Доклады Академии наук СССР
1955. Том 102, № 5

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

И. Н. СВЕШНИКОВА

О ВОЗНИКНОВЕНИИ ЖИРА В ПЛАСТИДАХ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 8 II 1955)

До сих пор неизвестно, как возникают и размножаются хлоропласты и другие пластиды. Положение о преемственности пластид ([1]) подвержено сомнению: «зеленые пластиды в слое М (в паренхиме мезокарпия пшеницы) возникают вновь из содержимого клеток, а не путем деления какой-то начальной пластиды, переданной от материнского растения» ([2]). С другой стороны, Левитским ([3]) был обнаружен процесс возникновения пластид из хондриосом.

Существуют также противоречивые данные по вопросу о значении пластид при образовании в клетке запасных отложений. В частности, не выяснена роль пластид при образовании жира у растений. Пластиды, вырабатывающие стериды, так называемые «элеохлоропласты», были найдены у кактусов. Затем было предложено для них более подходящее название — «стеринохлоропласты». Они были найдены в клетках эпидермиса чешуек луковицы Lilium candidum. Однако это оказались «внутривакуольные конкреции, одетые белковой пленкой» ([4]). В клетках эпидермиса различных видов агав наблюдали лейкопласты, содержащие большие капли липоидов. Капли эти образованы смесью стеринов и нейтральных жиров. Это заставляет говорить о пластидах, являющихся носителями более или менее крупных капелек масел и называемых липидопластами, элайопластами или олеиновыми тельцами. Термин «олеиновые тельца» обычно применяется к особым продуктам клеток печеночников, у которых они являются местом выработки эфирного масла. Подлинная цитологическая природа олеиновых телец окончательно не установлена. Что касается элеопластов, описанных в свое время в клетках ванили, то это не настоящие пластиды, а просто скопления капелек жира. «Таким образом в качестве пластид, вырабатывающих масла, остаются только липидопласты, представляющие чаще всего видоизменение хлоропластов» ([4]).

Возникновение крахмала и рост его в хондриосомах, переходящих в пластиды, можно видеть, например, в клетках кончика корешка Pinus silvestris при фиксации слабой смесью Флемминга и последующей окраски иодом ([5]). В семядолях подсолнечника, как показали наши исследования, можно наблюдать дальнейший процесс преобразования крахмала, показывающий специфику пластид масличных растений. В молодых семядолях подсолнечника появляются на самых ранних этапах развития зеленые хлоропласты. В этих хлоропластах видны крахмальные зерна, а при подкраске шарлахом — капли жира. Процесс возникновения жира в пластиде можно было наблюдать, начиная с появления маленьких включений жира до заполнения жиром всей пластиды. Наряду с каплей жира наблюдается нередко ободок зеленой пластиды и остаток крахмала (см. рис. 1). Еще в 1922 г. Гийермон ([6]) видел образование крахмала в хондриосомах у ириса и образование каких-то липоидов в хондриосомах лепестков тюльпана. Но он не изучил динамику этих явлений и поэтому не поставил в связь эти два процесса и не показал картину генезиса жира и крахмала.

Подобные явления образования в пластидах крахмала, переходящего в жир, более детально можно было наблюдать в созревающих семенах льна и поперечных срезах плодоножки льна и горчицы.

Применив разработанную нами методику, мы провели цитологический анализ плодоножки горчицы и льна, для чего были приготовлены серии микротомных срезов. При этом цитологическому исследованию были под-

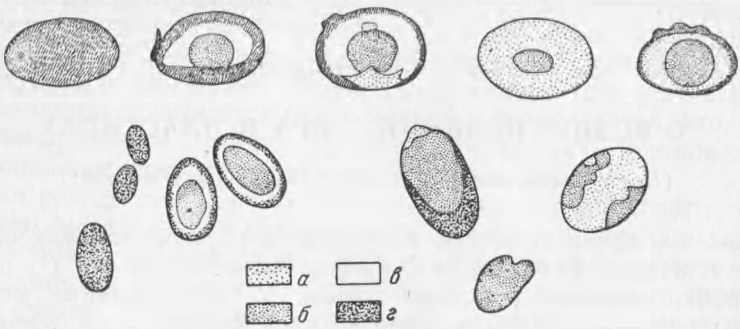

Рис. 1. Пластиды в семядолях семени подсолнечника (иод + шарлах + иод). *а* — крахмал, *б* — жир, *в* — светлая зона, *г* — хлорофилл

вергнуты срезы материала, взятого начиная с места перехода плодоножки в плод и кончая несколькими миллиметрами стебля, расположенными вниз от плода. Таким образом удалось наблюдать более детально образование в пластидах крахмала, переходящего в жир, т. е. процесс, описанный выше в семядолях подсолнечника. Характерный для пластид крахмал в виде продолговатых телец заполнял сначала всю пластиду (рис. 2, *2а*), затем крахмал постепенно растворялся (2, *2б*) и по мере его растворения в пластиде появлялась «светлая зона» (2, *2б, в, г*), уже описанная нами при возникновении жира в крахмальных зернах мака, горчицы и др. (7). Если в крахмальном зерне семян «светлая зона» занимала незначительный промежуток между крахмалом и жиром, то здесь можно было наблюдать целые клетки, наполненные пластидами со «светлой зоной» доступной для микрохимического анализа (рис. 2, *2а, г*).

