

© В. Б. Скупченко

**СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ОБОЛОЧЕК
КЛЕТОК АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ
ПОБЕГОВ *PICEA OBOVATA* И *P. ABIES* (PINACEAE)**

V. B. SKUPCHENKO. STRUCTURAL ORGANIZATION OF THE CELL WALL
IN SHOOT APICAL MERISTEM OF *PICEA OBOVATA* AND *P. ABIES* (PINACEAE)

Санкт-Петербургский Государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова

194021 С.-Петербург, Институтский пер. 5

E-mail: vlask@16579.spb.edu

Поступила 12.05.2011

Окончательный вариант получен 21.09.2012

Изучена оптическая анизотропия оболочек клеток, обусловленная присутствием кристаллической целлюлозы в различных зонах апикальных меристем побегов ели в период закладки листовых зачатков. Наибольшее двойное лучепреломление света имеют периклиналильные оболочки апикальных инициалей, клеток протодермы, прокамбия центрального цилиндра, внутренних слоев периферической меристемы; в клетках сердцевинной меристемы и сердцевинной диафрагмы оно характерно для оболочек, перпендикулярных оси апекса. В осевой зоне каждого формируемого листового примордия, окруженной клетками с наибольшим двойным лучепреломлением антиклинальных оболочек, преобладает периклиналильная ориентация плоскости деления поверхностных клеток. Предполагается, что транспорт веществ ориентируется параллельно оболочкам клеток меристемы с максимальным двойным лучепреломлением, а в поперечном направлении он ингибируется. Клетки в основании периферической меристемы обладают волнистыми оболочками, что создает возможность для их быстрого объемного роста за счет активизации осмотических механизмов при закладке листового примордия.

Ключевые слова: *Picea*, апикальная меристема побега, оболочки клеток, оптическая анизотропия.

Процесс морфогенеза побега связан со сложно организованной системой локального роста в различных участках апикальной меристемы. В результате него закладываются по нескольким спиральным линиям — парастихам — зачатки катафиллов, листовых бугорков, брактей, макроспорофиллов или микроспорофиллов (Camefort, 1956). Роль оболочек клеток в осуществлении органогенеза в апикальных меристемах до настоящего времени остается недостаточно изученной.

Вероятность того, что в пределах периферической меристемы апекса побега *Picea* еще до момента вычленения экзогенных бугорков формируются инициальные группы клеток метамеров, подтверждается целым рядом данных. Их присутствие проявляется в неоднородности количественных характеристик клеток из различных участков периферической меристемы, таких как парциальные объемы липидных капель, клеточных ядер, крахмала и цитозоля, а также присутствие локусов накопления РНК, неоднородность двойного лучепреломления оболочек клеток (Скупченко, 1985).

В последнее время получены новые данные о роли поляризованного транспорта ауксинов в регулировании инициации примордиев листьев. В опытах на апикальных меристемах побегов *Arabidopsis thaliana* установлено наличие низкого отношения цитокинина к ауксину и высокое содержание гиббереллина в зоне закладки самого молодого листового бугорка. В основании предшествующего примордия в периферической зоне выявлено высокое отношение цитокинина к ауксину и низкое содержание гиббереллина (Shani et al., 2006).

Значительное внимание уделяется роли клеточных оболочек в детерминации ориентации деления и роста клеток, а также инициации листовых зачатков. Так, по П. У. Барлоу (1994) центральным процессом в морфогенезе многоклеточных и од-

ноклеточных организмов является создание специфического паттерна дифференциального роста клеточных стенок, в особенности на внешней границе органа или организма.

Указывается на наличие алгоритма, в соответствии с которым определяется ориентация стенок делящихся клеток при инициации листовых примордиев (Green, 1980; Green, Lang, 1981; Selker, Green, 1984). Имеются сведения о связи между прохождением плоскостей клеточных делений, ориентацией микротрубочек и распределением напряжений, возникающих в меристематических тканях при образовании листовых примордиев (Selker, 1990; Green, Selker, 1991).

Получены данные, согласно которым микротрубочки осуществляют ориентировку целлюлозосинтетазных комплексов и таким путем регулируют отложение целлюлозных микрофибрилл (Hardham et al., 1980; Jung, Wernike, 1990; Yuan et al., 1994; Cyr, Palevitz, 1995; Hasezawa, Nozaki, 1999). Известно, что рост клетки наиболее интенсивно происходит в направлении анизотропного встраивания целлюлозных микрофибрилл клеточной стенки (Green, 1962). Удлинение цилиндрической растительной клетки может происходить за счет упаковки микрофибрилл клеточной оболочки под прямым углом к продольной оси, что придает ей повышенную прочность и препятствует ее растяжению в поперечном направлении (Gertel, Green, 1977; Hable et al., 1998).

