней трети кроны (Романовский, 2009).



**Рис. 5.2.** Распределение ( $n$ ) листовых пластинок *Quercus robur* L. из нижней ( $A$ ) и верхней ( $B$ ) частей кроны по поверхностной плотности ( $\rho$ ,  $\text{г м}^{-2}$ ).

$C$  – суммарное распределение (Романовский, 2009).

Число молекул ДНК в хромосомах инициалей листового мезофилла растет при увеличении освещенности и вероятности мутаций под действием коротковолновых компонент освещения в период дифференциации листьев. При максимальных световых потоках, судя по изменчивости поверхностной плотности листовых пластинок и светового плато фотосинтеза, инициальные клетки мезофилла у некоторых особей приобретают 16t политенный геном. Некоторые же деревья вообще не способны отвечать на рост освещенности синтезом политенных хромосом и могут существовать лишь под пологом господствующего древостоя.

Автоматизм митозов и асимметричность делений при образовании устьичного аппарата (Мэзия, 1963) заставляют предполагать участие светоиндуцируемой политемии хромосом в дифференциации клеток листового эпидермиса. Индукция вторичной

политении у  $C_3$  растений происходит согласовано, определяя параллельно свойства хлоропластов, клеток мезофилла и устьичного аппарата.

### **5.2. Индукция политении иными воздействиями**

Д. Мэзия считал, что политению должен вызвать любой агент, блокирующий образование и работу «митотического аппарата» (Мэзия, 1963).

У реснитчатой инфузории *Tetrachylena* размер клеток можно существенно увеличить, подобрав специальный режим температурных шоков, клетки при этом растут, но не делятся. По прекращении температурного воздействия укрупненные организмы на субстрате, обедненном питательными веществами, проходят серию синхронных делений, восстанавливая обычный размер (Мэзия, 1963, с. 44, 50). Вероятно, аномальный температурный режим способен индуцировать политению.

Блокировать клеточные деления могут любые повреждения митотического аппарата. Синтез же ДНК, начавшись, идет до тех пор, пока количество ДНК не удвоится, и остановить его трудно (Мэзия, 1963, с. 121). Поэтому гигантские клетки, полученные путем с задержкой в распределении уже наработанных копий ДНК, при воздействии мутагенных факторов, чаще всего политенны. В культуре тканей млекопитающих гигантские клетки можно получить, подавляя деления рентгеновским облучением (Мэзия, 1963, с. 28). «Гигантские клетки» появляются после облучения колончатой меристемы центрального цилиндра корня проростков кукурузы (Иванов, 1974). Но гигантизм в этих случаях обусловлен, скорее всего, запретом деления  $G_2$  клеток, а не индукцией синтеза новых молекул ДНК.

Просматривая информацию о воздействии многообразных факторов на меристематические клетки легко обнаружить факторы, провоцирующие редукцию политении. Но трудно, - факторы, кроме света, достоверно иницирующие политению.

Клетки, приобретшие политенные хромосомы, – это, прежде всего, клетки, обеспеченные исключительными условиями питания, в силу своего исключительного положения в системе «образующих» тканей. Чаще всего это клетки, занимающие центральное, или апикальное положение. Исключительное положение инициальных клеток позволяет им восстанавливать после делений уровень политении, или наращивать его в онтогенезе, при улучшении трофического режима. Благоприятный трофический режим выступает в качестве основного индуктора политении.

### **5.3. Ингибирование синтеза политенных копий ДНК**

Высокоэффективные ингибиторы (например, антибиотики: хлорамфеникол, пурамицин, актиномицин-Д и др.) при малых концентрациях избирательно подавляют

определенные этапы синтеза белков, РНК, ДНК. При чем, ингибитор синтеза политенной ДНК не обязательно должен воздействовать непосредственно на ДНК, достаточно, чтобы он блокировал синтез или доставку необходимых веществ для построения политенных копий молекул.

D-треохлорамфеникол («хлорамфеникол», ХАН) – высокоэффективный ингибитор синтеза белка у бактерий. Остальные три изомера ХАН, в тысячи раз менее эффективны. Малые концентрации ХАН подавляют синтез белка в листьях, в изолированных хлоропластах и митохондриях; а также синтез хлорофилла (Иванов, 1974).

