

А. Н. ПЕЧОРИНА

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЭНДОСПЕРМА НОВЫХ ФОРМ  
ПШЕНИЦ, ПОЛУЧЕННЫХ МЕТОДОМ ИНЪЕКЦИЙ,  
ПО СРАВНЕНИЮ С ИСХОДНЫМИ СОРТАМИ**

В результате инъекций, когда в зерно одного сорта или вида зерновой культуры вводится эндосперм другого сорта или вида, происходят изменения внешних морфологических признаков, возникают новые формы, имеющие иную разновидность, чем исходный сорт. Кроме того, установлено, что новые формы отличаются от исходного сорта по продуктивности, энергии роста, вегетационному периоду и другим качествам и свойствам.

У новых форм пшеницы, кроме изменений внешних морфологических признаков, имеются, как нам удалось установить, изменения внутриклеточной структуры эндосперма.

Исследования В. Г. Александрова (1939) показали, что структура эндосперма пшеницы обладает большой пластичностью. В. Г. и О. Г. Александровы установили, что «каждому виду пшеницы соответствует своя особая структура клеток эндосперма, больше того, дифференциация структуры эндосперма различных пшениц настолько своеобразна, что в ряде случаев можно различать сорта между собой. Крахмал и белок в эндосперме пшеницы слагаются в определенном друг к другу сочетании». Подобное сочетание компонентов структуры эндосперма О. Г. Александрова (1937) назвала его мозаикой и установила, что различным формам пшениц бывает присуща своя мозаика эндосперма. Ее характеризуют величина и форма крахмальных зерен, соотношение в количестве крахмальных зерен различной величины и расположение их в плоскости среза эндосперма.

Как установили В. Г. и О. Г. Александровы (1939), в центральной части эндосперма трибы ячmeneвых существуют два типа крахмальных зерен, различающихся по величине и форме: пластидный крахмал крупных размеров, овальный, эллиптической или округлой формы, и мелкий хондриозомный крахмал, имеющий ограниченные очертания.

В крахмалистой части эндосперма существует также два типа белка. Эластический белок, представляющий собой гомогенную мелкозернистую массу, находится в периферических клетках крахмалистой части эндосперма, примыкающих к алейроновому слою. Этот белок окрашивается иодными растворами в желтый цвет, при намачивании в воде слабо набухает и не образует тягучих нитей. В клетках более глубоких слоев эндосперма в сочетании с хондриозомным крахмалом находится растяжимый белок, не окрашивающийся иодом, обладающий способностью при намачивании через 2—3 часа образовывать обильные тягучие нити. Этот белок представляет из себя типичную клейковину.

В. Г. и О. Г. Александровы (1939) установили, что крахмал и белок в тканях эндосперма образуют взаимодействующую систему, изучая которую нужно принимать во внимание взаимосвязь всех составляющих ее компонентов.

Нами исследовался участок периферической части с боковой стороны поперечного среза зерновки, как указано на рис. 1, включающий в себя слой алейроновых клеток крахмалистой ткани эндосперма. Алейроновый слой и крахмалистая ткань идут по различным путям развития в процессе эмбриогенеза. Алейроновый слой формируется из бластодермы бластулоподобного тела молодого эндосперма, а крахмалистая ткань возникает из базальной части молодого эндосперма, обращенной в полость зародышевого мешка (В. Г. Александров, О. Г. Александров, 1939). Субалейроновый слой выделяется при наличии белка в клетках под алейроновым слоем, он может быть представлен в виде обособленных клеток, образовавшихся путем деления периферических клеток крахмалистой части эндосперма, кроме того, в ряде случаев белок может присутствовать в виде вакуолей в прилегающих к алейроновому слою клетках крахмалистой ткани.

В качестве объектов для исследования нами были взяты сорта мягкой пшеницы, послужившие исходным материалом для получения новых форм, межсортовые формы пшениц, полученные от сближения двух разновидностей мягкой пшеницы, и межвидовые формы, полученные от сближения мягкой пшеницы с ветвистой пшеницей. Исходными материнскими сортами для новых форм пшениц послужили яровая пшеница Северная (var. *milturm*), яровая пшеница Ферругинеум Н-13 (var. *ferrugineum*) и озимая пшеница Местная карело-финская (var. *velutinum*). Методика исследования была сравнительно несложной. Срез производился на сухой зерновке лезвием безопасной бритвы и просматривался под микроскопом при увеличении 400 в 20-процентном растворе сахара с добавлением раствора Люголя. Зарисовки произведены при помощи рисовального аппарата системы Аббе.

