

Я. А. ДУДИНСКИЙ

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КРАХМАЛА В ВЕГЕТАТИВНОЙ ВЕРХУШКЕ  
ПОБЕГА КУКУРУЗЫ**

(Представлено академиком М. Х. Чайлахяном 6 XI 1974)

К настоящему времени накопилось достаточно много данных, свидетельствующих о том, что крахмал имеет какое-то отношение к процессам гисто- и органогенеза. В заметных количествах его обнаруживали вблизи очагов меристематической активности и заложения различных органов растения (<sup>1-11</sup>). Верхушка побега высших растений представляет собой строго организованную морфогенетическую систему (<sup>12, 13</sup>). Поэтому, если крахмал действительно причастен к процессам гисто- и органогенеза, то важно знать, где именно и в каких количествах он локализуется в ней и изменяется ли его распределение в процессе заложения и развития вегетативных органов, в частности листьев. В литературе нет точных данных по этому вопросу. Большинство исследователей, обращавших внимание на локализацию крахмала в верхушке побега, ограничивалось, как правило, констатацией только того факта, что крахмал сосредоточивается преимущественно в стержневой меристеме и сердцевинной паренхиме (<sup>1, 6</sup>). У злаков крахмал накапливается в больших количествах в зачаточных узлах стебля (<sup>1, 4, 9</sup>). Выше картина остается неясной. Только в одной работе (<sup>14</sup>), посвященной описанию методики окраски апикальных меристем злаков, вскользь, как доказательство преимуществ метода, отмечается, что им можно обнаружить зернышки крахмала в очень неожиданных местах дистальной части апекса, но где именно, не указывается.

Целью нашей работы было получить более конкретные данные по этому вопросу. Исследование проведено на кукурузе (сорт Одесская 10). Растения выращивали в полевых условиях. Верхушки фиксировали в фиксаторах Рандольфа и Серра, обезвоживали бутиловым спиртом и заключали в парафин. Серийные срезы, продольные (5 мкм) и поперечные (10 мкм), окрашивали гематоксилином Гейденгайна и по методу Шармена (<sup>14</sup>), а для выявления зерен крахмала — реактивом Шиффа (<sup>15</sup>).

В настоящей работе представлены данные, отражающие закономерности распределения крахмала в верхушке кукурузы в момент инициации (первые периклиналильные деления в корпусе и тунике) 9—10 листа. На рис. 1 показаны продольные медианные срезы, сделанные в плоскости заложения листовых примордиев, на рис. 2 — поперечные срезы, сделанные в местах, указанных линиями на рисунке.

В пределах конуса нарастания крахмальные зерна отчетливо выявляются как в корпусе, так и в тунике (рис. 1а). Меньше всего крахмала в той области конуса, где через 1 пластохрон будет закладываться следующий листовой примордий (*Лно*, рис. 2) и больше всего в противоположной части апекса (рис. 1а, 2б). В тунике крахмала много, особенно в пределах дистальной части апекса, включающей инициальные клетки, и той, что со стороны *Лп1* (рис. 1а, б). В инициалах наружного слоя корпуса и ниже их, т. е. в материнских клетках стержневой меристемы, картина не всегда однозначная — в одних конусах крахмала мало (рис. 1б, 2а), в других много (рис. 1в), и нет ясности, от чего это зависит.

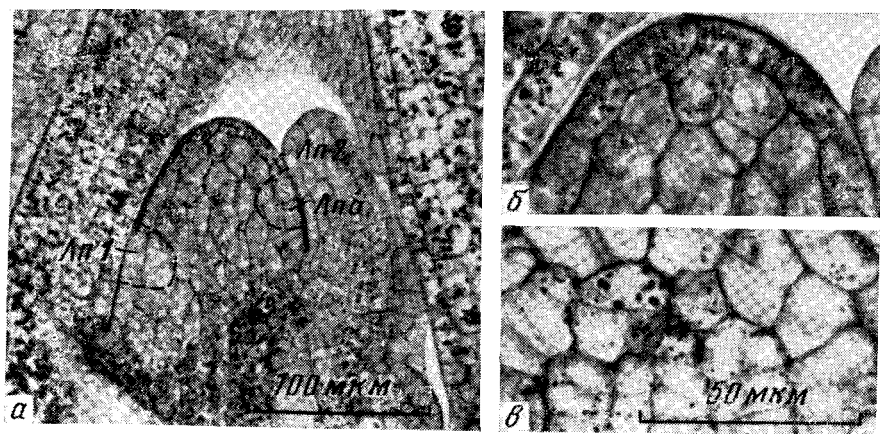


Рис. 1. Распределение крахмала в верхушке в плоскости заложения листовых примордиев. *a* – общий вид, *б* – крахмал в клетках тунки, *в* – крахмал в клетках корпуса

