

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и О. Г. АЛЕКСАНДРОВА

РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА ЗЕРНОВКИ ЗЛАКОВ И ЕГО МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ

(Представлено академиком А. А. Рихтером 28 VI 1939)

В 1898 г. при открытии явления двойного оплодотворения Навашиным было указано, что, согласно истории развития, эндосперм покрытосемянных должен быть рассматриваем как второй, но недифференцированный зародыш. Это утверждение Навашина, впоследствии проверенное многочисленным рядом исследователей, в настоящее время считается твердо установленным фактом.

Авторы настоящего исследования на основании изучения довольно многочисленных примеров развития эндосперма у различных форм пшеницы полагают, что можно значительно продолжить цепь логических построений С. Г. Навашина о зародышевой сущности эндосперма. Приведем этому доказательство.

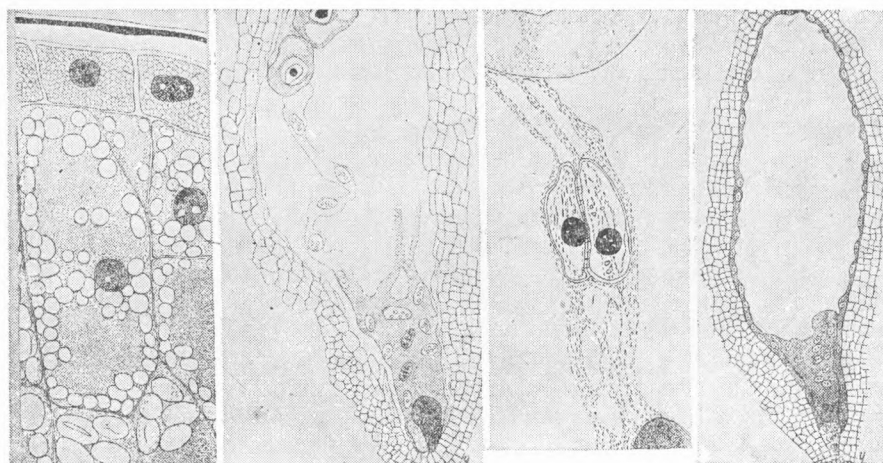
Если исследовать строение эндосперма пшеничной зерновки на поперечных разрезах ее, то можно убедиться в резком различии размеров клеток алейронового слоя и непосредственно примыкающих к ним клеток так называемой крахмалистой части эндосперма. В особенности отчетливо это различие выражено на боковых сторонах зерновки [на фиг. 1 участок поперечного разреза зерновки в состоянии восковой спелости сорта Тулун 7А/44 (*v. milturum*), собранной в Хибинах]. Столь резкое различие в размерах двух соприкасающихся друг с другом слоев клеток в некоторых случаях может быть указанием на существование некоторого различия и в происхождении того и другого гистологического элемента. Наличие плазмодезм между клетками обоих слоев, обнаруженное Гюнтером⁽¹⁾, не противоречит предположению о различии гистогенеза слоев, так как плазмодезмы могут быть вторичного происхождения.

Вслед за оплодотворением у злаков в первую очередь осуществляется начальная дифференциация эндосперма. Первая перегородка в оплодотворенной яйцеклетке возникает лишь после образования достаточно большого числа ядер в эндосперме⁽²⁾.

На фиг. 2 изображена часть продольного разреза начинающего развиваться семени пшеницы сорта Московская 2411, вскоре вслед за оплодотворением. Базальная часть эндосперма развилась уже в солидное образование, зародыш же, расположенный рядом с разрушающейся синергидой, проходит только первые стадии дифференциации.

Особого внимания, по нашему мнению, заслуживает то, что начинающий развиваться эндосперм находится в непосредственном контакте

с антиподальным аппаратом. Крупные и сильно вакуолизированные антиподы злаков из трибы *Hordeae* в готовом к оплодотворению зародышевом мешке располагаются там, где находится плацентарно-халазальный район семязачатка, куда подходит специальная проводящая система, что превращается впоследствии в бороздку зерновки. Оставаясь до своего исчезновения прикрепленными к плацентарно-халазальному району, антиподы, несомненно, являются передаточными анатомическими элементами между проводящей системой, снабжающей семязачаток питательными веществами, и развивающимся содержимым зародышевого мешка. Та зона формирующегося плода злака, где расположен плацентарно-халазальный район, вскоре за оплодотворением сильно вытягивается, обуславливая разрастание в длину молодой зерновки. Естественно, что при этом разрастании



Фиг. 1, 2, 3 и 4

взаимно раздвигаются и клетки антиподального аппарата, который из относительно плотной ткани превращается в весьма рыхлую.