В микрофибриллах клеточной стенки чередуются мицеллы — участки с упорядоченным расположением молекул целлюлозы, образующих вытянутые трехмерные решетки и паракристаллические участки, в которых эти молекулы лежат более рыхло, не образуя решеток. Кристаллические участки микрофибрилл обуславливают анизотропию клеточной оболочки и ее двойное лучепреломление света (Эзау, 1980). Наибольшее двойное лучепреломление света наблюдается в том случае, когда поляризованный свет направлен перпендикулярно к длинной оси молекулярных цепочек (Эсау, 1969).

Анизотропные свойства всего комплекса клеток ксилемы, включающие ее двойное лучепреломление света, обусловлены характером мицеллярного целлюлозного строения клеточных оболочек (Рипачек, 1967). Методами рентгеноסקопии и электронной микроскопии установлено, что в целлюлозе клеток древесины длинные оси элементарных кристаллитов в упорядоченных областях лежат параллельно продольным осям элементарных фибрилл (Рейзинь, 1972). Лигнин, инкрустирующий клеточную оболочку в ксилеме, находится в аморфном состоянии и у него отсутствует собственная анизотропия, связанная с определенной ориентацией молекул. Другие компоненты клеточной оболочки — гемицеллюлозы и пектины — представляют собой аморфные структуры и не обладают двойным лучепреломлением (Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968).

Анизотропия оболочек клеток также обнаружена и в апикальных меристемах побегов. В частности установлено, что в пределах каждой гистологической зоны апекса побега *Picea abies* клетки имеют сходный характер ориентации анизотропных участков оболочек (Скупченко, 2009).

Есть основание считать, что наблюдаемая неоднородность двойного лучепреломления света оболочек клеток апикальных меристем свидетельствует о различиях в количестве и ориентации в них кристаллических областей целлюлозы.

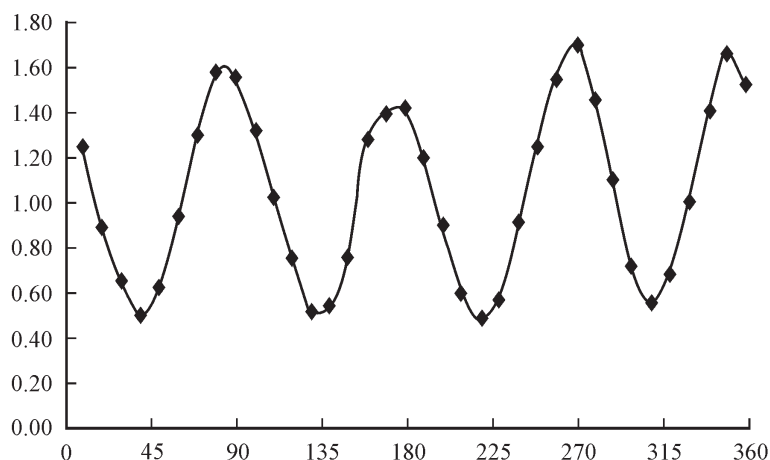
До настоящего времени недостаточно внимания уделено взаимосвязи величины двойного лучепреломления света и уровня анизотропии оболочек клеток апикальных меристем, их функциональной роли в осуществлении морфогенеза.

В настоящей работе была поставлена задача выяснения особенностей структурной организации клеточных оболочек апикальных меристем побегов хвойных на

примере рода *Picea*, их участия в поддержании локального высокого уровня пролиферации клеток и ориентации возможных транспортных потоков в апикальной меристеме.

Материал и методика

Объектами нашего исследования служили апикальные меристемы терминальных побегов 1—2 порядков на этапе формирования ими зачатков хвой ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (*Pinaceae*) (конец июля—начало августа). Деревья находились в возрасте 80—100 лет и произрастали на европейском Севере-Востоке на территории Чернамского лесобиологического стационара. Также были исследованы апикальные меристемы побегов ели европейской *Picea abies* (L.) Karst., произрастающей в Ленинградской обл. Ультраструктура клеток апикальных меристем изучена в трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS-613. Парциальные объемы органелл, включений и оболочек клеток определены при помощи масштабной системы тест-точек, нанесенных на экран электронного микроскопа (Скупченко, 1990). Продольные срезы зачатков побегов и их апексов для световой микроскопии толщиной 15—20 мкм получены на вибрационном микротоме (Скупченко, 1979). Их окрашивали метиловым зеленым пиронином G (Пирс, 1962) и после обезвоживания этанолом заключали в канадский бальзам. Исследование препаратов проведено на поляризационном микроскопе Полам С 111. Измерение светопропускания (свечения оболочек клеток и уровня их анизотропии) выполнено с помощью фотометрической насадки ФМЭЛ 1У 4, 2 в темном поле при скрещенных поляризационных светофильтрах поляризаторе и анализаторе. Фотометрия различных гистологических структур осуществлена с помощью зонда диаметром 23 мкм. Для сравнительной оценки содержания кристаллической целлюлозы в оболочках клеток различных гистологических зон использован показатель их среднего максимума свечения в темном поле поляризованного света при повороте анализируемого участка среза ткани на 360° (см. рисунок). Величина анизотропии оболочек клеток



