

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ

**О ВОЗМОЖНОСТИ БЕСПЛАСТИДНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
КРАХМАЛА В РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТКАХ**

(Представлено академиком А. И. Опариным 15 I 1953)

В восьмидесятых годах прошлого столетия казалось бы окончательно и неопровержимо было установлено, что крахмал во всех без исключения растительных клетках может образоваться лишь как результат деятельности соответствующих пластид — крахмалообразователей (амилопластов). Руководящая роль в разработке и обосновании теории исключительно пластидного пути возникновения и накопления крахмала в растениях принадлежит Шимперу, идея которого была поддержана и всесторонне апробирована рядом немецких ботаников, его современников (1). Вскоре после появления работ Шимпера и его последователей, в ботанике распространилось представление об универсальности пластидного аппарата растительной клетки в деле образования всех продуктов ее жизнедеятельности. Согласно этой теории должны существовать: для образования крахмала — амилопласты, белка — протеопласты, масла — олеопласты, вакуолей — гидропласты (2). Несомненно, причина увлечения универсальностью пластидного аппарата растительной клетки в значительной мере связана с разрабатывавшейся в тот же период теорией митохондриального (хондриосомного) происхождения пластид вообще. Наиболее убежденных сторонников эта теория имела среди французских исследователей, которым принадлежит также и столь дифференцированная классификация пластид (3).

Но еще в начале восьмидесятых годов стали появляться статьи, сообщающие о фактах образования крахмала, которые не могут быть объяснены «пластидной» теорией. К числу таких работ относится исследование И. Н. Горожанкина, опубликованное в 1880 г. (4). И. Н. Горожанкин наблюдал факт мгновенного образования крахмала в ядрах прорастающих пыльцевых трубок представителей *Cupressineae*. Несколько позднее, в 1886 г., Фишер указывает на случаи возникновения крахмала в полостях сосудов (5). В сосудах можно представить присутствие лишь остатков протоплазмы, но не пластид. Нередки также примеры обильного образования крахмала в пыльце и в пыльцевых трубках, вырастающих при прорастании пыльцы. Так, под влиянием иода крахмал в пыльцевых трубках обнаруживается в виде массового скопления мельчайших зернышек. Особенно мощными такие скопления крахмала становятся, если пыльцу проращивать на растворах, содержащих сахар в более или менее повышенных концентрациях (пыльца лилейных, например — нарцисса, в наших опытах). В последних случаях крахмал, наподобие песка, сплошь заполняет пространство в пыльцевой трубке, которое должно было бы быть занято протоплазмой. Отдельным пластидам, как оформленным образованиям, совершенно не остается места:

протоплазма полностью, как бы превращается в массу мелкозернистого крахмала.

Примеров, подобных вышеприведенным, в которых образование крахмала в растительных клетках можно представить и без участия специальных пластид, как результат деятельности одной лишь протоплазмы, в научной литературе имеется немало. К пересмотру установившихся и общепринятых взглядов, что пластиды являются единственными возможными крахмалообразователями в растительной клетке побудили нас всем известные работы О. Б. Лепешинской о живом веществе (6). Идея о широких синтетических возможностях протоплазмы, как основного живого вещества клетки, ни в коей мере не ограничивается представлениями о существовании таких особых включений в протоплазму, которые обладают специфической, исключительно им свойственной и самой протоплазме не присущей способностью к синтезу.

В настоящей статье излагаются результаты пересмотра фактов, сообщенных в свое время в печати автором совместно с О. Г. Александровой и М. С. Яковлевым или отдельно последним, относительно особенностей накопления крахмала в клетках эндосперма различных злаков (пшеницы, кукурузы и риса).

Известно, что зерновка злака в период созревания претерпевает ряд довольно хорошо отграниченных друг от друга фаз развития. Наиболее отчетливо последовательность фаз развития зерновки выражена у культурных злаков, а

среди них в особенности хорошо у пшеницы. В практике культуры пшеницы, например, хорошо отличают молочную, восковую и полную спелость. Особенности состояния зерновок вышеуказанных фаз развития складываются в основном из состояния содержимого клеток эндосперма. Эти фазы хорошо известны, и поэтому специально описывать их нет необходимости.