Эти постепенные изменения в окраске полисахарида, соответствующие его постепенному переходу от крахмала к жиру, можно хорошо наблюдать в пластидах стебля льна и горчицы. Сначала крахмал иодом окрашивается в серо-фиолетовый цвет (рис. 2, *2а*), затем в пластидах возникают промежуточные вещества (рис. 2, *2б*), которые постепенно перестают давать в пластидах реакцию с иодом (рис. 2, *2в, г*). Такие бесцветные пластиды соответствуют вышеописанной «светлой зоне» в крахмальных зернах в начале их ожирения. Постепенно эти бесцветные пластиды принимают от шарлаха все более розовую окраску вплоть до яркокрасной, характерной для жира (рис. 2, *2д*). Таким образом, процесс «ожирения» крахмала в пластидах происходит так же, как в крахмальных зернах: вначале голубовато-серый крахмал, затем коричневые и бесцветные вещества, не дающие реакции с иодом, и, наконец, появление жира, дающего красную окраску от шарлаха. Так в пластидах по мере обесцвечивания

Рис. 2. *1, 2* — возникновения жира в крахмальных зернах пластид в плодоножке у горчицы: *1* — возникновение жира в хлоропластах, *2* — возникновение жира в лейкопластах: *а* — крахмальные зерна; *б* — постепенное изчезновение в процессе ожирения крахмала коричневого промежуточного вещества; *в, г* — пластиды со „светлой зоной"; *д* — возникновение жира в пластидах. *3—5* — хлоропласты в созревающей коробочке льна (иод+шарлах+иод); *3* — крахмал в хлоропластах, *4, 5* — возникновение жира в хлоропластах


г
д
б
в
а
2
0 10 μ
1
3
0 10 μ
4
5

крахмала и появления «светлой зоны» происходит процесс замещения «светлой зоны» жиром.

Аналогичную картину описанного процесса возникновения жира в лейкопластах горчицы и льна можно было наблюдать также и в хлоропластах (рис. 2, *1*): красное окрашивание шарлахом, появившееся в хлорофильных зернах, обязано присутствующему в них жиру.

Для проверки достоверности присутствия жира в пластидах плодоножки льна и горчицы был проделан ряд реакций, которые подтвердили данные о появлении жира, полученные при помощи окраски шарлахом. Так например, ледяная уксусная кислота и 96° спирт не растворили исследованный жир, что указывает на то, что это действительно жиры, а не эфирные масла, которые тоже красятся шарлахом. Иод не дал черно-зеленого окрашивания, что указывает на отсутствие каротиноидов. Что касается оболочки клеток, то она красится шарлахом благодаря наличию в ней кутина. Кроме свободного жира, процесс образования которого в крахмальном зерне описан выше, в хлорофильных зернах имеются еще липоиды, входящие в состав липопротеидного комплекса. После обработки спиртом, в результате которой удаляются липоиды липопротеидного комплекса, исследованные нами свободные жиры остались неизменными.

Аналогичную картину возникновения жира в пластидах можно было наблюдать не только на фиксированном, но и на живом объекте (созревающие коробочки льна). На раннем этапе развития в нижней части плода льна можно видеть большое число хлоропластов, заполненных крахмалом (рис. 2, *3*). С момента окончания роста коробочки льна, когда в крахмальных зернах устьиц его листьев возникает жир, и в хлоропластах начинает появляться вместо крахмала «светлая зона». Жир начинает накапливаться постепенно, заменяя крахмал и «светлую зону». На рис. 2, *4* видны уже рядом со светлыми пластидами также пластиды с яркокрасной окраской. На более поздней фазе уже можно видеть рядом с пластидами, в которых идет процесс «ожирения» крахмала, большое количество рассеянных капелек жира (рис. 2, *5*). В клетках с хлоропластами, наполненных крахмалом, был обнаружен также крахмал, напоминающий по форме текущую струю полужидкой консистенции (рис. 2, *3* и *5*). Подобные картины имеют, вероятно, какое-то отношение к пластидам; по крайней мере на рис. 2, *3* три «пустые» пластиды расположены в начале подобного крахмального «потока».

В результате наших исследований можно сказать, что крахмал в вегетативных частях масличных растений переходит в жир на определенном этапе развития, а именно, после начала цветения. Этот закономерный процесс удалось наблюдать в крахмальных зернах, находящихся в устичных клетках, а также в тканях плодов подсолнечника, горчицы, мака, льна, арахиса и, наконец, в крахмале пластид как лейкопластов, так и хлоропластов. Остается открытым вопрос, чем можно объяснить подобное поведение у масличных растений всего крахмала, независимо от места его расположения.

Выражаю свою благодарность проф. А. А. Прокофьеву, в лаборатории которого проводилось данное исследование, и М. А. Асикритовой за выполнение рисунков.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило
11 I 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] A. F. Schimper, Bot. Zeit., 41 (1883). [2] В. Г. Александров, Бот. журн., 35, № 5 (1950). [3] G. A. Lewitzky, Ber. d. D. bot. Ges., 28 (1910). [4] P. Dangeard, Cytologie végétale et cytologie générale, Paris, 1947. [5] Д. Н. Насонов, Русск. арх. анат., гист. и эмбр., 2, 1 (1913). [6] A. Guilliermond, C. R. Soc. Biol. (Lyon), 86, 43 (1922). [7] И. Н. Свешникова, ДАН, 95, № 4 (1954).