Свечение оболочек клеток участка сердцевинной меристемы диаметром 69 мкм апекса побега ели на этапе заложения листовых зачатков в темном поле поляризованного микроскопа.

По оси ординат — фототок (шкала $1.80 \cdot 10^{-6} \text{ A}$), по оси абсцисс — угол поворота предметного столика микроскопа, град.

определена как отношение амплитуды свечения (разности между средним максимумом и минимумом свечения) к максимуму свечения. Ориентировка наиболее ярко светящихся оболочек клеток в темном поле поляризованного света принята за направление их преобладающей анизотропии. Фотометрические измерения выполнены на срезах трех зачатков побегов, зафиксированных в один срок наблюдений, в трехкратной повторности.

Результаты и обсуждение

Боковая поверхность апикальной меристемы побега покрыта слоем клеток протодермы, которая на верхушке апекса переходит в апикальные инициалы (см. таблицу-вклейку, 1, 5, 1, 4). Последние имеют наиболее толстые наружные периклиналильные стенки (0.84—1.14 мкм). К основанию апекса они утончаются до 0.67—0.70 мкм у клеток протодермы. Это связано с увеличением в данном направлении интенсивности пролиферации клеток антиклинальными перегородками. Наружная стенка оболочки апикальных инициалей покрыта сплошным липидным слоем толщиной 0.21—0.23 мкм, который к основанию апекса в протодерме утончается до 0.10—0.14 мкм. Липидный слой защищает наряду с покровными чешуйками почки апекс побега от высыхания. Внутри апикальной меристемы наиболее толстые оболочки отмечены у центральных материнских клеток — 0.80—1.05 мкм. В углах контакта нескольких клеток этой зоны часто встречаются более утолщенные участки стенок размером до 11.57×3.9 мкм. Межклетники в апексе отсутствуют. Зона центральных материнских клеток характеризуется относительно слабой митотической активностью. Наличие в ней утолщенных участков клеточной оболочки дает основание считать, что слагающие ее клетки имеют больший возраст после митоза, чем окружающие клетки.

В главной органогенной зоне апекса побега (периферической меристеме) парциальный объем оболочек клеток имеет относительно небольшую величину (8.23 ± 0.96 %), при этом стенки даже одной клетки сильно отличаются по толщине, которая варьирует у них от 0.14 мкм до 0.62 мкм (см. таблицу-вклейку, 2). В данной гистологической зоне клеточные оболочки часто имеют слегка волнистую форму. Это свидетельствует о том, что в периферической меристеме складываются условия для быстрого объемного роста клеток без дополнительного увеличения у них площади оболочек. Он может происходить за счет расправления их оболочек в результате активизации осмотических механизмов и увеличения оводненности клеток. Складчатость свойственна здесь и плазмалемме многих клеток, которая заметно отстает от их оболочек. В парах соседних клеток часто наблюдается изгиб смежных стенок в сторону одной из них, что, вероятно, связано с поляризацией межклеточного обмена веществ. Следует подчеркнуть, что цитозоль клеток с вогнутыми оболочками более насыщен рибосомами (см. таблицу-вклейку, 3). Есть основание предполагать, что такие клетки имеют меньший осмотический потенциал, чем соседние с ними, и отдают им воду, концентрируя структуры протопласта. Оболочки клеток самых молодых зачатков хвои в сечении ровные, прямолинейные или дугообразные.

С помощью поляризационного микроскопа установлено, что апикальная меристема побега ели обладает сложной мозаикой ориентации преобладающей анизотропии оболочек клеток и уровня их двойного лучепреломления.