Интересно, что клетки полярных ядер у злаков с самого начала дифференциации зародышевого мешка прикреплены с одной стороны к антиподальному, а с другой к яйцевому аппаратам. На подобное же расположение клеток полярных ядер в зародышевом мешке дикого овса указал Кэнон⁽³⁾ еще в 1899 г. На фиг. 3 изображены полярные клетки с их ядрами из зародышевого мешка пшеницы сорта Лютесценс 062 из материала, собранного на пастбище Абаго (Кавказский заповедник, высота 1800 м). На фиг. 3 переданы только части грандиозной антиподы и яйцеклетки (густо затушевано точками), между которыми растянуты клетки полярных ядер. Протоплазма клеток сильно вакуолизирована, ядра снабжены отчетливо различной и относительно довольно толстой оболочкой, в каждом ядре расположено по крупному округлому ядрышку. Ядра находятся в теснейшем контакте друг с другом. Несомненно, что тесное единение клеток полярных ядер с антиподальным и яйцевым аппаратами отнюдь неслучайно. Но все это пока еще непонятно, хотя логических предположений можно сделать немало.

В то время как зародыш злака продолжительный период остается в состоянии бластомеры (результат первичного дробления оплодотворенной яйцевой клетки), эндосперм сильно разрастается и быстро дифференцируется. Базальная, непосредственно примыкающая к зародышу, часть эндосперма состоит из плотного массивного синцития, с густой зернистой

протоплазмой и крупными ядрами, без клеточных оболочек в первую пору его формирования. Верхние участки молодого эндосперма тонким слоем выстилают полость бывшего зародышевого мешка, располагаясь по стенке последнего в виде зернистой протоплазменной массы, содержащей ядра, так же хорошо выраженные, как и в плотном синцитии. На фиг. 4 изображен продольный сагиттальный разрез через молодую зерновку твердой пшеницы сорта Гордеиформ 027 с начинающим формироваться эндоспермом. Следует признать, что первые этапы формирования эндосперма у злаков сразу вслед за оплодотворением совершенно еще не изучены, мы нигде не могли найти указаний на это в литературе. Например, Гиньяр⁽⁴⁾ указывает, что деление оплодотворенных полярных ядер происходит так быстро, что уследить за начальными стадиями образования эндосперма трудно. Необходимы специально направленные исследования. Все тело молодого эндосперма, изображенное на фиг. 4, весьма напоминает бластулу начинающих развиваться зародышей некоторых животных⁽⁵⁾. Даже способ образования бластулы эндосперма злаков несколько походит на тип образования бластулы у насекомого *Pieris crataegi*, описанный Бобрецим. По Гиньяру, ядра эндосперма в первую очередь располагаются в париетальной протоплазме зародышевого мешка. Такую картину мы видим на фиг. 4. Несомненно, что бластулуподобная организация начинающего развиваться эндосперма своим возникновением и разрастанием обусловлена наличием зародышевого мешка и его разрастанием, залагаясь весьма рано, тотчас же вслед за оплодотворением.

Антиподы, как известно, скоро облитерируются, оставляя после себя лишь незначительные следы.

Итак, в первый период развития эндосперма злаков свойственна дифференциация до бластулуподобной организации, тогда как настоящий зародыш в это же время находится лишь в состоянии бластомеры. Эндосперм не только явно опережает настоящий зародыш в своей дифференциации в первый период после оплодотворения, но самая направленность дифференциации несколько напоминает начальные фазы эмбриогенеза животных организмов.

