

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и О. Г. АЛЕКСАНДРОВА

ФОРМИРОВАНИЕ ЭНДОСПЕРМА ТВЕРДЫХ И МЯГКИХ ПШЕНИЦ

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

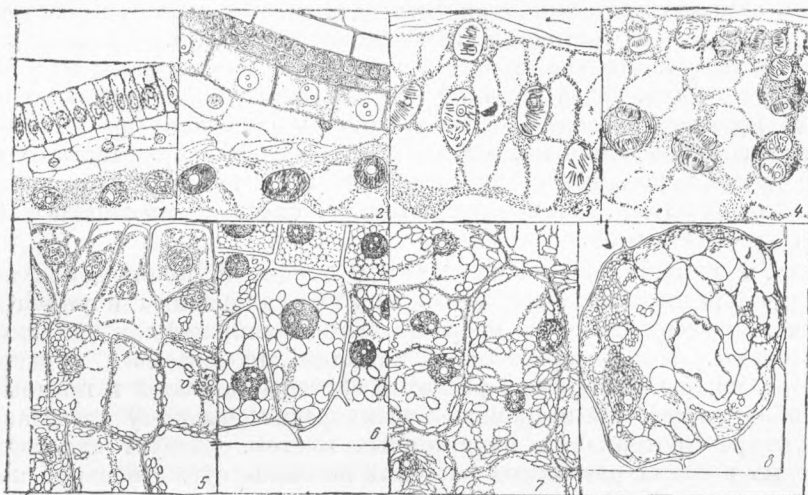
Известно, что вслед за двойным оплодотворением у злаков в первую очередь наступает энергичное образование эндосперма. Но акт оплодотворения является стимулом не только образования эндосперма и зародыша. После оплодотворения начинается сильное разрастание в длину будущего плода злака. Это вытягивание завязи будущей зерновки сопровождается также разрастанием части эндосперма, стенкоположно размещенной по внутренней поверхности остатков нуцеллюса. В результате в первой фазе формирования эндосперма создается бластулоподобное образование, состоящее из париетально расположенных начальных клеток периферии эндосперма, которые облекают полость бывшего зародышевого мешка, и более плотной базальной части. Последняя представляет собой ту эмбриональную ткань, вследствие разрастания которой происходит заполнение полости бластулы, формируется внутренняя ткань эндосперма⁽¹⁾. Разрастание молодой зерновки в толщину происходит значительно позднее вытягивания ее в длину, в одну из следующих фаз развития зерновки⁽²⁾.

Итак, в образовании эндосперма зерновки злака следует определенно различать по крайней мере две фазы: первая, более ранняя, когда осуществляется наиболее интенсивное разрастание молодой зерновки в длину, когда наиболее отчетливо выражен бластулоподобный характер закладываемого эндосперма; вторая, более поздняя, фаза разрастания зерновки в толщину, заполнение эндоспермальной полости, завершающееся наливом зерновки. В зависимости от интенсивности и продолжительности новообразования и разрастания клеток эндосперма во второй фазе его развития образуются в той или иной мере хорошо выраженные щечки зерновки и различной глубины бороздка. Естественно, что периферическая часть эндосперма, будучи по морфологической сущности своей бластодермой, следует за разрастанием эндосперма в толщину. Нетронутым в этом отношении остается лишь район бороздки (плацентарно-халазальный), где наряду с отчетливо выраженным вытягиванием в длину разрастание в толщину относительно очень слабое⁽²⁾. Это—тот участок эндосперма, где формируется комиссура, соединяющая обе дольки (щечки). Следовательно в районе бороздки периферия эндосперма почти не подвергается растягивающему воздействию разрастающейся внутренней части эндосперма. Отчасти поэтому структура периферии эндосперма в районе бороздки иная, нежели по бокам зерновки. Несомненно, что на особенностях струк-

туры сказывается и топография, именно примыкание плацентарно-халазального аппарата и антипод (1).

Из вышеизложенного видно, что анализ истории развития различных частей эндосперма может быть руководящим к пониманию особенностей его структуры. Изучение истории развития зерновки дает возможность разобраться с различных сторон в эндосперме—этом важном с теоретической и практической точек зрения компоненте зерновки, дающем различные продукты питания.

В наших исследованиях над развитием и формированием эндосперма у различных пшениц мы обратили внимание на некоторое своеобразие в формировании клеток как периферической, так и центральной частей



Фиг. 1—8.