Внешняя стенка оболочки апикальных инициальных клеток имеет самую большую интенсивность свечения в темном поле микроскопа при скрещенных поляри-

заторе и анализаторе (см. таблицу-вклейку, 5). Это связано с наибольшими толщиной данной оболочки и содержанием в ней кристаллической целлюлозы, обладающей анизотропией. Тонкий липидный слой, расположенный на поверхности внешней стенки апикальных инициалей, обладает двойным лучепреломлением, ориентированным под 90° относительно основного слоя первичной оболочки. Антиклинальные стенки апикальных инициалей значительно тоньше наружных (0.29—0.53 мкм) и обладают в 3.4 раза меньшей светимостью. Максимальное светопреломление антиклинальной стенки ориентировано под углом 90° по отношению к периклинальной, что, вероятно, свидетельствует о поперечном расположении ее мицелл по отношению к последней. Внешняя стенка клеток протодермы на середине высоты апекса имеет интенсивность свечения в 2.0 раза ниже по сравнению с аналогичной стенкой апикальных инициалей. Периклинальная внутренняя стенка клеток протодермы обладает здесь в 2.9 раза меньшей светимостью, чем наружная.

Центральные материнские клетки имеют самую низкую оптическую анизотропию оболочек, что выражается в минимальной вариации их свечения в темном поле поляризованного света при вращении этой зоны вокруг оси. Это дает основание считать, что данная зона содержит немного анизотропной кристаллической целлюлозы. Наблюдаемая в электронном микроскопе значительная толщина этих оболочек между парами клеток и в угловых контактах нескольких клеток, вероятно, связана с присутствием в них пектинов и гемицеллюлоз, не обладающих двойным лучепреломлением света.

Ярко выраженную анизотропию оболочек, ориентированную периклинально (в направлении к апикальным инициалам и центральным материнским клеткам), имеют клетки, расположенные на внутренней стороне периферической меристемы, на границе с сердцевинной меристемой. Их анизотропия имеет наибольшую величину относительно остальных клеток внутри апекса, составляя 68 %.

Ниже апикальной меристемы в центральном цилиндре зачатка побега (на середине его высоты) в поляризованном свете наблюдается значительная дифференциация прокамбиальных пучков (см. таблицу-вклейку, 4, 5). В них четко выделяются три зоны — флоэмная, осевая — инициальная — и ксилемная. Минимальным уровнем свечения в темном поле микроскопа обладают клетки осевой части прокамбия. Наибольшую концентрацию кристаллической целлюлозы имеют клетки флоэмной зоны, где она в 7.3 раза превышает таковую в клетках инициального центрального слоя прокамбия. В клетках ксилемной зоны концентрация кристаллической целлюлозы в 3.0 раза ниже, чем в клетках флоэмной зоны. Кроме того, ксилемная часть прокамбия занимает меньший общий объем по сравнению с его флоэмной частью. Все три зоны прокамбия имеют преобладающую оптическую анизотропию, ориентированную периклинально вдоль оси пучка. По степени убывания уровня анизотропии эти зоны распределяются в следующей последовательности: флоэмная часть, ксилемная часть и осевая (см. таблицу). Таким образом, можно констатировать, что в прокамбии проводящего цилиндра побега флоэмная зона имеет наибольший объем и, вероятно, наибольшую степень дифференциации и, следовательно, обладает большим уровнем функциональной активности, чем ксилемная часть. Это свидетельствует о том, что на этапе формирования зачатков хвои зона периферической меристемы апекса получает преобладающее количество метаболитов из флоэмы, нежели из ксилемы укороченного стебля материнской почки. Ранее нами было установлено, что в процессе весеннего развития листовых зачатков у ели из прокамбия в первую очередь дифференцируются также элементы протоплоэмы и лишь в последующем — протоксилемы (Скупченко, Ладанова, 1984). Такой поряд-

Яркость свечения и оптическая анизотропия клеточных стенок различных зон апекса и зачатка побега ели обыкновенной на этапе формирования зачатков листьев в темном поле поляризационного микроскопа

