

Г. К. Бенецкая и Ц. Р. Тонян

Наблюдения над развитием каменистых клеток и клеток паренхимы плодов груши и айвы

Каменистые клетки в перикарпии сочных плодов описаны многими исследователями (Сакс, 1870; Страсбургер и Кернике [8], В. А. Александров и Л. И. Джапаридзе, Джапаридзе [1, 2] и др. Наряду с каменистыми клетками описаны клетки паренхимы, лежащие между группами каменистых клеток. Но во всех случаях каменистые клетки, как и клетки паренхимы, описаны уже в сформированном состоянии; история их развития оставалась невыясненной. А между тем, изучение развития этих элементов перикарпия представляет большой интерес, так как вскрывает некоторые биологические особенности развития плода.

Нами проведено систематическое исследование развития завязи от ранних стадий до полной зрелости плода у двух видов семейства Rosaceae: груши *Pirus communis* L. (сорт Бере Дилея) и айвы *Cydonia vulgaris* L. (сорт яблочковидная, кислая).

Исследование развития завязи груши проведено Г. К. Бенецкой, завязи айвы—Г. К. Бенецкой и Ц. Р. Тонян.

Наблюдения проводились как на живом, так и на фиксированном материале. Живой материал изучался на бритвенных срезах от руки, фиксированный (по способу Навашина)—на микротомных срезах, окрашенных железным гематоксилином по способу Гайденгайна или без всякой окраски. В отдельных случаях применялась окраска срезов флороглюпином с соляной кислотой, хлор-цинк-иодом и раствором иода в иодистом калии.

Исследование мы начали ранней весной. В это время, еще в цветочных почках, развитие завязи как груши, так и айвы выражается в росте и дифференцировке тканей. Завязь увеличивается в размерах благодаря росту клеток, их делению и образованию межклетников. В клетках мякоти стенки завязи появляются хлоропласты, утолщаются оболочки, увеличиваются в размерах вакуоли. Поверхностные клетки стенки завязи дифференцируются в эпидермис, клетки основной массы принимают особенности паренхимы, наряду с клетками паренхимы развиваются сосудисто-волокнистые пучки, в центральной части завязи оформляются гнезда с семяпочками.

Так развивается завязь в бутоне. После оплодотворения стенка молодого плодика как груши, так и айвы начинает интенсивно расти и очень быстро достигает значительных размеров. Клетки стенки молодого плодика растут, увеличиваются в размерах вакуоли, пристенный слой цитоплазмы делается тоньше, в хлоропластах появляются крахмальные зерна. Наибольших размеров достигают клетки средней части толщи перикар-

ния. Клетки паренхимы, лежащие ближе к гнездам, достигают меньшей величины. Наименьшими являются периферические клетки.

В процессе созревания плодов груши и айвы глубокие превращения претерпевают клетки паренхимы мезокарпия. В течение некоторого периода после оплодотворения, между клетками этой зоны не замечается значительной морфологической разницы, но вскоре некоторые клетки начинают расти быстрее других и приобретают особенности, указывающие на иной путь их развития, отличный от развития соседних с ними клеток паренхимы.

Оболочки интенсивно растущих клеток начинают быстро утолщаться, между утолщенными местами остаются тонкие, часто ветвистые, каналцы, появляется слоистость, изменяется химический состав оболочки (реакция с флороглюцином и соляной кислотой показывает одревеснение); клетки паренхимы превращаются в каменные клетки, склеренды.

Таким образом, первые каменные клетки образуются из наиболее крупных клеток паренхимы в средней части толщи мезокарпия. На рис. 1 таблицы I* изображена крупная клетка паренхимы мезокарпия груши, превращающаяся в каменную клетку. Рис. 7 таблицы II изображает то же самое у плода айвы.

Каменные клетки являются живыми, так как в них на ранних стадиях развития видны ядра и хлоропласты. В данном случае наши наблюдения не согласуются с положением, выставленным Страсбургером [7], считавшим каменные клетки мертвыми образованиями, но соответствуют данным Александрова и Джапаридзе [1], обнаружившими в каменных клетках айвы ядра и считавшими их живыми до конца жизни плода.

