

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ и О. Г. АЛЕКСАНДРОВА

**О ВАКУОЛИЗАЦИИ КЛЕТОК РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ЭНДОСПЕРМА
ПШЕНИЦЫ**

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

В связи с исследованиями двух последних десятилетий взгляды на морфологию и физиологическое значение вакуольного аппарата (вакуома) растительных и животных клеток значительно изменились. Благодаря применению специально продуманной методики, а также наблюдениям над живыми клетками установили, что вакуольный аппарат в клетках эмбриональных органов и меристематических тканей столь же богато развит, как во вполне сформировавшихся взрослых клетках. Так, Бейли (1) показал, что начальные клетки камбия ряда растений вакуолизованы и по развитию вакуолизации в некоторых примерах не уступают вакуолизации волосков, как известно, нередко служащих объектом при изучении вакуолей. Размеры, очертания и число вакуолей в камбиальных клетках меняются в зависимости от времени года и состояния растения. В период наиболее интенсивной камбиальной деятельности общий объем вакуолей камбиальных клеток наибольший. Вакуольный аппарат в первичной меристеме в существенных чертах подобен вакуолям камбия (2). Итак, чем активнее клетка меристемы в отношении деления, тем обширнее вакуольный аппарат ее, вакуоли отражают собою общее физиологическое состояние клетки, меняющееся в различные времена года.

При исследовании нами развития эндосперма различных пшениц мы обратили внимание на то, что характер вакуолизации клеток различных участков развивающегося эндосперма, имеющих различное предназначение, неодинаков. Перейдем к изложению результатов наших наблюдений. На фиг. 1 изображен продольный разрез части начинающего развиваться эндосперма пшеницы из Афганистана, в месте перехода базальной целлюлярной фазы, примыкающей к зародышу, в нуклеарную фазу. Вакуолей ни в той, ни в другой структурных разностях эндосперма при обычной спиртовой фиксации материала не обнаруживается. Клетки целлюлярной фазы вскоре потребляются разрастающимся зародышем, не переходя из меристематического состояния в следующую стадию развития, а вокруг отдельных элементов нижней части нуклеарной фазы образуются оболочки. В связи с образованием оболочек начинается вакуолизация протоплазмы этих клеток, выраженная настолько сильно, что вакуоли становятся видимыми при той же спиртовой фиксации.

На фиг. 2 изображена часть продольного разреза нижнего района ткани эндосперма, получившей свое происхождение от нуклеарной фазы, пшеницы сорта Маркиз. Внизу слева виден ряд клеток с густой невакуолизи-

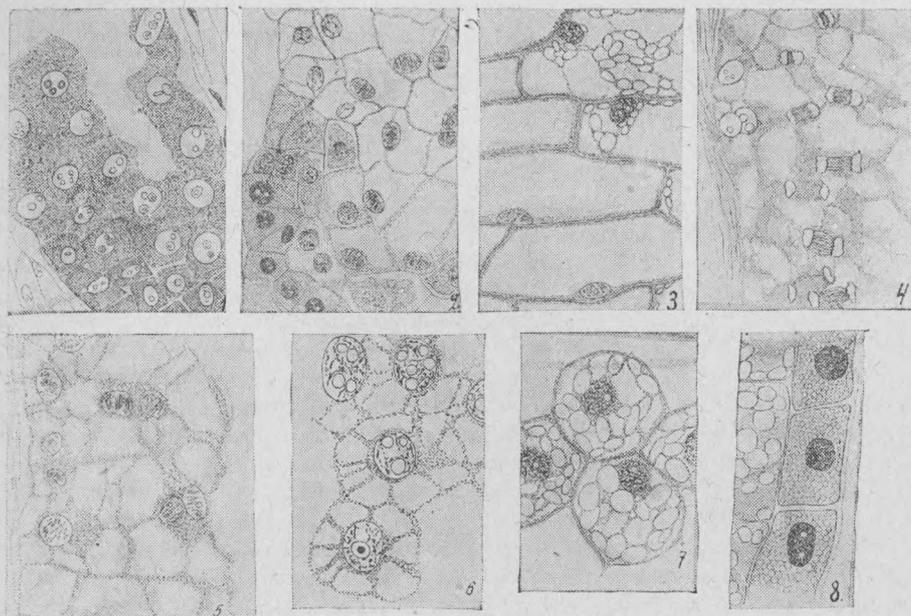
рованной протоплазмой и покоящимися ядрами. Внизу справа изображены две клетки, находящиеся в состоянии разрушения; они, по видимому, принадлежат к комплексу ткани целлюлярной фазы развивающегося эндосперма. Все прочие клетки вакуолизированы, большинство из них весьма сильно, ядра их находятся в активном состоянии. Вакуолизация всех вполне сформировавшихся клеток, за исключением самых верхних, одного характера. Вакуоля занимает громадную долю клеточного содержимого, ядра расположены или пристенно или же висят на тонком тяже протоплазмы, пересекающем клеточную полость. Отложенный крахмал в таких клетках развивающегося эндосперма никогда не наблюдается, они содержат углеводы в виде растворов сахаров. Ядра в этих клетках редко занимают центральное положение, в центре клетки находится вакуоля. Поэтому такой тип вакуолизации можно назвать центральным. В самом верху фигуры изображены части клеток с крахмальными зернами. Вакуолизация этих клеток будет уже другого типа, что мы рассмотрим несколько ниже.