Все три исходных сорта пшеницы, взятые нами для исследования, имеют структуру эндосперма, типичную для мягких пшениц, но каждая из них имеет индивидуальные особенности и различия.

Пшеница Северная (рис. 2, 1) содержит в субалейроновом слое ряд клеток различной величины, заполненных эластическим белком, имеющим включения небольшого количества крахмальных зерен различных размеров, расположенных группами. Размеры клеток субалейронового слоя сильно варьируют, отдельные клетки крупнее мелких в 3 и более раза, иногда такие обособленные клетки отсутствуют и эластический белок находится в верхней части крахмальной клетки эндосперма.

В клетках крахмалистой ткани эндосперма на фоне округло-ограненного хондриозомного крахмала разбросаны зерна пластидного крахма-

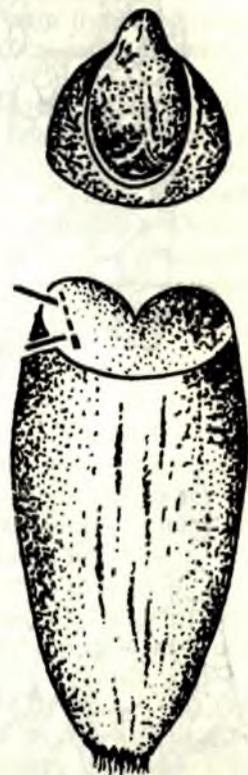


Рис. 1. Участок периферической части с боковой стороны поперечного среза зерновки, взятой для исследования.

