

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. А. ЯБЛОКОВА

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ  
ЭНДОСПЕРМОВ ХВОЙНЫХ, РАЗЛИЧНО ЗЕЛЕНЕЮЩИХ  
В ТЕМНОТЕ

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 1 III 1950)

Для отдельных групп растений — мхов, папоротников (1), некоторых хвойных (8, 9, 2) была доказана способность накапливать хлорофилл в полной темноте. Был также установлен факт, что среди хвойных имеется переход от растений, обладающих способностью синтезировать хлорофилл в темноте, как, например, ель, к растениям, постепенно теряющим это свойство, как, например, сосна, и, наконец, к лиственнице, являющейся в этом отношении как бы переходной формой от хвойных к лиственным, почти потерявшей способность синтеза хлорофилла в темноте.

Произведенные нами прижизненные окраски уже ранее испытанной методикой (3, 4, 12, 13) срезов несмоченных семян хвойных (*Picea excelsa* Link., *Pinus silvestris* L., *Pinus silvestris* var. *sempervirens* и *Larix sibirica* Ledeb.) посредством толуидиновой сини (1 : 10 000 на водопроводной воде) показали, что у всех вышеперечисленных растений клетки тканей семени реагируют на эту краску неоднородно. Хотя внутреннее содержимое клеток эндоспермов семян у всех упомянутых растений и окрашивается в зеленый цвет (окислительный режим  $\text{rH} > 14$ ) (см. рис. 1), а в центре каждой клетки ядро окрашивается в фиолетовый (нежно-сиреневый) цвет (восстановительный режим  $\text{rH} \approx 12$ ) с синими ядрышками ( $\text{rH} < 14$ ), но оболочки клеток окрашиваются только у ели. Ядра же у всех пород, как это видно, паранекротичны.

Почему у ели окрашиваются оболочки? Исходя из этой реакции, мы можем сказать, что протопласти клеток эндосперма находятся в анаэробиотическом состоянии. Дыхание его подавлено, и процессы, приводящие к кислой реакции, определяются наличием недоокисленных дыханием гликолитических продуктов. Такие протопласти, конечно, энергетически пассивны. Обменные реакции в них итти не могут, идут только процессы распада. Именно поэтому в них и окрашены оболочки — обстоятельство, подчеркивающее их пониженный энергетический

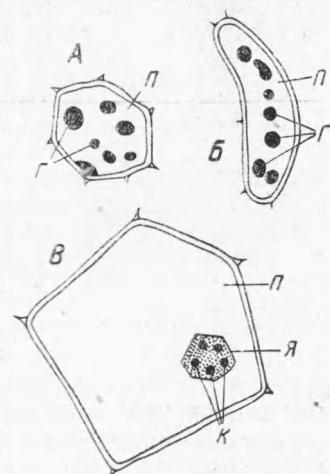


Рис. 1. Отдельные клетки зародыша не смоченного водой семени сосны. Окрашено толуидиновой синью. А — клетка семядоли; п — протоплазма (окрашена в фиолетовый цвет); г — гранулы (синие). Б — клетка корешка; п — протоплазма (фиолетовая); г — гранулы (синие). В — клетка эндосперма; п — протоплазма (зеленая); я — ядро (фиолетовое); к — ядрышки (синие).

уровень. У лиственницы хотя и нет гранул, но оболочки не окрашиваются даже в первые дни, когда реакция содержимого клетки еще окислительная и, значит, энергетически протопласти, несмотря на окислительную реакцию, все же активны. Слой клеток эндосперма, непосредственно прилежащий к зародышу, у всех пород окрашивается от толуидиновой сини в интенсивно фиолетовый цвет, а от нейтральной красной — в желтый, которому соответствует  $\text{pH} \approx 8$ . Клетки этого слоя высоко дисперсны — оптически пусты на темном поле.

Если клетки ткани эндосперма в основном имеют положительный заряд с отрицательно заряженными ядрами, то клетки зародышей соответствующих родов (ели, сосны, лиственницы) являются в этом отношении их антиподами.

Протопласти клеток зародышей окрашиваются от толуидиновой сини

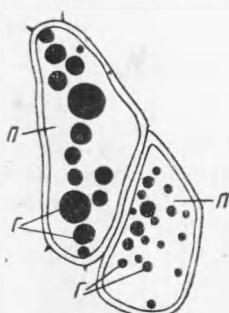


Рис. 2. Клетки корневого чехлика зародыша семени лиственницы, набухавшего двое суток. Окрашено нейтральной красной:  $p$  — плазма (бесцветная);  $g$  — гранулы (оранжевые — щелочного типа)

в фиолетовый цвет (нежно-сиреневый), указывающий на восстановительный режим клеток зародыша,  $\text{pH} \approx 12$ . Присутствие в окрашенных в фиолетовый цвет протопластах зародыша темносиних гранул (рис. 1) указывает на наличие в них секреторной деятельности<sup>(11)</sup> или наличие гранул указывает на то, что в клетке были кислые анаболиты<sup>(5)</sup>, которые с основной краской и дали гранулы. Гранулообразование с точки зрения Б. В. Кедровского свойственно только молодым клеткам. Хотя в эндосперме есть кислые коллоиды (режим окислительный), но они не выпадают в форме гранул.