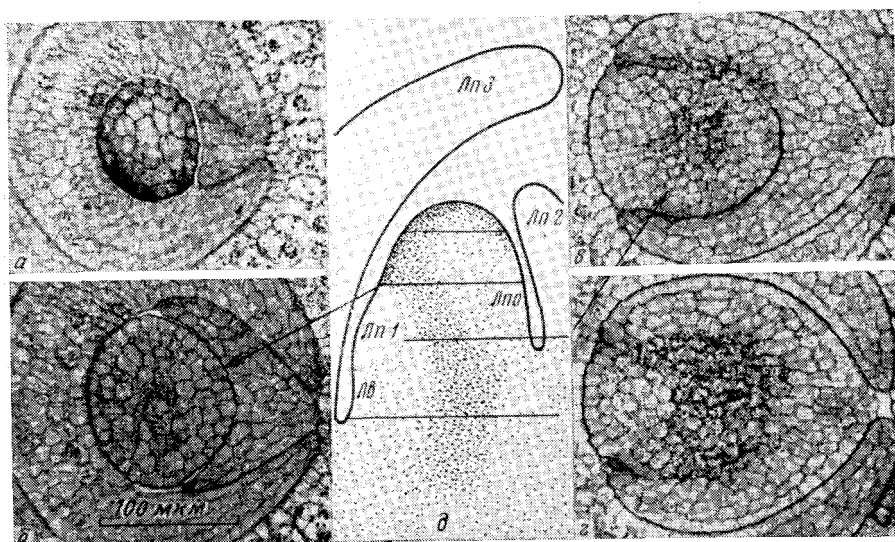


Рис. 2. Распределение крахмала в радиальной плоскости верхушки (*a*–*е*) и обобщенная картина распределения крахмала в плоскости заложения листьев (*д*). *Lp0* – участок, где через один пластохрон возникнет листовый бугорок; *Lp1* – участок, в котором началось заложение листового примордия; *Lp2*, *Lp3* – листовые примордии; *Lp4* – зона развития влагалища листа (*Lp2*)

В примордиальной зоне верхушки\* крахмала меньше всего там, где начались периклиальные деления, ведущие к появлению бугорка листового примордия (*Lp1*), и ниже его, где произойдет смыкание боковых сторон зачаточного влагалища листового примордия 2 (рис. 1*a*, 2*в*, 3); больше всего – ниже пазух следующих листовых примордиев (*Lp2*, *Lp3*) и в начинающей дифференцироваться паренхиме (рис. 1*a*, 2*в*, *г*). В клетках прокамбиальных тяжей крахмала нет.

В обобщенной картине распределения крахмала в верхушке кукурузы, изображенной схематически на рис. 2*д*, внимание привлекают три черты: во-первых, практическое отсутствие крахмала в области заложения листового примордия (*Lp1*), во-вторых, низкое содержание крахмала в обла-

\* Термин «верхушка побега» злаков используется здесь в понимании работы (13).

сти заложения будущего примордия (*Лно*), в-третьих, довольно высокое содержание крахмала в дистальной части апекса и в области между *Лно* и *Лн1* и у основания примордиальной зоны.

Какой бы концепции строения верхушки побега ни придерживаться, ясно одно: периферические участки апекса, где осуществляется заложение листовых зачатков (фланговая меристема, инициальное кольцо), по своей меристематической деятельности более активны, чем центральные

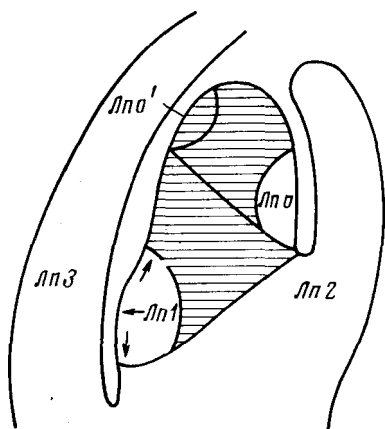


Рис. 3. Схематическое изображение процесса заложения листовых примордиев на верхушке побега кукурузы. Незаштрихованные участки обозначают те места, в которых в момент инициации листового примордия *Лн1* клетки содержат минимальное количество крахмала. *Лно'* — предполагаемый участок, в котором через два пластохрона начнется заложение листового бугорка; стрелками обозначены направления роста

(сердцевинная меристема, медулярная зона). Поэтому создается впечатление о существовании как бы обратной зависимости между наличием крахмала и митотической активностью в этих участках верхушки. Если это в действительности так, то представляет большой интерес вопрос о том, почему в дистальной и центральной частях конуса нарастающей крахмала много и каково возможное функциональное значение этого феномена.