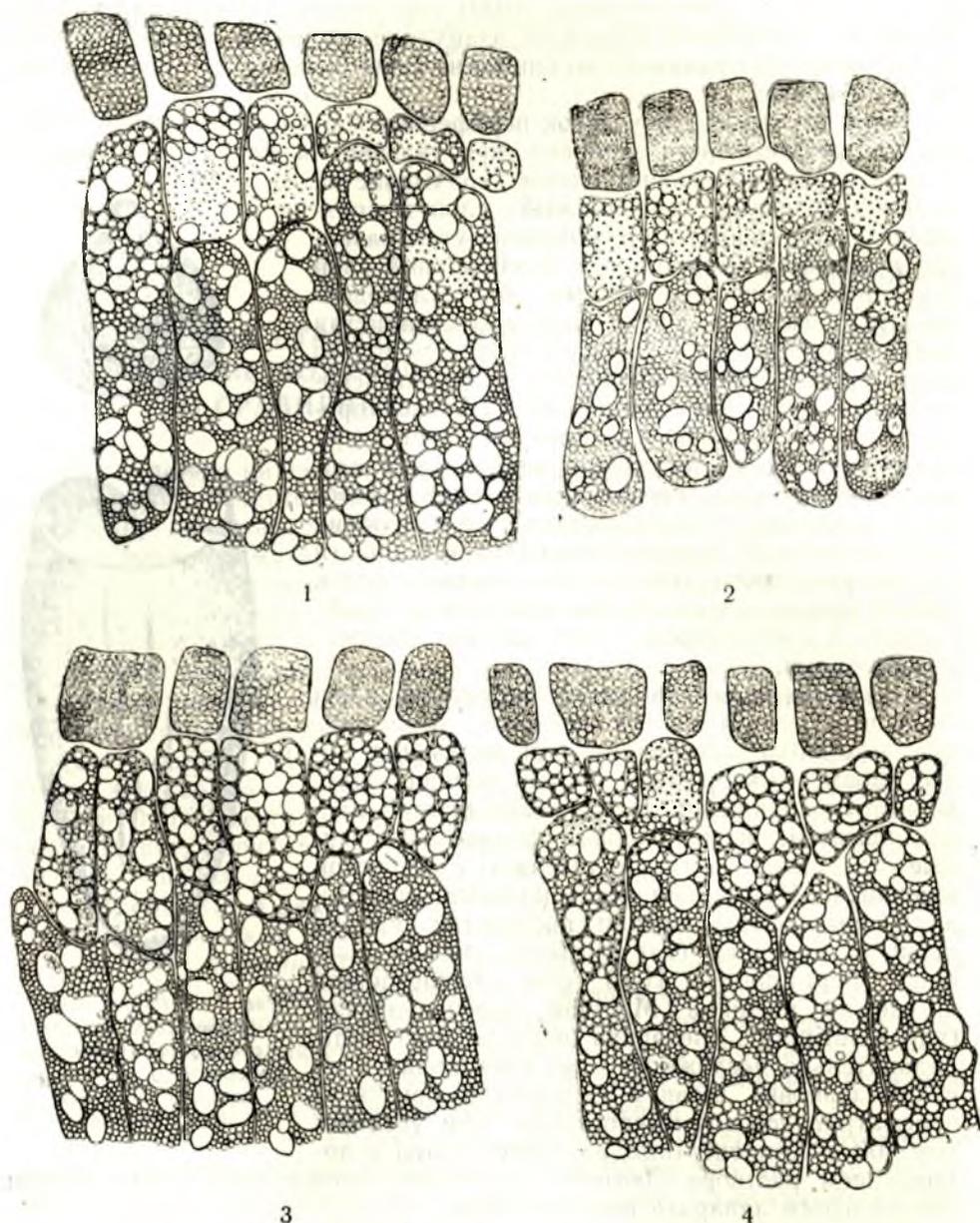


Рис. 2. Структура эндосперма у новых форм пшеницы, полученных от реципрокного сближения двух мягких яровой пшениц

1—структура эндосперма исходного сорта мягкой яровой пшеницы Северная; 2—структура эндосперма исходного сорта мягкой яровой пшеницы Ферругинеум Н-13; 3—структура эндосперма пшеницы 205, полученной от сближения пшеницы Северная с пшеницей Ферругинеум Н-13; 4—структура эндосперма пшеницы 207, полученной от сближения пшеницы Ферругинеум Н-13 с пшеницей Северная

ла, преимущественно крупных размеров, эллиптической формы, занимающие почти половину фона всей клетки.

Второй исходный сорт Ферругинеум Н-13 (рис. 2, 2) в отличие от пшеницы Северная имеет сублейроновый слой, состоящий из ровного

ряда некрупных клеток. Его эластический белок несет небольшое количество зерен мелкого круглого крахмала, расположенного вдоль клеточных оболочек. В клетках крахмалистой ткани хондриозомный крахмал округло-ограниченный, пластидный крахмал — круглый и эллиптический, средней величины и мелкий. Общее количество зерен пластидного крахмала в клетке меньше, чем у пшеницы Северная, и размеры крахмалистых клеток также мельче, чем у пшеницы Северная. Новая форма яровая остистая пшеница 205 (рис. 2, 3) получена путем сближения яровой безостой пшеницы Северная с яровой безостой пшеницей Ферругинеум Н-13.

Пшеница 205 имеет более крупные клетки субалейронового слоя, чем у исходных сортов, заполненные эластическим белком и содержащие в большом количестве крахмал, довольно крупный — округлой формы и мелкий — круглой. Кроме того, в отдельных клетках субалейронового слоя присутствуют группы хондриозомного крахмала. Основной фон в крахмалистых клетках эндосперма составляет хондриозомный крахмал, пластидный крахмал средних размеров и крупный эллиптической формы. Общее количество зерен пластидного крахмала у пшеницы 205 меньше, чем у исходной пшеницы Северная.

Новая форма яровая остистая белоколосая пшеница 207 (рис. 2, 4) получена путем сближения красной остистой пшеницы Ферругинеум Н-13 с красной безостой пшеницей Северная. По сравнению с пшеницей Ферругинеум Н-13 пшеница 207 имеет более крупные клетки крахмалистой ткани эндосперма и субалейронового слоя. В клетках субалейронового слоя присутствует в большом количестве крахмал, разнообразный по размерам, причем, в более крупных клетках имеется большое количество крупного крахмала эллиптической формы. Наличие такого крахмала в субалейроновом слое не свойственно пшенице Ферругинеум Н-13, но наблюдается у пшеницы Северная, хотя и в меньшем количестве.