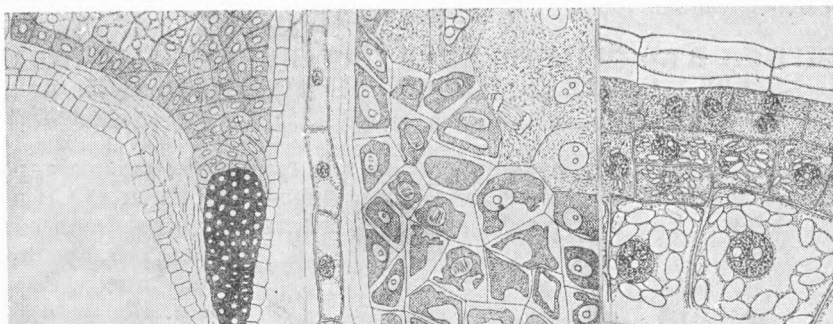
Первые перегородки, отграничивающие отдельные клетки друг от друга, возникают в базальной плотной части эндосперма. Прочая же эндоспермальная масса, обращенная в полость бывшего зародышевого мешка, относительно долго состоит лишь из тягучей протоплазмы с разбросанными в ней многочисленными ядрами, находящимися в различных стадиях деления. Постепенно она заполняет эту полость. Наконец, и в заполнившей полость бывшего зародышевого мешка эндоспермальной массе возникают клеточные перегородки, а в самих клетках начинают возникать и разрастаться крахмальные зерна. На фиг. 5 изображена такая стадия развития эндосперма мягкой спельтиформной пшеницы из Афганистана, в нижней части молодой зерновки. Ко времени появления клеточных оболочек в выполняющей полость бывшего зародышевого мешка массе эндосперма, настоящий зародыш состоит уже из большого числа клеток, сохраняя однако еще состояние бластомеры. Описываемую нами стадию развития эндосперма, изображенную на фиг. 6, можно считать кульминационным пунктом дифференциации эндосперма, как второго зародыша. Она заканчивается заполнением полости бластулуподобного образования, возникшего в зародышевом мешке сразу после оплодотворения. При дальнейшей дифференциации эндосперма происходит уже деградация его зародышевой сущности.

Какова же степень дифференциации эндосперма как второго зародыша и каковы признаки его деградации?

Как видно из фиг. 5, от плотной базальной части эндосперма, отличаю-

щейся густотой и отчетливо выраженной зернистостью протоплазмы его клеток, отходит вверх парietально распространившаяся ткань, состоящая из 1—3 слоев клеток, содержимое которых вполне подобно содержимому клеток базальной части эндосперма. Parietalно расположенные клетки эндосперма являются как бы эпителием бластулоподобного образования (бластодермой) и представляют собой начальные клетки алейронового слоя. Клетки же, выполняющие полость бывшего зародышевого мешка, произошли в основной массе этой ткани от обращенного в полость участка базального района эндосперма (сначала путем свободного образования ядер), частично же вследствие деления парietально расположенных клеток.

По мере роста и развития настоящего зародыша начинает сказываться его растворяющее действие на клетках базальной части эндосперма, которая впоследствии почти совершенно исчезает, оставляя после себя



Фиг. 5, 6 и 7

лишь тонкий слой сильно облитерированных и слившихся клеток. На фиг. 6 изображен участок ткани базального района эндосперма в состоянии растворения содержимого его клеток (озимая пшеница из Швеции, как и всюду на рисунках, за исключением 1 и 7, сагиттальный разрез). На использование развивающимся зародышем базальной части эндосперма, непосредственно примыкающей и даже облегающей молодой зародыш, с особой определенностью указала Краусс⁽⁶⁾. Остаются в целостности алейроновый слой и крахмалистая часть эндосперма, которые и продолжают свою дальнейшую дифференциацию. Так, клетки алейронового слоя могут делиться не только в радиальном и поперечном направлениях, следуя за разрастанием зерновки, но также и в тангенциальном (фиг. 7—поперечный разрез середины молодой зерновки северной скороспелки), смыкаясь с клетками крахмалистой ткани, выполняющими полость бывшего зародышевого мешка. Но энергия деления клеток молодого алейронового слоя в тангенциальной плоскости зерновки значительно уступает делению в радиальном и поперечном направлениях. Поэтому распространение продуктов деления начальных клеток алейронового слоя вглубь ткани эндосперма, за исключением района бороздки, большей частью бывает весьма незначительным.

Всесоюзный институт растениеводства
г. Пушкин

Поступило
29 VI 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Günther, Bot. Archiv, 18, 294—319 (1927). ² Александров, Ботан. журн., 24, 58—92 (1939). ³ Cannon, Proceed. California Acad., 1, 329—364 (1899). ⁴ Guignard, Journ. de Botanique, 15, 35—70 (1901). ⁵ Гертвиг, Учебник зоологии. ⁶ Krauss, Jahrb. wissen. Botan., 77, 733—808 (1933).