Развитие каменных клеток как у плода груши Бере Лигеля, так и айвы яблоковидная кислая на первых стадиях протекает одинаково. Первые каменные клетки являются центрами, вокруг которых соседние клетки паренхимы превращаются в каменные клетки. Вторично образующиеся каменные клетки часто развиваются из клеток паренхимы меньших размеров. Поэтому в одной и той же группе можно наблюдать каменные клетки разных размеров, разного возраста с оболочками разной толщины. На рис. 8 таблицы II изображена группа каменных клеток из плода айвы. Клетки находятся на разных стадиях развития.

Количество каменных клеток в мезокарпии быстро увеличивается. Теперь они появляются на периферии и ближе к гнездам и распределяются довольно равномерно во всей толще мезокарпия. Позже развитие каменных клеток в исследуемых нами плодах груши и айвы идет по-разному.

У плода груши Бере Лигеля новообразование каменных клеток сосредоточивается, главным образом, в периферической части мезокарпия, в средней части мезокарпия, а у гнезд их образуется меньше. Каменные клетки периферической зоны имеют небольшие размеры и группы, в кото-

* Рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббе с увеличением об. 40 Цейсс $\times$ ок. 7.

рыс они объединяются, невелики. Многочисленные группы каменистых клеток в периферической зоне перикарпия наблюдал Джапаридзе [2] в ялде груши Хечечури.

Таблица 1

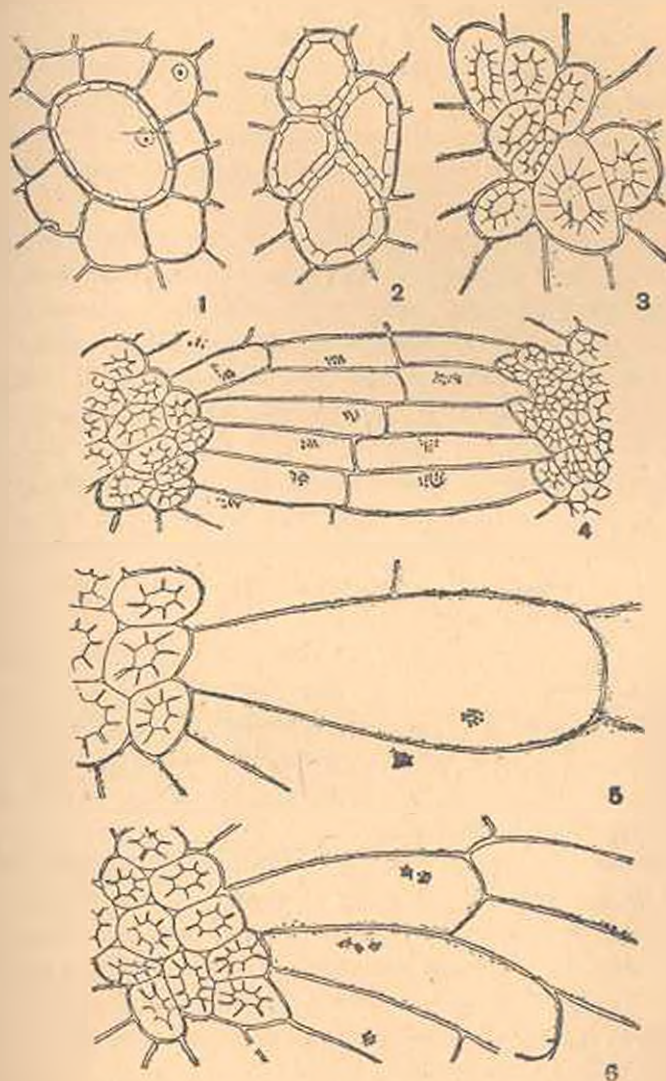


Рис. 1—Каменистая клетка плода груши на ранней стадии развития.

Рис. 2—Группа каменистых клеток плода груши на более поздней стадии развития.

Рис. 3—Группа каменистых клеток из зрелого плода груши.