эндосперма, еще недостаточно изученное. Это—усиленная вакуолизация протоплазмы эндоспермальных клеток в самых ранних стадиях их развития до образования клеточных оболочек, в период интенсивного деления ядер, когда клетки эндосперма можно с полным правом назвать эмбриональными. Опишем это явление на нескольких примерах и проследим вообще ход формирования эндоспермальной ткани.

На фиг. 1 изображен участок поперечного разреза середины очень молодого плода озимой пшеницы сорта Московская 2411 в период начала формирования эндосперма. Хорошо выражен эпителий нуцеллюса в виде плотно сомкнутых высоких клеток. Внутренние слои нуцеллярной ткани находятся в состоянии разрушения, к ним непосредственно прилегает эндосперм в виде протоплазматического пояса, содержащего сравнительно крупные ядра, с прекрасно различимыми ядрышками, последние в числе от одного до четырех.

На фиг. 2 изображен участок такого же разреза молодого плода северной скороспелки (3), но в более поздней стадии развития, нежели на фиг. 1. Нуцеллярная ткань разрушена еще значительно. Около ядер эндоспермального слоя образовались обширные вакуоли, структура самих ядер заметно изменилась: содержимое их вместо отчетливо различной зернистости стало волокнистым, т. е. приобрело признаки ядра, подготовляющегося к делению. При вполне определенно выявившейся вакуолизации клеток молодого эндосперма, образующих в общей совокупности своей непрерывный синцитий, на образование клеточных оболочек нет и намека. Наличие больших вакуолей не препятствует также делению ядер. Ковнутри от париетально расположенного слоя залагающегося эндосперма

находится остаток полости бывшего зародышевого мешка, содержащего раствор ряда веществ.

Особенно показательна вакуолизация париетального эндоспермального синцития у твердых пшениц. На фиг. 3 изображен участок продольного сагиттального разреза молодого плода сорта Гордейформе 027, в нижней половине его. Вакуолизация почти достигла возможного предела, крупнейшие ядра находятся в петлях протоплазмы, окруженные со всех сторон вакуолями. Фиг. 3 передает состояние бластодермы спинной стороны бластулоподобного образования. На фиг. 4 изображен участок брюшной стороны того же бластулоподобного образования, что и на фиг. 3. На брюшной стороне вблизи плацентарно-халазального аппарата при такой же сильной вакуолизации синцития бластодермы, как и на спинной стороне, ядра находятся в состоянии интенсивного деления. На прилагаемой фигуре налицо почти все фазы деления ядер. Протоплазмы вокруг ядер также очень мало. Ядра спинной стороны тоже вполне готовы к наступлению процесса деления. Обособление париетально расположенного эндоспермального синцития от полости бывшего зародышевого мешка во все время начальных стадий развития эндосперма совершенно отчетливое, подобно тому, как это имеет место у бластодермы зародышей ряда животных организмов.

Итак, в париетально расположенном синцитии, являющемся начальной стадией развития залагающегося эндосперма пшеницы, наряду с интенсивным процессом деления ядер происходит сильнейшая вакуолизация протоплазмы. Хотя меристемная природа описываемого образования очевидна, но наличие сильно развитой системы вакуолей и притом столь легко обнаруживаемой несколько противоречит обычному представлению о структуре протоплазмы меристемных клеток. Следует отметить, что в молодых клетках различных растений доказано существование сложной системы вакуолей⁽⁴⁾, состоящей из тонких канальцев и требующей для обнаружения применения специальных методов прижизненной окраски. Своеобразие структуры залагающегося эндосперма подчеркивается еще полным отсутствием клеточных оболочек. Трудно в настоящее время понять значение этой структуры. Вполне возможно, что в конечном итоге обширные вакуоли облегчают заполнение клеток отлагающимися запасными веществами, крахмалом и белком. Заслуживает внимания то, что появление клеточных оболочек в эндосперме почти совпадает с образованием крахмальных зерен так называемого пластидного крахмала⁽⁵⁾. При этом начало образования отложений крахмала в анатомических элементах эндоспермальной ткани пшеницы отнюдь не препятствует делению ядер. Нередко можно видеть ядра в состоянии анафазы, окруженные венцом мелких эллиптических крахмальных зерен.