На рис. 1 изображены две клетки из эндосперма зерновок пшеницы в двух фазах развития: слева — из зерновки молочной спелости; справа — из зерновки, достигшей полной спелости, но еще не высохшей. Молочная спелость зерновки пшеницы характеризуется мягкой консистенцией и сладковатым вкусом. Громадное большинство клеток эндосперма этой фазы развития зерновки имеют структуру, изображенную на нашем рисунке. Клетки наполнены мелкозернистой протоплазмой, в которой расположены относительно крупные овальные крахмальные зерна. Эти крахмальные зерна были названы пластидными, так как предполагалось, что они образовались в результате деятельности специальных пластид — лейкопластов. Между крупными «пластидными» крахмальными зернами в протоплазме погружено обычно хорошо различимое клеточное ядро (в нижнем конце рассматриваемой клетки выделяющееся также вследствие присутствия ядрышка).

Вскоре, к концу фазы молочной спелости, в протоплазме клеток эндосперма молодой зерновки пшеницы начинают появляться отдельными группами мелкие крахмальные зерна, по форме резко отличающиеся от «пластидных» своей угловатостью или ограниченностью (трех-, четырехгранные и т. д.): это — так называемый «хондриосомный» крахмал.

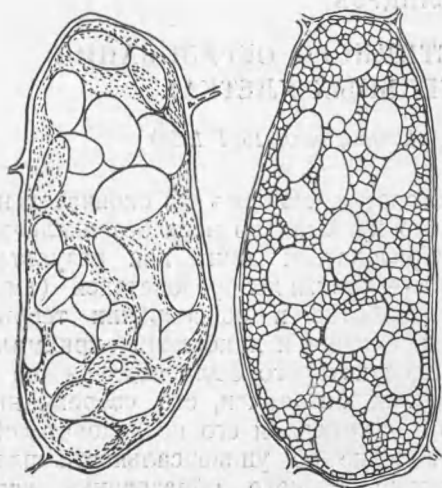


Рис. 1

Появление «хондриосомного» крахмала обуславливает развертывание хорошо известной, весьма характерной, фазы развития зерновки — восковой спелости. К концу восковой спелости, когда, собственно, и заканчивается в основном процесс созревания зерновки (остается лишь дозревание, связанное с высыханием), «хондриосомный» крахмал заполняет все промежутки между зернами «пластидного» крахмала, осуществляя «налив» плода пшеницы. На рис. 1 справа изображена

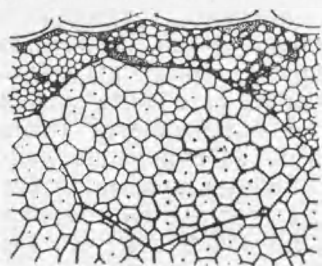


Рис. 2

клетка эндоспермальной ткани зерновки пшеницы в фазе, близкой к полному созреванию, в которой «хондриосомный» крахмал настолько тесно набивает промежутки между «пластидным» крахмалом, что для протоплазмы совершенно не остается места. Клетка еще окончательно не высохла. Куда же девалась в данном случае протоплазма? По нашему мнению, возможно только одно предположение: произошло крахмалистое перерождение ее. Действительно, прослойки между отдельностями «хондриосомного» крахмала, склеивающие последние друг с другом, настолько незначительны по толщине, что вся масса цитоплазмы такой клетки безусловно не может уместиться в этих тончайших прослойках. В фазе молочной спелости клетки эндосперма имеют некоторое количество сахара, который может конденсироваться в крахмал, увеличивая массу или «пластидного», или «хондриосомного» крахмала.

Однако путь формирования «хондриосомного» крахмала должен быть иным, отличным от пути формирования «пластидного» крахмала. В образовании мелкого крахмала несомненно участвует вся цитоплазма, а не отдельные органоиды — пластиды.