Рис. 4—Каменистые клетки и лежащие между ними вытянутые клетки паренхимы из периферической части мезокарпия зрелого плода груши.

Рис. 5—Каменистые клетки и прилегающие к ним вытянутые клетки паренхимы из средней части толщи мезокарпия зрелого плода груши.

Рис. 6—Каменистые клетки и вытянутые клетки паренхимы из внутренней части толщи мезокарпия зрелого плода груши.

Каменные клетки плода груши во внутренней части толщи мезокарпия развиваются из более крупных клеток паренхимы. Соответственно этому и размеры каменных клеток, лежащих ближе к гнездам, крупнее клеток периферических. В этой зоне каменные клетки объединяются в большие группы, лежащие дальше друг от друга, чем на периферии.

Каменные клетки средней части толщи мезокарпия груши являются наиболее крупными, но группы, в которые они объединяются, имеют размеры меньше, чем группы, лежащие ближе к гнездам. В средней части толщи мезокарпия группы каменных клеток расположены значительно дальше друг от друга, чем в периферической части и у гнезд. На рис. 4, 5 и 6 таблицы I изображены каменные клетки из разных зон мезокарпия груши Бере Лигеля.

В плоде айвы новообразование каменных клеток сосредоточивается, главным образом, во внутренней части толщи мезокарпия. Группы каменных клеток этой зоны достигают наибольших размеров и лежат очень близко друг к другу. Разница в размерах каменных клеток в разных зонах мезокарпия айвы не так ярко выражена, как у плода груши. На рис. 13, 14 и 15 таблицы III изображены каменные клетки из разных зон мезокарпия айвы.

Каменные клетки, образовавшись из клеток паренхимы, перестают расти, их оболочки утолщаются, полость клеток все более и более суживается, пристенный слой цитоплазмы делается тоньше, хлоропласты исчезают. На рис. 3 таблицы I изображена группа сформированных каменных клеток из зрелого плода груши.

По мере созревания как плода груши, так и айвы расположение групп каменных клеток в толще мезокарпия изменяется. В период новообразования количество групп каменных клеток в мезокарпии увеличивается и они все гуще и гуще распределяются в его толще. Но, когда новообразование замедляется и совсем прекращается, группы каменных клеток начинают отодвигаться друг от друга.

Раздвигание групп каменных клеток связано с развитием клеток паренхимы плода. В период появления каменных клеток клетки паренхимы, лежащие между группами каменных клеток, имеют изодиаметрическую форму и размерами не превышают каменные клетки. На рис. 1 таблицы I изображена каменная клетка из плода груши и окружающие ее клетки паренхимы изодиаметрической формы. Рис. 7 и 8 таблицы II изображают то же самое в плоде айвы.

По мере созревания плода, клетки паренхимы перерастают, каменные клетки и форма их меняется с определенной закономерностью. Клетки паренхимы, соприкасающиеся с каменными клетками, растут, главным образом, в радиальном направлении от групп каменных клеток и принимают вытянутую форму, образуя лучистые фигуры вокруг групп каменных клеток. Клетки паренхимы, прилегающие к первым вытянутым клеткам, вытягиваются в меньшей степени; клетки паренхимы, лежащие еще дальше от групп каменных клеток, растут равномерно по всем направлениям и остаются изодиаметрическими.