Связывание ХАН с рибосомами блокирует синтез белков (Vazquez e.a., 1969). Однако наблюдения за делением меристематических клеток корневых меристем позволяют предполагать, что отмеченные эффекты вызваны, прежде всего, подавлением синтеза политенных копий ДНК в ядрах инициальных клеток. При этом безразлично, влияет ли ХАН непосредственно на молекулы ДНК или на рибосомы, участвующие в синтезе новых молекул. Эффекты действия ХАН, обнаруженные в экспериментах В.Б. Иванова по ингибированию делений клеток корневых окончаний, полностью соответствуют последствиям подавления синтеза политенных копий ДНК в инициальных клетках (Иванов, 1974).

Исследуя эффекты действия ХАН на рост корней проростков кукурузы, В.Б. Иванов экспонировал в растворе хлорамфенекола делящиеся корневые окончания (Иванов, 1974). После введения ХАН в среду культивирования, рост корней всегда прекращался не сразу. При малых концентрациях ХАН торможение роста корней проростков кукурузы начиналось только со второго дня после добавки ХАН в раствор. При увеличении концентраций ХАН торможение начиналось через 10 ч после старта опыта. Через 10-20 ч скорость роста падала на 30-40%, через 30-40 ч на 65-70%. При этом эффект не зависел от концентрации ХАН в диапазоне от 10 мкг мл<sup>-1</sup> до 250 мкг мл<sup>-1</sup>. При переносе корней из раствора ХАН в дистиллированную воду скорость роста корней продолжала падать и только спустя некоторое время восстанавливалась.

Описанные эффекты чрезвычайно напоминают, ожидаемые при подавлении синтеза политенных копий ДНК в инициальных клетках меристем и покоящегося центра. Рост меристем сперва не останавливается, благодаря запасу заранее синтезированных копий молекул ДНК, как в самих меристематических клетках, так и в их первых производных (см. рис. 4.9). Только после расходования копий ДНК, заготовленных инициальными клетками в политенных геномах, рост корня прекращается.

## Заключение

Я не чувствую себя глубоким специалистом в эмбриологии, гистологии или анатомии растений. Поэтому думаю, что книга содержит изрядно неточных определений и ошибочных суждений. Для многих анатомов, например, неприемлемо допущение никем еще не зафиксированной политении камбиальных инициалей.

Я сознаю, что часто тезисы, изложенные мной в императивном наклонении, на самом деле лишь гипотезы. Но полагаю, что роль политении в развитии эмбриональных структур и дроблении меристематических клеток в целом обозначена правильно.

Тешу себя надеждой на то, что моя книга инициирует новый шаг развития теоретической биологии. Надеюсь, книга, или ее отдельные разделы, будут с увлечением, или с негодованием прочтены специалистами.

Написание этой небольшой по объему рукописи потребовало от автора многократной переработки всего текста. И хотя некоторые ее положения смотрятся пока, как околонуточная фантастика, но я чрезвычайно доволен тем, что удалось согласовать и вплести в общее изложение многие факты, казавшиеся мне ранее несовместимыми. Путеводной нитью, связавшей их воедино, была политения, остающаяся до сих пор на окраине магистральных движений молекулярной генетики, свидетельством чему может служить последний обзор актуальных проблем цитологии (Атауллаханов и Грищук, 2012). Невольно хочется воскликнуть: «Куда ты ведешь меня, познание!» (Франс, 1965).

Для дальнейшего развития темы «политения» остро необходимы новые методы экспериментальной оценки содержания ДНК в ядрах делящихся клеток эмбриональных структур и меристем. Думаю, что в ближайшем будущем такие методы появятся.

Книга обобщает и корректирует мои сообщения на заседаниях совместного семинара ГОУ ВПО МГУЛеса и ФГБУ науки ИЛАН РАН - «Производственный процесс и структура деревьев, древесин, древостоев», работающего под эгидой грантов Президента РФ НШ-6959.2010.4 и НШ-2807.2012.4.

Я глубоко признателен П.А. Аксенову, В.В. Коровину и Л.В. Хромовой за консультации в области гистохимии, анатомии и эмбриологии растений.



## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.И., Орлова И.Н., Вишнякова М.А., Константинова Л.Н., Орел Л.И., Огородникова В.Ф. 1982. Цитологическая и цитозембриологическая техника (для культурных растений). Методические указания // Л.И. Орел (ред.). Л.: ВИР. 72 с. [Электронная версия. Пущино: 2011].
- Антонова Г.Ф. 1999. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Артемов В.А. Морфогенез побегов *Pinaceae* (вступление в микрофенологию). Доклад на заседании Президиума Коми филиала АН СССР 8 июля 1976 г. Ротапринт. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. 1976. 56 с.
- Астраханцева Н.В. 2009. Зависимость дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от анатомического строения и развития тканей флоэмы и ксилемы. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Красноярск, ИЛиД. 19 с.
- Атабекова А.И., Устинова Е.И. 1967. Цитология растений. М.: Колос. 232 с.
- Атауллаханов Ф.И., Грищук Е.Л. 2012. Клетка: координация молекулярных процессов деления // Природа. №1. С.37–44.
- Баранцева Л.М. 1992. Цитофизиологический анализ развития архегония *Pinus sibirica* Du Tour. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. М.: МГУ. 21 с.
- Биологический энциклопедический словарь. 1989. // М.С. Гиляров (ред.). [2–е изд., исправл.]. М.: Советская энциклопедия. 864 с.
- Боген Г. 1970. Современная биология. [Пер. с немецкого.]. М.: Мир. 416 с.
- Брынцев В.А. 2006. Филлотаксис: опыт применения компьютерных моделей для решения вопросов теоретической морфологии растений. М.: ФГУ УМЦ МГУЛ. 112 с.
- Вихров В.Е. 1959. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М.: Изд-во АН СССР. 132 с.
- Георгиев Г.П. 1989. Гены высших организмов и их экспрессия. М.: Наука. 285 с.
- Герасимова-Навашина Е.Н. 1957. Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. Журн. Т.42. №11. С.1654–1673.
- Герасимова-Навашина Е.Н. 1971. О периодах митотического цикла гамет покрытосеменных растений // Вестник МГУ. Биология, почвовед. №3. С.93–94
- Гершкович И. 1968. Генетика. М.: Наука. 704 с.
- Голиков А.М. 2011. Эколого–диссимметрический и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. №5. С.46–53.

- Гуляев Г.В., Мальченко В.В. 1975. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М.: Россельхозиздат. 215 с.
- Дубинин Н.П. 1970. Общая генетика. М.: Наука. 488 с.
- Дженсен У. 1965. Ботаническая гистохимия: Пер. с англ.// Н.В. Цингер (ред.). М.: Изд-во МИР. 377 с.
- Ельчина Л.М., Ковалев А.Г. 1992. Влияние переувлажнения почвы на формирование мезофилла и рост хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. №1. С.74–79.
- Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Хохлов С.С. 1972. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика. Т.6. №5. С.439–441.
- Ермаков И.П., Матвеева Н.П., Баранцева Л.М. 1980. Содержание ДНК в яйцеклетке *Pinus sibirica* Du Tour. на разных стадиях ее развития // Докл. АН СССР. Т.251. №1. С.254–256.
- Ермаков И.П., Баранцева Л.М. Матвеева Н.П. 1981. Цитохимическое изучение ДНК в процессе созревания яйцеклетки и в раннем эмбриогенезе у *Pinus sibirica* Du Tour. // Онтогенез. Т.12. №4. С.339–344.
- Забуга Г.А. 1985. Дыхательный газообмен CO<sub>2</sub> растущего ствола сосны обыкновенной. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Иркутск: Сиб.ИФиБР СО АН СССР. 18 с.
- Загирова С.В., Кузин С.Н. 1998. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. Т.45. №5. С.778–783.
- Иванов В.Б. 1974. Клеточные основы роста растений. М.: Наука. 222 с.
- Иванов Л.А. 1939. Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат. 264 с.
- Ивановская Е.В. 1973. Функциональная морфология политенных хромосом антипод пшеницы // Цитология. Т.15. №12. С.1445–1452.
- Ирошников А.И. 1974. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: СО АН СССР. С.77–10.
- Исаков Ю.Н., Буторина А.К., Мурая Л.С. 1981. Обнаружение спонтанных гаплоидов у сосны обыкновенной и перспективы их использования в лесной генетике и селекции // Генетика. Т.14. №4. С.701–707.
- Кищенко И.Т., Вантенкова И.В. 2011. Сезонный рост березы пушистой в Северной Карелии // Лесоведение. №4. С.48–52.
- Ковалев А.Г. 1993. Формирование структуры ассимилирующих органов деревьев хвойных пород // Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. М.: Наука. С.5–15.