Объект	Фототок макс., $1 \cdot 10^{-6} \text{A}$	Фототок мин., $1 \cdot 10^{-6} \text{A}$	Амплитуда фототока, $1 \cdot 10^{-6} \text{A}$	Анизотропия — относительная амплитуда фототока, %	Направление оболочек клеток с максимальным свечением
Наружная периклиальная стенка апикальных инициалей	1.53 ± 0.02	0.36 ± 0.01	1.17	76.47	Периклиальное
Наружная стенка клеток протодермы на середине высоты апекса	0.87 ± 0.03	0.27 ± 0.01	0.60	69.02	»
Антиклиальная стенка клеток протодермы вблизи апикальных инициалей	0.63 ± 0.02	0.28 ± 0.01	0.35	55.60	Антиклиальное
Периклиальная внутренняя стенка клеток протодермы на середине высоты апекса	0.57 ± 0.02	0.37 ± 0.01	0.21	35.81	Периклиальное
Центральные материнские клетки	0.28 ± 0.01	0.24 ± 0.01	0.04	14.59	Неопределенное
Периферическая меристема 8-10 самых ярких слоев клеток в 1/4 высоты от основания апекса	0.48 ± 0.02	0.15 ± 0.01	0.32	67.89	Периклиальное
Осевая инициальная часть прокамбия центрального цилиндра на середине высоты зачатка охвоенного побега	0.41 ± 0.02	0.13 ± 0.00	0.280	69.14	»
Флоэмная часть прокамбия центрального цилиндра на середине высоты зачатка охвоенного побега	2.47 ± 0.09	0.44 ± 0.01	2.03	82.37	»
Ксилемная часть прокамбия центрального цилиндра на середине высоты зачатка охвоенного побега	0.96 ± 0.05	0.29 ± 0.02	0.68	70.31	»
Сердцевинная меристема под центральными материнскими клетками	0.63 ± 0.02	0.28 ± 0.01	0.35	55.20	Поперек оси апекса
Сердцевинная меристема на уровне верхних зачатков хвои	0.32 ± 0.02	0.27 ± 0.01	0.05	15.75	То же
Основание сердцевинной диафрагмы по оси апекса	3.14 ± 0.02	1.27 ± 0.03	1.88	59.67	» »
Клетки осевой части самого молодого листового бугорка высотой 2—3 слоя клеток	0.10 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.02	15.67	Антиклиальное
Верхняя антиклиальная граница самого молодого листового бугорка высотой 2—3 слоя клеток	0.24 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.10	40.95	»
Нижняя антиклиальная граница самого молодого листового бугорка высотой 2—3 слоя клеток	0.20 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.06	27.36	»
Камбиальная зона верхней части зрелого проводящего пучка центрального цилиндра почки	2.02 ± 0.09	0.69 ± 0.04	1.34	66.09	Периклиальное

док развития проводящих элементов известен и у хвойных, и двудольных растений (Эзау, 1969).

Характерно, что сердцевинная меристема апекса, в зоне ее дифференциации из центральных материнских клеток, обладает относительно высоким уровнем свечения в поляризованном свете. Очевидно, ее клетки имеют достаточно большой возраст после митоза и значительное развитие клеточных оболочек (см. таблицу-вклейку, 5, 22). Необходимо отметить, что с самого начала своего образования сердцевинная меристема приобретает значительную анизотропию оболочек клеток, достигающую 55.2 % и ориентированную поперек оси апекса. Клетки, расположенные ниже, на уровне верхнего яруса листовых зачатков, обладают значительно меньшим уровнем свечения в темном поле и слабо выраженной анизотропией в направлении поперек оси апекса. Это позволяет предполагать, что скорость митозов в верхней части сердцевинной меристемы ниже, чем в ее основании.

Из всех структур зачатка побега наиболее слабым свечением обладают оболочки клеток осевой части листовых примордиев самого верхнего яруса. Эти молодые клетки имеют небольшую анизотропию оболочек — 15.7 % — и минимальную концентрацию кристаллической целлюлозы в них. В то же время, на верхней границе данных примордиев в периферической меристеме обнаруживается более высокий уровень свечения антиклинальных оболочек клеток и значительный уровень их анизотропии, составляющий 41.0 %. Аналогичная картина анизотропии наблюдается также и на нижней антиклинальной границе листовых зачатков. Эти данные показывают, что возникновение листового бугорка связано с формированием вокруг зоны его инициации в периферической меристеме слоев клеток с преобладанием оптической анизотропии в оболочках, направленных антиклинально. Ранее нами было установлено, что в период появления листового бугорка клетки наружного слоя периферической меристемы начинают делиться периклинально (Скупченко, Ладанова, 1984). Вероятно, преобладание антиклинальной ориентировки анизотропии клеточных стенок пограничной зоны вокруг формирующегося листового зачатка связано со способностью ее клеток ориентировать локальное передвижение метаболитов из прокамбия стебля к поверхности периферической меристемы. При этом создается цилиндрическая изогradientная область равномерного снабжения инициальных клеток образующегося листового бугорка, направленная антиклинально. Подтверждением радиальной направленности градиентов его питания могут служить, на наш взгляд, данные о том, что в направлении к оси листового примордия происходит повышение парциального объема ряда структур клеток. Объем ядрышек возрастает от 0.27 ± 0.09 до 0.62 ± 0.12 %, пластид от 3.54 ± 0.69 до 5.19 ± 0.77 %, крахмала от 0.84 ± 0.36 до 1.6 ± 0.25 % и вакуолей от 2.32 ± 0.57 до 4.88 ± 0.74 %. Таким образом, есть основание утверждать, что организованное деление клеток инициальной осевой зоны листового зачатка периклинальными перегородками становится возможным при условии, когда митотическое веретено делящейся клетки ориентируется в направлении изогradientного распределения метаболитов, параллельного пограничным с инициальной зоной слоям клеток, имеющим преобладающую анизотропию антиклинальных оболочек. Наряду с этим преобладание анизотропии антиклинальных оболочек клеток пограничной зоны вокруг формирующегося листового зачатка также может быть связано с барьерной функцией таких слоев, которые обеспечивают в зоне инициации листового бугорка локальное поддержание высокой концентрации метаболитов, поступающих из прокамбия. Наличие более высокого уровня двойного лучепреломления антиклинальных оболочек клеток на границе листового бугорка по сравнению с клетками его осевой части свидетельствует также о присутствии в них большего коли-