Таблица II

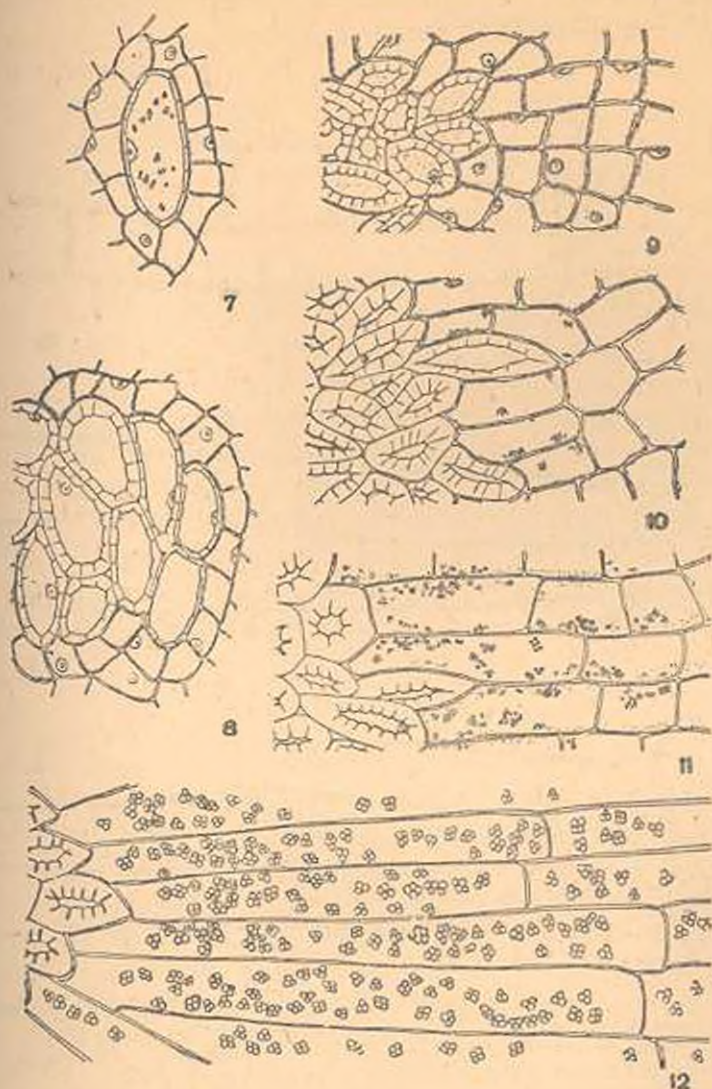


Рис. 7—Каменная клетка плода айвы на ранней стадии развития.

Рис. 8—Каменные клетки плода айвы из одной и той же группы на разных стадиях развития.

Рис. 9—Каменные клетки и прилегающие к ним клетки паренхимы изодиаметрической формы из плода айвы.

Рис. 10—Каменные клетки и прилегающие к ним клетки паренхимы, растущие в радиальном направлении от групп каменных клеток, из плода айвы.

Рис. 11—Каменные клетки и клетки паренхимы, принявшие более вытянутую форму, из плода айвы.

Рис. 12—Каменные клетки и вытянутые клетки паренхимы на дальнейшей стадии развития.

У плода груши первыми начинают вытягиваться клетки паренхимы в средней части толщи мезокарпия и у гнезд, несколько позже вытягиваются клетки периферические.

Таблица III

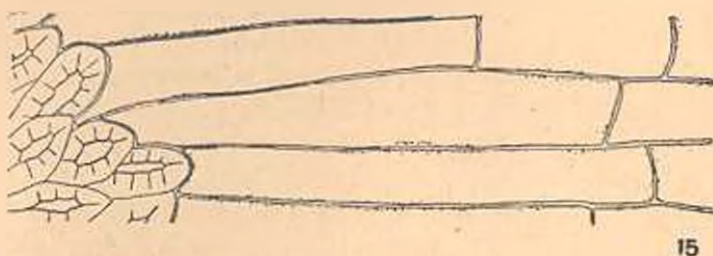
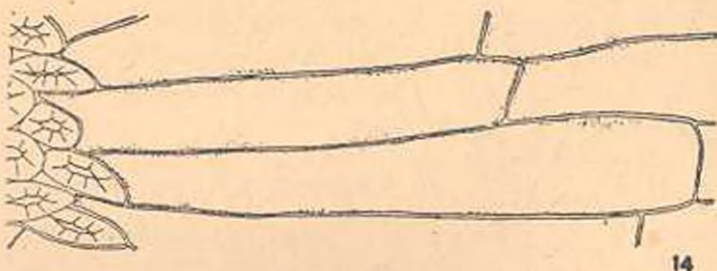
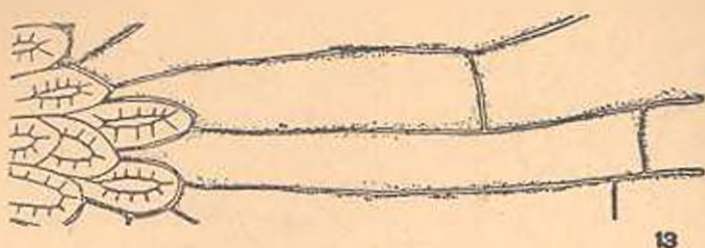


Рис. 13—Каменные клетки и прилегающие к ним вытянутые клетки паренхимы на периферической части толщи мезокарпия зрелого плода айвы.