- Коровин В.В., Зуихина С.П. 2010. Введение в современную биологию и дендрологию: учебное пособие. М.: ГОУ ВПО МГУЛ. 360 с.
- Коровин В.В., Курносов Г.А. 2004. Строение стебля древесных растений при аномальном росте. Учебное пособие. М.: Изд-во МГУЛ. 194 с.
- Коровин В.В., Оганесянц Л.А. 2007. Дуб в лесоводстве и виноделии. М.: ДеЛи принт. 480 с.
- Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А. 2007. Анатомические характеристики годичных колец сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. №4. С.3–12.
- Лаур Н.В. 2012. Лесная селекция и семеноводство в Карелии. М.: Изд-во МГУЛ. 160 с.
- Ловелиус Н.В. 2000. Дендроиндикация. С-Пб: Петровская акад. Наук и искусств. 313 с.
- Любавская А.Я. 1982. Лесная селекция и генетика. М.: Лесная пром-сть. 286 с.
- Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосеменных // К.М.Майер (ред.). М.: Иностранная литература. 440 с.
- Магомедмирзаев М.М. 1968. Об изменчивости сосны в условиях Центрального Дагестана // Лесоведение. №1. С.65–71.
- Мазунин И.О., Володько Н.В. 2010. Митохондрии: жизнь в клетке и ее последствия // Природа. №10. С.3–14.
- Михалевская О.Б., Абдрахманова Р.А. 1991. Кванты роста и ритмичность в структуре побегов и почек некоторых видов дуба в разных условиях произрастания // Бюллетень ГБС. Вып.160. С.28–34.
- Мокроносов А.Т. 1983. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. 42-е Тимирязевское чтение. М.: Наука. 64 с.
- Молчан И.М. 1969. Представления С.Г. Навашина о сексуальном характере процесса оплодотворения в свете современных исследований // Известия ТСХА. Генетика и селекция. Вып.6. С.56–71.
- Молчанов А.А. 1978. Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука. 139 с.
- Мэзия Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. Приложение, 46 фотографий. Пер. с англ. М.: Изд-во Иностранной литературы. 430 с.
- Навашин С.Г. 1915. Гаплоидное, диплоидное и триплоидное ядро *Crepis virens* Vill. // Записки Киевского общества естествоиспытателей. Вып.25. №1. С. ....–....

- Навашин М.С. 1973. Теория С.Г. Навашина о структурном диморфизме половых ядер как основе их функционирования в двойном оплодотворении и ее дальнейшая конкретизация // Бюлл. ГБС АН СССР. Вып. 89. С.10-14.
- Некрасова Т.П., Рябинков А.П. 1978. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука СО. 150 с.
- Никитов С.А. 2012. Кристаллы нового поколения: фотонные и другие «онные» // Природа. №1. С.51–60.
- Никифоров Ю.Л. 1973. Некоторые закономерности развития мужского гаметофита покрытосеменных растений // Материалы Всесоюз. Симпозиума «Половой процесс и эмбриогенез растений». М.: ИЭМЭЖ. С.30-32.
- Новицкая Л.Л. 2008. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso. 144 с.
- Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. 1984. // Л.Ф. Правдин (ред.). М.: Наука. 128 с.
- Петрова Т.Ф. 1970. Метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов эндосперма // Бот. Журн. Т.55. №11. С.1662–1665.
- Пирс Э. 1962. Гистохимия. М.: Иностранная лит-ра. 750 с.
- Поддубная-Арнольдди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука. 508 с.
- Попов П.П. 2013. Популяционно-географическая изменчивость числа семядолей у всходов ели европейской и сибирской // Лесоведение. №1. С.9–15.
- Прохоров Е.В., Романовский М.Г. 1990. Шаговые перестройки фотосинтетической активности побегов ели // Генетика. Т.26. №1. С.65–71.
- Райт Дж. 1978. Введение в лесную генетику. М.: Лесн. пром-сть. 470 с.
- Рокицкий П.Ф. 1974. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. Школа. 448 с.
- Романов И.Д. 1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Сб. статей. Киев: Наукова думка. С....–... (238 с.).
- Романовский М.Г. 1985. Изменчивость высоты рамет в клонах сосны обыкновенной // Генетика. Т.21. №10. С.1713–1721.
- Романовский М.Г. 1994. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука. 96 с.
- Романовский М.Г. 1997. Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. М.: Наука. 112 с.