чества кристаллической целлюлозы. Следовательно, данные клетки, вероятно, создают вокруг инициальной зоны листового примордия механический барьер, роль которого пока неясна. Возможно, они составляют элемент паттерна формирования примордия, по Барлоу (1994). Эти клетки потенциально могут обуславливать возникновение механического тензора направления роста меристемы, на что в последнее время обращается большое внимание (Kwiatkowska, 2004). Зоны с преобладанием анизотропии антиклинальных оболочек клеток формируются в периферической меристеме задолго до появления листовых бугорков (см. таблицу-вклейку, 5. 20).

Наиболее ярким свечением в темном поле поляризованного света в пределах апекса и всего зачатка побега и, следовательно, самой высокой концентрацией кристаллической целлюлозы, обладают оболочки клеток сердцевинной диафрагмы, начинающей дифференцироваться в основании зачатка побега (см. таблицу-вклейку, 1, 4, 9). Ее клетки, вытянутые поперек оси зачатка побега, имеют значительную толщину оболочек (до 6—8 мкм) и высокую анизотропию тех из них, которые направлены поперек оси апекса, составляющую 59.7 %. Фланговая часть сердцевинной диафрагмы непосредственно контактирует с ксилемными окончаниями проводящих пучков расширенного стебля почки. Вероятно, анизотропия оболочек клеток сердцевинной диафрагмы обеспечивает активизацию ксилемного транспорта, его канализацию в направлении к оси сердцевинной меристемы. Такая структурная организация сердцевинной диафрагмы обуславливает равномерное питание водой и ксилемными метаболитами основание зачатка побега и отделяет его от зрелых клеток сердцевинной почки. Это становится особенно актуальным в зимний период, когда клетки сердцевинной почки отмирают и усыхают, в результате чего образуется полость под зачатком побега. При этом меристемы зачатка побега хотя и теряют оводненность и увядают за зимний период, остаются к весне жизнеспособными.

Анизотропия оболочек меристематических клеток носит многосторонний характер. В пограничных зонах с внешней средой, например в протодерме, накопление анизотропного целлюлозного материала обеспечивает механическую прочность оболочек, а липидного — защиту от потери воды клетками апекса. Есть основание считать, что транспорт метаболитов в периферической меристеме, сердцевинной меристеме апекса и прокамбии ориентируется в направлении параллельном оболочкам клеток, обладающим наибольшей анизотропией.

Заключение

1. Апоикальные инициалы и центральные материнские клетки апекса побегов ели характеризуются наибольшей толщиной клеточных оболочек. Минимальной толщиной оболочек обладают клетки в основании апоикальной меристемы, имеющие в отличие от ее дистального участка высокий темп деления. Таким образом, толщина оболочек меристематических клеток может служить относительным показателем их возраста. В основании периферической меристемы обнаружена складчатость оболочек клеток. Она создает возможность быстрого локального объемного роста периферической меристемы за счет активизации осмотических механизмов и расправления оболочек клеток при закладке листового примордия. Возникновение листового бугорка связано с формированием в периферической меристеме вокруг зоны его инициации слоев клеток, имеющих преобладание анизотропии антиклинальных оболочек. Эти слои клеток обуславливают организованное деление поверхностных клеток инициальной осевой зоны листового зачат-