У представителей трибы *Hordeae*, к которым принадлежат пшеница, ячмень и рожь, как нами показано выше, крахмал в эндоспермальных клетках образуется в двух формах. Для трибы *Maideae*, к которой относится кукуруза, характерно образование в клетках эндосперма только одного типа крахмала, по нашей номенклатуре — «хондриосомного». На рис. 2 изображена часть поперечного разреза периферии эндоспермальной ткани зерновки одного из зубовидных сортов кукурузы. Крупная клетка тесно набита однородными ограниченными крахмальными зернами, не оставляющими места для остатков протоплазмы. Индивидуальные крахмальные зерна, результат деятельности отдельных пластид, отсутствуют. Клетками вышеописанной структуры заполнена вся центральная часть зерновки зубовидного сорта кукурузы.

Наиболее убедительные факты, показывающие возможность беспластидного образования крахмальных зерен, представляет организация клеток эндосперма зерновок третьей трибы — *Oryzae*. На рис. 3 изображена часть поперечного разреза периферии эндосперма, близкой к созреванию зерновки риса. Клетки алейронового слоя 1 заполнены

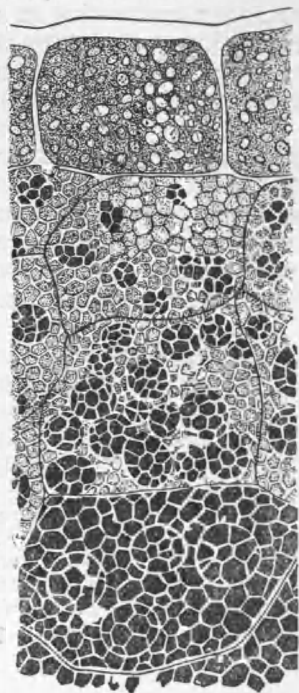


Рис. 3

довольно многочисленными алейроновыми зернами, представляющими мелкие вакуоли, заполненные отложениями белковых веществ. Лишь изредка, местами, в некоторых алейроновых зернах встречаются в том или другом количестве скопления мельчайших зернышек крахмала. В следующем слое 2 скопления крахмала становятся более мощными (на рисунке они зачернены) и состоят из отдельных ограненных зернышек, заполняющих каждое отдельную ячейку — вакуолю, входящую в состав сети протоплазмы. Еще глубже 3 крахмальные зерна, возникшие в ячейках, группируются в сферические конгломераты, хорошо выделяющиеся среди массы алейроновых зерен, выполняющих остальные ячейки протоплазматической сети. Наконец, еще глубже 4 начинается ткань эндосперма, состоящая из клеток вполне готовых, заполняющих центральную часть зерновки. Эти клетки сплошь набиты крахмалистым веществом в виде ограненных зерен, среди массы которых выделяются группы долек в виде сферических образований, подобных тем, что мы видели в клетке 3. Эти образования принято обычно считать за «сложные» крахмальные зерна риса, полагая, что они возникают вследствие деятельности специальных пластид. На самом деле, история развития этих «сложных» крахмальных зерен показывает нам, что они едва ли являются производными специальных пластид. Повидимому, их появление связано особенностям коллоидно-химических соотношений в клетке. Всем известно, как трудно приготовить препарат «сложных» крахмальных зерен риса, без каких-либо признаков разрушения. По существу, организация содержимого клетки эндосперма риса, заполненной крахмалом (рис. 3, 4), вполне походит на организацию содержимого такой же клетки кукурузы (рис. 2).

Итак, возникновение и образование мелких ограненных крахмальных зерен, заполняющих клетки эндоспермальной ткани таких столь различных злаков, как пшеница, кукуруза и рис, происходит без участия специальных пластид — крахмалообразователей. Эти зерна есть следствие крахмалистого перерождения или протоплазмы или белковых отложений в ней. Каким путем происходит это перерождение, должны выяснять исследования в будущем.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР

Поступило
19 VII 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Г. Александров, М. С. Яковлев, Л. В. Климошкина, Бот. журн., 32, № 4 (1947). ² A. Guilliermond, G. Mangenot, L. Plantefol, Traité de Cytologie végétale, Paris, 1933. ³ R. Chodat, Principes de Botanique, Genève, 1907. ⁴ И. Н. Горожанкин, Уч. зап. Моск. ун-та, в. 1 (1880). ⁵ A. Fischer, Ver. d. bot. Gesellsch., 4, 97 (1886). ⁶ О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, М., 1950.