

## АСИММЕТРИЯ ФОРМЫ И ПОЛЯРНАЯ СОКРАТИМОСТЬ КЛЕТОК ПАЛИСАДНОЙ ПАРЕНХИМЫ ЛИСТА *Vicia faba* L.

**Ключевые слова:** лист, паренхима, клетка, конусовидность, полярность, закономерность, ярусность, водный режим.

### Введение

Полярность хорошо выражена у растительного организма. Показателем такой полярности является последовательное изменение анатомической структуры листа от основания к вышерасположенным листьям по длине стебля, побега, что в публикациях отражено как ярусность. Ярусность анатомического строения листа обусловлена тем, что к каждому последующему листу поступление воды меньше.

Впервые изменение размера и формы клеток палисадной паренхимы листа в связи с ярусностью было установлено В.Р. Заленским [1]. Но если полярностью обладают растительные организмы и их части, то полярными должны быть и клетки, составляющие их.

В середине прошлого столетия была теоретически разработана схема одностороннего движения воды через паренхимные клетки на основании их полярности [2]. Полярная деятельность паренхимных клеток подтверждается наблюдениями одностороннего пульсационного движения воды, что может иметь место только при полярной сократимости клеток [3]. Однако о полярной сократимости паренхимных клеток в литературе данных нет. Отсутствуют данные и о закономерностях изменения конусовидности клеток.

В связи с этим обнаруженная нами ярусная асимметричность формы паренхимных клеток (конусовидность) в пределах листа и в листьях растения, полярная сократимость паренхимных клеток листа позволяет дополнить представление о полярности клеток мезофилла и полярности водного режима растений [4].

Так как изучение производилось большей частью на древесных растениях, то представлял интерес выяснить, как эта закономерность проявляется у травянистых растений. Была поставлена задача: изучить закономерности полярной организации (конусовидности) клеток мезофилла

листа и их полярной сократимости у травянистых растений, выявить закономерности ярусной полярности в листьях по длине стебля растения. В этой статье приводятся данные по бобам Русским черным (*Vicia faba* L.).

### Методика

Изучение проводилось на живых клетках. Поперечные срезы с листа делались вручную безопасным лезвием. Промеры клеток и их частей 1-го ряда палисадной паренхимы проводились окуляр-микроскопом в тургорном и бестургорном состоянии при увеличении 15х90 в 3-кратной повторности (три листа) общим числом не менее 100 клеток. Для получения начального плазмолиза подбирались изотоническая концентрация раствора сахарозы или чуть выше концентрации клеточного сока. После промеров в начальном плазмолизе проводились контрольные промеры тех же деплазмолизованных клеток. Диаметр (D) измерялся в месте перехода полусферы конца клетки в конусовидно-цилиндрические части клеток. Показатель конусовидности (K) определялся делением разницы диаметров концов клетки на ее длину (L):  $K = \frac{D_2 - D_1}{L}$ , что является показателем конусовидности единицы длины клетки.

При изучении сократимости клетки (ее полярности) было обращено внимание на сократимость противоположных ее частей, разделенных ядром, которые и промерялись: длина  $L_1$  части клетки с меньшим диаметром (м.д. –  $D_1$ ) и части  $L_2$  с большим диаметром (б.д. –  $D_2$ ). Таким образом, по ядру проходила зона полярности, делящая клетку на две противоположные части.

В отдельных случаях, когда ядро не просматривалось границей между двумя противоположными половинами (частями) клетки, служило то или иное расположение хлоропластов, которое зарисовывалось и было ориентиром при промерах в пограничном плазмолизе. Проверка показала, что при деплазмолизе размеры промеряемых частей клетки не изменя-

лись, то есть смещения хлоропластов не происходило.

Данные промеров противоположных частей клетки позволяли сделать расчеты сократимости (%) длины и диаметра, площади поверхности и объемов.

Объектом изучения были взяты бобы Русские черные (*Vicia faba* L.), которые выращивались в 1983 г. в сосудах при влажности почвы 70 и 30% от ПВ.

Математическая обработка велась по Б.А. Доспехову [5]. Величина ошибки не превышала 3%.