Д. Н. Насонов и В. Я. Александров<sup>(11)</sup> увязали гранулообразование с аэробиотическим и анаэробиотическим режимом клетки. Анаэробиоз, по Александрову, подкисляет внутриклеточную реакцию и в то же время подавляет гранулообразование. Очень вероятно поэтому, что ткани эндосперма не дышат и в них идет накопление недоокисленных продуктов. В то же время наличие гранул в тканях зародыша указывает на нормальный их метаболизм и, вероятнее всего, на нормально идущие процессы дыхания.

Наружный же слой клеток зародышей окрашивается в интенсивно фиолетовый цвет. Реакция гранулообразования (см. рис. 1, 2) у зародышей семян ели, сосны, лиственницы (также у *Eryngium europaea L.*, *Ginkgo biloba L.*, зерновок *Triticum* и др.) при воздействии на их срезы толуидиновой сини (также нейтральной красной) пригодна для быстрой оценки их жизнеспособности.

Таким образом, при наблюдении под микроскопом можно видеть окислительный характер эндосперма семян этих трех родов. И очевидно, что если эндосперм имеет  $\text{pH} \approx 6,5$ , то коллоидам этих клеток присущ положительный заряд. Другое следует сказать о клетках зародыша: они имеют восстановительный  $\text{pH}$  и, вероятнее всего, отрицательный заряд коллоидов. Однако можно заметить некоторое различие в оттенке зеленой окраски эндоспермов этих пород, не говоря уже о том резком различии, что их оболочка окрашивается только у ели. У лиственницы гон окраски этих клеток желтовато-зеленый, у ели окраска соответствует фисташковому цвету холодного тона. У сосны она занимает промежуточное положение между елью и лиственницей. Все эти факты свидетельствуют о различиях эндоспермов этих пород уже в статике.

Выясненная нами физико-химическая неравноценность эндоспермов семян таких пород особенно резко выявляется в динамике.

На восьмой день прорастания семян в темноте ядра эндоспермов перестают окрашиваться у всех трех пород. У ели, наряду с окрашиванием толуидиновой синью оболочек клеток эндоспермов, продолжают

окрашиваться и их протопласти в зеленый цвет ( $rH > 14$ , режим окислительный) и сохранять положительный заряд. Как известно (<sup>13</sup>), клетка, веществу которой присущ положительный заряд, обречена на дегенерацию. Содержимое же клеток эндоспермов лиственницы с восьмого дня прорастания начинает окрашиваться в синий цвет ( $rH < 14$ ) и в нем появляются крупные фиолетовые гранулы (а в нейтральной красной — оранжевые). Последнее обстоятельство указывает на тот факт, что процессы окисления в эндосперме к этому сроку подавляются и что, следовательно, эндосperm лиственницы уже теряет свой окислительный характер.

Как вытекает из полученных нами экспериментальных данных, мы можем предположить, что у проростков семян ели имеет место электрический ток, который идет от зародыша к эндосперму, электроны же, наоборот, от эндосперма к зародышу. Таким образом, эндосperm проростка ели является тем источником энергии, который заменяет свет и дает возможность синтезировать хлорофилл в отсутствие последнего. У лиственницы состояние в проростках семян изоэлектрично (не смешиваться с И.Э.Т. \*) и, следовательно, ток зародыша к эндосперму, или наоборот, отсутствует.

Сосна по степени накопления хлорофилла в отсутствие света занимает промежуточное положение между елью и лиственницей, и эндоспермы проростков по отношению к толуидиновой сини занимают промежуточное положение между эндоспермами ели и лиственницы, так как на восьмой день прорастания при воздействии толуидиновой сини у нее наблюдаются эндоспермальные клетки, окрашенные как в зеленый, сине-зеленый, так и в синий цвет, но без гранул. На пятнадцатый день прорастания семян этих пород ядра в клетках эндосперма ели и сосны снова окрашиваются толуидиновой синью (паранекроз и отмирание), тогда как у лиственницы попрежнему наблюдается гранулообразование (см. рис. 3, 4).

У ели гранулообразование, так же как у сосны, отсутствует. В чем разница между лиственницей и другими хвойными? Эндосperm лиственницы уже на восьмой день прорастания в темноте начинает дышать нормально, а у сосны и ели нет. В первом случае эндосperm недостаточно быстро погибает, а во втором, и в особенности в третьем, гибнет быстро и это определяет возможность синтеза хлорофилла.

Перемена окраски в клетках эндоспермов прорастающих семян лиственницы, выявлена нами посредством толуидиновой сини, выясняет быстрое падение напряженности окислительно-восстановительных процессов у них к тому моменту, когда у ели накапливается наибольшее количество хлорофилла, тогда как у лиственницы, если и образуются, то лишь следы его.