Придерживаться полностью взглядов французских исследователей о том, что дистальная часть верхушки неактивна во время вегетативного роста, нет оснований, поскольку в ней мы все же наблюдаем фигуры митозов. Правильнее, по-видимому, говорить не о полной неактивности, а об относительно меньшей активности этой части апекса, и это, вероятно, связано не столько с онтогенетическими процессами, сколько с пластохронными и заложением листовых зачатков во время вегетативного роста.

Как удалось заметить, только в плоскости заложения листьев распределение крахмала асимметрично относительно продольной оси; в плоскости же, перпендикулярной к ней, оно более или менее равномерно. В связи с этим обращает на себя внимание гипотеза, объясняющая механизм появления листового бугорка различиями в интенсивности деления клеток поверхностных (более активных) и внутренних (менее активных) слоев апекса (<sup>16</sup>, <sup>17</sup>). Конечно, механизм образования листового бугорка (валка) сложнее, но тем не менее в этой гипотезе есть, на наш взгляд, рациональное зерно.

Если степень «насыщенности» меристематических клеток крахмалом находится в обратной зависимости от их митотической активностью, то возникновение листовых бугорков на верхушке побега кукурузы можно представить себе как результат ритмических (пластохронных) «вздутий» апекса в плоскости заложения листьев (рис. 3). В таком случае возникновение листового бугорка в области *Лно* следует рассматривать не просто как следствие локальных событий в ней (<sup>16</sup>, <sup>17</sup>), а как следствие неравномерности роста во всей верхушке. К его возникновению причастны и образование *Лн1* (область с высокой митотической активностью), и часть верхушки, которая находится между *Лн1* и *Лно* (область с относительно слабой митотической активностью), и, наконец, область *Лно* (с потенциально вы-

сокой митотической активностью). Таким образом, *Лн1* и вся верхушка подготавливают базу для *Лно* еще до его появления.

Из такого подхода к пониманию механизма возникновения листовых бугорков вытекает, что дистальная часть конуса нарастания все же должна быть активной во время вегетативного роста, создавая место для новых примордиев. Наличие крахмала в ее клетках свидетельствует, по-видимому, лишь о том, что временно она менее активна, чем другие участки. Так, например, зона *Лно'* (рис. 3), которая содержит довольно много крахмала во время возникновения листового бугорка *Лн1*, через два пластохрона его потеряет и, переместившись до уровня *Ли1*, начнет закладывать бугорок листового примордия *Лно'*.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного  
Академии наук УССР  
Киев

Поступило  
31 X 1974

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> P. B. Kaufman, *Phytomorphol.*, v. 9, 228 (1959). <sup>2</sup> K. Murakami, *Japan. J. Bot.*, v. 10, 1, 75 (1960). <sup>3</sup> F. Flemion, K. Topping, *Contribut. Boyce Thompson Inst.*, v. 22, 1, 17 (1963). <sup>4</sup> Я. А. Дудинский, *Укр. бот. журн.*, т. 28, 4, 11 (1966). <sup>5</sup> T. A. Thorpe, T. Murashige, *Science*, v. 160, № 3826, 421 (1968). <sup>6</sup> W. C. West, J. E. Gunkel, *Phytomorphol.*, v. 18, 2, 269 (1968). <sup>7</sup> T. A. Thorpe, T. Murashige, *Canad. J. Bot.*, v. 27, 277 (1969). <sup>8</sup> D. Brossard, *C. R.*, D 271 1, 56 (1970). <sup>9</sup> B. Leskem, *Ann. Bot.*, v. 35, 1, 57 (1971). <sup>10</sup> T. A. Thorpe, D. D. Meier, *Physiol. Plant.*, v. 27, 365 (1972). <sup>11</sup> M. Usciati, M. Codaccioni, J. Guern, *J. Exp. Bot.*, v. 23, 77, 1009 (1972). <sup>12</sup> Э. Синнот, *Морфогенез растений*, ИЛ, 1963. <sup>13</sup> Я. А. Дудинский, *Укр. бот. журн.*, т. 28, 5, 634 (1971). <sup>14</sup> B. C. Sharman, *Stain Technol.*, v. 18, 3, 105 (1943). <sup>15</sup> У. Дженсен, *Ботаническая гистохимия*, М., 1965. <sup>16</sup> O. Schüepf, *Jahrb. wiss. Bot.*, B. 57, 17 (1916). <sup>17</sup> O. Schüepf, *Meristeme*, Basel - Stuttgart, 1966.