

Л. Р. ПЕТРОВА

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ МЕГА- И МИКРОСПОРОГЕНЕЗА ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННОЙ ПРИ ОХЛАЖДЕНИИ И БЕЗ ОХЛАЖДЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Данных по мега- и микроспорогенезу пшеницы и других представителей из семейства злаковых, выращенных при низких температурах почвы, в литературе нам обнаружить не удалось. Для Севера, где преобладает низкая температура почвы, изучение этого вопроса имеет большое значение, так как семенная продуктивность растений зависит в значительной степени от того, насколько успешно шло формирование пыльцы и зародышевого мешка в течение всего вегетационного периода.

В настоящей работе рассматриваются особенности развития тычинки и пестика от заложения их в виде бугорков на конусе нарастания до полного формирования и созревания пыльцы и зародышевого мешка у пшеницы, выращенной при температуре почвы 8—10 и 15—20°. Сравнение дается по фазам развития (трубкование, колошение, цветение) с учетом несовпадения их.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для осуществления поставленной задачи был проведен вегетационный опыт в почвенной культуре с охлаждением и без охлаждения корневой системы. Опыт проводился в 1957—1958 гг. на агробиологическом участке Института биологии Карельского филиала АН СССР.

Для охлаждения почвы в сосудах использована термовегетационная установка, сконструированная А. И. Коровиным (1958), которая позволяла иметь постоянную низкую температуру в зоне распространения корней в почве.

Опыты проводились с яровой пшеницей *Triticum vulgare*, сорта Диамант в двух повторностях. Для анализа был взят колос главного стебля, а в нем средний колосок (восьмой снизу). В колоске изучался второй цветок как наиболее развитый. Исследование мега- и микроспорогенеза производилось обычным цитологическим методом. Материал фиксировался ежедневно смесью Навашина с последующей прсводкой через спирты и смеси и заключением в парафин. Микротомные срезы толщиной в 12 μ окрашивались генциан-виолетом. Окрашенные срезы заключались в пихтовый бальзам для получения постоянных препаратов. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата системы Аббе при одинаковых оптических системах увеличения микроскопа. Исследование пыльцы и ее прорастание на искусственной среде проводилось ускоренным методом, предложенным В. Поддубной-Арнольди.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общие черты мегаспорогенеза пшеницы

Пшеница как одно из важнейших культурных растений с давних пор привлекала внимание исследователей. Благодаря своей практической значимости она изучалась всесторонне. Поэтому вопрос мегаспорогенеза данной культуры рассматривался рядом ученых, зарубежных и отечественных. Так, развитие зачатков или бугорков тычинок и пестика у *Triticum monosocum* подробно описано в капитальном труде И. В. Пэйе по сравнительной органогении цветка (Payeg, 1857). С. И. Голинский (Golinski, 1893) провел большое исследование по злакам. Им подробно исследованы андроец и гинецей у *Triticum vulgare*. Самая полная морфологическая и цитологическая работа по пшенице сделана М. Кернике (Koernicke, 1896). В ней автор рассматривает вопрос о формировании и развитии семязпочки, зародышевого мешка, эндосперма, подробно останавливается на процессе оплодотворения.

Большую работу по изучению формирующейся завязи, семязпочки, зародышевого мешка пшеницы проделали В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1946, 1951). Подробному описанию эмбриогенеза пшеницы посвящены работы М. С. Яковлева (1946, 1950, 1951). Вопросом формирования зародыша пшеницы занималась также М. Д. Иоффе (1952).

В монографии по цитозембриологии основных хлебных злаков, одним из авторов которой является Я. С. Модилезский (1958), наряду с другими злаковыми растениями рассматривается и пшеница.

Большое количество работ, касающихся эмбриогенеза мягкой пшеницы, дает нам возможность ограничиться менее детальным исследованием мегаспорогенеза. Мы в своей работе проследили особенности развития пестика пшеницы, выращенной при охлаждении корневой системы, начиная от заложения его на цветковом примордии и кончая формированием зародышевого мешка.

Плодолистик начинает развиваться на поверхности цветкового примордия после того, как в виде маленького бугорка наметится развитие тычинки. Пестичная меристема формируется из центральной части меристемы цветкового примордия. Бернард (Barnard, 1955) отмечает, что плодолистик пшеницы *Triticum aestivum* формируется путем периклиналичного деления клеток участка дерматогена между адаксиальной (верхней) поверхностью передней тычинки и вершиной цветкового примордия. При дальнейшем делении клеток дерматогена и их производных плодолистик приобретает форму серповидного воротничка на передней стороне вершины цветкового примордия. Рост «воротничка» происходит более быстро на передней стороне, в результате чего молодой плодолистик формируется в образование в виде колпачка. В итоге процесс развития от краев распространяется к основанию колпачка, формируя тем самым гнездо завязи.

И. В. Пэйе дает прекрасную внешнюю морфологическую картину развития плодолика у *Triticum monosocum*. На рис. 1, взятом из его работы, хорошо показано последовательное развитие завязи (плодолика), формирование рылец и заложение семязпочки.

Приводим анатомический анализ формирующегося пестика и его составных частей.

У пшеницы, выращенной при пониженной и нормальной температуре почвы, плодолистик закладывается на поверхности цветкового примордия в виде меристематического бугорка (рис. 2, А и Б). Ткань



Рис. 1. Развитие плодолистика, формирование рылец и заложение семяпочки (по Пэйе)

бугорка составлена из многоугольных клеток, плотно прилегающих друг к другу. Ядра этих клеток крупные с одним-двумя ядрышками, протоплазма густая, зернистая. Вакуолей в этой фазе не наблюдалось. Довольно четко выделяется наружный слой клеток, обычно имеющих в проекции прямоугольную форму — эпидермис.

При охлаждении корневой системы плодолистик в начальные и более поздние фазы развития отличается от плодолистика пшеницы, не подвергавшейся охлаждению, меньшими размерами и меньшей интенсивностью клеточных делений.

В фазе трубкования происходит дифференциация тканей плодолистика. Как на холодной, так и теплой почве в основании плодолистика, который имеет вид серповидного воротничка, начинает формироваться семяпочка (рис. 3, А и Б).

Как указывает Бернгард, в семяпочку развивается вершина цветкового примордия. Нам этого процесса проследить не удалось, поэтому ограничимся данными этого автора.

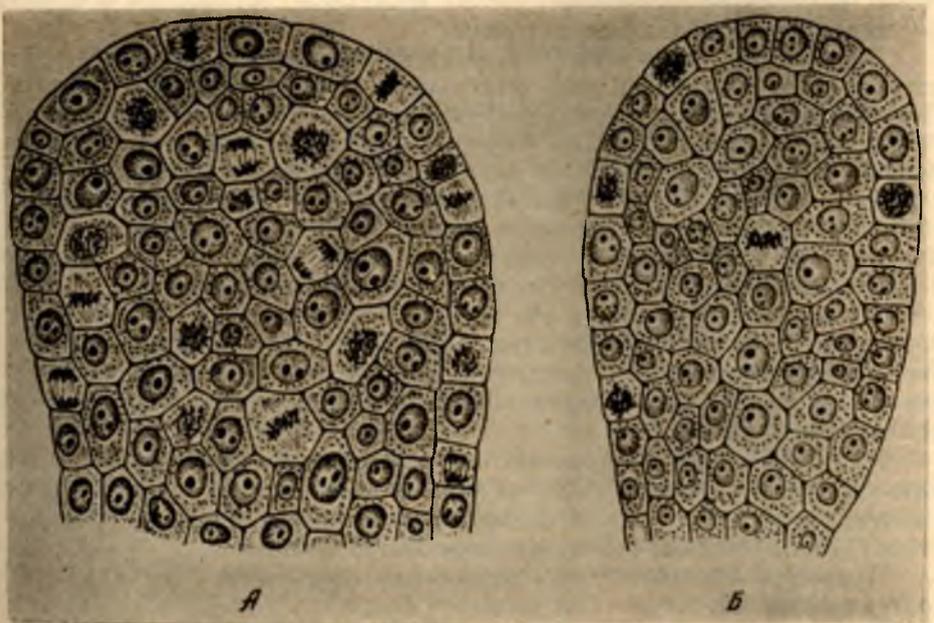


Рис. 2. Меристематический бугорок плодолистика пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

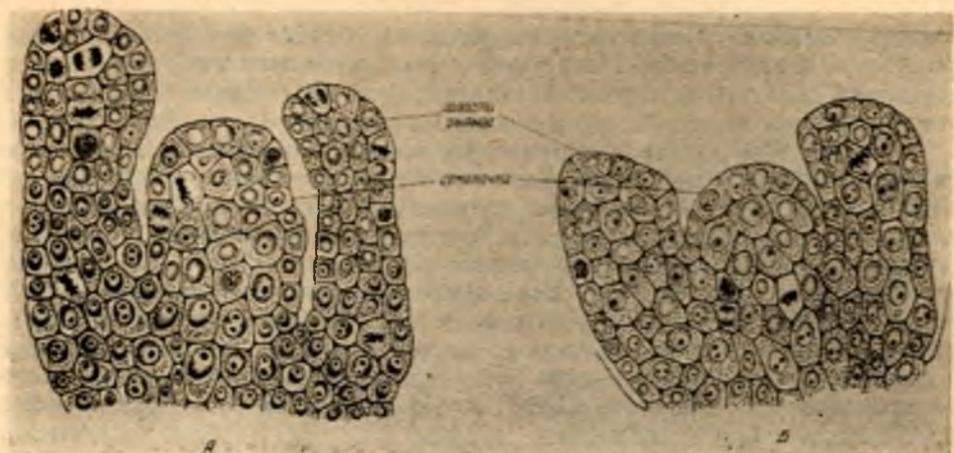


Рис. 3. Продольный разрез через молодой пестик пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

Семяпочка у злаков в начальные стадии развития занимает атропное положение и только постепенно она поворачивается и занимает окончательное анатропное положение. Это было показано сравнительно давно рядом исследователей. Процесс поворота семяпочки описан еще Гебелем (Goebel, 1933) на ячмене. Особенно хорошо представлены все фазы поворота в исследовании Шнарфа (Schnarf, 1926) по развитию семяпочки *Coleanthus subtilis* Seidl.

Наши наблюдения над семяпочками пшениц подтверждают данные указанных авторов.

Сравнивая анатомическое строение пестика растений пшеницы, выращенных при температуре почвы 15—20 и 8—10°, на ранней стадии развития (рис. 3, А и Б) можно отметить, что на холодной почве пестик стлчается меньшими размерами, менее развитой семяпочкой, слабой интенсивностью клеточных делений. В обоих вариантах опыта в семяпочке хорошо различается наружный слой клеток — эпидермис. Ядра всех клеток пестика, в том числе и семяпочки, крупные, с одним или двумя ядрышками, протоплазма занимает всю полость клетки. В пестике на данной стадии развития уже наблюдается ясная дифференциация рылец, которые в виде двух лопастей охватывают семяпочку. Рыльца формируются в результате удлинения верхушки плодолистиков.

Развитие семяпочки, как указывает Е. Н. Герасимова-Навашина (1957), начинается с меристематического состояния и, следовательно, так или иначе подчиняется законам развития меристемы. Автор отмечает, что семяпочка с развивающимся в ней зародышевым мешком проходит последовательно ряд фаз, аналогичных тем, которые можно наблюдать на любом непрерывно растущем осевом органе, например, верхушке корня.

Наши наблюдения за ходом развития семяпочки подтверждают данные упомянутого исследователя. На ранней стадии развития семяпочка имеет явные признаки меристематической ткани, характеризующейся энергичным делением клеток.

При дальнейшем развитии гинецея, в фазе трубкования, в семяпочке продолжается дифференциация ее составных частей. Прежде всего следует отметить заложение интегументов. Как и плодолистик (Бернард, 1955), они возникают посредством периклиналиного деления кле-

ток дерматогена. У семяпочки пшеницы образуется два интегумента — наружный и внутренний. Интегументы закладываются в то время, когда начинает делиться материнская клетка мегаспор, причем внутренний интегумент образуется по времени раньше наружного.

На рис. 4,Б показана семяпочка с внутренним интегументом и материнской клеткой мегаспор, находящейся в стадии митотического деления. Несколько позже, во время деления материнской клетки мегаспор и образования четырех, лежащих друг над другом мегаспор, наблюдается начало образования наружного интегумента (рис. 4, А). Каждый интегумент состоит из двух слоев приблизительно одинаковых по размерам клеток, имеющих крупные ядра и мелкозернистую протоплазму. Интегументы все время остаются совершенно свободными. Причем наружный интегумент в своем росте сильно отстает от внутреннего и, как известно (Кернике, 1896; Александров, 1943), вскоре вслед за оплодотворением полностью разрушается. Внутренний интегумент, напротив, сохраняется и образует семенную кожуру зрелого плода.

Если сравнивать строение завязи и семяпочки растений пшеницы на рассматриваемой стадии развития, выращенных при различной температуре почвы, то можно отметить следующее (рис. 4, А и Б). При нормальных температурных условиях почвы пестик имеет хорошо выраженное опушенное рыльце и крупную завязь, в которой помещается семяпочка. Последняя имеет два вполне развитых интегумента, кото-

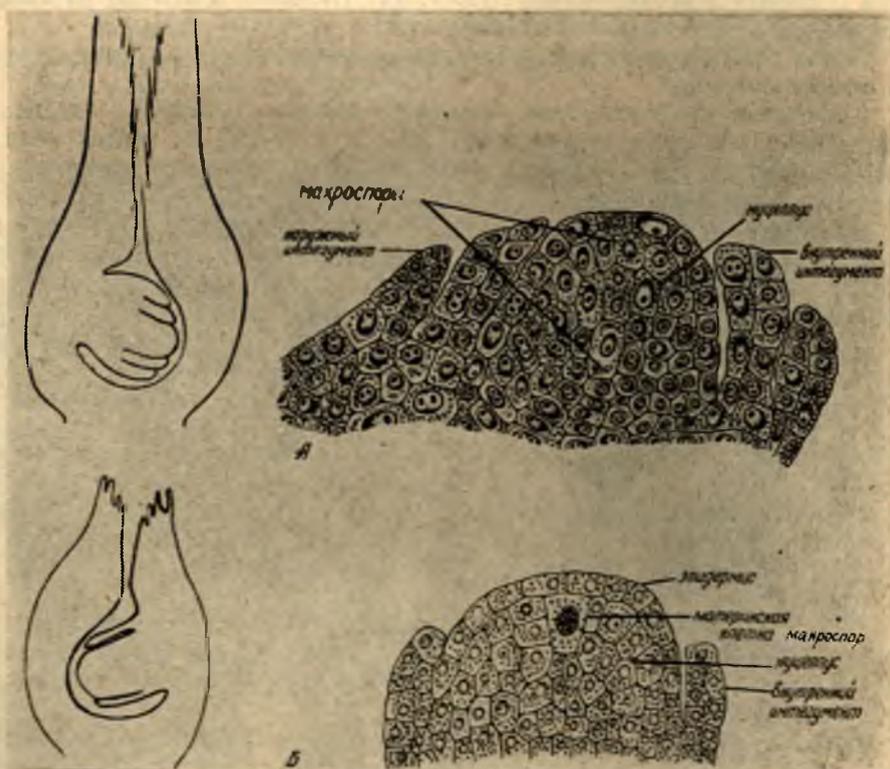


Рис. 4. Продольный разрез через пестик и семяпочку пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

рые еще не охватывают всю семяпсчку. В семяпочке можно ясно различить четыре мегаспоры; они имеют крупные ядра и густую зернистую протоплазму. Нижняя из четырех клеток более вытянута по длине семяпочки. Она является родоначальником зародышевого мешка. Клетки нуцеллуса также имеют крупные ядра и зернистую протоплазму.

Охлаждение корневой системы прежде всего очень сильно задерживает рост пестика в целом и семяпочки в частности. Кроме того, наблюдается и отставание в развитии рассматриваемых органов. Рыльце пестика еще слабо выражено, опушение только начинает появляться. В семяпочке развит лишь один внутренний интегумент. Наружный интегумент появляется значительно позже. В верхней части семяпочки из субэпидермальной клетки нуцеллуса возникает одна материнская клетка мегаспор. Она довольно крупная, вакуолей не имеет и заполнена густой плазмой. Ядро также крупное, в нем наблюдается митотическое деление. Клетки эпидермиса, который покрывает семяпочку снаружи, имеют прямоугольную форму. Клетки нуцеллуса многоугольной формы, протоплазма заполняет всю полость клетки. Размеры ядер в клетках эпидермиса и нуцеллуса семяпочки пшеницы, выращенной при охлаждении корневой системы, заметно меньше ядер клеток этих же тканей семяпочки пшеницы, корневая система которой не подвергалась охлаждению.

В фазе трубкования у пшеницы обоих вариантов опыта происходит дальнейшее разрастание семяпочки и формирование зародышевого мешка (рис. 5, А и Б). Однако при пониженной температуре почвы эти процессы идут значительно медленнее, чем при температуре почвы 15—20°. Так, при охлаждении корневой системы начало образования четырех мегаспор наблюдалось лишь 19/VII 1957 г., на 9 дней позже, чем при нормальной почвенной температуре. В это время при температуре почвы 15—20° семяпочка достигла значительных размеров, имела хорошо развитые интегументы, нуцеллус и четыре мегаспоры довольно крупных размеров. В двух верхних мегаспорах идет дегенерация ядер. Во многих клетках интегументов, нуцеллуса, эпидермиса наблюдался мейозис. Материнские клетки зародышевого мешка в этот период имеют

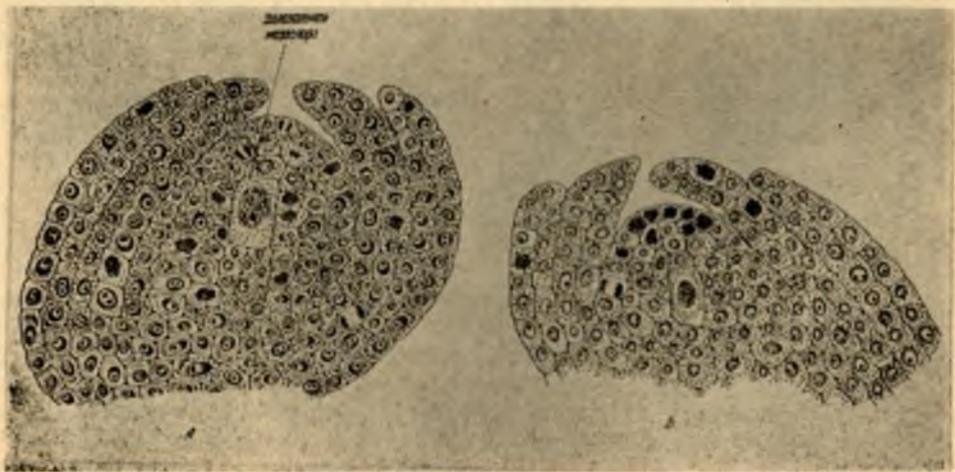


Рис. 5. Строение семяпочки пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

очень крупные ядра и густую протоплазму. Особенно сильно развита халазальная мегаспора, которая впоследствии образует зародышевый мешок.

Семяпочка растений, выращенных при температуре почвы 8—10°, характеризуется сравнительно меньшими размерами всех составляющих ее частей. Особенно резко отличаются по своим размерам мегаспоры и в частности халазальная мегаспора. Можно также указать на меньшие размеры ядер всех клеток, составляющих семяпочку. Количество митотических делений несколько меньше по сравнению с семяпочкой пшеницы, корневая система которой не подвергалась охлаждению. Это, безусловно, свидетельствует о том, что при охлаждении корневой системы ростовые процессы и развитие в семяпочке проходят замедленно.

Таким образом, по нашим наблюдениям, низкая температура почвы довольно сильно сказывается на процессе мегаспорогенеза. Результатом ее отрицательного действия является то, что завязь и формирующаяся в ней семяпочка имеют намного меньшие размеры по сравнению с соответствующими органами пшеницы, корневая система которой охлаждению не подвергалась.

Более детальные (в фазе колошения) сравнительно-анатомические исследования зародышевого мешка пшеницы, выращенной при различном температурном режиме почвы, показали, что при охлаждении корневой системы в его строении происходят некоторые отклонения (рис. 6, А и Б).

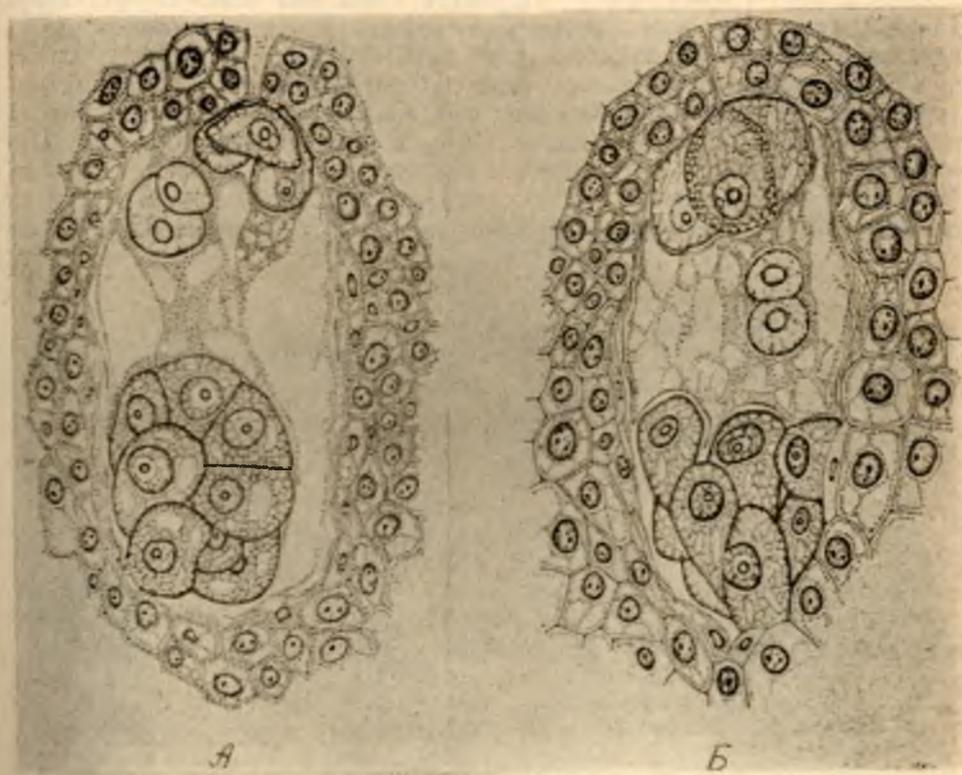


Рис. 6. Строение зародышевого мешка пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

Яйцеклетка зародышевого мешка пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20°, довольно крупная, располагается близко к микропиле, образованной внутренним интегументом. Ядро ее крупное, округлой формы, с большим ядрышком. В яйцеклетке ясно различимы две вакуоли. На нашем рисунке (6, А) яйцеклетка прикрывает сверху две синергиды, находящиеся под ней и расположенные симметрично. Они продолговатой формы, содержат несколько вытянутые ядра с ядрышками, протоплазму и по одной крупной вакуоле (нами показана лишь часть синергид, поэтому вакуоли незаметны). Немного ниже яйцевого аппарата в густой массе протоплазмы располагаются полярные ядра. Одно из них несколько меньше другого. В полярных ядрах четко выделяется ядрышко. В халазальном районе зародышевого мешка располагается вторая группа клеток, состоящая из антипод. Их число достигало восьми. Антиподы сильно разросшиеся, плотно прилегающие друг к другу. Ядра их крупные, протоплазма сильно вакуолизированная. Вакуоли имеют лучистое расположение. Микропилярная группа клеток соединяется с халазальной мощным центральным тяжом протоплазмы, также сильно вакуолизированной. В микропилярном конце зародышевого мешка вакуоли довольно мелкие. По периферии полости зародышевого мешка слой протоплазмы очень тонкий и различается с трудом. Клетки нуцеллуса, прилегающие непосредственно к зародышевому мешку, претерпевают ослизнение и разрушение. От многих из них остались лишь одни клеточные оболочки, некоторые находятся на начальных стадиях облитерации.

В зародышевом мешке пшеницы, выращенной при охлаждении корневой системы, можно отметить некоторые структурные особенности (рис. 6, Б). Прежде всего он несколько меньших размеров. В отношении яйцевого аппарата этого сказать нельзя. Наоборот, яйцеклетка и синергиды имеют довольно крупные размеры, несколько даже превышающие размеры таких же клеток у зародышевого мешка растений, произрастающих при температуре почвы 15—20°. Яйцеклетка имеет вытянутую форму и узким концом направлена к микропиле. Крупное ядро с ядрышком расположено в апикальном конце клетки, направленном к центру зародышевого мешка. В яйцеклетке накапливаются крахмальные зерна, расположенные в два-три слоя. В яйцеклетке ранее рассматриваемого нами зародышевого мешка подобной картины наблюдать не приходилось. Это, по-видимому, является до некоторой степени особенностью пшеницы, выращенной на охлажденной почве.

До настоящего времени в специальной литературе не указывалось на присутствие крахмала в яйцеклетках пшеницы и других злаков. Однако у ряда других растений некоторые авторы отмечали наличие крахмала в яйцеклетке. Например, гистохимические наблюдения над эмбриогенезом орхидей, проведенные Н. В. Цингер (1958), показали, что в яйцеклетке *Cypripedium* до оплодотворения видны довольно многочисленные крахмальные зерна, которые после оплодотворения быстро исчезают. Не являясь типичным для большинства растений, отложение крахмала в яйцеклетке все же отмечено и для ряда других форм, в том числе для *Aspidistra*, *Medicago sativa*, *Portulaca oleracea* и др. (Магешвари, 1954). Крахмал, образовавшийся внутри яйцеклетки в зародышевом мешке до оплодотворения, т. е. в довольно ранней стадии ее развития, является, по всей вероятности, результатом деятельности протоплазмы, так как пластид в яйцеклетке и вообще в зародышевом мешке нам обнаружить не удалось. Протоплазма же в рассматриваемом зародышевом мешке занимает почти всю полость, образуя как бы сеть, состоящую из крупных ячеек. На вершине зародышевого мешка довольно

симметрично располагаются синергиды. Ядра их крупных размеров, протоплазма несколько вакуолизирована. В центре зародышевого мешка (ближе к его микропиллярному концу) видны два больших полярных ядра. Они одинаковых размеров, округлой формы и находятся в тяже густой плазмы, идущей от антипод к яйцевому аппарату. Строение и количество антиподальных клеток ничем существенным не отличаются от пшеницы, корневая система которой не охлаждалась. Клетки антипод располагаются в халазальном конце зародышевого мешка, тесно соприкасаясь друг с другом. Ядра их крупные, с ядрышками. В клетках наблюдается типичное лучистое расположение вакуолей. По краям полости зародышевого мешка также наблюдается разрушение клеток нуцеллуса.

Таким образом, изучение зародышевого мешка пшеницы, выращенной на охлажденной почве, показало, что формирование его происходит с некоторыми отклонениями по сравнению с зародышевым мешком пшеницы, выращенной при нормальной температуре почвы. Так, на теплой почве полное созревание зародышевого мешка наступило 16/VII, а на охлажденной 23/VII 1957 г., т. е. на семь дней позже. Существенным отличием является различие в размерах завязи, семяпочки и в целом зародышевого мешка, что приводит к тому, что на охлажденной почве формируется и щуплая, меньших размеров, с небольшим удельным весом зерновка, а все это, безусловно, сказывается на урожайности пшеницы.

На основе наших исследований по мегаспорогенезу пшеницы можно сделать общий вывод, что низкая температура почвы оказывает задерживающее влияние на весь ход данного процесса, начиная от заложения плодolistика и кончая формированием зародышевого мешка. Влияние низкой температуры почвы сказывается, во-первых, в замедленном темпе развития пестика, мегаспорангия и мегаспор; во-вторых, в снижении интенсивности ростовых процессов: клеточных делений, роста клеток, в результате чего меньше размеры пестика, семяпочки и составляющих ее частей.

Общие черты микроспорогенеза пшеницы

Литературные данные по изучению микроспорогенеза у пшеницы исчерпываются немногими работами. Исследования в указанном направлении производили С. И. Голинский (1893), М. Кернике (1896), М. Накао (Nakao, 1911), Балли (Bally, 1912), В. Де-Моль (De-Mol, 1924). Но они ограничивались изучением отдельных фаз этого процесса. Лишь С. И. Голинский рассматривает пыльник пшеницы с момента образования его в виде меристематического бугорка до созревания в нем пыльцевых зерен. М. Кернике, описывая мейозис у *Triticum vulgare*, дает картину диакинеза и второго деления материнских клеток пыльцы. М. Накао и В. Де-Моль занимались изучением редукционного деления у важнейших хлебных злаков, в том числе и пшеницы. А. С. Афанасьева (1941) провела довольно большое сравнительное исследование редукционного деления и образования пыльцы у пшеницы нормальной и рентгенизированной. Детальные исследования развивающейся тычинки пшеницы в связи с общей физиологией цветка проведены М. М. Лодкиной (1952, 1957). Для выяснения особенностей микроспорогенеза у пшеницы, корневая система которой подвергалась охлаждению, мы в своих исследованиях также довольно подробно оставили на нем. Его описание начинаем с самых ранних этапов развития и кончаем формированием готовой к оплодотворению пыльцы. Правда, начальные стадии заложения тычинок проследить не удалось,

но можно сослаться на данные Бернарда, который, описывая гистогенез соцветия и цветка у *Triticum aestivum* L., дает прекрасную картину происхождения колоскового и цветкового примордиев, а также рассматривает дифференциацию колоска и цветка. Согласно Бернарду, тычинка формируется на конусе нарастания цветкового примордия путем периклиналиного деления клеток гиподермы.

Наши исследования по микроспорогенезу начаты с момента, когда тычинка заложена на конусе нарастания цветкового примордия в виде меристематического бугорка. На рис. 7, А и Б изображены продольные срезы через тычинку пшеницы, выращенной при различной температуре почвы. Все клетки тычиночного бугорка многоугольной формы, ядра крупные с одним или двумя ядрышками, вакуоли отсутствуют. В некоторых клетках тычинки наблюдается митотическое деление. На рисунке ясно видно, что у пшеницы, выращенной на охлажденной почве, клетки, составляющие ткань тычинки, имеют более крупные размеры по сравнению с клетками тычинки пшеницы, не подвергавшейся охлаждению. Количество клеток и митозов, происходивших в них, меньше. Подобная картина наблюдается и в более поздней стадии развития тычинки, когда в ней уже произошла дифференциация на тычиночную нить и пыльник (рис. 8, А и Б).

Таким образом, здесь сохраняется общая закономерность в отношении количества митозов, клеток и их размера, свойственная конусу нарастания колоса, колоска, цветка: меньше клеток и митозов, размеры клеток большие.

Переходя к описанию микроспорогенеза, начиная со стадии образования материнских клеток пыльцы, нужно отметить, что данная ста-

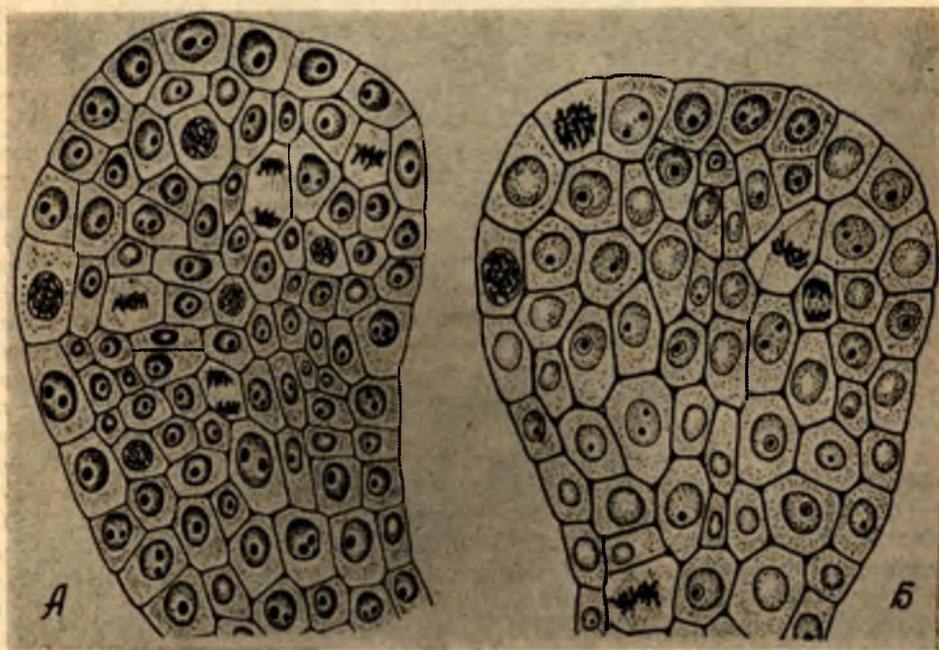


Рис. 7. Начальные стадии развития тычинки пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

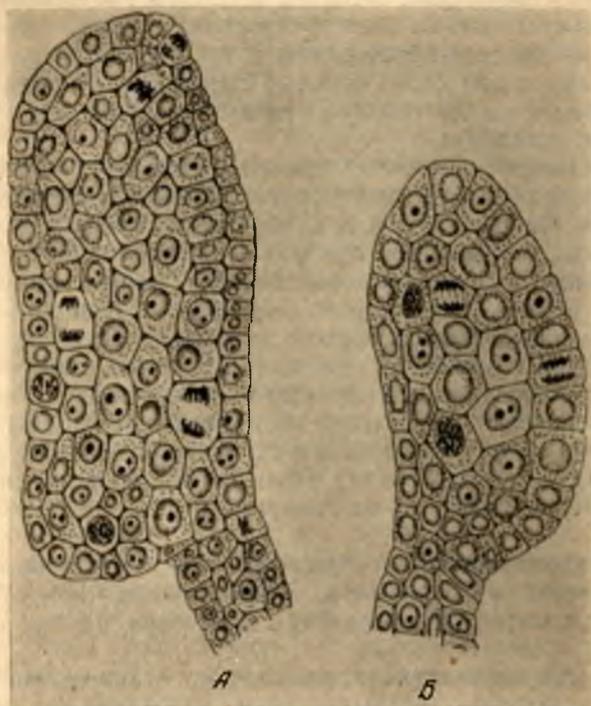


Рис. 8. Продольный разрез через дифференцированную тычинку пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б)

(рис. 9 и 10, А). Клетки эпидермального слоя вытянуты по длине пыльника и довольно крупных размеров. Одной такой клетке соответствует 3—6 клеток подстилающего слоя. Ядра клеток эпидермиса крупные, протоплазма сильно вакуолизирована, в тяжах ее накапливается большое количество крахмальных зерен. Следует отметить, что крахмал откладывается не во всех эпидермальных клетках, а лишь в клетках внутренней стенки пыльника и прилегающих к связнику. Под эпидермисом расположен слой клеток, имеющих более или менее кубическую форму — будущий фиброзный слой. Протоплазма клеток этого слоя не очень густая; появились маленькие вакуоли, ядра значительных размеров. Внутренний слой пыльника — тапетум состоит из крупных клеток, ядра которых (почти все) находятся в стадии митотического деления. Дочерние ядра, образовавшиеся при делении, оказываются заключенными в одной оболочке, так как перегородки, отделяющие их друг от друга, быстро рассасываются. Плазма этих клеток очень густая, содержит множество вакуолек. Между фиброзным слоем и тапетумом располагается тонкий слой вытянутых клеток, который, по мнению М. М. Лодкиной (1957), отчленяется тапетумом и, таким образом, является вторичным его производным. Центральную часть пыльника занимают материнские клетки пыльцы. Они располагаются в два ряда вдоль стенок пыльцевого гнезда. Количество материнских клеток пыльцы, наблюдаемых на поперечных срезах отдельных гнезд молодого пыльника, большей частью колеблется от 3 до 5. Они лежат крестообразно вокруг центра каждого отдельного гнезда пыльника, плотно прилегая друг к другу. Ядра их довольно крупных размеров, с одним или

для совпадает с фазой трубкования. В это время тычинки при температуре почвы 15—20 и 8—10° резко отличаются друг от друга по внешнему виду. На холодной почве их рост явно задержан.

На поперечном и продольном срезах, сделанных через пыльники (рис. 9, А и Б; рис. 10, А и Б) видно, что при различной температуре почвы анатомическое строение их резко различается при одной и той же фазе развития (по срокам эти фазы не совпадают; на холодной почве фаза трубкования наступила позже на 18 дней).

На этой фазе при температуре почвы 15—20° наблюдается четкая дифференциация клеток тканей пыльника. Его стенка состоит из четырех слоев клеток

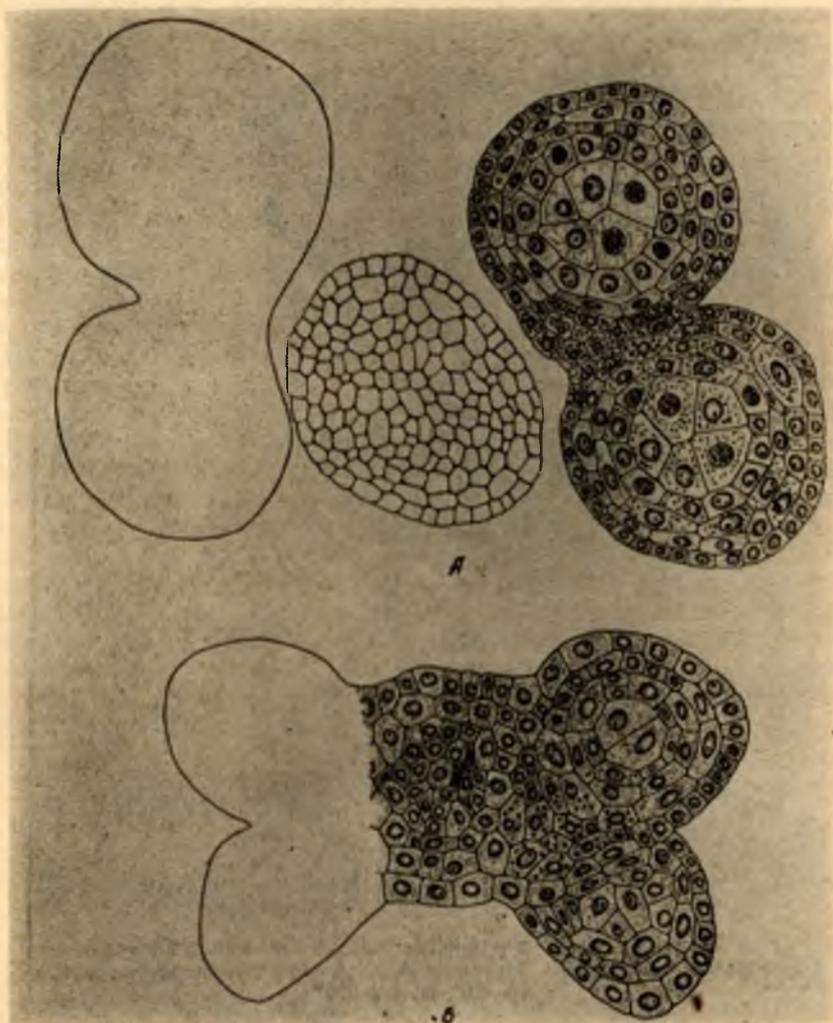


Рис. 9. Продольный разрез через пыльник пшеницы во время образования материнских клеток пыльцы. А — при температуре почвы 15—20°, Б — 8—10°

двумя ядрышками и нередко различной величины. Протоплазма материнской клетки пыльцы густая, зернистая, ее тяжи имеют лучистое расположение. Наблюдается подготовка ядер к мейозису.

Пыльники пшеницы, выращенной при пониженной температуре почвы, находятся в это время на более ранней стадии дифференциации клеток и тканей. В них можно различить также четыре слоя клеток, составляющих стенку пыльника, и два ряда материнских клеток пыльцы, плотно прижатых друг к другу (рис. 9 и 10, Б). Клетки эпидермиса прямоугольной формы, ядра крупные, протоплазма слегка вакуолизирована. Крахмальных зерен в клетках этого слоя не обнаружено. По всей вероятности, они накапливаются в более поздний период развития пыльника, когда формируется двуядерный тапетум и начинается мейотическое деление материнских клеток пыльцы. В это время

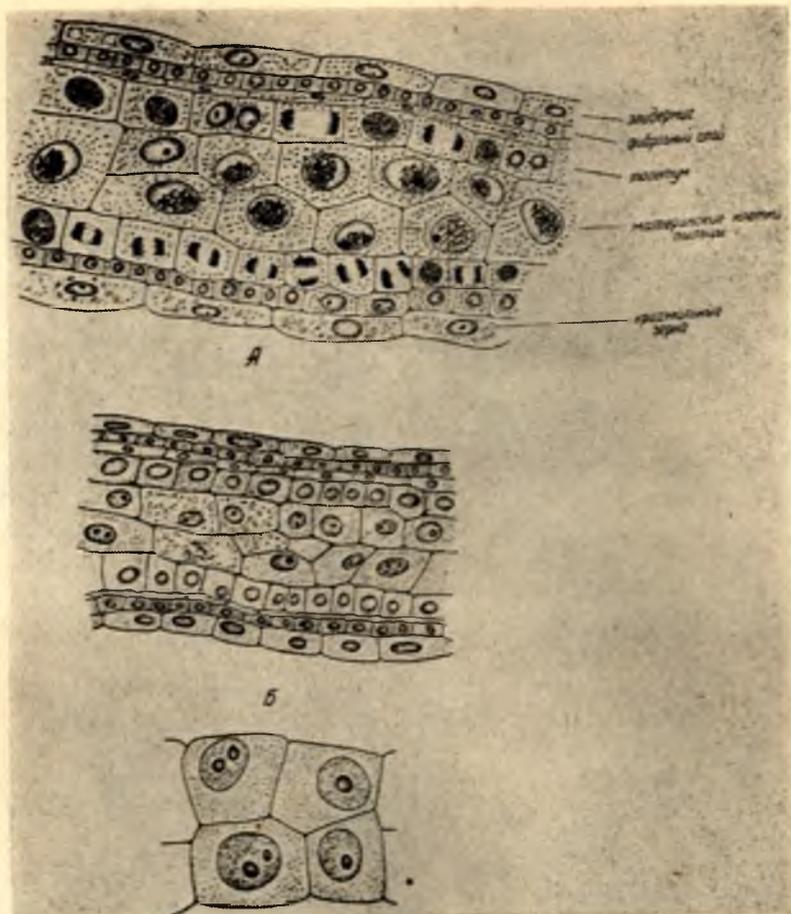


Рис. 10. Поперечный разрез через пыльник пшеницы во время образования материнских клеток пыльцы. А — при температуре почвы 15—20°, Б — 8—10°

мелкие крахмальные зерна в незначительном количестве накапливаются в клетках, прилегающих к связнику. Клетки будущего фиброзного слоя довольно мелкие, каждой клетке эпидермиса соответствует две-три клетки этого слоя. Тапетум состоит из таблитчатых, наполненных густым содержимым, но еще одноядерных клеток. Между фиброзным слоем и тапетумом находится один слой клеток, в дальнейшем исчезающий. Ядро материнской клетки пыльцы находится в стадии покоя. Оно обладает тонкой зернисто-сетчатой структурой и содержит от одного до трех ядрышек. Протоплазма слегка вакуолизирована. Материнские клетки пыльцы по своему строению очень сильно напоминают меристематические клетки конуса нарастания колоса, колоска, цветкового примордия и бугорка тычинки.

Это позволяет подтвердить предположение М. М. Лодкиной о природе спорогенных клеток и полностью присоединиться к ее мнению о том, что археспориальная ткань не возникает как новообразование из окружающей ткани, а представляет собой первичную верхушечную меристему, сохранившую меристематическое состояние и временно усилившую свою активность в этой части пыльника.

Сравнивая рисунки 9 и 10, Б с рисунками 9 и 10, А, можно отметить, что все клетки, составляющие ткань пыльника на холодной почве, значительно мельче таких же клеток пыльника пшеницы, сформировавшегося при нормальных условиях. Эта особенность, как мы увидим дальше, сохраняется на протяжении всего развития тычинки, вплоть до зрелой пыльцы. Размеры клеток свидетельствуют об отставании ростовых процессов в пыльнике. Наблюдается задержка и в дифференциации. Об этом довольно наглядно говорят наши иллюстрации. Позднее в этой же фазе трубкования наблюдаются также заметные различия в росте и развитии рассматриваемых нами тычинок. На холодной почве размер их почти в два раза меньше, чем на теплой, тычиночная нить значительно короче.

На продольном срезе, сделанном через пыльник пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20°, можно заметить, что материнские клетки пыльцы увеличиваются в размере; вместе с тем увеличиваются их ядра и ядрышки. Сами клетки начинают обособляться друг от друга, меняя несколько свою форму. Располагаются они в один ряд замкнутым кругом вдоль выступающего слоя (тапетума) и образуют кольцо. Внутри каждого гнезда пыльника остается полость (рис. 11, А). Такое расхождение материнских клеток пыльцы продолжается до образования тетрад микроспор. В ядрах материнских клеток происходит мейозис. Клетки тапетума большей частью двуждерные, их протоплазма сильно вакуолизирована. Ко времени окончания мейозиса в материнских клетках пыльцы связь между клетками тапетума начинает нарушаться. В цитоплазме возникают крупные вакуоли. В клетках внутреннего эпидермиса накапливается большое количество крахмала.

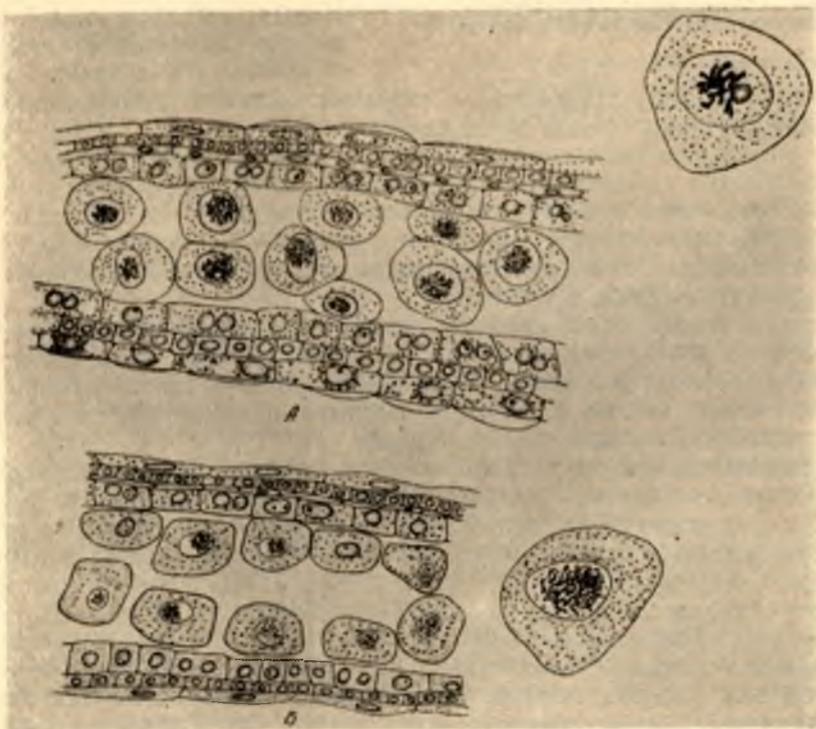


Рис. 11. Продольный разрез через пыльник пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б) (фаза трубкования)

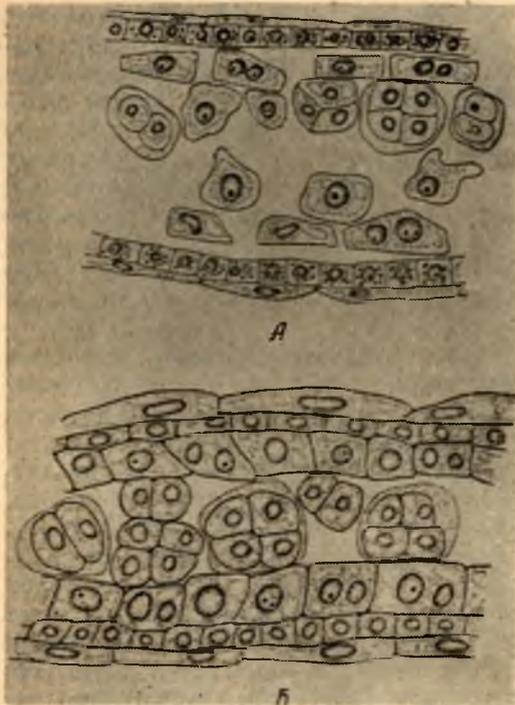


Рис. 12. Продольный разрез через пыльник пшеницы с тетрадами микроспор. А — при температуре почвы 15—20°, Б — 8—10°

каких-либо резких отклонений в строении клеток. Микроспорогенез проходит со значительной задержкой.

В результате последовательного или сукцессивного деления материнской клетки пыльцы образуются четыре пыльцевые клетки — микроспоры. Они остаются некоторое время соединенными в тетраду. Второе деление мейозиса нам проследить не удалось, так как для этого требовалось специальное цитологическое исследование. Мы ограничимся его результатами (рис. 12, А и Б).

Как на теплой, так и холодной почве тетрады микроспор образуются в фазу трубкования, когда на растении развито пять настоящих листьев и появляется шестой. Колос уже хорошо развит. Размеры рассматриваемого цветка, в целом, и тычинки, в частности, на холодной почве несколько меньше, чем на теплой.

Тетрады пыльцы не располагаются в гнездах пыльника цепочкой, как материнские клетки пыльцы, а лежат в них осособленно друг от друга. У пшеницы, выращенной при различной температуре почвы, состояние клеток, составляющих стенки пыльцевого гнезда и пыльцы, различное. Так, при нормальной температуре почвы в пыльцевом гнезде имеются тетрады микроспор, а также обособившиеся пыльцевые клетки (рис. 12, А). Как известно, оболочка материнской клетки пыльцы, окружающая тетраду, постепенно растворяется, и пыльца освобождается. После распада тетрады на составные части край каждой отдельной пыльцевой клетки становится извилистым. Затем эти извилины увеличиваются, сильно вытягиваются, и пыльцевые зерна принимают амебообразную форму, переходящую затем в округлую. На нашем рисунке

При охлаждении корневой системы в это время материнские клетки пыльцы располагаются, как и у пшеницы, выращенной без охлаждения, в два слоя, образуя между ними полость (рис. 11, Б). Состояние материнских клеток иное — они находятся на начальной стадии редукционного деления. В ядре четко выявляются тонкие хроматиновые нити, ясно различимо ядрышко. Протоплазма материнских клеток сильно вакуолизирована. Клетки тапетума одноядерные и двуядерные, таблитчатой формы с заполняющей ее зернистой протоплазмой.

Таким образом, сравнивая строение пыльника пшеницы, выращенной на охлажденной почве, с пыльниками пшеницы, не подвергавшейся охлаждению (на одной и той же стадии развития), можно отметить, что развитие материнских клеток пыльцы и в целом тканей пыльника в варианте с охлаждением идет замедленно, но без

можно проследить весь генезис формирования пыльцевого зерна. По мере созревания пыльцы тапетум претерпевает большие изменения. Клетки его постепенно отделяются, в ядрах появляются признаки дегенерации. В клетках фиброзного слоя накапливается большое количество крахмальных зерен. Эпидермис остается в виде тонкого слоя сильно вытянутых клеток.

На охлажденной почве в это время слои клеток, составляющие стенку пыльника, все еще хорошо выражены и не претерпевают особых изменений. Несмотря на то, что уже образовались тетрады микроспор, в клетках тапетума даже не заметно каких-либо следов растворения (рис. 12, Б).

В фазе колошения на теплой и холодной почве формируется одноядерная пыльца (рис. 13, А и Б). Строение ее как на теплой, так и холодной почве одинаковое. Как видно из рисунка, молодое пыльцевое зерно довольно правильной формы. Протоплазма занимает всю полость пыльцевого зерна, имеется несколько небольших вакуолей. Ядро пыльцевого зерна крупное, несколько сдвинуто к его наружному краю, с одним или двумя ядрышками. В клетках фиброзного слоя хорошо видны своеобразные утолщения клеточных оболочек и дегенерирующие ядра. Тапетум постепенно исчезает. От него остаются лишь отдельные клетки, остатки ядер и узкая полоска плазмы, прижатая к фиброному слою.

При охлаждении корневой системы, как показали наши наблюдения, клетки тапетума сохраняются дольше, чем при нормальной температуре почвы. По-видимому, этому слою, играющему важную физиологическую роль при формировании спорогенных клеток, на охлажденной почве принадлежит еще более важная роль, так как поступление питательных веществ из нее несколько задерживается, а все питание, поступающее в спорогенную ткань, должно проникать через тапетальный слой. Когда пыльцевое зерно полностью сформируется, тапетальные клетки, выполнив свою основную функцию, постепенно исчезают. Таким образом, здесь мы видим тесную связь между развивающейся пыльцой и состоянием тапетального слоя.

В дальнейшем в фазе колошения происходит формирование двухклеточного пыльцевого зерна (рис. 14, А и Б). Меньшая линзообразная клетка — генеративная, большая округлая клетка — вегетативная. Строение двухклеточной микроспоры у пшеницы, выращенной при охлаждении и без охлаждения корневой системы, одинаково. Снаружи микроспора покрыта двумя оболочками, внутреннее содержимое ее представлено зернистой протоплазмой и одной довольно крупной вакуо-

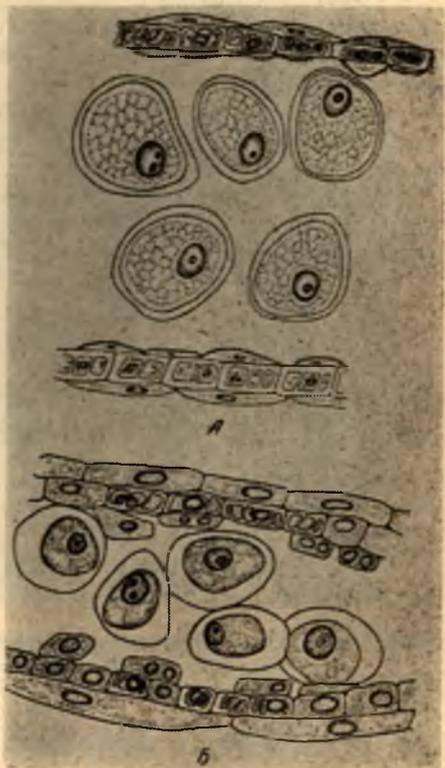


Рис. 13. Продольный разрез через пыльник пшеницы, выращенной при температуре почвы 15—20° (А) и 8—10° (Б), с одноядерной пыльцой (фаза колошения)

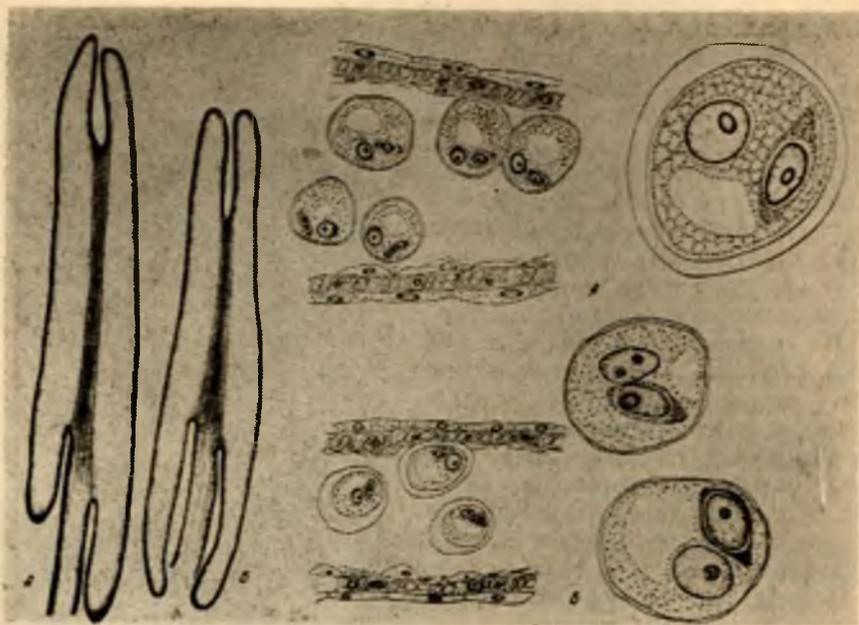


Рис. 14. Продольный разрез через пыльник пшеницы с двуклеточной пыльцой. А — при температуре почвы 15—20°, Б — 8—10°

лей. Вегетативная и генеративная клетки особых различий, кроме размеров, также не имеют. На холодной почве они заметно меньше размером по сравнению с пыльцой пшеницы, корневая система которой не подвергалась охлаждению. От размера пыльцевого зерна в некоторой степени зависит и жизнеспособность будущего зародыша, так как первое время после оплодотворения питание образовавшегося зародыша идет за счет веществ, содержащихся в пыльцевом зерне. Естественно, что у более крупного пыльцевого зерна будет развита и более мощная пыльцевая трубка, а также наиболее способные к оплодотворению спермии, а следовательно, и лучшая возможность к оплодотворению.

Поскольку одних цитологических показателей недостаточно, чтобы судить о фертильности пыльцы, сформированной на холодной почве, мы провели анализ на определение жизнеспособности пыльцы методом окрашивания и проращивания. В качестве красителя применяли ацетокармин. Этот метод окрашивания основан на том, что нормальная (фертильная) пыльца окрашивается в красный цвет, abortивная остается прозрачной. Одновременно проводили определение фертильности пыльцы проращиванием пыльцевых зерен на сахарных растворах с агаром, предварительно подобрав годную для этого концентрацию сахара.

Результаты такого анализа показали, что жизнеспособность пыльцы при нормальной температуре почвы — 94,3%, при температуре почвы 8—10° — 92%, т. е. разница очень незначительна.

Таким образом, при охлаждении корневой системы пыльца формируется нормальная, вполне жизнеспособная, только размеры ее меньше, чем у пыльцы пшеницы, выращенной при нормальной температуре почвы.

Из всего вышесказанного по микроспорогенезу пшеницы, выращенной при различной температуре почвы, можно сделать следующие выводы.

1. Низкая температура почвы оказывает несколько задерживающее влияние на развитие микроспорофиллов, микроспорангия и микроспор.

2. Клетки пыльника пшеницы, выращенной на холодной почве до момента дифференциации на ткани, имеют более крупные размеры и меньшее количество митозов по сравнению с клетками пыльника пшеницы, не подвергавшейся охлаждению. С момента дифференциации тканей и формирования материнских клеток пыльцы картина резко меняется — размеры клеток пыльника на холодной почве уменьшаются. Все это приводит к тому, что при охлаждении корневой системы в пыльнике пшеницы формируется пыльца значительно меньших размеров, чем при нормальной температуре почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. История развития и морфология зерновки злака типа ячменевых. «Советская ботаника», 1943, № 4.
- Александров В. Г., Александрова О. Г. Об антиподах и зародышевом мешке. «Бот. журн.», 1946, т. 31, № 6.
- Александров В. Г., Александрова О. Г. Морфолого-физиологическая характеристика колоса и зерна пшеницы. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», серия 7, вып. 2, 1951.
- Афанасьева А. С. Сравнительное исследование микроспорогенеза пшеницы (нормальной и рентгенизированной). «Изв. АН СССР», серия биол., 1941, № 2.
- Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение как онтогенетический процесс. «Бот. журн.», 1957, т. 42, № 11.
- Иоффе М. Д. О формировании зародыша и эндосперма у пшеницы, бобов и редиса. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», серия 7, вып. 4, 1952.
- Коровин А. И. Методы для изучения влияния пониженной температуры почвы на растение. «Физиология растений», 1958, т. 5, вып. 1.
- Лодкина М. М. К истории развития микроспорофиллов некоторых однодольных. Канд. дисс., М., 1952.
- Лодкина М. М. Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», серия 7, вып. 4, 1957.
- Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., Изд-во иностр. лит., 1954.
- Модилевский Я. С. Цитозембриология основных хлебных злаков. Киев, Изд-во АН УССР, 1958.
- Поддубная-Арнольди В. Ускоренный метод эмбриологического исследования. «Бот. журн.», 1938, т. 23, № 4.
- Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Яковлев М. С. Однодольность в свете данных эмбриологии. «Советская ботаника», 1946, т. 16, вып. 6.
- Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», серия 7, вып. 1, 1950.
- Яковлев М. С. О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Там же, вып. 2, 1951.
- Golinski S. I. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androceum und des Gynaceum des Graseae. Botanisches Centralblatt. Bd. 55, 1—17, 65—72, 129—135, 1893.
- Goebel. Organographie der Pflanzen. Jena, B. 3, 1933.
- Koernicke M. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der sexualorgane von Triticum mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilung. Verhandl. Naturhist. Ver.d.Preussichen Rechl. B. 53, 1896.
- De-Mol W. De reductieedeling bij enige Triticum soorten. Genetica, vol. 6, 1924.
- Nakao M. Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother cells of some cereals and their hybrids, Journ. of the college of agriculture Tohoku, Imp. University, Sapporo, 1911.
- Payer I. B. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Parris, 1957.
- Schnarf. Über die Samenentwicklung einiger Gramineen. Oesterbotanisch. Zeitschr. 1926.