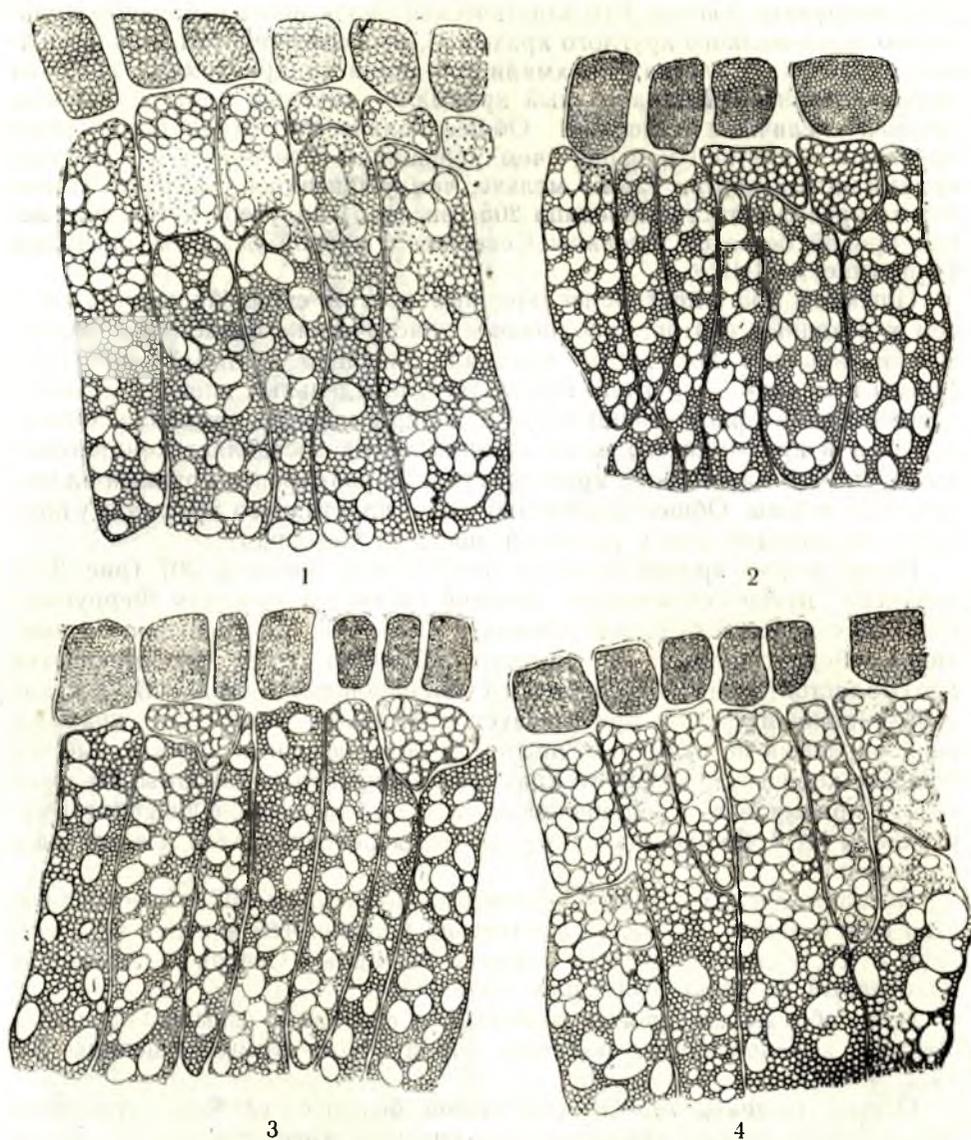
В крахмалистых клетках эндосперма у пшеницы 207 общее количество пластидного крахмала значительно больше, чем у сорта Ферругинеум Н-13, в этом сказались влияние пшеницы Северная, имеющей пластидный крахмал в большем количестве.

При сближении яровой пшеницы Северная с озимой пшеницей Местная карело-финская получена новая форма озимой пшеницы 705 (рис. 3, 3).

Озимая пшеница 705 безостая, колос белый со слабым опушением. По морфологическим признакам эта пшеница имеет сходство с яровой пшеницей Северная и с озимой пшеницей Местная карело-финская (Белькова, 1957).

По структуре эндосперма все признаки озимой пшеницы 705 соответствуют структуре эндосперма привитого сорта озимой пшеницы Местная карело-финская (рис. 3, 2). У пшеницы 705, как и у пшеницы Местная карело-финская, субалейроновый слой представлен в виде единичных небольших клеток, содержащих эластический белок с включением большого количества мелкого круглого крахмала.

Эластический белок у обеих форм присутствует в виде небольших вакуолей в верхних концах крахмалистых клеток, примыкающих к алейроновому слою. Содержимое клеток крахмалистой ткани эндосперма представлено значительным количеством зерен пластидного крахмала средних размеров на фоне мелкого хондриозомного крахмала. Как видно из рисунков, и новая форма озимой пшеницы 705 отличается от



**Рис. 3.** Структура эндосперма новых форм пшеницы, полученных от реципрокного сближения яровой пшеницы Северная с озимой пшеницей:  
 1—структура эндосперма яровой пшеницы Северная; 2—структура эндосперма озимой пшеницы Местная карело-финская; 3—структура эндосперма новой озимой пшеницы 705, полученной от сближения яровой пшеницы Северная с озимой пшеницей Местная карело-финская; 4—структура эндосперма яровой пшеницы 703, полученной от сближения озимой пшеницы Местная карело-финская с яровой пшеницей Северная.