ка периклинальными перегородками. Преобладание анизотропии оболочек клеток сердцевинной диафрагмы, перпендикулярных оси зачатка побега, способствует равномерному снабжению водой и ксилемными метаболитами основания зачатка побега и отделяет его от зрелых клеток сердцевинны почки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барлоу П. У. Деление клеток в меристемах и значение этого процесса для органогенеза и формообразования растений // Онтогенез. 1994. Т. 25. № 5. С. 5—28.
- Пирс Э. Гистохимия. М., 1962. 963 с.
- Рейзинь Р. Э. Целлюлоза // Клеточная стенка древесины и ее изменения при химическом воздействии. Рига, 1972. С. 73—103.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. 276 с.
- Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979. 56 с. (Сер. пре-принт. сообщ. «Новые научные методики». Коми фил. АН СССР. Вып. 2).
- Скупченко В. Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463—1467.
- Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Развитие хвои *Picea obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 203—206.
- Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.
- Скупченко В. Б. Структурная организация оболочек клеток апикальных меристем побегов *Picea abies* (Pinaceae) // Структурно-функциональные исследования растений в приложении к актуальным проблемам экологии и эволюции биосферы. СПб., 2009. С. 50.
- Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М., 1968. 453 с.
- Эзду К. Анатомия семенных растений. М., 1980. Кн. 1. 218 с.
- Эзду К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
- Camefort H. Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms // Thèses présentées à la Faculté des sciences de l'Université de Paris. Paris, 1956. P. 1—185.
- Cyr R., Palevitz B. A. Organization of cortical microtubules in plant cells // Current Opinion in Cell Biology. 1995. Vol. 7. P. 65—71.
- Gertel E. T., Green P. B. Cell growth pattern and wall microfibrillar arrangement // Plant Physiology. 1977. Vol. 60. P. 247—254.
- Green P. B. Mechanisms for plant cellular morphogenesis // Science. 1962. Vol. 138. P. 1404—1405.
- Green P. B., Selker J. M. L. Mutual alignment of cell walls, cellulose, and cytoskeletons: their role in meristems // The cytoskeletal basis of plant growth and form // Ed. C. W. Lloyd. London, 1991. P. 303—322.
- Green P. B. Organogenesis — a biophysical view // Annu. Rev. Pl. Physi. 1980. Vol. 31. P. 51—82.
- Green P. B., Lang J. M. Toward a biophysical theory of organogenesis: birefringence observations on regenerating leaves in the succulent, *Graptopetalum paraguayense* E. Walther // Planta. 1981. Vol. 151. P. 413—426.
- Hable W. E., Bisgrove S. R., Kropf D. L. To shape a plant — the cytoskeleton in plant morphogenesis // The Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 1772—1774.
- Hardham A. R., Green P. B., Lang J. M. Reorganization to cortical microtubules and cellulose deposition during leaf formation in *Graptopetalum paraguayense* // Planta. 1980. Vol. 149. P. 181—195.
- Hasezawa S., Nozaki H. Role of cortical microtubules in the orientation of cellulose microfibril deposition in higher-plant cells // Protoplasma. 1999. Vol. 209. P. 98—104.
- Jung G., Wernike W. Cell shaping and microtubules in developing mesophyll of wheat (*Triticum aestivum* L.) Protoplasma. 1990. Vol. 153. P. 141—148.
- Kwiatkowska. Structural integration at the shoot apical meristem: models, measurements, and experiments // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 9. P. 1277—1293.
- Selker J. M. L., Green P. B. Organogenesis in *Graptopetalum paraguayense* E. Walther: shifts in orientation of cortical microtubule arrays are associated with periclinal divisions // Planta. 1984. Vol. 160. P. 289—297.
- Shani E., Yana O., Ori N. The role of hormones in shoot apical meristem function // Current Opinion in Plant Biology. 2006. Vol. 9. P. 484—489.
- Selker J. M. L. Microtubule patterning in apical epidermal cells of *Vinca minor* preceding leaf emergence // Protoplasma. 1990. Vol. 158. P. 95—108.
- Yuan M., Shaw P. J., Warn R. M., Lloyd C. W. Dynamic reorientation of cortical microtubules, from transverse to longitudinal, in living plant cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. P. 6050—6053.

SUMMARY

The ultrastructure and optical anisotropy of cell walls, caused by presence of crystal cellulose, were investigated in different zones of shoot apical meristems of spruce during formation of leaf primordium. In the base of a peripheral meristem, the primary wall of wavy structure is formed between cells, to create an opportunity of fast local volume growth of cells during the initiation of leaf primordium due to activation of osmotic mechanisms. The periclinal cell walls of protodermium, apical initials, procambium of the central cylinder, internal layers of the peripheral meristem have the greatest double refraction of light; in the cells of pith meristems and pith diaphragm it is characteristic for cell walls directed perpendicularly to the apical axes. In the axial zone of each formed leaf primordium surrounded by the cells with the greatest double refraction of anticlinal cell walls, periclinal orientation of the plane superficial cells division prevails. It is supposed that transport of substances is directed along the meristem cell walls with the maximal double refraction, whereas it is inhibited in perpendicular direction.