Рис. 14—Каменные клетки и прилегающие к ним вытянутые клетки паренхимы из средней части толщи мезокарпия зрелого плода айвы.

Рис. 15—Каменные клетки и прилегающие к ним вытянутые клетки паренхимы из внутренней части толщи мезокарпия зрелого плода айвы.

Вытянутые клетки средней части толщи мезокарпия груши достигают очень больших размеров, значительно превышающих размеры каменных клеток; вытянутые клетки, лежащие ближе к гнездам, достигают несколько меньшей величины, еще меньших размеров достигают клетки периферические.

У плода айвы размеры вытянутых клеток паренхимы в разных зонах мезокарпия не так ясно выражены, как у плода груши. На рис. 4, 5 и 6 таблицы II изображены вытянутые клетки паренхимы зрелого плода груши из разных зон мезокарпия; рис. 13, 14 и 15 таблицы III изображают вытянутые клетки паренхимы зрелого плода айвы.

По мере созревания плода как груши, так и айвы оболочки расту-

ших клеток паренхимы несколько утолщаются, увеличиваются в размерах вакуоли, растут и значительно увеличиваются в количестве крахмальные зерна. Но к периоду физиологической зрелости плода клетки паренхимы перестают расти, пристенный слой цитоплазмы делается тоньше, крахмальные зерна исчезают, вакуоли, наполненные клеточным соком, достигают еще больших размеров.

Каменные клетки, густо лежащие и придающие большую твердость ткани незрелого плода, в виде твердых комочков остаются в сочной мякоти зрелого плода.

Раздревеснения каменных клеток, наблюдаемого Александровым и Джапаридзе [1], мы не обнаружили. На срезах зрелых плодов как груши, так и айвы мы видели тонкостенные клетки округлой формы в оптическом разрезе, среди лучистолегжащих вытянутых клеток паренхимы и в начале принимали их за раздревесневшие каменные клетки. Но при более тщательном исследовании, особенно на толстых срезах, под этими тонкостенными, округлыми в оптическом разрезе клетками мы видели группы каменных клеток, сохраняющих свою структуру. Это дало нам основание рассматривать округлые в оптическом разрезе тонкостенные клетки не как раздревесневшие каменные клетки, а как вытянутые клетки паренхимы, направленные длинной осью к глазу наблюдателя.

З а к л ю ч е н и е

Нами было отмечено, что на ранних стадиях созревания плода некоторые клетки паренхимы мезокарпия груши и айвы начинают интенсивно расти и превращаются в каменные клетки. Быстрый рост свидетельствует о повышенной жизнедеятельности клеток паренхимы в этом периоде их развития. Но позже клетки паренхимы, превратившись в каменные, перестают расти; клеточные оболочки значительно утолщаются, пристенный слой цитоплазмы делается тоньше, хлоропласты исчезают; жизнедеятельность каменных клеток затухает.

Нами также было показано, что клетки паренхимы, соприкасающиеся с каменными клетками, развиваются по-иному. В период появления каменных клеток они также растут; но рост их ослаблен, жизнедеятельность понижена. Когда же каменные клетки перестают расти, клетки паренхимы, соприкасающиеся с каменными клетками, начинают интенсивно расти, главным образом, в радиальном направлении от групп каменных клеток; клеточные оболочки несколько утолщаются, растут и увеличиваются в количестве крахмальные зерна, увеличиваются в размерах вакуоли; жизнедеятельность клеток паренхимы интенсивно повышается.