Образование клеточных оболочек в ткани эндосперма начинается, распространяясь от периферии к центру, уже после того, как заметная доля полости бывшего зародышевого мешка заполняется новообразующимся эндоспермом. На фиг. 5 изображен участок сагиттального среза брюшной стороны молодой зерновки Гордейформе 027. Оболочки клеток уже есть, в крахмалистой части эндосперма присутствуют довольно многочисленные пластидные крахмальные зерна, в клетках алейронового слоя намечаются мелкие алейроновые зерна. Обособление алейронового слоя можно различить и в более ранних фазах развития эндосперма (фиг. 4). Сопоставляя размеры вакуолей с размерами клеток в алейроновом слое при начале его дифференциации (фиг. 4) и в обособившихся уже клетках (фиг. 5), можно убедиться в существовании процесса измельчения вакуолей по мере развертывания процесса дифференциации этих клеток. На уменьшение размеров вакуолей и увеличение их числа по

мере созревания алейроновых клеток с определенностью указал Дан-
жар⁽⁴⁾.

Уже в столь ранней фазе развития физиологическое состояние клеток молодого алейронового слоя отличается от состояния клеток крахмалистой части эндосперма. При применяемой нами фиксации материала для исследования (спирт с прибавлением небольшого количества уксусной кислоты) содержимое клеток алейронового слоя плазмолизировано, клетки же крахмалистой ткани эндосперма, хотя и обладают заметно более крупными вакуолями, признаков плазмолиза не обнаруживают. Можно полагать, что в вакуолях молодых клеток алейронового слоя содержатся в более значительной концентрации растворы белковых веществ, нежели в клетках будущей крахмалистой ткани эндосперма, где, повидимому, преобладают растворы сахаров. Различие в состоянии содержимого вакуолей сочетается с различием в состоянии протоплазмы и вообще всего клеточного организма.

На фиг. 6 изображен участок поперечного разреза боковой стороны в средней части налитой, но еще несозревшей зерновки скороспелки из Финляндии (*v. erythrosperrum*). В клетках алейронового слоя видны многочисленные мелкие округлые вакуоли, которые превратятся затем в алейроновые зерна. У некоторых пшениц (*Tr. Timopheevi*, ригидные пшеницы из Афганистана, *v. erythrosperrum*) в алейроновых зернах прекрасно видны кристаллоиды белка. Процесс измельчания вакуолей в клетках алейронового слоя закончен, в крахмалистой же части эндоспермальной ткани вакуоли еще очень крупны как по периферии (фиг. 6), так и в центральных районах эндосперма (фиг. 7, сорт Эритроспермум 341 молодой, хотя и выросшей, но далеко еще не вполне созревшей зерновки (состояние молочной спелости).

В фазе появления хондриосомного крахмала и начала разрушения клеточных ядер в эндосперме (окончание состояния молочной спелости) содержимое вакуолей эндоспермальных клеток становится более густым и дает вполне отчетливо ответы на белковые реакции. На фиг. 8 изображена клетка из крахмалистой части эндоспермальной ткани зерновки в конце состояния молочной спелости, с большой вакуолью в центре, содержащей съезжившееся под влиянием обработки содержимое, дающее реакцию на белок. Наряду с крупными пластидными крахмальными зернами видны мелкие ограниченные хондриосомные крахмальные зерна, окутанные волокнистой массой, дающей тоже ответ на белковые реакции, но не столь ясный, как содержимое вакуолей. По мере созревания зерновки реакция на белок густой массы, прослаивающей крахмальные зерна, становится все более и более определенной, хотя количество ее заметно уменьшается.

Следовательно в эндосперме зрелой зерновки белковые отложения образуются двумя путями. Одни белки формируются и накапливаются в вакуолях, отличаются относительно слабой растяжимостью. Другие белки представляют собой результат белкового метаморфоза протоплазмы клеток, обнаруживают признаки вполне эластичного и легко растяжимого вещества.

Анатомическая лаборатория
Всесоюзного института растениеводства
г. Пушкин

Поступило
26 VIII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Александров и Александрова, ДАН, XXIV, № 8 (1939).
² Александров, ДАН, XVII, № 7 (1937). ³ Александров и Александрова, ДАН, XXIII, № 4 (1939). ⁴ Pierre Dangeard, Le Botaniste, série XV (1923). ⁵ Александров и Александрова, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., серия VA, № 2 (1936).