- Романовский М.Г. 1999. Гаметогенез и эмбриогенез сосны обыкновенной. Гипотезы и мифы // Научные труды МГУЛ. Вып.297. С.23–28.
- Романовский М.Г. 2009. Листовой индекс в исследовании продукционного процесса лесов // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент. Памяти А.И. Уткина. М.: Тов-во научных изданий КМК. С.129–160.
- Романовский М.Г. 2011. Групповая изменчивость количественных признаков. Доклады на заседаниях совместного семинара МГУ Леса и Института лесоведения РАН. Россия: LAP Lambert Academic Publishing, 128 с.
- Романовский М.Г., Гопиус Ю.А., Мамаев В.В., Щекалев Р.В. 2008. Автотрофное дыхание лесостепных дубрав. Архангельск: Правда Севера. 92 с.
- Романовский М.Г., Коровин В.В., Румянцев Д.Е. 2009. Формирование годичного кольца древесины и дыхание ствола у сосны и дуба // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. №1(64). С.34–38.
- Романовский М.Г., Молчанов А.Г. 2002. Шаговые изменения интенсивности фотосинтеза листа дуба черешчатого // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. №5. С.27–36.
- Романовский М.Г., Морозов Г.П. 1991. Дифференциация болотных и суходольных сосен по высоте // Генетика. Т.27. №1. С.88–98.
- Романовский М.Г., Рябоконт С.М., Митроченко В.В., Шлончак Г.А., Шлончак А.В. 1991. Наследование уровня череззерницы шишек у сосны обыкновенной // Генетика. Т.27. №9. С.1668–1672.
- Романовский М.Г., Рябоконт С.М., Хромова Л.В. 1991. Рост и опад семян сосны обыкновенной // Лесоведение. № 4. С. 80–88.
- Романовский М.Г., Щекалев Р.В. 2009. Лес и климат центральной полосы России. М.: О–принт. 68 с.
- Ромедер Э., Шёнбах Г. 1962. Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат. 268 с.
- Роне В.М. 1980. Генетический анализ лесных популяций. М.: Наука. 160 с.
- Рыбкина С.В., Самошкин Е.Н., Беляков М.В. 2010. Влияние светового облучения на цитогенетические показатели проростков ели европейской // Лесоведение. №4. С.74–77.
- Санаев В.Г. 1980. Физико-механические свойства элементов макроструктуры древесины // Строение, свойства и качество древесины. Симпозиум координационного совета по современным проблемам древесиноведения. М.: МЛТИ. С.171–176.

- Синнот Э. 1963. Морфогенез растений. Пер. с английского. М.: Изд-во Ин. Литературы. 604 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Евстигнеев О.И., Попадюк Р.В., Романовский А.М. 1999. Онтогенез дерева // Ботанический журнал. Т.84. №12. С.8–20.
- Стасова В.В. 1991. Особенности развития стенок трахеид при образовании древесины сосны обыкновенной. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. ИЛиД им. В.Н. Сукачева СО АН СССР. 26 с.
- Стент Г., Келиндар Р. 1961. Молекулярная генетика. Пер. с англ. М.: Мир. 646 с.
- Суонсон К., Мерц Т., Янг У. 1969. Цитогенетика. Пер. с англ. М.: Мир. 280 с.
- Тихомиров А.В. 1989. Структура радиального годичного прироста как показатель состояния дуба черешчатого // Состояние дубрав лесостепи. А.Я. Орлов и В.В. Осипов (ред.). М.: Наука. С.77–97.
- Тренин В.В. 1988. Введение в цитозембриологию хвойных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 152 с.
- Третьякова И.Н. 1982. Развитие женского гаметофита, оплодотворение и эмбриогенез кедра сибирского в норме и аномалии. Приложение 4 фотографий // Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука. С.45–59.
- Третьякова И.Н. 1990. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука. 157 с.
- Третьякова И.Н., Ижболдина М.В. 2009. Индукция соматического эмбриогенеза у кедра сибирского // Лесоведение. №5. С.41–47.
- Турский М.К. 1925. Лесоводство. Рига: Д. Гликсман. 380 с.
- Уголев Б.Н. 2001. Древесиноведение с основами лесного товароведения. 3 изд. переработанное и дополненное. Учебник для лесотехнических ВУЗ. М.: МГУЛ. 340 с.
- Устинова Е.И. 1965. Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии. М.: Изд-во Московского университета. 192 с.
- Франс А. 1965. Восстание ангелов. М.: Ин. лит. 200 с.
- Фрей-Вислинг А., Мюлеталер К. 1968. Ультраструктура растительной клетки. Приложение 64 с. микрофотографий. [Пер. с англ.]. М.: Мир. 454 с.
- Фурсов В.И., Шкуренок С.В. 1968. Люминесцентные исследования эмбриогенеза пшениц // Материалы Всесоюз. симпозиума по эмбриологии растений. Киев: Наукова думка. С.62-65.