Но в дальнейшем, по мере созревания плода, клетки паренхимы перестают расти, пристенный слой цитоплазмы делается значительно тоньше, крахмальные зерна исчезают; к периоду физиологической зрелости плода жизнедеятельность и этих клеток затухает.

Чем же обуславливаются эти колебания в развитии каменных клеток?

Известия III, № 7—39

ток и соприкасающихся с ними клеток паренхимы, образующих лучистые фигуры вокруг групп каменистых клеток, свидетельствующие о глубокой связи, о взаимодействии между ними.

Диалектический метод познания рассматривает «развитие природы как результат развития противоречий в природе, как результат взаимодействия противоположных сил в природе» (И. В. Сталин [6], стр. 4). Яркое выражение этого основного закона диалектики дает академик Т. Д. Лысенко: «Пока существует противоречивость живого тела, до тех пор оно жизненное» [5].

К. Ю. Кострюкова [3, 4] на эмбриологическом материале показала, что противоположность обмена между эндоспермом и зародышем обуславливает их тесное взаимодействие, что движущей силой развития пыльцевого зерна является противоположность обмена клеток мужского гаметофита.

Наблюдаемые нами факты дают основание предположить, что клетки ткани развивающегося плода также противоположны в своем обмене, и эта противоположность обмена обуславливает их тесную связь, взаимодействие, являющееся основой развития.

Институт генетики и селекции растений
Академии Наук Армянской ССР

Поступило 17 VI 1950

ЛИТЕРАТУРА

1. В. А. Александров и Л. И. Джaparидзе — Материалы к выяснению явлений разделения и одревеснения клеточной оболочки. Ж. Русского Бот. Об-ва, 1. XII, 3. 1927.
2. Л. И. Джaparидзе — О некоторых явлениях, связанных с созреванием плодов яблони и груши. Научно-агрономич. Жур. 1. 1928.
3. К. Ю. Кострюкова — К биологическому пониманию развития пыльцевого зерна. Агробиология, 2, 1948.
4. К. Ю. Кострюкова — Насиние размножения амариллисовых в оранжевых уювах. Ботанический журнал АН УССР, т. V, 2. 1948.
5. Т. Д. Лысенко — Трехлетний план развития общественного колхозного и совхозного продуктивного животноводства и задачи с/х науки. Доклады Всесоюзной Академии с. х. наук имени В. И. Ленина. Вып. 6, 1949.
6. И. В. Сталин — О диалектическом и историческом материализме, 1948.
7. E. Strasburger — Botanische Practicum, Jena, 1883.
8. E. Strasburger, Koernicke — Das kleine botanische Practicum, Jena, 1923.

Դ. Կ. Բենեցկայա եւ Զ. Ռ. Տոնսեն

ՄԻ ՔԱՆԻ ԴԻՏՈՂՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ ՏԱՆՁԻ ԵՎ ՍԵՐԿԵՎԻԼԻ
ՊՏՆԱՄՍԵՐԻ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՎԵՐԱԲԵՐՍԱՄԲ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Մենք կատարել ենք Rosaceae ընտանիքի երկու տեսակների՝ *Pirus communis* L. (սորա Բերն Լիզել) տանձի և *Cydonia vulgaris* (սորս Թթախնձորաձև) սիտոեմատիկ ուսումնասիրություններ սերկելիի սերմնաբանի զարգացման վաղ ստադիաներից մինչև պտղի լրիվ հասունացումը:

Ճանձի սերմնաբանի ուսումնասիրությունը կատարել է Գ. Կ. Բենեցկայան, իսկ սերկևիլին՝ Դ. Կ. Բենեցկայան և Յ. Լ. Տոնյանը: Դիտողությունները կատարված են ինչպես բարձր, այնպես էլ ֆիքսված մատերիալի վրա:

Ճանձի ու սերկևիլի սերմնաբանի ճյուղաժճիներն աճում են, կատարվում է դիֆերենցիացիա, և սերմնաբանը դարձանում է: Սերմնաբանը մեծանում է: Բջջիջները արագ աճում են, կիսվում, առաջանում են միջրջային տարածություններ: Սերմնաբանի բջջիջներում առաջանում են քլորոպլաստներ, բջջաթաղանթները հաստանում են և բջջախորշերն ընդարձակվում:

Սերկևիլի ու տանձի պտուղների դարձացումն առանձնահատուկ է և չափազանց հետաքրքիր, որովհետև այստեղ պարենքիմատիկ բջջիջների դիֆերենցիացիա է տեղի ունենում, որի շնորհիվ առաջանում են քարային բջջիջներ:

Մեր հետազոտությունները ցույց տվին, որ քարային բջջիջներն առաջանում են պարենքիմի համեմատաբար խոշոր բջջիջներից: Պարենքիմի ալդեզիլի խոշոր բջջիջներ գտնվում են մեկուկարպում՝ մեկական կամ խմբերով: Քարային բջջիջներն առաջին հերթին առաջանում են մեկուկարպում, ապա սերմնաբանի արտաքին շերտում և քների մոտ:

Քարային բջջիջներն առաջանում են շնորհիվ պարենքիմի բջջիջների բջջաթաղանթի պարբերությամբ հաստացման: Նրանք կենդանի բջջիջներ են, պահպանում են իրենց ներքին կառուցվածքը, իրենց կորիզակներով և քլորոպլաստներ: Որքան քարային բջջիջը երիտասարդ է, այնքան բջջաթաղանթը բարակ է, բջջախորշը խոշոր:

Հետագա դարձացման ընթացքում բջջաթաղանթն զգալիորեն հաստանում է, իսկ բջջախորշը սեղմվում է և փոքրանում:

Զարգացման սկզբնական ստադիաներում քարային բջջիջների խմբերը արագորեն աճում են և խիտ կերպով դասավորվում պերկարպի խորքում: Պաղի դարձացման ընթացքում քարային բջջիջների դասավորությունը պերկարպում փոխվում է:

Քարային բջջիջների աճը դանդաղում է և, վերջապես, նոր խմբեր ալյևս չեն առաջանում:

Այժմ սկսվում է մի նոր պրոցես—քարային բջջիջների խմբերի տեղադրում: Պարենքիմատիկ բջջիջներն ինտենսիվ կերպով աճում են և իրենց տեղադրվում քարային բջջիջների խմբերին:

Քարային բջջիջների առաջացման ժամանակ պարենքիմատիկ բջջիջները իդոլիզմատրիկ են և իրենց չափերով չեն դերազանցում քարային բջջիջներին: Զարգացման հետագա փազիլում պարենքիմատիկ բջջիջները, որոնք սահմանակից են քարային բջջիջներին, ինտենսիվ կերպով աճում են առդիվ ուղղությամբ, ձգվում են և դառնում ճառագայթաձև: Պարենքիմի այս բջջիջները, որոնք սահմանակից չեն քարային բջջիջներին, մնում են իդոլիզմատրիկ ձևի: Պարենքիմատիկ բջջիջները ձգվում դառնում են ճառագայթաձև և իրենց հետ ձգում քարային բջջիջների խմբերին:

Քարային բջջիջներին սահմանակից պարենքիմատիկ բջջիջների ճառագայթաձև ձգվելը խոսում է երկու տեղի բջջիջների փոխազդեցության մասին, որը դարձացման հիմնքն է:

Մեր ուսումնասիրությունների ժամանակ մենք զիտել ենք քարային

բջիջների առաջացումը պարենքիմատիկ բջիջներից և նրանց պարեն-
կան փայտացումը:

Սերիկիլի և տանձի պտուղներում ապափայտացում մենք չենք նկատել: Եթե իրոք ապափայտացում զոյուխյուն ունի (ինչպես նկարագրում են որոշ հեղինակներ), ապա պտղի հասուն ստադիաներում այդպիսի կապիտ քարային բջիջներ մենք չպիտի տեսնենք: Բայց պարզվում է հակառակը, այսինքն՝ քարային բջիջները, որոնք, պարենքիմատիկ հյուսվածքային ամրություն են տալիս, զնդիկների ձևով հանդիպում են պտղի հասուն հյուսվածի ստադիաներում: Ուրեմն ապափայտացում իրոք որ գոյություն չունի: