

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и О. Г. АЛЕКСАНДРОВА

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЭНДОСПЕРМА ПШЕНИЦ С КОРОТКИМ И ДЛИННЫМ ПЕРИОДОМ СОЗРЕВАНИЯ**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 13 XII 1939)

Проблема созревания представляет существенный интерес как с хозяйственной, так и с чисто теоретической точек зрения. Явление созревания, обуславливая в громадной доле успешность и продуктивность урожая, зависит от взаимоотношения ряда разнообразнейших факторов как внешнего, так и внутреннего характера. К числу важнейших факторов, от которых зависят скорость и полнота созревания зерновки пшеницы, несомненно, относится весь цикл процессов, связанных с развитием и формированием эндосперма, в его взаимоотношении с развивающимся и формирующимся зародышем. В настоящем сообщении мы излагаем результаты наших наблюдений над некоторыми, существенными, по нашему мнению, деталями начального формирования эндосперма пшениц, сопоставляя это явление у форм с коротким и длинным периодом созревания.

Так как нам удалось обнаружить, что базальная часть развивающегося эндосперма пшеницы является питательным материалом для формирующегося зародыша, с первых шагов развития последнего (1), то мы и обратили особое внимание на эту своеобразную и интересную особенность в истории жизни эндосперма и проследили судьбу базальной части его у различных форм пшениц.

Известно, что зародыши некоторых однодольных растений, в особенности большинства злаков, являются наиболее высокоорганизованными к моменту полного созревания семени (2). В то время как зародыши многих растений различных семейств во вполне зрелых семенах находятся в начальной стадии дифференциации, зародыши злаков, при нормальных условиях созревания, представляют собою вполне организованные маленькие растения с почечкой, корешком и т. д. Зародыши злаков трибы *Hordeae*, начиная свое развитие в микропилярном конце зародышевого мешка, где повидимому, отсутствуют проводящие элементы, идущие от плацентарно-халазального района, должны питаться через эндосперм, иного пути для получения питательного и строительного материала у зародышей этих злаков нет. Эндосперм во всех стадиях своего развития тесно связан с плацентарно-халазальным районом, куда подходят проводящие элементы из плодоножки, сначала через антиподальный аппарат, а потом, после использования элементов последнего и растворения их, непосредственно.

Начнем с описания первых шагов развития базальной части эндосперма. На фиг. 1 изображен продольный разрез микропилярного конца зародышевого мешка пшеницы сорта Лютесценс 062, собранной на Абаго (1 800 м).

Оплодотворение только что произошло, внешних признаков дифференциации яйцеклетки и разрушения синергид еще незаметно, эндосперм же сильно продвинулся в своем развитии. В протоплазме, выстилающей полость зародышевого мешка и которая своим происхождением, повидимому, отчасти обязана начинающему развиваться эндосперму, рассеяно много ядер, из которых большинство достигает крупных размеров и содержит от 5 до 7 ядрышек. Это ядра эндосперма, образовавшиеся путем так называемого свободного деления, столь типичного для эндосперма нуклеарного типа. Наиболее мелкие ядра в базальном конце изображенного участка залагающего эндосперма, в непосредственной близости к яйцевому аппарату (у нас изображенному схематически). В этой зоне происходит новообразование эндоспермальных ядер.

Вскоре вслед за окончанием формирования бластулоподобного образования, как первой фазы в развитии эндосперма, которая протекает чрезвычайно быстро, начинается формирование базальной части эндосперма. Здесь, наряду с энергичным делением ядер, растет и сама масса густой протоплазмы, в которой погружены эти ядра. В результате получается плотный массив эмбриональной ткани, который в своем разрастании следует отчасти за отодвиганием бластулоподобного тела эндосперма. Это отодвигание в основном происходит вследствие роста пояса молодой зерновки, в зоне которого расположен плацентарно-халазальный район. Отчасти растет и самый базальный конец молодой зерновки<sup>(3)</sup>. Параллельно с делением ядер в образующейся плотной базальной части эндосперма столь же быстро возникают и клеточные оболочки (сначала, повидимому, пектиновые). Формируется целлюлярный тип эндоспермальной ткани. Одновременно с образованием эндоспермальной ткани целлюлярного типа в базальном (микротилярном) конце будущей зерновки начинается деление яйцеклетки и образование из нее первой фазы дифференциации зародыша (моруловидное тело, овальный конгломерат бластомер). На фиг. 2 изображен продольный разрез базального конца только что начавшей развиваться зерновки одной из северных скороспелок *v. lutescens praecox*. Базальная часть эндосперма, состоящая из ткани целлюлярного типа, плотно заполняющая все пространство между зародышем и тканью эндосперма нуклеарного типа, предназначенной для заполнения полости бластулоподобного образования, расположенного выше, выражена вполне определенно. Зародыш дифференцирован еще очень слабо и по типу своей ткани совершенно напоминает ткань базальной части эндосперма. Только клетки зародыша меньше, и протоплазма заметно гуще. Это сходство эмбриональных тканей двух организаций различного происхождения невольно бросается в глаза и напоминает о зародышевой природе эндосперма.

Базальная ткань эндосперма целлюлярного типа довольно быстро начинает разрушаться под влиянием развивающегося зародыша, идя на питание последнего. Эта ткань у пшеницы эфемерна. Пример разрушения ее нами показан в одной из предыдущих статей<sup>(1)</sup>.

Если исследовать историю базальной ткани формирующегося эндосперма у пшениц с более медленным периодом созревания, можно обнаружить определенно выраженные различия от поведения этой же ткани у скороспелых форм пшеницы. На фиг. 3 изображен продольный разрез базальной части формирующегося эндосперма озимой позднеспелой пшеницы из Швеции, *v. lutescens*, в стадии развития, несколько более продвинувшейся по сравнению с северной скороспелкой (фиг. 2). Зародыш озимой пшеницы состоит уже из большего числа бластомер, нежели зародыш скороспелки. Позднеспелые яровые формы пшениц южного происхождения в условиях г. Пушкина, где производились наши исследования над скороспелыми и

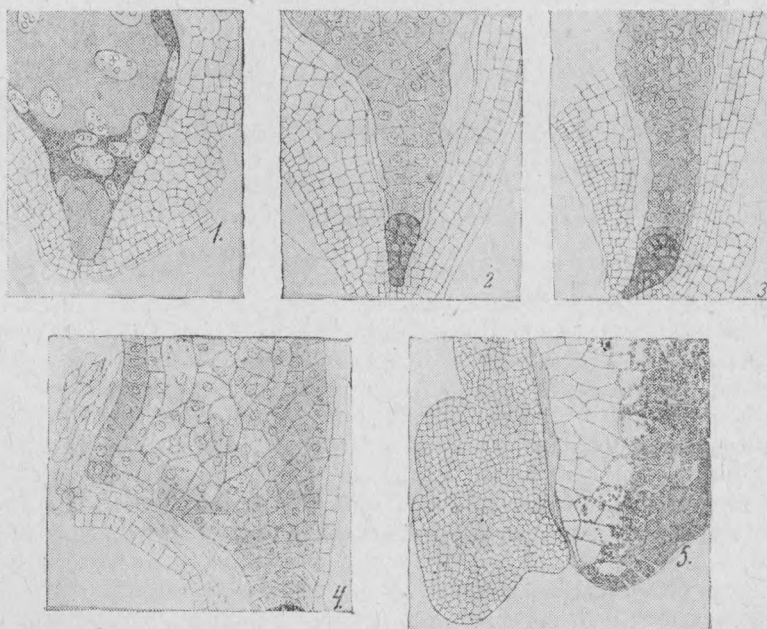
позднеспелыми пшеницами, не вызревают. Мы стремились ограничить себя изучением какой-либо одной определенной разновидности по Кернике, в данном случае *v. lutescens* (безостые, белоколосые, краснозерные пшеницы). Экологически обе пшеницы различны: северная скороспелка относится к группе бореальных пшениц, а озимая шведская—к гигрофильным западноевропейским пшеницам. И та и другая в условиях г. Пушкина в общем произрастают и созревают удовлетворительно.

Как видно из фиг. 3, базальная часть эндосперма позднеспелой пшеницы развивается значительно мощнее такого же образования у скороспелки. На нашем примере видны уже явные признаки разрушения этой ткани. Повидимому, она достигла кульминационного пункта своего развития, после чего начинается дегенерация. Разрушение распространяется базипетально, от более верхних и старых участков к более молодым, ближайшим к зародышу. Следует отметить, что с разрушающейся под влиянием развивающегося зародыша целлюлярной тканью эндосперма непосредственно граничит ткань нуклеарного эндосперма, ядра которой в верхней части ткани находятся в состоянии интенсивного деления, выполняя функцию заполнения эндоспермальной полости. Следовательно, на примере формирующегося эндосперма пшеницы вполне отчетливо выявлены две фазы эндоспермальной эмбриональной ткани: целлюлярная и нуклеарная, причем целлюлярная фаза достигает своего окончательного развития значительно раньше нуклеарной. Однако начало своему развитию они получают из одного эмбрионального очага и развиваться начинают одновременно. Клетки целлюлярной фазы эндосперма пшеницы крахмала никогда не накапливают. Совсем иначе, как известно, ведет себя нуклеарная фаза эндосперма. Этих различий в физиологии клеток целлюлярной и нуклеарной тканей эндосперма пшеницы мы коснемся в следующей статье.

И у других позднеспелых пшениц целлюлярная фаза эндосперма достигает такого же могучего развития, как у шведской озимой пшеницы, например, сорт Московская 2411.

Базальная часть формирующегося эндосперма, составляющая целлюлярную фазу его, потребляется зародышем еще в очень ранней стадии развития последнего, до начала дифференциации органов. К наступлению периода дифференциации органов зародыш, представляя собою элементарное тело, состоящее из многочисленных бластомер, сильно разрастается и почти полностью заполняет пространство, занимаемое целлюлярной фазой развивающегося эндосперма, совершенно облитерируя остатки этой ткани. Таким образом зародыш, разрастаясь, распространяется до нижнего района ткани эндосперма, которая начала свое развитие как нуклеарная фаза его. К этому времени в нижнем районе новой эндоспермальной ткани, в алейроновом слое и примыкающих к нему слоях клеток эндосперма появляются клеточные оболочки и вместе с тем крахмальные зерна в виде еще мелкого пластидного крахмала<sup>(4)</sup>. Но в клетках, ближайших к зародышу, крахмала также не образуется, как и в клетках исчезнувшей целлюлярной фазы развивающегося эндосперма. Повидимому, и на этом участке вновь образовавшейся ткани сказывается в определенном направлении влияние зародыша. Содержимое клеток этой ткани также идет на питание развивающегося зародыша, но уже в более поздней стадии развития его, во время дифференцирования органов. Метаморфоз клеток ткани эндосперма, идущей на питание зародыша в период дифференциации его органов, несколько иной по сравнению с клетками целлюлярной фазы. Клетки целлюлярной фазы, находясь еще в меристематическом состоянии, растворяются, клетки же нижнего района нуклеарной фазы после образования оболочки начинают сильно вакуолизироваться. Повидимому, вакуоли таких клеток содержат раствор сахаров.

На фиг. 5 изображен продольный разрез нижней части молодой зерновки, в состоянии начала молочной спелости, северной скороспелки *erythrospermum irtutianum*. Фигура несколько схематизирована и сильно уменьшена. У зародыша намечено уже образование щитка, почки, эпипласта и корешка. Вся масса зародыша состоит из сравнительно мелких по отношению к клеткам эндосперма и пока еще однородных клеток. В крахмалистой ткани эндосперма образовалось довольно много пластидного крахмала, но он еще мелкий. Ткань эндосперма, примыкающая к належающему щитку, состоит из бескрахмальных клеток, полных клеточного



Фиг. 1—5.

сока. По мере развития зародыша клетки этой ткани облитерируются, идя на питание его, пока не превратятся в зрелой зерновке в так называемый слой набухания, Quellschicht<sup>(4)</sup>, представляя собою гиалиноподобную массу слипшихся остатков оболочек нижней части бывшей нуклеарной фазы эндосперма. Примыкая непосредственно к эпителию щитка, слой набухания отделяет зародыш от крахмалистой ткани эндосперма. Роль этого слоя неясна.

Итак, для питания развивающегося зародыша эндосперм служит в двух фазах—целлюлярной и нуклеарной. Целлюлярная идет на питание зародыша до начала дифференциации его органов. У позднеспелых форм пшениц она развита более мощно, нежели у скороспелых. Нижняя часть нуклеарной фазы эндосперма идет на питание зародыша в период дифференциации органов последнего. В первый период в зародыш, повидимому, поступает больше азотистых соединений, нежели во второй.

Анатомическая лаборатория  
Всесоюзного института растениеводства  
г. Пушкин

Поступило  
14 XII 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Александров и Александрова, ДАН, XXIV, № 8, 796—799 (1939). <sup>2</sup> Boyd, Transact. Botan. Soc. Edinburgh, 31, 5—224 (1932). <sup>3</sup> Александров, ДАН, XVII, № 7, 385—387 (1937). <sup>4</sup> Vogl, Die wichtigsten vegetabilischen Nahrungs- und Genussmittel, Berlin—Wien (1899).