озимой пшеницы Местная карело-финская только тем, что у нее клетки крахмалистой ткани эндосперма более крупных размеров.

Пшеница 703 (рис. 3, 4) — яровая безостая, с красным опушенным колосом (*var. pyrothrix*). Получена путем сближения озимой пшеницы Местная карело-финская с яровой пшеницей Северная. По внутриклеточной структуре эндосперма новая форма яровой пшеницы 703 сильно отличается от исходного сорта — озимой пшеницы Местная карело-финская.

Субалейроновый слой пшеницы 703 представлен в виде ряда довольно крупных клеток, содержащих много эластического белка с включением большого количества крупного крахмала овальной формы. Включения эластического белка, кроме того, заходят и в нижележащие клетки. В крахмалистых клетках зерна пластидного крахмала достигают довольно крупных размеров. Общее количество зерен пластидного крахмала меньше, чем у озимой пшеницы Местная карело-финская.

Сходство с привитой пшеницей Северная в данном случае выражено в значительном увеличении слоя эластического белка и укрупнении размеров отдельных зерен пластидного крахмала при одновременном уменьшении содержания их числа в клетках.

Из рассмотренных примеров можно сделать вывод, что вследствие объединения двух разновидностей мягкой пшеницы создаются новые формы пшеницы не только с новыми морфологическими признаками, но и с измененной внутриклеточной структурой эндосперма, сходной со структурой у прививаемого сорта. Инъекция к пшенице Северная пшеницы Ферругинеум, имеющей более мелкий пластидный крахмал и в меньшем количестве, вызывает некоторое сокращение числа зерен пластидного крахмала и уменьшение размеров его у новой пшеницы 205.

Соответственно инъекция эндосперма пшеницы Северная, имеющей в клетках более крупный пластидный крахмал и в большем количестве, в эндосперм пшеницы Ферругинеум Н-13 вызывает укрупнение и увеличение количества зерен пластидного крахмала в клетках эндосперма пшеницы 207.

Новая форма 705, полученная при сближении яровой пшеницы Северная с озимой пшеницей Местная карело-финская, имеет большую часть морфологических признаков, сходных с признаками прививаемого сорта — озимой пшеницы Местная карело-финская. Внутриклеточное строение ее эндосперма также целиком изменилось в сторону привитого сорта. Соответственно при сближении озимой пшеницы Местная карело-финская с яровой пшеницей Северная получена яровая пшеница 703, по своим морфологическим признакам и внутриклеточной структуре эндосперма отразившая признаки пшеницы Северная.

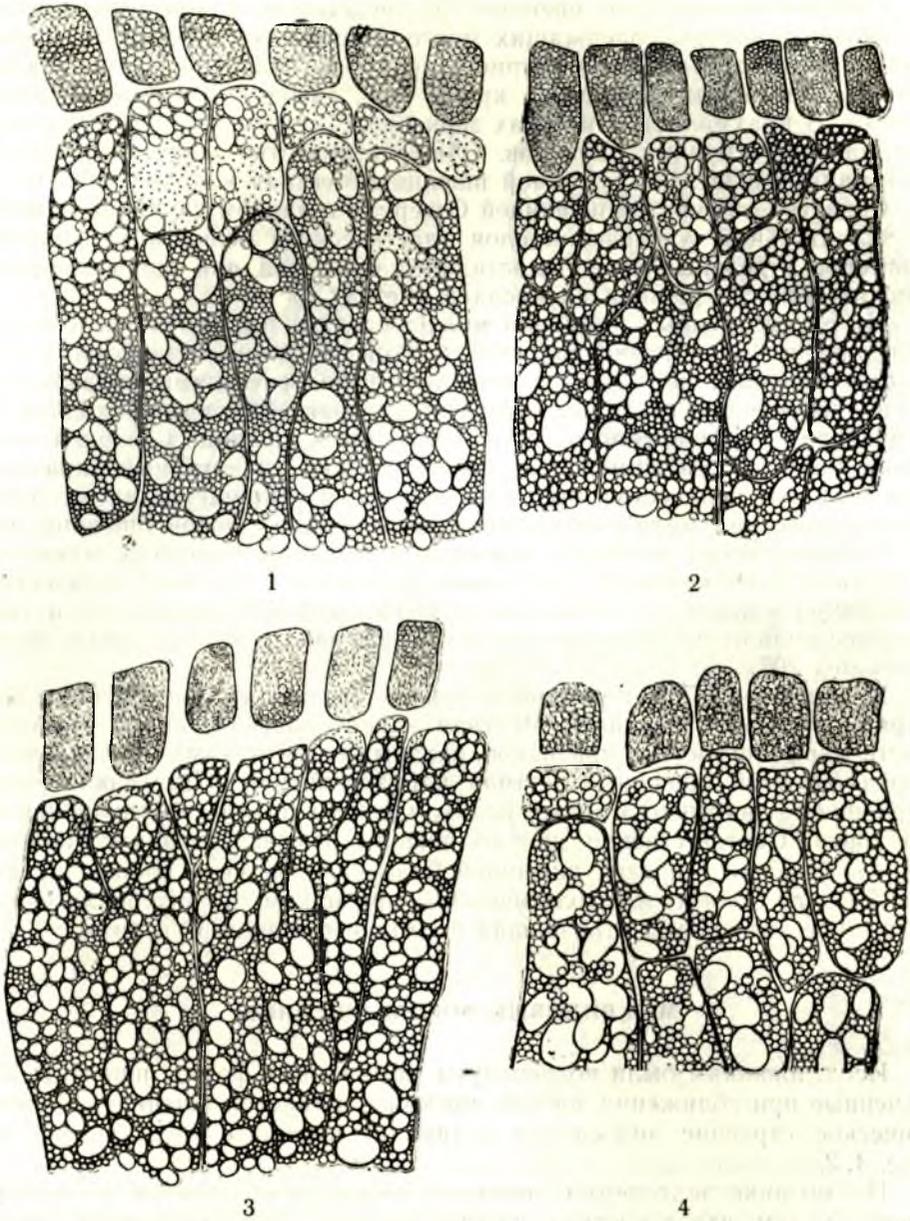
### МЕЖВИДОВЫЕ ФОРМЫ ПШЕНИЦЫ

Исследованиям были подвергнуты межвидовые формы пшеницы, полученные при сближении мягких пшениц с ветвистой пшеницей. Анатомическое строение эндосперма ветвистой пшеницы представлено на рис. 4, 2.

По мозаике эндосперма ветвистая пшеница отличается от мягкой пшеницы тем, что в клетках субалейронового слоя содержится, кроме эластического белка, большое количество пластидного крахмала средних размеров овальной формы и хондриозомный крахмал отдельными группами.

В крахмальных клетках эндосперма основной фон составляет крупный хондриозомный крахмал с включением отдельных участков, состоящих из мелких зерен хондриозомного крахмала. Пластидный крахмал представлен в виде зерен различной величины и формы, преимущественно овальной, средних размеров. В небольшом количестве есть очень крупные крахмальные зерна.

Пшеница 201 (рис. 4, 3) — остистая красноколосая — получена от сближения пшеницы Северная с ветвистой пшеницей. Субалейроновый



**Рис. 4.** Структура эндосперма новых форм пшеницы, полученных от сближения пшеницы Северная с ветвистой пшеницей:  
 1—структура эндосперма яровой пшеницы Северная; 2—структура эндосперма ветвистой пшеницы; 3—структура эндосперма пшеницы 201, полученной от сближения пшеницы Северная с ветвистой пшеницей; 4—структура эндосперма пшеницы 23, полученной от сближения пшеницы Северная с ветвистой пшеницей

слой слабо дифференцирован, не полностью ограничен обособленными клетками, а большей частью занимает концы периферических клеток крахмальной ткани. Эластический белок содержится в незначительных количествах. В крахмалистых клетках преобладает крупный хондриозный крахмал округлой формы с включением участков, состоящих из более мелких зерен крахмала.

Пластидный крахмал — эллиптической формы, средних размеров.

Пшеница 201 имеет сходство с ветвистой пшеницей в строении хондриозомного крахмала. Пластидный крахмал по форме и размерам тоже соответствует ветвистой пшенице, но общее количество его в клетках больше, чем у исходных сортов.

Пшеница 23 (рис. 4, 4) — остистая красноколосая — получена от сближения пшеницы Северная с ветвистой пшеницей.

Форма имеет своеобразную структуру эндосперма. Субалейроновый слой новой пшеницы составляют клетки, содержащие крупный пластидный крахмал и крупный хондриозомный крахмал округлой формы. Эластический белок содержится по сравнению с исходными сортами в незначительном количестве, в виде отдельных прослоек в массе крахмала.

В клетках крахмалистой ткани эндосперма основной фон составляют очень крупные зерна пластидного крахмала овальной формы и крупный хондриозомный крахмал округло-ограненной формы. Пшеница 23 имеет своеобразную структуру эндосперма, отличную от структуры эндосперма исходных сортов.

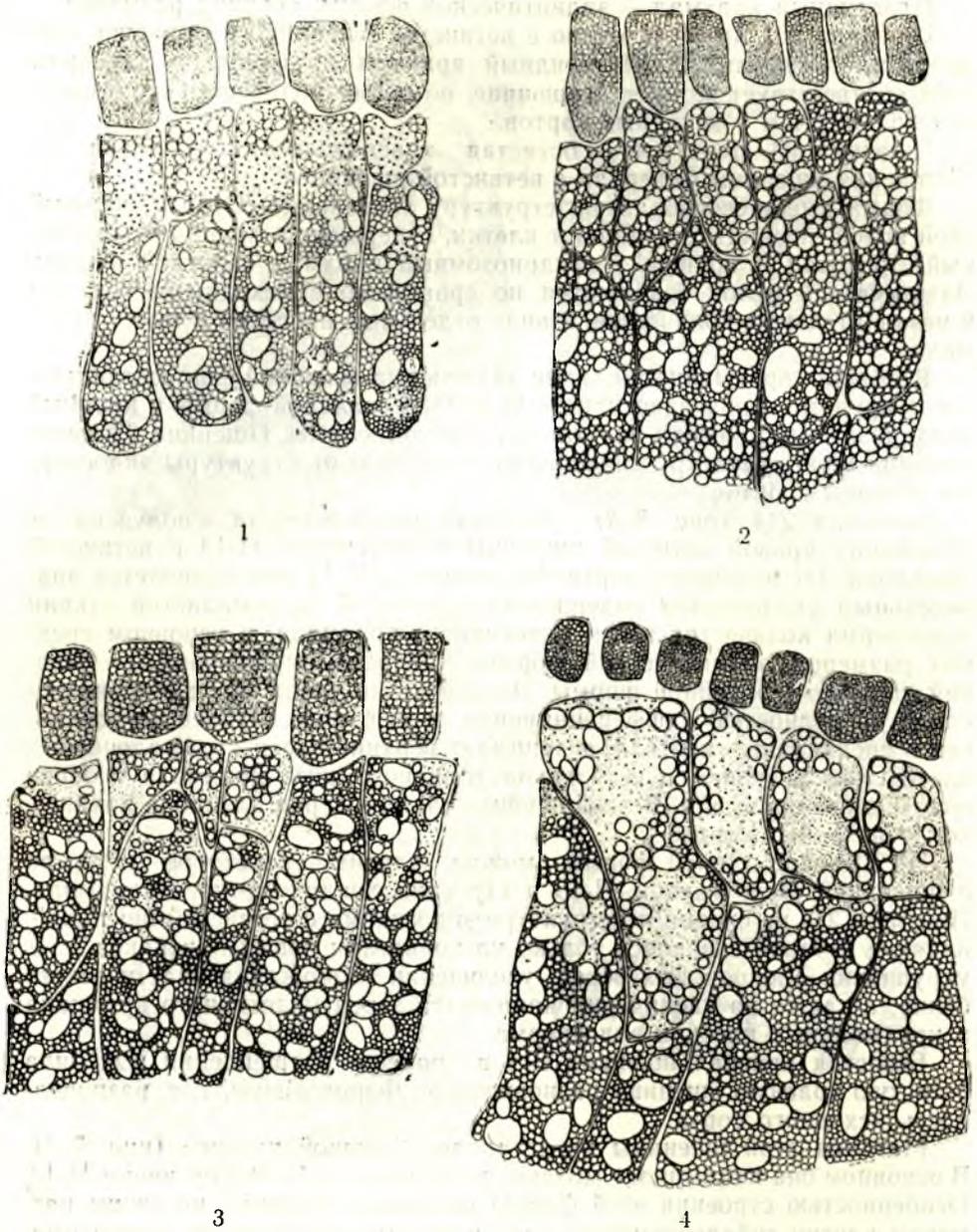
Пшеница 214 (рис. 5, 3) — безостая красноколосая — получена от сближения яровой остистой пшеницы Ферругинеум Н-13 с ветвистой пшеницей. От исходного сорта Ферругинеум Н-13 она отличается значительным увеличением содержания в клетках крахмалистой ткани эндосперма количества зерен пластидного крахмала, в основном средних размеров, эллиптической формы. Хондриозомный крахмал — мелкий, округло-ограненной формы. Эластический белок под алейроновым слоем не полностью дифференцирован, т. е. в ряде случаев не ограничен в специальных клетках, а занимает верхние части крахмалоносных клеток с включением в него групп хондриозомного крахмала и зерен пластидного крахмала. В алейроновых клетках зерна алейрона крупнее, чем у исходных сортов.

На примере данной формы можно уловить некоторое сходство с пшеницей Ферругинеум Н-13 в строении хондриозомного крахмала. Пшеница 214 не сходна по структуре эндосперма с ветвистой пшеницей, влияние которой сказалось только на появлении новых признаков, т. е. укрупнении алейроновых зерен, увеличении содержания эластического белка, а также на увеличении количества зерен пластидного крахмала в крахмальных клетках эндосперма.

Безостая красная пшеница 214 в процессе расщепления выделила остистую красную пшеницу разновидности Ферругинеум, т. е. разновидность исходного сорта.

Мозаика этой пшеницы представляет большой интерес (рис. 5, 4). В основном она напоминает мозаику исходного сорта Ферругинеум Н-13. Особенностью строения этой формы являются огромные по своим размерам клетки субалейронового слоя в крахмалистой ткани эндосперма. В субалейроновом слое много эластического белка и включенных в него зерен пластидного крахмала, мелких, овальной формы, расположенных вдоль стенок клеток. Эластический белок, кроме того, в виде включений входит в крахмалистые клетки эндосперма, преимущественно в верхнюю их часть. В крахмалистой ткани основной фон составляет округло-ограненный хондриозомный крахмал. Пластидный крахмал содержится в небольшом количестве, имеет овальную форму. Алейроновый слой этой пшеницы представлен в виде мелких клеток, по размерам почти в два раза мельче, чем клетки у исходного сорта.

Из приведенных примеров можно сделать заключение, что при сближении мягкой пшеницы с ветвистой возникают различные формы пше-



*Рис. 5.* Структура эндосперма новых форм пшеницы, полученных от сближения яровой пшеницы Ферругинеум Н-13 с ветвистой пшеницей:

1—структура эндосперма яровой пшеницы Ферругинеум Н-13; 2—структура эндосперма ветвистой пшеницы; 3—структура эндосперма безостой красной пшеницы 214, полученной при сближении пшеницы Ферругинеум Н-13 с ветвистой пшеницей; 4—структура эндосперма остистой красной пшеницы 214, полученной при сближении пшеницы Ферругинеум Н-13 с ветвистой пшеницей

ниц. Они могут иметь сходство с прививаемой формой — ветвистой пшеницей или с исходным материнским сортом. Кроме того, могут возникать формы пшеницы, имеющие своеобразную структуру строения эндосперма, не сходную со структурой эндосперма у исходных сортов.

## ВЫВОДЫ

1. Новые формы пшеницы, полученные методом инъекций, характеризуются не только изменением внешних морфологических признаков, но имеют изменения по сравнению с исходными сортами и во внутриклеточной структуре эндосперма.

2. У форм пшеницы, полученных от межсортовых инъекций, имеет место изменение структуры эндосперма в сторону признаков привитого сорта.

3. Формы, полученные от межвидовых сближений, т. е. от сближения мягкой пшеницы с ветвистой, могут иметь в структуре эндосперма признаки, свойственные привитому виду — ветвистой пшенице или исходному виду — мягкой пшенице. Наряду с этим наблюдается образование форм, имеющих своеобразную структуру эндосперма, не сходную со структурой у сближаемых видов.

## ЛИТЕРАТУРА

В. Г. Александров, О. Г. Александрова. О методе изучения строения эндосперма зерна пшеницы. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия У-А, № 22—23, 1936.

В. Г. Александров, О. Г. Александрова. О строении эндосперма зерновки злаков. Обзор. «Ботанический журнал», т. 24, № 1, 1939.

О. Г. Александрова. Анатомия различных типов зерен пшеницы. ДАН СССР, 17, № 7, 1937.

В. Г. Александров, О. Г. Александрова. О начальных стадиях развития эндосперма и зародыша пшеницы. «Ботанический журнал», т. 24, № 5—6, 1939.