\* Коллоид находится в И.Э.Т. при отмирании клетки. В данном же случае изоэлектричность определяется отсутствием разности потенциалов между эндоспермом и зародышем, когда невозможно возникновение электродвижущей силы на границе эндосперма и зародыша.

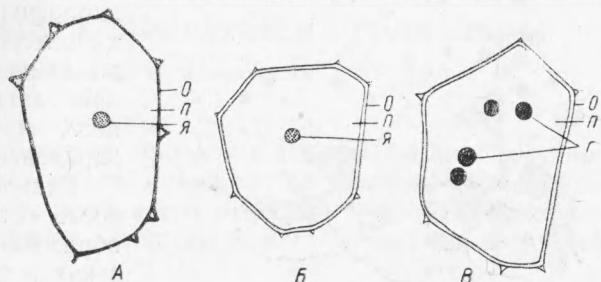


Рис. 3. Клетки эндоспермов 13-дневных проростков хвойных, окрашенных толуидиновой синью. А — ели: о — оболочка (фиолетовая); п — плазма (зеленая); я — ядро (серо-фиолетовое). Б — сосны: о — оболочка (не окрашена); п — плазма (сине-зеленая); ядро (серо-фиолетовое). В — лиственницы: о — оболочка (не окрашена); п — плазма (синяя); г — гранулы (темнофиолетовые) (ядро не окрашено)

Параллельно с изменением окислительно-востановительного режима наблюдается постепенное ощелочение ткани эндосперма лиственницы. Первоначальная кислая реакция эндоспермов всех трех пород ( $\text{pH} \approx 6,5$ ) определенная посредством нейтральной красной, у лиственницы постепенно меняется. Появляются одиночные клетки со щелочным  $\text{pH} \approx 8$

(желтое окрашивание — отрицательный заряд). Степень дисперсности таких клеток сильно повышается по сравнению с их исходным состоянием. На темном поле они оптически пусты.

Таким образом выясняется, что между способностью накопления хлорофилла проростком в темноте, характером обмена веществ и окислительным режимом его эндосперма, приводящим к отмиранию последнего, наблюдается у этих пород определенная зависимость.

Становится очевидным, что сущность стимуляции эндоспермов к образованию хлорофилла в проростках в темноте заключается, кроме всего, в более высоком окислительном режиме, связанном с положительным зарядом более высокого потенциала эндоспермов пород, синтезирующих хлорофилл в темноте, по сравнению с породами, утратившими эту способность.

Эти клеточно-физиологические реакции отражают приспособительную природу характера обмена веществ эндоспермов в процессе эволюции у изучавшихся нами пород, связанного с их экологией, и, как известно, резко различающихся теневыносливостью (ель) и светолюбием (сосна, лиственница).

Рис. 4. Продольный срез (схем. изобр.) целого кусочка ткани эндосперма 15-дневного проростка лиственницы (зарисован при малом увеличении). Во всех клетках наблюдается гранулообразование, кроме внутренних слоев клеток, граничащих с зародышем

Таким образом, нами была экспериментально подтверждена гипотеза В. Н. Любименко о том, что зеленение зависит от окислительно-востановительного потенциала и косвенно гипотеза Н. И. Кузнецова<sup>(6)</sup> о том, что хвойные стоят ближе к папоротникообразным, чем к цветковым.

Лаборатория физиологии растений  
Естественно-научного института  
им. П. Ф. Лесгафта  
Академии педагогических наук РСФСР

Поступило  
17 I 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Артари, К вопросу о влиянии среды на форму и развитие водорослей, М., 1903.
- <sup>2</sup> З. П. Булгакова и П. С. Энгель, Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, №№ 1 и 2 (1929).
- <sup>3</sup> Н. Т. Кахидзе, Сообщ. Акад. наук Груз. ССР, 6, № 4 (1945).
- <sup>4</sup> Н. Т. Кахидзе, там же, 6, № 6 (1945).
- <sup>5</sup> Б. В. Кедровский, Биол. журн., 6, № 5—6 (1937).
- <sup>6</sup> Н. И. Кузнецов, Введение в систематику растений, 1936.
- <sup>7</sup> Т. Д. Лысенко, Агробиология, 1926.
- <sup>8</sup> В. Н. Любименко, Изв. Петерб. бот. сада, 5 (1905).
- <sup>9</sup> В. Н. Любименко, Зап. Имп. акац. наук (1916).
- <sup>10</sup> А. Н. Мельников, Соц. растениеводство, № 19, сер. А (1936).
- <sup>11</sup> Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, изд. АН СССР, 1940.
- <sup>12</sup> Т. С. Сулакадзе и Я. Е. Элленгорн, Сообщ. Акад. наук Груз. ССР, 7, № 1—2 (1946).
- <sup>13</sup> Я. Е. Элленгорн и В. А. Яблокова, Ботан. журн., № 5 (1948).