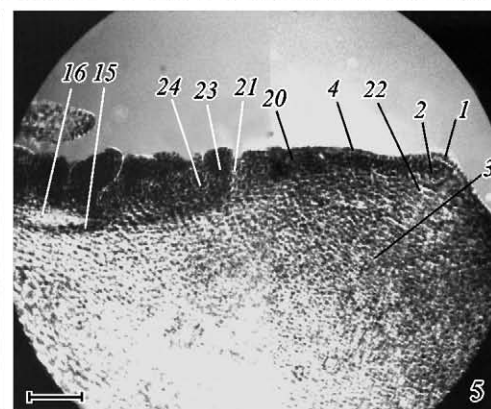
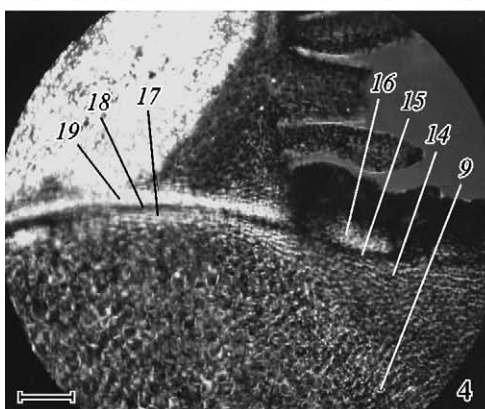
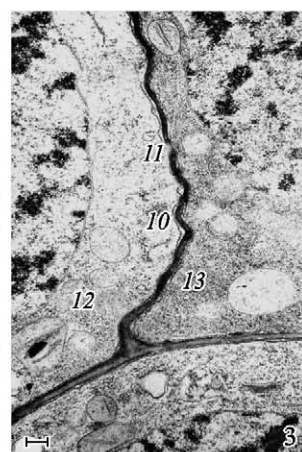
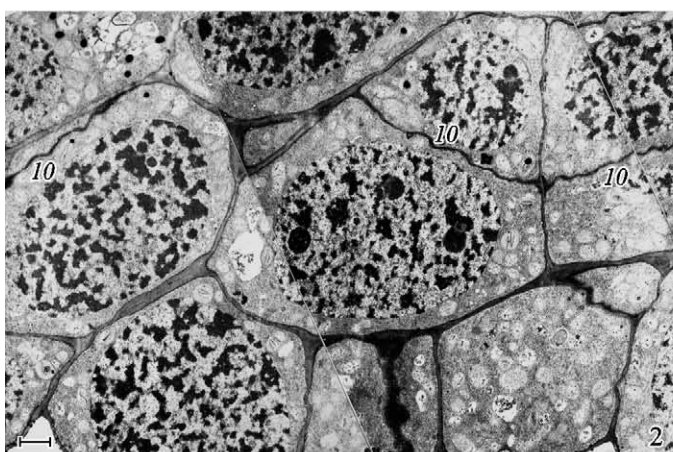


Таблица. Апикальная меристема и зачаток побега в терминальной почке оси первого порядка *Picea* на этапе заложения фитомеров хвой (начало августа).

1 — общий вид апекса, зачатка побега *Picea abies*: 1 — апикальные инициальные клетки, 2 — центральные материнские клетки, 3 — сердцевинная меристема, 4 — протодерма. 5 — периферическая меристема. 6 — примордий листа. 7 — прокамбий зачатка побега, 8 — проводящий цилиндр почки, 9 — сердцевинная диафрагма. Масштабная линейка — 0.5 мм. 2 — клетки периферической меристемы апекса побега *Picea obovata*: 10 — волнистые оболочки клеток. Масштабная линейка — 2 мкм. 3 — зона контакта клеток в периферической меристеме апекса побега *Picea obovata*: 11 — плазмалемма с инвагинациями, 12 — клетка с низкой концентрацией рибосом в цитоплазме, 13 — клетка с высокой концентрацией рибосом в цитоплазме. Масштабная линейка — 0.2 мкм. 4 — основные зачатки побега и верхняя часть укороченного стебля почки *Picea abies* в темном поле поляризованного света. 9 — сердцевинная диафрагма, 14 — ксилемная зона прокамбия зачатка побега, 15 — инициальная зона прокамбия зачатка побега, 16 — флоэмная зона прокамбия зачатка побега, 17 — ксилема центрального цилиндра почки, 18 — камбиальная зона центрального цилиндра почки, 19 — флоэма центрального цилиндра почки. Масштабная линейка — 0.2 мм. 5 — апекс и боковая часть зачатка побега *Picea abies* в темном поле поляризованного света. 20 — антиклинальная зона анизотропных оболочек клеток в инициальной зоне периферической меристемы, 21 — верхняя антиклинальная зона анизотропных оболочек клеток над листовым примордием, 22 — инициали сердцевинной меристемы, 23 — осевые клетки примордия листа, 24 — нижняя антиклинальная зона анизотропных оболочек клеток под листовым примордием. Масштабная линейка — 0.2 мм.