На фиг. 3 изображена группа фрагментов клеток развивающегося эндосперма в более поздней стадии развития, нежели переданных фиг. 2. Изображен участок переходной зоны между накапливающей и ненакапливающей крахмал тканями эндосперма, недалеко от зародыша. Клетки без крахмала выделяются большой центральной вакуолью, стенкоположной протоплазмой и пристенно прижатым ядром. Такой же тип вакуолизации свойственен эпидермальным клеткам листовых органов большинства растений, где также не накапливается крахмала, во всяком случае в нормальных обычных условиях. В эндосперме пшеницы такие клетки недолговечны, они скоро облитерируются под влиянием жизнедеятельности развивающегося зародыша. Вообще такой тип вакуолизации характерен для некоторых форм клеток, накапливающих сахара. Крахмалосные клетки вакуолизированы иначе.

Образование крахмалистой ткани эндосперма, как мы уже указывали в наших статьях^(3, 4), идет двумя путями: с периферии и изнутри. Клетки, предназначенные для отложения крахмала в эндосперме, сначала сильнее всего вакуолизированы. На фиг. 4 изображена периферия базальной части развивающейся крахмалистой ткани эндосперма твердой пшеницы сорта Гордеиформе 027. Ядра усиленно делятся. Вакуолизация протоплазмы произошла еще до периода интенсивного деления ядер. На образование оболочек нет еще и намека, перед нами типичное так называемое свободное образование ядер, столь многократно описанное. На фиг. 5 изображен участок того же развивающегося эндосперма, как и на фиг. 4, но из более верхних районов, где ядра уже не делятся столь бурно. Вакуолизация протоплазмы также сильно выражена, даже еще больше, как и в период интенсивного деления ядер. Клеточных оболочек еще нет, даже границ будущих отдельных клеток не намечено. Ядра, как видно по рисунку их содержимого, еще не пришли в состояние некоторого покоя в отношении деления. В дальнейшем, в связи с определенной дифференциацией переходящих в покоящееся состояние ядер, начинают намечаться границы клеток, отражая собою наличие сферы влияния клеточных ядер (фиг. 6). Наконец, появляются оболочки и, одновременно с их образованием, начинает накапливаться крахмал. На фиг. 7 изображена группа молодых клеток эндоспермальной ткани с оболочками и пластидным крахмалом, причем тип вакуолизации протоплазмы, присущий эмбриональным клеткам этой ткани, еще сохранился. Ядра имеют структуру покоящихся.

Вакуолизация протоплазмы молодых клеток эндосперма, предназначенных для отложения в них запасного крахмала, весьма характерна, тип ее можно назвать лучистым. Он резко отличается от типа вакуолизации

клеток эндосперма, могущих накапливать углеводы только в виде моно- и дисахаридов (центральный тип). Несомненно, морфология вакуолизации тесно связана с физиологическим состоянием клетки, являясь отражением его. Трудно сказать в настоящее время, почему в одних клетках эндосперма, с центральным типом вакуолизации, крахмальные зерна не образуются, а в других, с лучистым типом вакуолизации, сразу же накапливаются в обильном количестве. Ведь происхождение всех эндоспермальных клеток должно быть одинаковым. Клетки с центральным типом вакуолизации расположены вблизи от развивающегося зародыша и, безусловно, испытывают на себе его влияние. Но как осуществляется это влияние и как оно затрагивает морфологию и физиологию клетки, еще совершенно ничего неизвестно. Можно только предположить, что центрально расположенное кле-



Фиг. 1—8.