### Результаты и обсуждение

У паренхимных удлинённых клеток как палисадной, так и губчатой (рыхлой) ткани, противоположные концы клеток различаются диаметром. Конец с меньшим диаметром (м.д.,  $D_1$ ) поглощает и удерживает воду, поэтому направлен в сторону поступления воды (сосудисто-проводящих пучков), к концам клеток с большим диаметром (б.д.,  $D_2$ ), отдающим воду, и в сторону устьиц и межклеточных полостей. Конец с большим диаметром отдает воду при сокращении клетки. Различия в размере диаметра противоположных концов клетки, так же как и длина ( $L$ ) клетки в листьях по длине стебля, имеют определенную закономерность. Длина клеток и диаметр в средней части и по концам клетки уменьшаются от ниже к выше расположенным листьям, но показатель отношения длины к диаметру ( $L/D_{cp}$ ) увеличивается, т.е. характерно

ярусное уменьшение размера клеток (табл. 1).

От нижерасположенных листьев к верхним идет и уменьшение разницы размера диаметра противоположных концов клетки ( $D_2 - D_1$ ) (табл. 1). В результате различий в диаметрах противоположных концов форма клеток конусовидна и имеет свои закономерности. Величина конусовидности определяется уравнением:  $K = \frac{D_2 - D_1}{L}$ , т.е. разницей в диаметрах концов клетки, деленной на длину клетки (показатель конусовидности единицы длины клетки). Конусовидность клеток палисадной паренхимы листа бобов от ниже расположенных листьев к последующим (от 1-го к 4-му) уменьшается (табл. 2).

Сократимость клеток в длину от полного тургорного до бестургорного состояния увеличивается от нижних к верхним листьям (от 15,1 до 18,3%). То же отмечается и по сократимости диаметра в средней части клетки (от 4,2 до 5,5%) и сократимости поперечника конца с большим диаметром (6,6-9,9%) (табл. 3).

Таким образом, отмечается последовательное увеличение интенсивности сокращения клетки по ее длине от конца с меньшим к концу с большим диаметром, что обусловлено сокращением клеточной оболочки. Такая асимметрия сократимости диаметра клетки отражает полярность клетки. В таблице 3 также видна ярусность изменения показателей сократимости от нижних к верхним листьям.

Таблица 1

Показатели размера клеток и их соотношения (мкм) листьев бобов Русских черных (в тургоре) при влажности почвы 70% от ПВ

Лист от основания	L	$D_1$	$D_{cp}$	$D_2$	$D_2 - D_1$	$L / D_{cp}$
4	128,1±1,86	22,3±0,59	25,3±0,64	28,2±0,68	6,1	5,07
3	131,0±1,46	23,9±0,49	27,4±0,56	30,9±0,62	7,0	4,78
2	150,3±1,23	25,9±0,56	30,6±0,52	35,1±0,48	9,2	4,91
1	143,1±1,06	26,1±0,60	31,3±0,66	36,1±0,72	10,0	4,60

Таблица 2

Показатель конусовидности (K) в тургорном и бестургорном состоянии, их отношение ( $K_t/K_{bt}$ ) и сократимость конусовидной формы клетки (в %), бобов Русских черных

Лист от основания	$K_t$	$K_{bt}$	$K_t / K_{bt}$	$\frac{D_2 - D_1}{100 - L}$
4	0,047	0,030	1,53	0,125
3	0,053	0,039	1,36	0,109
2	0,061	0,050	1,22	0,103
1	0,070	0,060	1,17	0,093

Таблица 3

Сократимость (%) клеток мезофилла листа бобов Русских черных в длину и в диаметре

Лист от основания	L	Д <sub>1</sub>	Д <sub>ср</sub>	Д <sub>2</sub>	Д <sub>2</sub> – Д <sub>1</sub>
4	18,3	-0,3	5,5	9,9	10,2
3	17,2	-0,1	4,9	8,8	9,0
2	16,3	-0,4	4,9	8,2	8,6
1	15,1	-0,3	4,2	6,6	6,9

Таблица 4

Сократимость диаметра (%) клеток мезофилла листа бобов Русских черных по срокам в зависимости от влажности почвы

Сроки промеров	Влажность почвы	Д <sub>1</sub>	Д <sub>ср</sub>	Д <sub>2</sub>	Д <sub>2</sub> – Д <sub>1</sub>
7.06	70% от ПВ	-0,54	0,75	9,29	9,83
19.06		2,44	3,57	15,74	13,30
6.07		2,30	6,51	17,16	14,86
7.06	30% от ПВ	-3,69	3,32	8,72	12,41
19.06		-0,75	4,05	18,67	19,42
6.07		2,46	5,22	19,60	17,14

Разница (%) в сократимости диаметра противоположных концов клетки (Д<sub>2</sub> – Д<sub>1</sub>) достигает 7-10% (табл. 3). Интересно отметить, что при сокращении клетки (ее расслаблении) происходит не уменьшение поперечника конца с меньшим диаметром, а его увеличение. В таблице 3 показатели сокращения (в %) приводятся с минусом.