- Хесин Я.Е. 1967. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. М.: Медицина. 102 с.
- Хохрин А.В. 1977. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Свердловск: ИЭРиЖ. 49 с.
- Хромова Л.В. Эмбриологические процессы при ксеногамии и межвидовых скрещиваниях у некоторых видов сосны из подрода *Diploxylon* Koehne. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Воронеж: ВЛТИ. 1986. 23 с.
- Хромова Л.В. 1999. Эмбриологические процессы у сосны обыкновенной в семяпочках второго года после острого облучения в год опыления в районе ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. Т.39. №5. С.505–513.
- Хромова Л.В., Романовский М.Г. 2012. К вопросу о названиях клеток мужского гаметофита сосны // Лесной Вестник. Вестник МГУЛ. №7(90). С.83–84.
- Хромова Л.В., Романовский М.Г., Духарев В.А. 1990. Частичная стерильность сосны в 1986 и 1987 гг. в зоне аварии на ЧАЭС // Радиобиология. Т.30. Вып.4. С.450–457.
- Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. 2001. Основы эмбриологии древесных растений // Генетика лесных древесных пород. Изд. 2–е, исправленное. М.: МГУЛ. С. 93–107.
- Цельникер Ю.Л. 1993. Влияние световых условий местообитания на  $\text{CO}_2$ -газообмен // Рост и газообмен  $\text{CO}_2$  у лесных деревьев. М.: Наука. С.61–62.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. 1993. Дыхание ствола и ветвей // Рост и газообмен  $\text{CO}_2$  у лесных деревьев. М.: Наука. С.129–162.
- Шипицына Е.Ю. 2007. Оптимизационное моделирование радиального прироста ствола хвойных: Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Красноярск: СибГТУ. 22 с.
- Ширнин В.К. 1999. Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. д-ра с.-х.н. СПб: СПбЛТА. 48 с.
- Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Книги 1 и 2. [Пер. с англ. Приложение 146 листов фотографий.]. М.: Мир. 558 с.
- Экосистемы Теллермановского леса. 2004. // В.В. Осипов (ред). М.: Наука, 340 с.
- Эзау К. 1969. Анатомия растений. [Пер. с англ. Приложение 96 листов фотографий.]. М.: Мир. 564 с.

- Andersen E. 1965. Cone and seed studies in Norway Picea (*Picea abies* (L.) Karst.). [Appendix: 44 tables]. // *Studia For. Suecica*. No23. 214 p.
- Bailey I.W. 1919. Phenomen of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance // *Proc. Nat. Acad. Sci.* Vol.5. P.2-44.
- Bailey I.W. 1920. The cambium and its derivate tissues. III. A reconaissance of cytological phenomena in the cambium // *Amer. Journ. Bot.* Vol.7. P.417-434.
- Bailey I.W. 1923. The cambium derivate tissues. IV. The increase in girth of the cambium // *Amer. Journ. Bot.* Vol.10. P.499-509.
- Bannan M.W. 1937. Observation on the distribution of xylem ray tissue in conifers // *Ann. Bot.* No1. P.717-726.
- Becker H.J. 1964. Die genetischen Grundlagen der Zelldifferenzierung // *Naturwissenschaften*. Bd.51. S.205-230.
- Bochdanowicz J. 1973. Caryological anatomy of the suspensor in *Alisma* L. I. *Alisma plantago-aquatica* L. // *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* Vol.16. P.10-22.
- Bridges C.B. 1935. Salivary chromosome maps, with a key to the banding of the chromosomes of *Drosophila melanogaster* // *J. Heredity*. Vol.26. P.62-65.
- Brumfield R.T. 1943. Cell-lineage studies in root meristems by means of chromosomes rearrangements induced by X-rays // *Amer. J. Bot.* Vol.30. No2. P.101-103.
- Clowes F.A.L. 1956. Nucleic acids in root apical meristems of *Zea* // *New Phytologist*. Vol.55. No1. P.29-41.
- Clowes F.A.L. 1959. Apicl meristems of roots // *Biol. Rev.* Vol.34. No4. P.501-532.
- Clowes F.A.L. 1965. The duration of the G<sub>1</sub>-phase of the mitotic cycle and its relation to radiosensitivity // *New Phytologist*. Vol.64. No3. P.355-360.
- Clowes F.A.L. 1970. The immediate response of the quiescent center to X-rays // *New Phytologist*. Vol.69. No1. P.1-9.
- Dogra P.D. 1967. Seed sterility and disturbances of embriogeny in Conifers // *Stud. For. Suec.* Vol.45. P.1-97.
- Erickson R.O., Sax K.B. 1956. Rates of cell division and cell elongation in the growth of the primary root of *Zea mays* // *Proc. Amer. Phil. Soc.* Vol.100. P.499-514.
- Ferguson M.C. 1904. Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. *Proc. Washington Acad. Sci.* Vol.6. P.1-202.
- Fritts H.C. 1976. The tree rings and climate. London, New York, San Fransisco: Acad. Press. 567 p.



- Guha S., Maheshwari S. 1964. In vitro production of embryos from anthers of *Datura* // Nature. Vol.212. P. 97–98.
- Guha S., Maheshwari S. 1966. Cell division and differentiation of embryos on the pollen grains of *Datura* in vitro // Nature. Vol.204. P.497–499.
- Hall E.J., Lajtha L.G., Clowes F.A.L. 1962. The role of quiescent center in the recovery of *Vicia faba* roots from radiation // Radiat. Bot. Vol.2. No<sup>3</sup>/<sub>4</sub>. P.189–200.
- Hanstein J. 1870. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und der Dikotylen // Bot. Abhandel., 1 (I), Bonn: Borntraeger. S.1–112.
- Hasitschka-Jenschke G. 1957. Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden // Qsterr. Bot. Z. Vol.104. No1. S.2–23.
- Hasitschka-Jenschke G. 1959. Vergleichende karyologische Untersuchungen an Antipoden // Chromosoma. No10. S.229–267.
- Heslop-Harrison J., Mackenzie A. 1967. Autoradiography of soluble 2-<sup>14</sup>C-thymidine derivative during Meiosis in *Lilium anthers* // J. Cell. Sci. Vol.2. P.30-34.
- Iwamura T. 1955. // J. Biochem. (Tokyo). Vol.42. P.575–588.
- Juel H.O. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Tetradentheilung // Jb. Wiss. Bot. Vol.35. No15–16. P.626–638.
- Koller P.C. 1943. The effects of radiation on pollen grain development, differentiation and germination // Proc. Roy. Soc. Edinburgh Br. Vol.61. P.398–435.
- Konar R., Nataraja K. 1965. Experimental studies in *Ranunculus sceleratus* L.. Development of embryo from the stem epidermis // Phytomorphology. Vol.15. P.2–5.
- La Cour L.F. 1943. Nuclear differentiation in the pollen grain // Heredity. Vol.3. P....
- Lambers H., Chapin S.F., Pons T.L. 1998. Plant physiological ecology. N-Y., Berlin, Heidelberg: Springer Verlag. 540 p.
- Maheshwari P., Kanta K. 1964. Control of fertilization // Pollen physiology and fertilization. Amsterdam: ..... P....–.....
- Maksymowich R. 1973. Analysis of leaf development. Cambridge: Univ. press. 109 p.
- Mäkinen H., Nöjd P., Sea L-W., Smidtt U., Jalkanen R., Mielikainen K., Eckstein D. 2006. Wood formation in Scots pine and Norway spruce during growing season in Finland // Climate changes and their impact on boreal and temperate forests. Abstracts of International conference. Ekaterinburg: Ural SFIU. P.1–2.

- McMillen G., Gilbert, McClendon J.H. 1983. Dependence of photosynthetic rates on leaf density and thickness in deciduous woody plants grown in sun and shade // *Plant. Physiol.* Vol.72. No3. P.674–678.
- Nagl W. 1962. Ueber Endopolyploidie, Restitutions Kernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme // *Osterr. Bot. Zeitschrift.* Vol.109. P....–....
- Nagl W. 1965. Karyologische Anatomie der Samenanlage von *Pinus sylvestris* // *Osterr. Bot. Zeitschrift.* Bd.112. No3. S.359–370.
- Nagl W. 1969. Banded polytene chromosomes in the legume *Phaseolus vulgaris* // *Nature.* Vol.115. P.322–324.
- Negisi K. 1981. Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus mirsinaefolia* tree // *Journal Japanese Forestry Society.* Vol.63. No7. P.235–241.
- Nemeç B. 1964. Diploidisierung und Polyploidisierung mixoploider Wurzelspitzen // *Biol. plantarum.* Bd.6. No3. S.161-189.
- Nitsch J. 1971. Haploid plants from pollen // *Z. Pflanzenzucht.* Vol.67. No3. S.5-13.
- Norrell Br. 1973. Cultures de tissus vegetaux et embryogenese non zygotique // *Bull. Soc. Bot. France. Coll. Morphol.* P....–....
- Ogur M., Erickson R.O., Posen G.U., Sax K.B., Holden C. 1951. Nucleic acids in relation to cell division in *Lilium longiflorum* // *Exper. Cell. Res.* No2. P.73–89.
- Reinert J. 1958. Untersuchungen über die Morphogenese an Gewebekulturen // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* Bd.71.
- Sarvas R. 1962. Investigation on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // *Comm. Inst. For. Fenn.* Vol.53. No4. P.1–198.
- Satina S., Blakeslee A.F., Avery A.G. 1940. Demonstration of the three derm layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras // *Amer. J. Bot.* Vol.27. P.895–905.
- Schnarf K. 1931. *Vergleichende Embryologie der Angiosperm.* Berlin: Gebruder Borntraeger. 350 s.
- Schnarf K. 1933. *Embriologia der Gymnospermen.* Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. 2. Bd. 2. Berlin: Verl. B.K. Linsbauer. 400 s.
- Singh H. 1978. *Embryology of Gymnosperms.* Berlin-Stuttgart: Gebruder Borntraeger. 302 p.
- Sparrow A.H., Woodwell G.M. 1962. Prediction on the sensitivity of plants to chronic gamma irradiation // *Radiat. Bot.* Vol.2. No1. P.9–26.

- Steward F.C., Maps M.O., Smith J. 1958. Growth and organized development of cultured cells. I. Growth and division of freely suspended cells // Amer. J. Bot. Vol.22. P.213–225.
- Suita N. 1936. Studies on the male gametophyte in angiosperms. I. Studies in degenerating process of the pollen tube nucleus, with special reference to Feulgen reaction // Bot. Zool. (Tokyo). No4. P.2033–2067.
- Tschermak-Woess E. 1971. Endomitose // Handbuch der allgemeinen Pathologie. Berlin, Springer-Verlag. P.....–.....
- Vasil I.K., Hildebrandt A.C. 1966. Variations in morphogenetic behavior in plant tissue culture // Amer. J Bot. Vol.53. P.860–878.
- Vazquez D., Staehelin T., Celma M.L., Battaner E., Fernandez-Munoz R., Monro R.E. 1969. Inhibitors as tools in elucidating ribosomal function // Inhibitors Tools in Cell Research. 20 Colloquium Ges. Biol. Chemie. Berlin: Springer–Verlag. P. 100–101.
- Waddington C.H. 1957. The strategy of the genes. A discussion on some aspects of theoretical biology. London: Allen & Unwin. 262 p.
- Webster P.L., Davidson D. 1968. Evidence from thymidine H<sup>3</sup>-labeled meristems of *Vicia faba* of two cell populations // J. Cell Biol. Vol. 39. P. 332–368.
- Zenkter M. 1971. In vitro production of haploid plants from pollen grains of *Atropa Belladonna* // Experientia. Vol. 27. P. 1087–1090.