точное ядро действует каким-то образом на пластиды, побуждая их к конденсации растворимых углеводов в крахмал. При пристенном положении клеточного ядра такого влияния на пластиды, повидимому, не может осуществляться. Следует к этому еще добавить, что накопление крахмала в пластидах эндоспермальных клеток неудержимо и необратимо, оно может лишь приостановиться при недостаточном притоке материала и в патологических случаях. Вернее, происходит не накопление крахмала в пластидах, а крахмалистое перерождение пластид крахмалистой ткани эндосперма. При растворении крахмала, накопленного в пластидах эндоспермальных клеток вполне зрелых зерновок пшеницы, пластиды не только уже недействительны, но от стромы их остается то, что уже нельзя назвать пластидой. Повидимому, только при наличии зеленого пигмента в пластиде отложения крахмала в ней в полной мере обратимы, даже в случаях предельного накопления.

Что с типом вакуолизации протоплазмы, несомненно, связаны особенности физиологической деятельности клетки, подтверждает также история развития клеток алейронового слоя, недавно описанная нами (4). Вначале вакуолизация протоплазмы клеток будущего алейронового слоя такая же, как и клеток крахмалистой ткани. Но впоследствии, в то время как тип

вакуолизации клеток крахмалистой ткани эндосперма остается лучистым, в клетках, превращающихся в алейроновый слой, наступает процесс дробления (мельчания) вакуолей. В результате разбивается новый тип вакуолизации, который можно назвать сетчатым. Он представлен на фиг. 8 (почти готовые клетки алейронового слоя). В таких клетках, как известно, крахмала не накапливается (так же, как и в клетках с центральным типом вакуолизации протоплазмы), но накапливается белок. Такую же сетчатую вакуолизацию протоплазмы приводит и Данжар⁽⁵⁾ для ряда клеток, накапливающих белок у различных растений.

Итак, с типом вакуолизации протоплазмы при развитии клеток различных тканей формирующегося эндосперма пшеницы сочетается различная направленность физиологических функций этих клеток, проявляющаяся преимущественным накоплением клетками определенных веществ: сахаров, крахмала, белка. Морфология клеточного содержимого теснейшим образом связана с основными, по крайней мере, физиологическими функциями клеточного организма, являясь отражением всей физиологической системы клетки. Так, в клетках крахмалистой ткани эндосперма в вакуолях хотя тоже отлагается белок, но он отлагается далеко не в первую фазу жизнедеятельности клетки, а в клетке, вполне выросшей, отлагающей запасы крахмала. Да и белок в этих клетках иного свойства по сравнению с белком, накапливающимся в клетках алейронового слоя.

В заключение следует отметить, что, согласно нашим наблюдениям, различие между целлюлярным и нуклеарным эндоспермом в основном заключается в том, в какой фазе развития клеток образуется оболочка их. Если клеточная оболочка возникает очень рано, до разрастания вакуольного аппарата, формируется целлюлярный эндосперм (целлюлярная фаза его). Клетки такой меристематической ткани делятся, растут и дифференцируются вместе с оболочками. Вакуолизация таких клеток, при усиленном их разрастании, может быть центрального типа. Если же сначала происходит усиленная вакуолизация протоплазмы, сопровождаемая интенсивным делением ядер, залагается нуклеарный эндосперм (нуклеарная фаза). Оболочки возникают уже после того, как дифференциация протопластов клеток значительно продвинулась. Протоплазма таких клеток до образования оболочек должна вакуолизироваться по лучистому типу. Дальнейшая дифференциация протопластов после образования оболочек направляется в зависимости от ряда условий. Нуклеарный эндосперм в случаях быстрого возникновения клеточных оболочек, до образования вакуолей, может сильно уподобляться целлюлярному эндосперму. Только вакуолизация протоплазмы в клетках его будет происходить с большей интенсивностью, дифференцируясь по центральному типу.

Анатомическая лаборатория
Всесоюзного института растениеводства
г. Пушкин

Поступило
14 XII 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Bailey, ZS. Zellforsch. Mikr. Anat., 10, 651—682 (1930). ² Zirkle-ZS. Zellforsch. Mikr. Anat., 16, 26—47 (1932). ³ Александров и Александрова, ДАН, XXIV, № 8, 796—799 (1939). ⁴ Александров и Александрова, ДАН, XXV, № 4 (1939). ⁵ Dangeard, Le Botaniste, 15, 1—267 (1923).