В таблице 4 приводятся данные сократимости диаметра клеток палисадной паренхимы (1-й ряд) листа растений бобов, выращенных при влажности почвы 70 и 30% от полной влагоёмкости. Сократимость диаметра клетки при 30%-ной влажности почвы несколько больше, по сравнению с 70%-ной влажностью почвы. И так же, как показано в таблице 3, при сокращении клетки идет по отдельным срокам промеров не уменьшение размера диаметра (Д<sub>1</sub>), а его увеличение (с минусом). Если посмотреть разницу в сокращении диаметра противоположных концов клетки, то при влажности почвы 30% от ПВ увеличивается показатель полярности конусовидной сократимости, что характерно при недостатке влаги в почве.

Минусовая сократимость диаметра (%) (увеличение диаметра) может отмечаться и в средней части клетки, что характерно для растений, выросших в тени при достаточно высоком содержании воды в почве. Такая же особенность сокращения наблюдается в ряде случаев и у других однолетних культур (подсолнечник) [4].

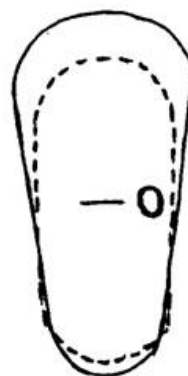


Рис. Изменение конусовидности паренхимной клетки при сокращении: — контуры клеточной оболочки в тургоре; ---- в бестургорном состоянии

Итак, удлинённые клетки мезофилла листа конусовидны, и сокращение клеточной оболочки от конца с меньшим диаметром к большему увеличивается, а следовательно, конусовидность клетки от тургорного до бестургорного состояния (при сокращении клетки) уменьшается (табл. 2).

Уменьшение показателя конусовидности клетки при её сокращении обусловлено преимущественно односторонним сокращением клетки. Сокращение клетки последовательно увеличивается, нарастает от конца с меньшим к концу с большим диаметром (рис. 1).

Отношение конусовидности в тургоре к бестургорному состоянию ( $K_t/K_{бт}$ ) повышается от нижних листьев к верхним, т.е.

отмечается увеличение односторонней сократимости клеток мезофилла листа. Чем выше расположен лист по стеблю, тем менее доступна вода, и тем интенсивнее происходит сокращение его паренхимных клеток (табл. 2).

И наконец, процент сократимости конусовидности представлен

$$K (\%) = \frac{D_2 (\%) - D_1 (\%)}{100 - L (\%)},$$

где в числителе разница в процентах сократимости диаметра противоположных концов клетки и в знаменателе – сокращение длины клетки в процентах в бес-тургорном состоянии, т.е. какой процент сократимости конусовидности приходится на каждый процент длины клетки в бес-тургорном состоянии (табл. 2).

Такая же полярная сократимость диаметра по длине клетки от конца с меньшим к концу с большим диаметром отмечается у яблони дикорастущей и культурной, груши бухарской и кайон, махалебки, челона, миндаля, сирени обыкновенной, лука репчатого, пожмы обыкновенной, полыни эстрагон и др. [4]. Эта закономерность – одна из составляющих полярной сократимости паренхимных клеток, а значит, одна из определяющих пульсационного движения воды по системе клеток и растению.

Но асимметрия (полярность) сократимости паренхимной клетки мезофилла листа наблюдается не только диаметра по длине клетки, но и самой длины клетки, причем сократимость длины клетки также должна последовательно увеличиваться от конца с меньшим к концу с большим диаметром. Однако если диаметр клетки

можно последовательно промерить в нескольких местах по ее длине от одного конца к другому, то саму длину клетки промерить поэтапно возможности нет. Можно только промерить противоположные части (почти половины) клетки, разделенные ядром. И такие промеры были сделаны (табл. 5).

Были промерены клетки 1-го ряда палисадной паренхимы 5-го и 15-го (только что сформировавшегося) листа. Длина части (половины) клетки с большим диаметром ( $l_2$ ) сокращается значительно, по сравнению с длиной части клетки с меньшим диаметром ( $l_1$ ) (табл. 5).

В таблице 5, как и в предыдущих таблицах, показано увеличение сократимости поперечника клетки к концу с большим диаметром. Сократимость длины двух противоположных частей клетки, разделенных ядром, различается в 1,5-2 раза и опять-таки большая сократимость длины характерна для части клетки с большим диаметром.

Размеры клетки ( $L, l_1, l_2, D_1, D_{cp}, D_2$ ) в тургоре и пограничном плазмоллизе позволяют вычислить размеры площади поверхности, объем всей клетки и ее противоположных частей, а также процент их сократимости (табл. 6).

По сократимости (%) клеточной оболочки (площади поверхности) противоположные части клетки различаются в 2-3 раза, а по объему 2-4 раза. Это различие определяет полярность сократимости паренхимных клеток при их ритмичной пульсации при проведении воды через паренхимные клетки мезофилла листа.

Таблица 5

Сократимость (%) клеток мезофилла листа бобов Русских черных при влажности почвы 70% от ПВ

Лист от основания	L	$l_1$	$l_2$	$D_1$	$D_{cp}$	$D_2$
15	11,19	4,97	6,23	1,0	3,8	5,9
5	9,9	2,93	6,97	-1,62	7,82	12,32

Таблица 6

Сократимость (%) клеточной оболочки (площади поверхности) и объема клетки бобов Русских черных

Лист снизу	Клеточная оболочка			Объем клетки		
	Вся клетка	с м. д.*	с б. д.**	Вся клетка	с м. д.*	с б. д.**
15	14,61	5,49	9,12	18,53	6,25	12,27
5	19,57	5,32	14,25	27,50	5,76	21,77

\* С меньшим диаметром; \* с большим диаметром.

### Заключение

Изучение закономерностей формы клеток мезофилла листа и сократимости клеток (1-го ряда палисадной паренхимы) бобов Русских черных показало, что форма клеток полярна, различается диаметром противоположных концов и, следовательно, имеет выраженную конусовидность. Сократимость клеток асимметрична, т.е. полярна. Увеличение сократимости идет последовательно от конца с меньшим диаметром к большему, и по сократимости длины и диаметра противоположные части клетки могут различаться в 1,5-2 раза. Такая закономерность в сократимости обусловлена сократимостью клеточной оболочки, её эластичностью, которая по длине клетки не одинакова.

Полярность сокращения паренхимных клеток – это то недостающее звено в активном передвижении воды по системе клеток и по растению, активная движущая сила пульсационных сокращений и «проталкивания» воды через паренхимные клетки. Само сокращение производится сократительными белками, деятельность которых также должна быть полярна [3].

Регуляция водного режима на клеточном уровне (поступление воды в клетку, передвижение от клетки к клетке) происходит в результате изменения градиента полярности клетки: изменением соотношения площади поверхности клеточной оболочки и объёмов противоположных частей клетки, разделенных ядром, путем

смещения ядра, изменением конусовидности, а следовательно, изменением объёма и площадей поверхности клеточной оболочки противоположных частей клетки, а также изменением эластичности клеточной оболочки. Всё это обусловлено полярностью физиолого-биохимических процессов, интенсивности синтеза ауксинов и полярностью их движения, изменением соотношения в противоположных частях клетки осмотически действующих веществ и сосущей силы, полярности сократительных белков. Все эти изменения в клетке отражаются на глубине и частоте пульсационных сокращений.

### Библиографический список

1. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений / В.Р. Заленский. – Киев: Изв. Киев. политехн. ин-та, 1904. – Т. 4. – № 1. – 212 с.
2. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений / Д.А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 512 с.
3. Жолкевич В.Н. Водный обмен растений / В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, А.В. Капля и др. – М.: Наука, 1989. – 256 с.
4. Фомин Л.В. Полярная сократимость клеток мезофилла листа / Л.В. Фомин. – Барнаул, 1988. – 73 с.
5. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.

