



Т. Б. БАТЫГИНА

ХЛЕБНОЕ ЗЕРНО
АТЛАС

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

Т. Б. БАТЫГНИА

ХЛЕБНОЕ ЗЕРНО

АТЛАС

Ответственный редактор
М. С. ЯКОВЛЕВ



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО «СЛОВА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Батыгина Т. В. Хлебное зерно: Атлас. — Л.: Наука, 1987. — 106 с.

В книге изложены современные сведения о процессах, происходящих в цветке и плоде зерновых основных хлебох злаков (пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, овес и тритикале) как в норме, так и при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды, а также при отдаленной гибридизации. Формирование репродуктивных органов рассматривается на клеточном, тканевом и организменном уровнях с позиций системного подхода. Предложены некоторые методические рекомендации, касающиеся способов получения гаплоидов, выявляющих стадии, автономности, зародышка и др. Библиогр. 277 назв. Ил. 127. Табл. 2.

Рецензенты:

Н. Н. ЦВЕТЕВ, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

Batygina T. V. The grain of cereals: Atlas. — L.: Nauka, 1987. — 106 p.

In the book are presented the modern data on processes, occurring in the flower and the fruit-kernel of main cereals (wheat, rye, barley, maize, oats and triticale) both normal and under the influence of damaging factors of the environment and at distant hybridization. The formation of reproductive organs is discussed at the cell, tissue and organism levels from the point of view of system approach. Some methodical recommendations are proposed as to different ways of getting of haploids and determination of the stage of the embryo autonomy and others. Bibliogr. 277 titles. Ill. 127. Tabl. 2.

Reviewers:

N. N. CVELLEV, A. A. YACENKO-CHMELEVSKY

ВВЕДЕНИЕ

Селекция как наука дисциплинируется коренным образом степенью общности: она выводится от общих биологических явлений и законов к растениям и животным, детализируя их, в известности с ее объектами, до сорта конкретного. В упражнении наблюдательности она все-таки сосредоточивается на объекте действия, что можно считать ее целью.

И. И. Бажов. Теоретические основы селекции растений. М., 1966. Т. 1. С. 9

О значении злаковых растений в жизни человека написано много. Раскопки позволяют установить, что зерновые были введены в культуру на заре земледелия. Из древних центров оседлания земледелия они распространились в новые районы вслед за расселявшимся человечеством. Вместе с опытом земледельцев накапливались знания о строении злаковых злаков. С помощью селекции удалось коренным образом изменить габитус растения, существенно повысить долю зерна в общем урожае биомассы, создать сорта, отвечающие на увеличение доз удобрений, повысить качество зерна и даже приспособить к созданию новых сортов путем гибридизации.

Однако попытки дальнейшего вмешательства в жизнь растений ради повышения их продуктивности выжили, и необходимость приращения знаний из области, которая еще недавно считалась сугубо теоретической. Речь идет об эмбриологии растений.

Необходимость привлечения эмбриологической информации при разработке селекционных программ или построении индустриальных технологий подтверждается, в частности, тем, что у растений органогенез прикладывается к течению всего онтогенеза, а если говорить, например, о яровой пшенице, то процессы, находящиеся в поле зрения эмбриолога-ботаника, по своей длительности занимают две трети вегетационного периода: от зачатия цветка до формирования зерновки.

Перед учеными всего мира все с большей остротой ставится вопрос о новых нетрадиционных подходах и методах, которые позволили бы раскрыть все потенциальные возможности растительного организма и вместе с тем в более короткие сроки получить новые формы и сорта.

Индивидуальное развитие растительного организма и познание сущности и причин происходящих в этот период формообразовательных процессов — одна из важнейших проблем нашего времени. Эмбриология растений — наука о закономерностях зарождения и развития самых первых клеток онтогенеза — переживает полосу расцвета, обусловленного общим прогрессом естествозна-

ния. Дальнейшее развитие биологии невозможно без знания первых этапов онтогенеза — эмбриологии. Вот почему она оказалась в центре внимания не только эмбриологов, но и генетиков, биохимиков, физиологов, цитологов, биофизиков и селекционеров, и является необходимой основой для экспериментальных и теоретических исследований, касающихся вопросов репродукции. Кроме того, эмбриология располагает целым рядом фундаментальных открытий, имеющих широкий выход в практику (диоксизаматическая мужская стерильность — ЦМС, явление апомиксиса, отдаленная гибридизация и ряд других).

До недавнего времени селекционеры не могли определенно предсказать результаты того или иного скрещивания, его осуществимость и репродуктивную способность потомства. Практически не поддавались контролю процессы, происходящие в цитоплазме — оогенотормление, развитие эндосперма и зародыша, а также формирование тычинок и завязи. Совершенно очевидно, что возможности управления отдельными этапами развития эмбриональных структур находится в прямой и тесной зависимости от полноты наших знаний о нормально протекающих в них морфогенетических процессах. Таким образом, описание эмбриологического развития на клеточном, тканевом и организменном уровнях — необходимая теоретическая основа для дальнейшего расширения и углубления исследований в области генетики и селекции. Любая работа, связанная с воздействием био- и абиотических факторов на критические периоды в раннем онтогенезе, также требует знания целостной картины событий, развивающихся на ранних этапах онтогенеза и определяющих весь дальнейший ход его развития.

Такие открытия XX в., как гаплоидия, парасексуальная гибридизация и выращивание растений из соматических клеток, имеющие общеприкладное значение, особенно для практики сельского хозяйства, не могут быть исследованы в полной мере без знания эмбриологии. Эффективно использовать различные методы исследования, такие как отдаленная гибридизация, выращивание гибридных зародышей на искусственной питательной среде, полиплоидии, экспериментальный мутагенез, влияние ионизирующих излучений и условий выращивания и т. д., также невозможно без глубокого знания эмбриональных процессов.

Иногда нельзя предсказать перспективы использования эмбриологии применительно к злакам — это легко решить тем, кто встретился с трудностями. Дело в том, что все процессы оказываются зависимыми от условий среды, т. е., например, от времени прорастания колоса, от применения термобикалов и т. д.

В связи с тем что все процессы, происходящие в цветке, конечным результатом которых является образование хлебных зерен, сложны и многогранны, пришлось проиллюстрировать их большим числом рисунков и фотографий, составляющих «Атлас», в котором наша отражена эмбриология некоторых хлебных злаков.

Рисунок, по выражению известного эмбриолога С. Г. Павантца, — «язык морфолога», он не только иллюстрирует происходящие процессы, но и вскрывает их глубину, динамику и их интегрированность.

Краткое описание всех эмбриональных процессов в главах данной работы было необходимо для изложения сведений, не выраженных в рисунках. Это позволит более глубоко понять различные аспекты формирования эмбриональных структур, принимающих участие в образовании хлебного зерна.

Многие исследователи неоднократно обращались к изучению эмбриологии хлебных злаков. Изданы монографии Я. С. Модилевского с сотрудниками об основных хлебных злаках, А. А. Чеботари — о кукурузе, Г. Б. Батышиной — о пшенице. Отдельные вопросы эмбриологии хлебных злаков освещены в работах как советских (В. Г. Александров, М. С. Яковлев, В. А. Поддубный-Архипов, С. Н. Коробова, Г. В. Кандевики, В. П. Падякова и др.), так и зарубежных (K. Norsting, A. Doholl, S. Russell, H. L. Mogensen et al.) ученых. Методиче-

ские сложности и большой круг вопросов, а также появление новых открытий и запросов практики потребовали создания «Атласа», где рассматривались бы эмбриологические процессы основных хлебных злаков. Идея создания атласа «Хлебные зерна» принадлежит известному биологу П. А. Баранову.

Анализ литературы по эмбриологии хлебных злаков показал, что большинство процессов, происходящих при развитии эмбриональных структур, подчинено общим закономерностям, согласно закону гомологических рядов Н. И. Вавилова. Поэтому автор в одних случаях умышленно показывает сходство происходящих сходных эмбриональных процессов у разных видов, а других ограничивается лишь описанием таковых на одном хлебном злаке.

При написании книги автор встретился с большими трудностями, в частности с разной степенью изученности эмбриологии хлебных злаков. Поэтому автор не претендует на полноту изложения эмбриологии всех хлебных злаков; удельный вес глав оказался не одинаковым. Наиболее полно освещены эмбриональные процессы у пшеницы. Основное внимание уделено описанию эмбрионального развития на световом уровне, однако успехи в области электронной и люминисцентной микроскопии также нашли отражение в данной работе. Кроме того, автор попытался осветить прикладные аспекты эмбриологии, где экспериментальным методом исследования (культура изолированных зародышей, гаплоидия и т. д.) получил права гражданства. Более того, на основе разработанных автором с коллегами теоретических принципов культивирования в искусственных условиях (*in vitro*) различных генеративных структур — тыльчика, зародыша и т. д. — предложен ряд методических указаний, которые могут найти применение в селекции. Например, выявлены различные способы получения гаплоидов и разработана схема снятия спорофитной и гаметофитной детерминации, установлена новая закономерность автономности зародыша — стадии, с которой зародыш в изолированных условиях на простой среде может закончить свое развитие и дать нормальные растения.

С позиций системного подхода, который автор разрабатывает многие годы применительно к эмбриональным структурам, все эмбриональные процессы детерминированы, большинство из них развивается сопряженно, при этом выявляются определенные корреляции в морфогенетических процессах, обуславливающие специфический характер морфального протекания эмбрионального развития. Нарушение такого системного приводит к нарушению гомеостаза, выражающемуся в различных аномалиях как отдельных органов, так и всей системы растения в целом, где все подчинено единым, но определенным законам развития.

Предлагаемый вниманию читателей «Атлас» посвящен не только описанию основных эмбриональных процессов, происходящих в цветке и плоде (зерновке) хлебных злаков (пшеницы, ржи, кукурузы, ячменя, овса и тритикале), но также и сопряженности эмбриональных процессов с процессами формирования и функционирования отдельных побегов и растения в целом. Познавание закономерностей морфогенеза особенно важно для селекционеров, агрономов, которые судят о развитии растения по фазам.

Автор счел целесообразным для облегчения восприятия сути работы, как это принято при издании атласа, не питивать в тексте первоисточники, а ограничиться списком литературы, благодаря которому можно получить более подробную информацию по интересующим читателей вопросам.

В «Атласе» использованы оригинальные рисунки, а также фотографии, заимствованные из отечественной и зарубежной литературы.

Автор сердечно благодарен А. А. Чеботарю и А. М. Москвичу, приславшим микрофотографии, иллюстрирующие ход мейоза у дидиодной и тетраплоидной ржи, а также В. Е. Огородниковой и А. А. Чеботарю, любезно предоставившим материалы по электронной микроскопии, характеризующие отдельные процессы в различных типах злаков: пшеницы, ячменя и овса, семидюжки кукурузы. За критику

ративный материал, касающийся прорастания пыльцевых трубок, полученных методом люминесцентной микроскопии, автор признателен А. П. Фрумкиной и Н. Д. Тихенко. Автор признателен И. Н. Орловой за микрофотографии, освещающие некоторые процессы развития эндосперма пшеницы, а также некоторые аспекты развития зародыша и эндосперма тритикале. За материалы, предоставленные по эмбриологии тритикале, автор самую искреннюю признательность выражает Г. Я. Пехову. Я очень благодарна и Л. И. Орёл, которая предоставила несколько микрофотографий И. Д. Романова и свои оригинальные, характеризующие прижизненное состояние пыльца пшеницы, а также некоторые аспекты развития пыльца при ЦМС. Автор признателен В. К. Симоненко, предоставившему отдельные материалы и фотографии для раздела по ЦМС у злаков, а также сердечно благодарен С. А. Писитовой, С. В. Лукьянчук и Н. И. Приходько за материалы, предоставленные ими по получению гаплоидов. Несомненно интересны иллюстрации различных стадий зародыша и проростка пшеницы, сделанные Н. Н. Рытовой с помощью сканирующего микроскопа, за что автор искренне ей признателен. Оригинальные рисунки О. А. Хеддича раскрыли сложные итиные процессы околотоварения ячменя и тритикале, за что автор также глубоко благодарен. Работе выпала благодаря электронно-микроскопическим снимкам, любезно предоставленным Н. Г. Шмаревым, которые включены в раздел «Развитие эндосперма», написанный совместно.

Я искренне благодарна всем сотрудникам Института растениеводства, любезно предоставившим мне для работы образцы различных видов злаков.

Автор признателен за замечания и ценные предложения ответственному редактору книги М. С. Яковлеву, рецензентам А. А. Яценко Хвелецкому и Н. Н. Целеву, а также С. А. Рудниковой, Ю. В. Гамалю, А. Е. Васильеву и Г. И. Савиной за консультацию и теплые советы по электронной микроскопии.

Автор сердечно признателен Н. L. Mogensen, M. L. Rusche, I. H. N. Schel, H. Kieft, Van Lammeren за присланные световые и электронные фотографии по освещению отдельных этапов развития пшеницы и ячменя, а также K. Norstog, S. Russell, A. G. Diboll, D. A. Larsen за материалы, заимствованные из их работ, без которых были бы недостаточно полны сведения о некоторых аспектах эмбриологии злаков.

В «Атлас» включены некоторые методики изучения отдельных эмбриональных процессов применительно к хлебным злакам. Они заимствованы из «Методических указаний...» (под ред. Л. И. Орёл *), разработанных сотрудниками Отдела цитологии и анатомии Всесоюзного института растениеводства им. Вавилова, и их работы З. В. Абрамовой и Е. М. Есиповаевой (Селекция и семеноводство, 1973, № 3).

Издание подобного рода связано с большой технической работой по его подготовке, в которой принимали активное участие сотрудники Лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Автор глубоко благодарен за советы и помощь особенно Г. Е. Колесовой, а также Е. В. Андроновой, Г. М. Анисимовой, В. Е. Васильевой, А. П. Вайтер, Е. В. Драгуновой, Л. М. Ротенфельд, И. И. Шамряку. За микрофотографии и цитовые фотографии автор искренне благодарен В. Т. Шелкову, за акварельные рисунки — Е. П. Батыгиной.

Несмотря на возможные погрешности, имеющиеся в книге, автор надеется, что она будет полезна не только специалистам различных профилей, но и широкому кругу читателей. Кроме того, она может быть использована как учебное пособие для преподавателей, аспирантов и студентов.

* Цитологическая и цитогенетическая техника. — 1982

INTRODUCTION

Selection as a scientific discipline is characterized by the high degree of complexity and it borrows from general disciplines their methods and laws about plants and animals making them detailed up to the cultivar according to it's needs. In managing heredity it is based entirely on the data of genetics, cytology and embryology.

S. I. Pavlov. Theoretical basis of plant selection. 20; L., 1955. Vol. 1, 2, 3.

A lot has been written about the significance of cereals in human life. Excavations permit to establish that the cereals had been introduced in cultivation at the dawn of agriculture. From the primary centres of agriculture the cereals had spread to new regions in the wake of the settling mankind. Together with the experience of ploughiers the knowledge of the cereal structure was accumulated. With the aid of selection it became possible to fundamentally change the plant habits, significantly raising the part of corn in the whole yield of the biomass, to create the sorts reactive to the increase of fertilizer doses, to increase the quality of grain and even set to the forming of new sorts by hybridization.

However, the attempts of further interference into plant life for the sake of increasing its productivity revealed the necessity of getting data from scientific area which has recently been considered strictly theoretical. By this area is meant plant embryology.

The necessity of obtaining embryological information when working out selection programs or constructing industrial techniques is corroborated, in particular, by the fact that in plants organogenesis is continued throughout its ontogenesis. And if, for instance, we take spring wheat, the processes being in the centre of attention of embryologists botanists, by their duration take two thirds of the vegetative period: from the building up of the inflorescence up to the formation of the kernel.

For scientists of the whole world more and more urgent becomes the question of new, untraditional approaches and methods permitting to bring to light all potentialities of the plant organism, as well as to get new forms and sorts in shorter time.

The individual development of plant organism and cognition of the essence and reasons of the formconstructing processes is one of the principal problems of our time.

Plant embryology — the science on regularities of the origin and development of the first stages of ontogenesis is going through its flourishing period determined by the general progress of natural sciences. The further development of biology is impossible without the knowledge of the first stages of ontogenesis — embryology. That is why it appeared in the centre of attention not only of embryologists, but also of geneticists, biochemists, physiologists, cytologists, biophysicists and selectionists and is a necessary basis for experimental and theoretical investigations dealing with the problems of reproduction. Besides that, embryology disposes of a number of fundamental discoveries which can be widely introduced into practice (cytoplasmic male sterility — CMS, phenomenon of apomixis, distant hybridization and some others).

Up to recent time selectionists were unable to predict with certainty the results of some or other crossing, its possibility to be put into practice and reproductive ability of the progeny. As a matter of fact, the processes occurring in the flower —

the fertilization, the development of the endosperm and the embryo, the formation of reproductive organs were practically out of control. It is quite evident that the possibility of regulation of separate stages of the development of embryonic structures is directly and closely dependent on the completeness of our knowledge of the normal morphogenetic processes occurring in them. Thus, the description of embryological development at the cell, tissue and organismic levels is a necessary theoretical basis for further broadening and extending of investigations in the areas of genetics and selection.

Any work connected with the influence of biotic and abiotic factors at the critical periods in early ontogenesis also needs a knowledge of the entire picture of events developing at the early stages of ontogenesis which determine the whole further process of development.

Such discoveries of the XXth century as haploidy, parasexual hybridization and growing plants from somatic cells which are of all-biological significance, especially for the practice of agriculture, cannot be effectively used without the knowledge of embryology. Without deep knowledge of embryonic processes it is also impossible to make effective use of different methods of investigation, such as distant hybridization, growing of hybrid embryos on the artificial nutritive medium, polyploidy, experimental mutagenesis, influence of ionizing irradiation and the conditions of growing and so on.

Sometimes it is impossible to forecast the prospects of using embryology as applied to cereals. - It is easier to decide to those who have met with some difficulties. The fact is that all processes appear to be dependent on the environmental conditions, that is, for example, on the time of watering or applying herbicides and so on.

In connection with the fact that all processes occurring in the flower and resulting in the formation of grains are complicated and many-sided, it became necessary to illustrate them by a great amount of drawings and photos which make up the «Atlas» where the embryology of some cereals is reflected.

A drawing, by the expression of a famous embryologist S. G. Navashin, is «the language of a morphologist», it not only illustrates the occurring processes, but also reveals their depth, dynamics and integrity.

A short description of all embryonic processes in the chapters of the given work was necessary for presentation of data not reflected in the drawings. This will enable the reader to understand more deeply the different aspects of formation of embryonic structures taking part in the building up of the corn.

Many researchers repeatedly turned to the study of embryology of cereals. The monographs by Ya. S. Modilevsky with his collaborators, by A. A. Chebotar — on maize, by T. B. Batygina on wheat have been published. Separate questions of embryology of cereals are covered in the works of both Soviet (V. G. Aleksandrov, M. S. Yakovlev and others) and foreign (K. Norstog, A. Doholl, S. Russell, H. L. Mogenssen and others) scientists. The complexity of methods and the great range of problems, as well as the appearance of new discoveries and requirements of practice called for the creation of the «Atlas», where the embryological processes of the main cereals would be considered. The idea of publishing an Atlas «The Grain of Cereals» belongs to the well-known botanist P. A. Baranov.

The analysis of literature on embryology has shown that the majority of processes taking place during the development of embryonic structures is submitted to general regularities according to the law of homologous rows by N. I. Vavilov. That is why the author in some cases specially shows the similarity of some embryonic processes in different species, and in others is restricted only by a description of them in one cereal.

The author met with great difficulties during the process of writing this book, in particular, with different degrees of knowledge of embryology of cereals. Therefore the author does not claim to have fully presented the embryology of all

cereals: the relative significance of the chapters has proved unequal. Most fully are described the embryonic processes in wheat. The main attention is paid to the description of embryonic development at the light level; the successes in the area of electron and luminescent microscopy, however, have also found their reflection in this work. Besides, the author has attempted to show some applied aspects of embryology where the experimental method of investigation (the culture of isolated embryos, haploidy etc.) has become established. Moreover, on the basis of theoretical principles of cultivation in artificial conditions (in vitro) of different generative structures worked out by the author and her colleagues (of the anther, the embryo etc.) some methodical advice has been recommended which could be applied in selection. For instance, various methods of obtaining haploids have been brought out, and there has been worked out a scheme of the effect of the removal of sporophytic and gametophytic determination. A new regularity has been established—the autonomy of the embryo—the stage from which the embryo is able to complete its development and produce a normal plant in isolated conditions.

From the viewpoint of systemic approach which the author has been working out for many years as applied to embryonic structures, all embryonic processes are determined. The majority of them develop in conjunction and certain correlations in morphogenetic processes determining the specific character of normal embryonic development are revealed. The disturbance of such conformity leads to the disturbance of homeostasis, which is manifested in various anomalies both of separate organs and the whole plant system, where everything is subjected to common, but quite certain laws of development.

The «Atlas» intended for the readers' attention is devoted not only to the description of the main embryonic processes occurring in the flower and the fruit (kernel) of the main cereals (wheat, rye, maize, barley, oats and triticale), but also to the embryonic processes being conjugated with the process of formation and functioning of separate shoots and the plant as a whole. The knowledge of the laws of morphogenesis is especially important for the selectionists, agriculturists who judge on the development of the plant by phenophases.

The author found it reasonable for the sake of easiness of perception, not to quote the original works, but to confine herself by the list of literature due to which it is possible to get a more detailed information on questions the reader is interested in.

In the «Atlas» are used original drawings, as well as photographs taken from native and foreign literature.

The author is heartily thankful to A. A. Chebolar, A. M. Mashkevich who have given microphotocopies illustrating the meiotic cycle in diploid and tetraploid rye and also to V. E. Ogrodnikova and A. A. Chebolar who have kindly presented the materials on electron microscopy characterizing the separate processes in the development of wheat, barley and oats anther. The author is very much obliged to A. P. Frankina and N. D. Tichenko for the illustrative material dealing with the germination of pollen tubes obtained by the method of luminescent microscopy. The author is very much obliged to L. N. Orlova for microphotocopies demonstrating some processes of endosperm development and some aspects of embryo and endosperm development of triticale. By L. N. Orlova was also written the chapter «The method of preparation of the embryo sac of wheat, rye and triticales». The author brings her sincere thanks to G. Ya. Petrov for the materials on triticale embryology. The author is very thankful to L. I. Orel who has presented some microphotocopies by the late I. D. Romanov and her own original microphotocopies characterizing the vital state of wheat pollen and some aspects of pollen development in the case of CMS. The author is grateful to V. K. Simonenko who has presented some materials and photos for the chapter on CMS in cereals. The author is heartily thankful to S. A. Ignatova, S. V. Lukjanyuk and N. I. Prihodko for the materials on obtaining haploids.

There is no doubt, the illustrations of the cone of growth of wheat made by N. N. Rylova are very interesting and the author is very grateful to her. The original drawings of O. A. Khvedinich have revealed complicated and intimate processes of barley and triticale fertilization and the author is deeply thankful to her. The work has gained from electron microscopic photos kindly presented by I. G. Shmarov, which are included in the chapter «The development of endosperm» written together. The author is sincerely thankful to all collaborators of the Institute of Plantgrowing who kindly presented specimens of various species of cereals for our work. The author is very grateful for the remarks and helpful advice of the executive editor of the book M. S. Yakovlev, to the reviewers A. A. Yalovko-Khmel'sky and N. N. Cvetov and also to S. A. Reznickaya, Y. V. Gamalet and A. E. Vasiljev for their recommendations and important advice on electron microscopy.

The author is heartily grateful to H. L. Mogenssen, M. L. Rusche, I. H. N. Schel, H. Kiefl, Van Lammereen for the light and electron photos on separate stages of *Hordeum vulgare* and *Zea mays* development sent by them and also to K. Norstog, S. Russel, A. G. Dihnll, D. A. Larsen and others for the materials from their works without which the data on some aspects of cereal embryology would have been incomplete.

Some techniques of studying separate embryonic processes as applied to cereals are included into the «Atlas». They are taken from «The methodical recommendations...» (ed. by L. I. Orei *) developed and modified by the researchers of the Department of Cytology and Anatomy of N. I. Vavilov All-Union Institute, and from the work of Z. V. Abramova and E. M. Esimbaeva «Selection and Seedbreeding, 1973, N 3».

The preparation of the book like this is connected with much technical work in which actively participated the workers of the laboratory of Embryology of Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR. The author is deeply thankful for advice and aid to G. E. Kolesova especially and also to E. V. Andrunova, G. M. Andsimova, V. E. Vasiljeva, A. E. Vinter, E. V. Dragunova, L. M. Rotenfeld, I. I. Shamroy. The author is sincerely grateful for micro- and coloured photos to B. I. Shapkov, and for water-colours to E. N. Ratygina.

In spite of the possible drawbacks which can be met with in the book, the author hopes that it will be useful not only for specialists of different profiles, but also to the wide range of readers. Besides, it can be used as a manual for teachers, post graduate students and students.

* Cytological and cytoembryological techniques... 1982.

1. ЦВЕТОК ЗЛАКОВ

Цветки хлебных злаков развиваются в колосках, которые в свою очередь собраны в общие соцветия — колос, метелку и початок (рис. 1-3). Обычно на оси колоска формируются колосковые и цветковые чешуи, лодикулы, пестик, тычинки (рис. 3).

Число цветков в колоске, так же как и число колосков в колосе, метелке и початке, варьирует у разных видов злаков. Так, каждый колосок ячменя — одноцветковый и образует одну зерновку, что является характерным признаком всех видов рода *Hordeum* в отличие от многоцветковых колосков пшеницы, овса и пшеницы. Кукуруза отличается от других хлебных злаков тем, что она хотя и однодомное, но раздельнополное растение. Мужские соцветия — метелки, женские — початки (рис. 2). В цветке колоска метелки кукурузы кроме тычинок, как правило, имеется недоразвитый пестик, а в цветках початка кроме нормально развитого пестика — рудиментарные тычинки. У кукурузы в 2-цветковом колоске початка плодоносящим чаще оказывается верхний цветок. В колоске пшеницы развиты нормально не все цветки, есть и недоразвитые (их число варьирует и зависит от вида пшеницы), которые проходят только какую-то часть этапов развития. Например, у некоторых форм мягкой пшеницы в колоске закладывается более 10 цветков, но только 2-4 развиваются нормально, образуя зерновки.

Цветок злаков — единая сложная целостная интегрированная система, в которой в процессе приспособительной эволюции создались наиболее благоприятные условия для обеспечения полового размножения. Во время развития в цветке происходит дифференциацию различных взаимосвязанно и взаимобусловленно функционирующих органов и структур, обеспечивающих зарождение и развитие нового организма.

Цветок злаков — совокупность стерильных (лодикулы и цветковые чешуи) и фертильных (пестик и тычинки) структур. Пестик в свою очередь дифференцируется на нижнюю фертильную часть (завязь) и верхнюю стерильную (стильбик и рыльце). У большинства рассматриваемых хлебных злаков столбик отсутствует и формируется такое же стерильное рыльце. Исключение составляет кукуруза, у которой имеется длинный, слегка опушенный столбик, заканчивающийся раздвоенным рыльцем (рис. 2). В завязи различают гнездо и стенку. В гнезде завязи формируется семязачаток (семязпочка). Тычинки, как и пестик, являются структурами, в которых формируются мужские и женские половые клетки — гаметы. В завязи происходит оплодотворение и развитие зародыша — первые этапы жизни нового индивидуума.

II. РАЗВИТИЕ ТЫЧИЧКИ

Формирование тычинки и пыльника — единый процесс развития сложной интегрированной системы. На ранних стадиях развития цветка закладывается околоцветник. Первой формируется наружная цветковая чашка, затем внутренняя, и почти одновременно с последней закладываются тычинки в нижних цветках колосков (рис. 4, А, Б). В верхних цветках колоска заложение тычиночных бутонов начинается позднее (рис. 4, В), когда в тычинках нижних цветков происходит мейоз (см. ниже). Развитие тычинки у *Triticum aestivum* L. — от заложения ее до формирования зрелой пыльницы — протекает в среднем в течение 3 нед.

В развитии пыльника различают 3 периода: **премейотический, мейотический и постмейотический**. В первый период пыльник характеризуется метастической активностью; формируются стенка пыльника и пыльцевые гнезда. В мейотический период происходит дальнейшая дифференциация слоев стенки пыльника и мейоз в микроспороцитах (материнских клетках микроспор), в результате чего образуются тетрады гаплоидных микроспор. В постмейотический период созревает пыльца, и, как правило, идет дегенерация отдельных слоев стенки пыльника.

Различают сформированную стенку и гнезда пыльника, характеризующуюся окончательным, определенным числом слоев, специфичных для каждого таксона, и стенку гнезда зрелого пыльника — в момент вскрытия.

При созревании пыльника идет процесс дифференциации и специализации клеток всех слоев его стенки, в основном совпадающий с мейотическим периодом.

На первых этапах развития тычиночного бутона состоит из меристематических клеток (рис. 5, 1). Одновременно с обособлением приводящего рубца на поперечном срезе пыльника можно наблюдать образование 4 его долей (гнезд; рис. 5, 2—8). Каждая доля преобразуется в микроспorangий. 2 латеральных гнезда составляют тело. Они соединены между собой связником (рис. 5, 8, 18).

1. ФОРМИРОВАНИЕ СТЕНКИ ПЫЛЬНИКА

Развитие споротенной ткани тесно связано с формированием отдельных слоев стенки, поэтому их изучение необходимо проводить сопряженно. В субэпидермальном слое меристемы каждой доли дифференцируются археспоральные клетки, отличающиеся от остальных величиной, формой и структурой (рис. 5, 2—6). Деление археспория приводит к возникновению паретального слоя (рис. 5, 5), который в результате делений образует стенку пыльника (рис. 5, 7—11) и споротенную ткань, формирующую пыльцу в результате сложных преобразований (мейоз и др.) (рис. 5, 8—17, 19—34). Стенка пыльника у злаков характеризуется центростремительным видом развития и залеганием, производным из паретального слоя (рис. 5, 2—9, 19—24; 6). Стенка сформированного пыльника пшеницы состоит из экзотеция (эндерма), эндотеция (фиброзный слой), одного среднего слоя и тапетума (1—2-ядерного) (рис. 5, 10, 11, 24; 6).

В процессе развития все слои стенки пыльника претерпевают значительные изменения. Стенка зрелого пыльника представлена экзотецием, эндотецием, средним слоем и тапетумом (рис. 5, 16, 17, 34). Средний слой у некоторых видов злаков сохраняется в виде дегенерирующих клеток.

Экзотеций (эндерма) — наружный слой пыльника (рис. 5, 8—17), выполняющий в основном защитную функцию. На первых этапах развития его клетки слабовакуолизированы (рис. 5, 9—11), и в этот момент происходит кутикулиза-

ция наружной оболочки клеток. Размеры клеток экзотеция значительно увеличиваются по сравнению с первоначальными. Все клетки связаны между собой плазмодесмами. Ядра клеток эндотеция удлиненные, у некоторых видов двоячные. В цитоплазме клеток экзотеция имеются лейкопласты разнообразной формы, большое число митохондрий, сосредоточенных главным образом по периферии клетки, эндоплазматический ретикулум (ЭР), слабо развитый аппарат Гольджи, рибосомы, соединенные в полисомы и свободные. В зрелом пыльнике экзотеций имеет сильно развитую кутиклу (рис. 5, 14—17).

Эндотеций (фиброзный слой) прилегает непосредственно к экзотецию (рис. 5, 9—17) и выполняет в основном функцию вскрытия пыльника. Клетки фиброзного слоя отличаются от эндотеция наличием хлоропластов (рис. 7—9). При развитии микросперм у ячменя и клетках эндотеция обнаружена трансформация амилопластов в хлоропласты. Дальнейший ход формирования пыльцевого зерна сопровождается уменьшением числа крахмальных зерен, появлением и строении пластид рибосом и развитием мембранной системы, состоящей из тран и межмембранных тилакоидов. Плазмалемма протопласта имеет многочисленные вы invaginations, связанные с ЭР. Ультраструктурная организация вакуольных образований позволяет предполагать, что эндотеций богат гидролитическими ферментами. Ядра клеток фиброзного слоя по мере его дифференциации принимают овальную или лопастную форму. Оболочка ядра имеет многочисленные поры. У пыльника на стадии микросперм в клетках эндотеция появляются фибрильные полосы (рис. 5, 14—17).

Средний слой на первых этапах развития пыльника почти нигде не отличается от клеток экзотеция и эндотеция (рис. 5, 9). Ядра клеток среднего слоя в мейозе сильно удлиняются и в процессе дальнейшего развития пыльника приобретают еще более вытянутую форму (рис. 5, 11, 13). Клетки среднего слоя связаны плазмодесмами друг с другом и с клетками тапетума. Цитоплазма клеток слабо вакуолизирована, в ней имеются пластиды (лейкопласты) (рис. 7, 8), крахмал отсутствует, слабо представлен аппарат Гольджи и митохондрии. Плазмалемма метаболически активна, на что указывают многочисленные invaginations и выросты. Клетки и ядра среднего слоя в процессе развития деформируются, уплотняясь и удлиняясь. Признаки дегенерации этого слоя отмечаются обычно во время деления ядер микросперм. Индивидуальность клеток среднего слоя сохраняется на поздних этапах развития пыльника (рис. 5, 16—17).

Тапетум — внутренний слой пыльника, прилегающий непосредственно к спорogenous клеткам и в дальнейшем — к пыльце (рис. 5, 9—17). Клетки тапетума имеют табличчатую форму. У ячменя его радиальные стенки клеток пронизаны большим числом плазмодесм. Функция тапетума разнообразна: он обеспечивает поступление веществ к развивающимся микроспорозитам, микроспермам и пыльцевым зернам. Нарушения в дифференциации тапетума приводят к различным формам стерильности пыльника. Тапетум у злаков секреторного типа, клетки его в отличие от клеток других слоев слабо вакуолизированы. На стадии мейоза его клетки становятся 2-, реже 3—4-ядерными (рис. 5, 11—14). Ядра тапетальных клеток крупные, содержат несколько ядрышек. У большинства злаков в тапетальных клетках в период мейоза начинается секреторная активность, максимум которой приходится на фазу слабовакуолизированных микросперм. В этот период клетки тапетума богаты такими органолами, как митохондрии, многочисленные свободные рибосомы, полисомы, аппарат Гольджи, пластиды, имеющие слабо развитые тилакоидные системы, пермисфильные талбулы (рис. 10, 11). В экстраплазматическом пространстве тапетальных клеток пыльников злаков в этот период обнаруживаются липиды, белки и спорополиены. Многоядерность клеток тапетума и ультраструктурная характеристика свидетельствуют о его высокой метаболической активности. На более поздних стадиях развития пыльника в тапетуме происходит снижение деятельности аппарата Гольджи,

который развит слабо и представлен небольшим числом дактисом. Особенности талетальных клеток — образование новой спорополлениновой оболочки, формирующейся вокруг каждой клетки после деструкции перитальной целлюлозной оболочки (на стадиях тетрад микроспор). Окончательное формирование этой оболочки завершается ко времени образования центральной вакуоли в пыльцевом зерне. Детальное исследование талетума у ржи *Secale cereale*, овса *Avena sativa* и пшеницы *Triticum aestivum* выявило наличие внутренней талетальной и наружной периталетальной спорополлениновых пленок (оболочек). Частично на радиальных стенках клеток талетума и на талетальной пленке располагаются орбикулы (рис. 5, 14—17; 12—14), которые служат, по-видимому, для прикрепления пыльцевых зерен и способствуют более легкому их отделению. Талетальная пленка с орбикулами сохраняется в зрелом пыльнике. Орбикулы разных видов злаков различаются по величине и числу приходящихся на единицу поверхности талетальных клеток. Обычно размер орбикул обратно пропорционален их числу на единицу площади талетальной клетки. Это различие — хороший диагностический признак. Одновременно образование спорополлениновой оболочки с орбикулами вокруг талетума и эквивалент у микроспор, а также идентичность их химической природы являются примером сопряженного развития стенки пыльника, спорогенных структур и пыльцевых зерен. Во время мейоза в пыльнике значительно изменяются оболочки клеток его слоев. Первые признаки дегенерации перитальной оболочки клеток талетума обнаружены в конце мейоза. В зрелом пыльнике в результате разрушения протопластов в клетках талетума происходит сближение опущенной и наружной частей пленки (оболочки). Последние вместе с орбикулами выстилают гнездо пыльника, создавая двоякообразный менток, в котором развиваются микроспоры и пыльцевые зерна.

2. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ

В результате развития спорогенной ткани в пыльнике образуются материнские клетки пыльника (микроспороциты; рис. 5, 10, 11). Для всех злаков характерно своеобразное одноклассное расхождение микроспороцитов, тетрад микроспор и пыльцевых зерен в пыльнике. В начальном периоде развития микроспороциты у всех злаков имеют характерную клиновидную форму. В результате расхождения их внутренних концов образуется полость гнезда пыльника, имеющая первоначально вид щели неправильной формы. В процессе дальнейшего развития микроспороцитов щель быстро расширяется и округляется, и микроспороциты оказываются расположенными в один слой в виде кольца, прилегающего к талетуму (рис. 14, В). Для каждого вида злаков число микроспороцитов строго определено: у пшеницы споровый комплекс состоит из 4—6 микроспороцитов, у ржи — из 11—12, у кукурузы — из 4—6 (на поперечном срезе). Во время мейоза усиленно разрастается пыльник и значительно изменяется форма микроспороцитов. Характерная особенность цитоплазмы микроспороцитов злаков — наличие большого числа мелких вакуолей, возникающих в результате высокой активности дактисом. У злаков процесс мейоза протекает скisso (рис. 15, 1—7; 16, А—Ж). Профаза мейоза — самая продолжительная фаза, что, вероятно, всего обусловлено высоким ядерно-плазматическим отношением. В анафазе мейоза I происходит редукция хромосом, телофаза приводит к образованию дивид, за интерфазой следует мейоз II, проходящий по типу митоза. Как в первом, так и во втором делении у многих злаков нередко наблюдается отставание хромосом при их расхождении (рис. 17), причем частота случаев аномального расхождения хромосом возрастает с увеличением плоидности. Тип образования тетрады микроспор у злаков сукцессивный (последовательный) (рис. 5, 12; 15, 6—7; 16). В результате 2 последовательных делений образуется наоблатеральная тетрада микроспор.

Перегородки в тетрадах всех знаков располагаются перпендикулярно стенкам гнезда; в результате все 4 клетки могут находиться в одной плоскости, и каждая будет прилетать к телу пыльному слою. Таким образом, в дальнейшем пылевые зерна, происходящие из одной тетрады, располагаются рядом (рис. 14, Г). Тетрады микроспор знаков окружены толстой калloseй оболочкой. Как было установлено для пшеницы и ячменя, калloseвая оболочка у спорогенных клеток начинает формироваться еще в преемущественный интерфаз (рис. 5, А), и к началу мейоза микроспороциты оказываются изолированными друг от друга. Не столько, как показали электроно-микроскопические исследования пыльника ячменя, происходит между плазмалеммой и первичной клеточной стенкой спорогенных клеток.

Некоторые данные говорят о том, что в ходе мейоза начинается специализация плазматид и митохондрий и восстановление популяции рибосом. У ячменя в пластидах крахмальные зерна отсутствуют. У кукурузы перед мейозом в микроспороцитах наблюдается большое число митохондрий, в то время как другие оргanelлы находятся в минимуме (рис. 18). Это свидетельствует об исключительной интенсификации энергетических процессов, что, вероятно, необходимо для осуществления 2 быстро следующих друг за другом делений мейоза. В микроспороцитах значительно изменяются объемы их ядер. Дескрипированность хромосом в мейотической профазе позволяет им сохранять высокую метаболическую активность. В отличие от профазы митоза в профазе мейоза синтезируются РНК и белки, необходимые как для протекания мейоза, так и для развития микроспор. Все это обеспечивает нормальное постмейотическое формирование микроспор. Любые нарушения как в стенке пыльника, так и в микроспороцитах могут привести к прекращению или аномальному развитию микроспор. Это наблюдается при разных типах мужской стерильности.

Тетрады микроспор вскоре после образования начинают обессыхаться; они также окружены калloseй оболочкой. Позже между растворяющейся калloseй оболочкой и плазмалеммой возникает прилипания, и можно наблюдать несколько других состояний оргanelл по сравнению с микроспороцитами (рис. 19). В результате энзиматического растворения калloseй оболочек тетрад происходит их распад на отдельные микроспоры (рис. 5, 12; 15, 8, 9), которые проходят длительный (несколько дней) интерфазный период. В развитии микроспор можно выделить 3 фазы: 1) невакуолизированной микроспоры (ее ядро занимает центральное положение), 2) вакуолизированной микроспоры (ядро занимает разнотное положение по отношению к поре), 3) девакуолизации и усиленного роста микроспоры (ядро, как правило, расположено на стороне, противоположной поре).

В ходе первой фазы микроспоры увеличиваются в размерах, их ядра занимают центральное положение, цитоплазма сильно опущена и слабовакуолизирована (рис. 15, 9; 20, 1). В дальнейшем происходит вакуолизация микроспор, характер которой меняется в процессе их развития. В конце интерфазы мелкие вакуоли, сливаясь, образуют одну большую (рис. 15, 10—12; 20, 2—4).

В процессе формирования микроспоры значительно увеличиваются объемы цитоплазмы и ядра. Число ядерных и различных видов знаков варьирует. Вероятно, биосинтез белков в микроспорах на ранних стадиях развития обеспечивается главным образом рибосомами, образующимися в микроспороцитах в период поздней профазы мейоза I. В конце интерфазы в микроспорах обнаруживаются большая вакуоль и ядро, расположенные около стенки пылевого зерна (рис. 15, 12; 21). В этот момент ядро достигает значительных размеров по сравнению со слабовакуолизированной микроспорой, заметно увеличивается объем ядрышек, в которых появляются хлоропластиды.

В цитоплазме слабовакуолизированных микроспор пылевницы, она и ржи являются в основном числе митохондрий, пластиды удлинённой или неправильной формы, диктиосомы и пузырьки Гольджи, ЭР в основном гранулярного типа. В полости некоторых цистерн обнаруживаются склерофильные глобулы. В микроспорах кукурузы в этот период количество митохондрий резко снижено по сравнению с микроспорами пшеницы.

Основные структуры цитоплазмы вакуолизированной микроспоры злаков — мелкие митохондрии, аппарат Гольджи и ЭР, рибосомы, полисомы, различающиеся по размеру и части связанные с мембранными структурами, сферосомы и разнообразные везикулы, образующие мультивезикулярные тела и преимущественно агрегулярный ЭР. О большой активности диктосом можно судить по значительному числу везикул вокруг цистерн. Цитоплазма микроспоры содержит липидные образования (рис. 21).

В оболочке ядра микроспоры имеются многочисленные поры, местами ядерная оболочка расширяется, образуя небольшие выросты, наблюдается также непосредственный переход ядерной оболочки в каналы ЭР. В процессе развития ядра микроспоры организация пор меняется, что связано с передвижением различных веществ.

Изменения в микроспорах тесно связаны с образованием оболочки пыльцевого зёрна и формированием единственной поры. У злаков злаков пора имеет кольцеобразный ободок, окружающий ровное отверстие, прикрытое крышечкой (оберкулулом; рис. 15, 37). Оболочка и крышечка состоит из 2 слоев экзаны: внешнего — экзаны и внутреннего — пеканы, и интаны, которая в районе поры значительно расширена и виде промежуточного тела (рис. 15, 37; 21). Основным компонентом китины — пектоцеллюлоза, экзаны — стероиды, способный к классу терпеноидов. В ходе формирования микроспор и пыльцевых зёрен возникают как количественные, так и качественные изменения в их оболочках. Сильное увеличение толщины экзаны происходит в микроспорах в конце интерфазного периода, когда они значительно увеличиваются в размерах. Разные виды злаков характеризуются различным строением оболочки пыльцевого зёрна.

Микроспоре и пыльце злаков присуща определенная полярность, возникающая на ранних стадиях развития микроспор и сохраняющаяся до стадии зрелого пыльцевого зёрна. Она проявляется в наличии 2 полюсов: внешнего (наружного) — с порой, обращенной в сторону тапетума, и внутреннего — в полость гнезда (рис. 15, 10—36; 20, 1—10), в определенном положении ядра в микроспоре, в распределении цитоплазмы, оргanelл, включений и т. д. Определённое положение поры в микроспоре и пыльцевом зёрне может быть использовано в качестве ориентира при изучении их развития (например, движения цитоплазмы и ядер). Полярность зависит от ряда причин, в том числе от архисеконки пыльцевого зёрна и самого пыльца. Она обуславливает в сильной степени ход развития пыльцевого зёрна.

3. РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

В клетках пылевницы на этом этапе наблюдается дифференциация всех клеток, однако только в 2 нижних клетках каждого колоска происходит образование пыльцевых зёрен (рис. 22). Остальные колоски недоразвиты, и пыльцевые зёрна в них не образуются.

Формирование пыльцевого зёрна начинается с деления сильновакуолизированной микроспоры (рис. 15, 13—19; 20, 4—5). В результате первого дифференцирующего деления образуются генеративная (меньших размеров) и вегетативная (больших размеров) клетки (рис. 15, 19—22; 20, 7, 8). Особенность первого митоза в пыльцевом зёрне злаков — одновременное образование клеточной перегородки. Электронно-микроскопическое исследование показало, что

образовывающаяся стенка состоит почти целиком из каллозы, которая сохраняется очень недолго (рис. 20, 6). После перемещения каллозы генеративная клетка оказывается ограниченной 2 плазмалеммами: своей и плазмалеммой вегетативной клетки. В начале развития пыльцевого зерна ядра вегетативной и генеративной клеток лежат рядом и по размерам, кроме ядрышек, не отличаются друг от друга. Объем ядрышка в ядре вегетативной клетки несомненно больше, чем в генеративной. Эти клетки различаются ядерно-плазменными соотношениями. В цитоплазме вегетативной клетки пыльцевого зерна пигменты имеются амидоподобные с крахмалом, число разнообразных по форме митохондрий увеличивается, меняется их морфология. Встречаются и другие органеллы и структуры (рис. 23). Аппарат Гольджи представлен 4—6 параллельными кистерками и мелкими пузырьками. По сравнению с микроблорами он малоактивен. Характерная особенность данной стадии развития пыльцевого зерна — быстрый рост органелл и их связь с ЭР. Помимо органелл в цитоплазме содержатся осмиофильные образования, лизосомоподобные структуры. Оболочка ядра вегетативной клетки имеет многочисленные поры, связь с ЭР наблюдается редко. На этой стадии развития пинна окончательно сформирована, плазмалемма образует в ее сторону глубокие инвагинации.

Генеративная клетка окружена мембраной (плазмалеммой), в которой имеются поры. В генеративной клетке кукурузы все органеллы находятся в полярной фазе развития и напоминают таковые меристематических клеток. Основными органеллами являются митохондрии, пластиды встречаются редко и представляют собой слабопроявленные мембранные структуры без крахмала. Аппарат Гольджи представлен в основном единичными диктисомами. В генеративной клетке ржи содержатся митохондрии с хорошо развитой внутренней мембранной системой, трубчатый ЭР, диктисомы и многочисленные свободные рибосомы. Микротрубочки появляются только в момент деления генеративной клетки. Пластиды отсутствуют.

Одна из интересных особенностей генеративной и вегетативной клеток злаков — их движение в пыльцевом зерне. В развитии пыльцевого зерна можно различить фазу девакуумизации, во время которой и происходит переключение клеток и их ядер в пыльцевом зерне. Ядро вегетативной клетки перемещается в район поры, тогда как генеративная клетка еще некоторое время остается в центре (рис. 15, 20, 21, 20, 7, 8; 24). При этом ядро вегетативной клетки сильно увеличивается в размерах. Значительно увеличиваются и ядрышки, число которых варьирует. После переключения ядра вегетативной клетки в район поры начинается усиленный синтез цитоплазмы вегетативной клетки, в ходе которого вакуоль сильно уменьшается (рис. 15, 23, 28; 24), исчезает крахмал. Генеративная клетка имеет диполоидную форму, размеры ее у разных злаков могут варьировать. Далее следует фаза движения генеративной клетки к поре (рис. 15, 22; 20, 9, 10; 24), начинающаяся с округления. Дойдя до внешнего края пыльцевого зерна (где располагается пора), генеративная клетка отходит от оболочки и располагается вблизи ядра вегетативной клетки. В этот момент происходит интенсивный синтез цитоплазмы и образуются крахмал и вегетативной клетке; вакуоль постепенно уменьшается, хотя полностью не исчезает. Затем наступает новая фаза развития, во время которой генеративная клетка вновь удлинится и движется от поры. Ядро вегетативной клетки также отходит от поры, хотя и остается лежать некоторое время в пристенном слое цитоплазмы (рис. 15, 23—28; 24). Объем ядрышка в ядре вегетативной клетки достигает максимального размера к моменту подхода генеративной клетки к вегетативной поре ядра и продолжает оставаться большим до анафазы в генеративной клетке (рис. 15, 23—28; 24). При этом нередко наблюдается увеличение числа ядрышек во время деления генеративной клетки. Различия в объеме ядрышек вегетативной и генеративной клеток несомненно говорят о неравномерной интенсивности синтеза РНК в конститутивный период развития пыльцевого зерна.

4. ГАМЕТОГЕНЕЗ

Гаметогенез начинается с деления генеративной клетки (рис. 15, 25—31), в результате у всех злаков образуются спермии — клетки, которые имеют малое количество цитоплазмы, варьирующее у различных видов злаков. Форма спермиев с момента их образования и до попадания в пылевую трубку сильно меняется: сразу после деления они слегка вытянуты и имеют 2 конца, различающихся по форме (рис. 15, 31—36), а позже приобретают вытянуто-явериобразную форму.

По данным электронной микроскопии, ядро спермия состоит из электропрозрачной кариксифы и заполнено плотно упакованным хроматином. Кариксифа содержит скопления гетерохроматина, рибосомных частиц и свободных форм РНК и ДНК в виде толких нитей. Оболочка ядра имеет множество пор, связанных с ЭР.

Цитоплазма мужских гамет состоит из цитоплазмы, основными органолами которой являются митохондрии. Мембранные системы во всех органолах спермиев развиты слабее, чем в генеративной клетке. Аппарат Гольджи также слабо развит, имеются другие структуры и включения. Спермии ограничены 2 плазмалеммами, одна принадлежит гамете, другая — вегетативной клетке. Спермии различных злаков различаются по содержанию пластылей. Так, у ржи они отсутствуют, а у кукурузы встречаются изредка.

Цитоплазма спермиев ржи содержит митохондрии, диктиосомы, свободные рибосомы, много микротрубочек.

Созревание пылевых зерен тесно связано с образованием таких запасных веществ, как крахмал, белки и жиры, сосредоточенных в цитоплазме вегетативной клетки. Генеративная клетка и спермии отличаются от вегетативной клетки характером метаболизма, что находит свое выражение в числе органола и запасных веществ. В связи с этим особенно интересны работы по изучению роли последних, в частности липидов, каротиноидов (табл. 1, 2) и углеводов, в генезисе пыльника. У ячменя на стадии рылец профазы мейоза в слоях стенки пыльника имеются пластины с крахмальными зернами, причем в клетках эндосперма пластины крупнее и преобладают в количественном отношении. Затасы крахмала используются в процессе развития микроспор и на стадии сформированных двуклеточных пылевых зерен и слоев стенки пыльника они отсутствуют.

Таблица 1
Состав каротиноидов в пыльнике ячменя (мол. %; по Курявскому, 1965)

Слой пыльника	Каротины	Липиды	Вещи- каротины	Нормальность	Легкость	Кислота фосфора
Профаз, мейоз	9.2	72.1	12.5	3.6	2.6	9.86
2-клеточные пылевые зерна	34.1	26.4	19.6	10.0	7.9	1.96

Таким образом, развитие мужского спорангия характеризуется следующими особенностями: каждый микроспорангий имеет свою стенку, окружающую спорочную ткань со всех сторон; развитие стенки гнезда пыльника происходит в центростремительном направлении: все свои стенки микроспорангия являются производными паритетального слоя, который имеет двойное происхождение: тегумент, как и средний слой, представляет собой конечный этап дифференциации паритетальности слоя.

Развитие пыльника злаков характеризуется целым комплексом специфических черт: однослойным расположением пылевых зерен в гнездах пыльника,

Жирнокислотный состав липидов в пыльцевых зернах (мол. %; по Кириченко, 1963)

Жирные кислоты	Средн. значения		Жирные кислоты	Средн. значения	
	проф. а-мелоза	2-клеточ-ные пыльце-вые зерна		проф. а-мелоза	2-клеточ-ные пыльце-вые зерна
Олеиновая	0.3 ± 0.01	0.6 ± 0.15	Стеариновая	3.7 ± 0.51	4.9 ± 0.67
Миристиновая	2.4 ± 0.16	3.4 ± 0.07	Олеиновая	5.2 ± 0.52	3.1 ± 0.61
Пентадекановая	1.6 ± 0.07	1.7 ± 0.25	Линолевая	8.0 ± 0.97	3.4 ± 0.21
Пальмитиновая	20.0 ± 0.64	21.6 ± 0.07	Линоленовая	34.2 ± 0.42	42.5 ± 0.67
Гептадекановая	1.1 ± 0.07	1.0 ± 0.04	Арахидовая	1.5 ± 0.32	4.3 ± 1.25
Пальмитостеариновая	Следы*	Следы	Эйкозеновая	3.8 ± 0.07	2.5 ± 0.27
Пальмитотриолеиновая	3.0 ± 0.12	2.3 ± 0.38	Эйкозоденовая	2.3 ± 0.56	Следы
			Эйкозотриолеиновая	10.5 ± 0.87	8.6 ± 0.90

* Мелко: 0.1 мол. %.

порами, обращенными в сторону тыльца, оригинальным образованием каллозных оболочек (гребней) и спорополленниковой оболочки, определенным сопряженным полярным движением и положением клеток и их ядер в пыльцевом зерне и т. д.

III. РАЗВИТИЕ ЗАВЯЗИ, СЕМЯПОЧКИ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

I. ЗАВЯЗЬ

Гинецей злаков разделяют на нижнюю фертильную часть — завязь и верхнюю стерильную — рыльце (рис. 25, 26). В завязи формируется гнездо, в котором развиваются семязачатки (семяпочки); завязь опухает и под влиянием меристематического бугорка, после чего начинается ее инвагинация (рис. 26, А, 2, Б, 4). Формирование и рост бугорка завязи происходит неравномерно, что приводит к дорсовентральности (асимметрии) ее строения с самого начала развития (рис. 26, А, 4, Б, 5, 6). Дорсальная сторона, обращенная к наружной шестковой чашке, заметно разрастается, тогда как противоположная сторона растет медленнее (рис. 26). На самых ранних этапах развития клетки эпидермы и других слоев в основании его завязи являются отдельные клетки своеобразной формы, расходящиеся около прокамбияльного пучка (рис. 27, А, Б; 28, А). Число их возрастает с развитием цветка и достигает максимума к моменту редукционного деления в мегаспороците. Эти клетки имеют от 2 до нескольких иногда слившихся ядер, т. е. деление идет без цитокинеза (рис. 26, Б). У кукурузы они могут делиться (рис. 28, Г), образуя на более поздних стадиях развития мелкие паренхимные клетки. По мере роста завязи «специфические» клетки оказываются все более удаленными от апекса (рис. 27, Б; 28, В, Г). Положение их в завязи свидетельствует о том, что они являются клетками оболочки проводящего пучка. Их можно рассматривать как передаточные клетки, осуществляющие передвижение веществ от проводящего пучка к споренным клеткам. В дальнейшем в завязи образуется хорошо развитая проводящая система. Она представлена 4 пучками, 2 из которых (латеральные) идут в рыльце, а 2 (дорсальный и вентральный) заканчиваются в завязи (рис. 29, А, Б). Вентральный пучок (слившийся из 2) у пшеницы и кукурузы контактирует непосредственно с гипостазой, образующейся в нуцеллусе семязачатка (рис. 27, Б). На стадии зрелого зародышевого мешка за счет его разрастания клетки гипостазы сминаются, при этом проводящий пучок подходит к клеткам халазы, контактирующим с антиподами.

Сферическая семяночка злаков состоит из относительно развитого нуцеллуса (мегагаспорангий), 2 стегументов (покрова) и хикрониде (плаценте), образованного внутренним интегументом (эндоспермом). Развитие завязи тесно связано с развитием семяночки — происходит ряд сложных морфогенетических преобразований. Формирование семяночки начинается с образования буторки, который возникает на верхней стороне основания завязи (рис. 30, А). Морфологически семяночка у пшеницы появляется, когда она располагается на отношению к основанию завязи под углом 45° , т. е. семяночка изначально занимает наклонное положение к основанию завязи. Дальнейший рост периферийной края завязи приводит к тому, что семяночка оказывается еще более сдвинутой в боковое положение (рис. 30, Б). В этот период дифференцируются интегументы: сначала формируется внутренний, а затем — наружный (рис. 26, Б, 8, 9). Для злаков характерно взаимно перпендикулярное расположение клеточных слоев в интегументах, что создает определенную прочность их строения. С момента образования внутреннего интегумента быстро разрастаются латеральные области стенки завязи, формирующиеся в доплате рыльца (рис. 26, Б, 8—14). В результате дальнейшего сопряженного развития нуцеллуса и интегументов микропиле семяночки оказывается перпендикулярно к оси завязи. Этот процесс приводит к отклонению продольной оси нуцеллуса еще на $35—45^\circ$, т. е. общий поворот семяночки к переду составляет $80—90^\circ$ (рис. 30, Б; 32). Таким образом, изменение положения семяночки в завязи является результатом неравномерного разрастания как периферийной стороны завязи, так и самой семяночки, тогда как изменение ее формы и строения обусловлено в основном неравномерным ростом нуцеллуса и интегументов. Для злаков характерно образование плаценты-халазы — соединяющей семяночку с завязью, т. е. семяночка отсутствует. Плацента-халаза располагается на периферийной стороне завязи (рис. 32).

Следовательно, развитие завязи и семяночки злаков идет очень специфично: отсутствует семяночка, имеется плацента-халаза, характерно дорсоцентриальное строение семяночки и завязи и т. д. Все это свидетельствует о сложности определения морфологического типа семяночки. Согласно имеющимся классификациям типов семяночки, ее можно назвать апрокарпной, поскольку ее микропиле обращено к основанию завязи. По строению она приближается к анатомическому типу, однако в настоящее время ни один из терминов, предложенных в литературе для обозначения типов семяночек, не отражает полностью ее строения и развития, положения в завязи.

Нуцеллус семяночки злаков различается по размерам у разных видов злаковых злаков. У кукурузы, пшеницы и ржи семяночка криссидупеллатная, у ячменя занимает промежуточное положение между криссидупеллатным и тегидупеллатным типами (рис. 27, Б; 31, 33). На самых ранних стадиях развития семяночки в период формирования археспория нуцеллус представлен однородными мелкими клетками. В процессе развития семяночки происходят специализация и дифференциация одних клеток нуцеллуса и отход других. В период метаспорогенеза в клетках нуцеллуса, прилежащих к мегаспорам, появляются первые признаки деструкции. На стадии зрелого зародышевого мешка нуцеллус представлен эпидермой и различными типами нуцеллярных клеток, образующих 2 зоны: слабо- и сильновакуолизированных клеток (рис. 33, А, Б). Клетки эпидермы имеют кубическую или столбчатую форму (рис. 33, Б), все стенки клеток пронизаны плазмодесмами, за исключением наружных, примыкающих к клеткам интегумента. Клеткам эпидермы нуцеллуса свойственны глыбистые ядра, митохондрии, пластиды, много свободных рибосом, небольшое количество диктиосом, гранулярный ЭР (рис. 33, В). На 5—6-е сутки после оплодотворения нуцеллус пшеницы представлен в основном эпи-

дермой, клетки которой значительно вакуолизированы и больше, чем клетки интегументов, сохраняют свою интегрированность и на последующих этапах развития семпочки. У кукурузы клетки эндермы нуцеллуса имеют перекликивающую форму и многоклубочный пучковидный вид. Все клетки нуцеллуса, расположенные под эндермой, как показали исследования, имеют извилистые контуры и соприкосновены также многочисленными плазмодесмами. Клетки нуцеллуса, лежащие непосредственно под эндермой, слабовакуолизированы (рис. 33, А, Б); ЭР в них развит сильнее, чем в клетках эндермы, но число других органелл меньше. Обычно в латеральных частях зрелого зародышевого мешка на стадии первых делений эндосперма слабовакуолизированные клетки образуют несколько слоев, в халазальной части они формируют более массивную ткань (рис. 33, А). Увеличение и рост завязи происходит главным образом за счет делений, протекающих в халазальной части семпочки (рис. 32).

За зоной мелких слабовакуолизированных клеток формируется зона нуцеллуса с сильновакуолизированными клетками. Они сосредоточены по всей периферии зародышевого мешка, контактируют непосредственно с ним и различаются по морфологии и структуре; в них происходит автолиз, т. е. разрушение всех компонентов клеток — образуется так называемая лизирующая зона нуцеллуса (рис. 33, 34). Сходный процесс наблюдается при образовании вакуолей на ранней стадии формирования зародышевого мешка (2-4-й стадии развития). На первых этапах автолиза в клетках лизирующей зоны нуцеллуса образуются перинуклеарные пространства. В этих клетках еще разноточны плазмиды, митохондрии, диктиосомы, рибосомы, фрагменты ЭР и ядра (рис. 34, 35). По мере развития зародышевого мешка органеллы в этих клетках нуцеллуса исчезают, однако еще сохраняются остатки ядерного материала (рис. 34, В, Г). В нуцеллярных клетках, примыкающих к зародышевому мешку на отдельных участках, разрушаются плазмалемма и клеточная стенка, в результате чего образуются цитоплазматические каналы между соседними клетками (рис. 36). В нуцеллярной ткани, особенно в клетках, примыкающих к зародышевому мешку, обнаружено явление цитомиксиса (миграция ядер или его части, а иногда и цитоплазмы из клетки-донора в клетку-реципиент). Чаще всего миграция ядер происходит через цитоплазматические каналы (рис. 36, Б), но может идти и через разрывы в оболочке на месте плазмодесмы.

Итак, образование в лизирующей зоне перинуклеарных пространств, локальная дегенерация отдельных участков клеточных стенок и плазмалеммы, а также явление цитомиксиса свидетельствуют об автолизе нуцеллярных клеток. Этот процесс коррелирован с активной дифференциацией зародышевого мешка и структур, в нем образующихся.

Следует отметить, что автолиз не всегда заканчивается разрушением клеток, как локализируют данные по развитию зародышевого мешка у кукурузы, а является лишь этапом в дифференциации отдельных структур и может приводить только к возникновению вакуолей. Характерно, что в клетках эндосперма, контактирующих с лизирующей зоной нуцеллуса, обнаружены митохондрии стенок эндосперма и пашмы, обращенные в сторону этого комплекса (рис. 34, А).

Указанные изменения в строении клеток нуцеллуса, а также морфология клеток эндосперма, граничащих с нуцеллярным комплексом, позволяют рассматривать нуцеллярные клетки как секреторные или передаточные. Они несомненно играют большую роль в транспорте веществ к развивающимся эндосперму и зародышу.

Археспорий. Мегаспороцит. Перед образованием гаметофита в субэпидермальном слое апикальной части пучка пестика дифференцируется одна археспориальная клетка (рис. 37, 1 б) — конечная из уже существующего ряда клеток, расположенных вдоль полярной оси пучка (гипостазы). Клетки, находящиеся около гипостазы, также имеют определенную ориентацию, указывающую на связь с клетками халазальной части семязачатка (рис. 37, б—1б). Образование археспория сопровождается увеличением размеров клетки, числа оргanelл и мембранных систем. Археспориальная клетка дифференцируется в мегаспороцит — материнскую клетку мегаспор (рис. 37, 4—б; 38; 39, А, Б). В начальной стадии развития мегаспороцит мало отличается от археспориальной клетки. Далее он увеличивается в размерах и у большинства злаков и профазе мейоза I принимает характерную для него цилиндрическую форму (рис. 37, б—9; 38, 1—2; 39, А). На поперечном срезе мегаспороцит имеет звездообразную форму, в нем четко выражена полярность: в апикальной части в слабовакуолизированной цитоплазме располагаются пластиды, митохондрии, ЭР и другие оргanelлы, в базальной — цитоплазма более вакуолизирована и оргanelлы в ней единичны (рис. 39, Г). В профазу мейоза I ядро мегаспороцита имеет большое ядрышко, прикрепленное к прерывистой ядерной оболочке. Стенка мегаспороцита отличается по ультраструктуре от стенок прилегающих к нему нуцеллярных клеток; в ней много фибриллярного материала и каллозоподобного вещества, которое сосредоточено главным образом в апикальной стенке мегаспороцита (рис. 39, Б, В). В апикальной части мегаспороцита обнаружено большое количество ЭР. В базальной стенке мегаспороцита имеются плазмодесмы (рис. 39, В). Пластиды и многочисленные митохондрии имеют типичную для пик округлую форму. В отличие от соседних нуцеллярных клеток строение митохондрий упрощено, кристы редкие и обычно периферические (рис. 39, В). В процессе развития зародышевого мотка обычно наблюдаются изменения структуры митохондрий, а в пучеллусе кукурузы они практически не меняются. Пластиды, в которых нет ламелл (лейкопласты), сходны с пластидами окружающих мегаспороцит клеток пучка. Отмечена низкая концентрация рибосом в профазе мейоза I мегаспороцита.

Особенностью развития мегаспороцита является образование в нем участков липидической активности, в которых обнаруживаются липидные тела и другие компоненты цитоплазмы. Мейоз в мегаспороците у большинства злаков длится несколько дней: мегаспороцит при этом характеризуется высокой биосинтетической активностью (интенсивное накопление крахмала и других включений). В результате мейоза I образуется диада, в которой халазальная клетка больше, чем апикальная (рис. 37, 9—11; 38, 2, 3), в результате мейоза II, также неравную, тетраду мегаспор (рис. 37, 12). У злаков тетрады обычно линейные, но встречаются и другие типы. У кукурузы отмечены случаи незавершенности делений в мейозе, вследствие чего возникает триада мегаспор (рис. 38, 3—7; 40, А—В). Мегаспоры характеризуются высоким содержанием рибосомальной РНК и сухжарных белков, что свидетельствует о высокой активности происходящих в них процессов. В строении оболочки (каллозоподобной) и в составе оргanelл и их концентрации в цитоплазме только что образовавшихся мегаспор видимых различий не наблюдается. Однако вскоре после деления количество каллозы увеличивается в стенках нефункционирующих мегаспор, что видно по интенсивности ее флуоресценции, и уменьшается в функциональной мегаспоре — до уровня слабой флуоресценции нуцеллярных клеток (рис. 40, В). Большинство исследователей считают, что каллозоподдерживающая оболочка функционирует как мембранный фильтр и несомненно связана с биосинтезом и развивающихся спорогенных клетках.

Имеющиеся данные также говорят о том, что каллоза способствует определенной изоляции спорогенных клеток друг от друга. Универсальность этого процесса при мега- и микростигматогенезе у злаков и других цветковых растений указывает на существенную роль каллозы и других продуктов, входящих в состав оболочки, при образовании гаметофитов.

4. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Развитие зародышевого мешка у всех злаков обычно происходит из хламидальной мегаспоры. 3 верхние мегаспоры детегерируют на определенном этапе развития семязпочки. Материнская клетка зародышевого мешка претерпевает значительные изменения как по форме, так и по размеру. Процесс образования функционирующей мегаспоры характеризуется изменением положения стенок в апикальной части всех клеток мегаспор от линейных поперечных к куполовидных (рис. 40, А - В). Функционирующая мегаспора имеет определенную полярность: расположение ядра в халазальной части и специфическое распределение органелл и вакуолей (рис. 40, Г). В мегаспоре увеличиваются концентрации рибосом, достигающая уровня расположенных рядом пуцеллярных клеток, а также количество ЭР. В функционирующей мегаспоре присутствуют разнообразные по структуре в связи с их редифференциацией митохондрии. Накопление числа пластид происходит за счет их деления. Форма пластид может быть чашевидной или удлиненной. В некоторых из них имеются масляные крахмальные зерна. В функционирующей мегаспоре по сравнению с мегаспороцитом увеличивается число участков литической активности, которые в дальнейшем сливаются в лизирующий комплекс. Из него образуется центральная вакуоль или вакуоли и плотный коллоидеризованный осmioфильных глобул и остатков мембран, что особенно характерно для стадии 2-ядерного зародышевого мешка, образующегося в результате первого деления мегаспоры. Плазмодесмы в оболочке мегаспоры встречаются крайне редко, в ее халазальной части. В стенках нефункционирующих мегаспор плазмодесмы отсутствуют.

В процессе развития одноклеточного одноядерного зародышевого мешка происходит дегенерация остальных, нефункционирующих мегаспор, проявляющаяся в отхождении плазмалеммы от стенки и в деструкции цитоплазмы и органелл. В процессе разрушения наблюдаются различные изменения и в ЭР (рис. 41). У всех хлебных злаков зародышевый мешок сначала разрастается в сторону микропиля, в результате чего происходит сильное истощение остатков 3 нефункционирующих мегаспор (рис. 37, 14; 38, 9; 41, А; 43), впоследствии — в направлении халазы. Следует подчеркнуть, что дегенерирующая мегаспора, контактирующая с зародышевым мешком, сохраняет свою целостность вплоть до всех стадий 2-ядерного зародышевого мешка в ней видны еще различные структуры (рис. 41, А). Вероятно, что свидетельствует о значительной роли лизирующих мегаспор в развитии зародышевого мешка.

Клетка 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 37, 14; 38, 9; 41, А) характеризуется наибольшим числом рибосом, пластид и митохондрий. Последние дифференцированы, с хорошо развитыми кристами, они со-прежнему активны. По сравнению с предыдущей стадией в зародышевом мешке значительно увеличивается количество ЭР, представленного треугольными формами. На более поздних стадиях его развития гранулярный ЭР не обнаружен. В стенке 2-ядерного зародышевого мешка видны единичные плазмодесмы. Дегенерация пуцеллярных клеток, прилегающих к зародышевому мешку, в это время значительно усиливается. В результате второго деления образуется 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 37, 15; 38, 10). Дегенерирующие мегаспоры на этой стадии представлены компактной массой (рис. 37, 16; 42). К этому времени семязпочка сильно разрастается, края внутреннего интегу-

мента смыкаются, образуя микропиле (рис. 37, 18). В результате быстрого роста 4-ядерный зародышевый мешок постепенно почти достигает эгидермы нуцеллуса, а у кукурузы — нуцеллярного кашачка. В 4-ядерном зародышевом мешке ядра симметричны (по 2) располагаются на полюсах. В центральной части зародышевого мешка имеется большая центральная вакуоль латического происхождения; на этой стадии она достигает максимума развития (рис. 42). Более мелкие вакуоли имеются также в капазальной части зародышевого мешка. Клеточная стенка зародышевого мешка на этой стадии развития несколько утолщается. Очень редко в ней выявляются плазмодесмы. Органеллы больше не делятся, имеют сферическую форму. Крайны в митохондриях наблюдаются редко. Пластиды содержат мелкие крахмальные зерна, в цитоплазме много шкестерг ЭР. Таким образом, клетка 4-ядерного зародышевого мешка характеризуется наибольшим его ростом, образованием центральной вакуоли и снижением биосинтетических процессов.

В результате третьего деления образуется 8-ядерный зародышевый мешок (рис. 38, 11) — ценоцит, имеющий 2 полюса, в каждом из которых по 4 ядра. Ультраструктурные исследования выявили, что основную его часть занимает центральная вакуоль, почти свободная на этой стадии развития от дегенерирующих остатков латического комплекса (их можно обнаружить только в отдельных областях по периферии центральной вакуоли). При развитии одно из ядер каждого полюса движется к центру зародышевого мешка, после чего в нем начинается процесс клеткообразования. Таким образом, в результате сложных морфогенетических преобразований капазальной функционизирующей мегаспоры формируется 7-клеточный зародышевый мешок,^{*} состоящий из ийцовой аппаратуры, центральной клетки с 2 ядрами и 3 антипод (рис. 37, 19; 38, 12). Итак, развитие зародышевого мешка у злаков идет по Polygonum-типу. В результате дальнейшей дифференциации и специализации клеток формируется зрелый зародышевый мешок,^{**} варьирующий у разных видов злаков по размеру, форме, положению и сегментации, а также по характеру строения его элементов (рис. 37, 17—19; 38, 13; 43). В синергидах локализуется питательный аппарат, число антипод увеличивается, в цитоплазме всех клеток происходят изменения, в частности появляется много лейкопластов с крахмальными зёрнами в яйцеклетке, центральной клетке и т. д. Все клетки зародышевого мешка имеют определенную полярность, расположение цитоплазмы и органы.

ЯЙЦЕВОЙ АППАРАТ

В зрелом зародышевом мешке яйцевой аппарат обычно состоит из яйцеклетки и 2 синергид (рис. 38, 13; 43, А, Б; 45, А—В), которые лежат над ийцеклеткой у самого входа в зародышевый мешок. Основания имеют зубчатые выросты и питательный аппарат. Последний представляет собой выросты оболочки базальной части синергид (рис. 45, А). Апокальные концы синергид опускаются внутрь зародышевого мешка, своими краями как бы охватывая ийцеклетку, и ограничены лишь глазмалеммой. Изучение структуры синергид выявило, что в их апокальной части располагаются в основном вакуоли, а в базальной — ядро. Вокруг ядра, а также между ним и питательным аппаратом сосредоточены крупные митохондрии, пластиды (без крахмала), мелкие липидные тела, хорошо развит ЭР (рис. 45, Б). Ядро синергид крупное, сильно хроматизированное, содержит у разных видов разное число ядрышек. Ийцеклетка у всех злаков лежит ниже синергид, смещена несколько в сторону и даётся в центральную клетку. Форма и размеры ее варьируют у разных

^{*} В таком зародышевом мешке закончено клеткообразование и дифференцированы все его основные элементы.

^{**} Такой зародышевый мешок «готов» к оплодотворению, все его элементы специализированы.

видов. Свойственным свойством является полярность, отличная от таковой у синергид, — ядра расколлаживаются в апикальной, а вакуоли в основном сосредоточены в базальной части клетки. Вокруг ядра в наиболее плотной цитоплазме локализовано значительное число органелл. Митохондрий в яйцеклетке значительно больше, чем в других клетках зародышевого мешка, пластид меньше, чем митохондрий, они разнообразны по форме и многие из них имеют градулы; ликтиосомы редки, но хорошо сформированы. Имеются липидные тела и ряд других включений (рис. 45, Б). Ядро сильно хроматинизировано. Тип хроматизации ядер у разных видов злаков различен. Число ядрышек в ядре может быть довольно большим, что говорит о высокой метаболической активности этих ядер. В состоянии интерфазы яйцеклетки, которое длится обычно несколько дней, происходят значительные морфогенетические изменения, в частности меняются число и состав органеллы, а также изменяется состояние и увеличивается размер ядрышек. Оболочка яйцеклетки, так же как и у синергид, имеется в базальной части, в апикальной — представляет лишь плазмалемму. Все клетки яйцевого аппарата имеют гаплоидный набор хромосом, в результате последующего оплодотворения яйцеклетки образуется диплоидная зигота.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ КЛЕТКА

Центральная клетка — самая большая и вакуолизированная клетка зародышевого мешка (рис. 43, А, Б). Обычно в ее центре в густой вязкой цитоплазме расположены 2 полярных ядра. У большинства видов злаков в зрелом зародышевом мешке полярные ядра не сливаются, хотя у некоторых форм кукурузы отмечены случаи их слияния до оплодотворения. Большинство органелл в плотной цитоплазме расположены главным образом вокруг полярных ядер. Они представлены многочисленными митохондриями, ликтиосомами, полисомами, мезокулярными образованиями H^+ и актиносомы. Пластиды с высоким содержанием крахмала также сосредоточены в основном вокруг ядра. Форма и величина ядрышек меняется в процессе тесного контакта центральной клетки. Как правило, ядрышки увеличиваются в размерах. В периоды интерфазы и тройного слияния происходит изменение не только формы ядрышек, но и их состояния. Вероятно, это является показателем высокой синтетической активности: центральной клетки и перичной клетки эндосперма и связано с накоплением РНК и синтезом белка в цитоплазме. Данные по другим видам растений также говорят о том, что центральная клетка характеризуется максимальной синтетической активностью, что обусловлено функционированием белоксинтезирующей системы. В полярных ядрах у пшеницы и ржи отщепается много дополнительных ядрышек, что также свидетельствует о высокой активности полярных ядер (рис. 44). Центральная клетка диплоидна, после ее оплодотворения образуется триплоидный эндосперм. Высокая метаболическая активность центральной клетки эндосперма во многом обусловлена их трофической функцией и зародышным мешком.

АНТИПОДЫ

Число и форма антипод в зрелом зародышевом мешке у разных видов хлебных злаков варьируют. Если в сформированном зародышевом мешке их обычно бывает 3, то в зрелых их насчитывается более 10 (рис. 45, А, Б). Число антипод, таким образом, увеличивается в период «созревания» зародышевого мешка (т. е. до оплодотворения). Однако процесс деления в антиподах у некоторых видов злаков наблюдается во время развития зародыша и эндосперма; в этих случаях число антипод может достигнуть 100 и более (например, у некоторых сортов кукурузы). В большинстве случаев число их

разрушение отмечается к 10--15-м суткам после опыления. У отдельных сортов кукурузы антиподы сохраняются и в зрелой зерновке.

Очень часто антиподальный аппарат злаков характеризуется тем, что в его клетках происходят как хитоз, так и эндомитоз, поэтому антиподальные клетки в одном зародышном мешке различаются по величине, форме и строению ядер; для многих из них характерно образование полительных хромосом. Обнаружено, что у тех сортов кукурузы, у которых антиподы сохраняются в зрелой зерновке, они представляют собой гаплоидную массивную ткань; клетки ее содержат крахмал и мало отличаются от лежащих рядом клеток эндосперма. Интересной особенностью развития такой антиподальной ткани является образование в ней агидермы, не содержащей крахмала.

Исследователи, занимающиеся цитологией кукурузы, полагают, что существуют различные способы возникновения антипод у разных форм: образование гаплоидных антипод, формирующихся без аномалии митоза, и тетерогетных, где этот митоз карушск. Этими авторами объясняют разную продолжительность существования гаплоидной и полиплоидной антиподальной ткани в зрелой зерновке кукурузы. В сильно вакуолизированных антиподах обычно нет той структурной полярности, которая обнаружена в клетках яйцевого аппарата. Ультраструктурное изучение антипод злаков выявило многочисленные оргanelлы: митохондрии, диктиосомы, осеиофильные глобулы и хорошо развитый ЭР. Пластиды антипод немногочисленны и содержат незначительное количество крахмала (ячмень, пшеница).

Антиподы в отличие от клеток яйцевого аппарата имеют клеточную оболочку. У некоторых клеток антипод, расположенных в непосредственном контакте с клетками нуцеллуса, образуются выросты различной формы и папиллы (рис. 34). У антипод пшеницы благодаря инвагинациям клеточные оболочки имеют извилистые очертания (рис. 46, Б). У ячменя в стенках антипод, граничащих друг с другом, обнаружены поры, за счет чего формируется антиподальная ткань, представляющая собой клеточный синцитий.

Данные по ультраструктуре оболочки антипод, а также синергид (рис. 45, Б) позволяют рассматривать их как передаточные клетки, т. е. участвующие в короткодистантном межклеточном транспорте. Хорошо развитая система ЭР, представленная извилистыми цистермами, свидетельствует об участии антипод в синтезе веществ белковой и углеводной природы. Полиплоидные полинуклеотидные ядра, содержащие большое количество хроматина, несколько ядерных и являющиеся инвагинации ядерной мембраны (рис. 46, Б), также подтверждают высокоактивное состояние антипод. Все сказанное выше позволяет считать, что антиподы представляют собой один из элементов сложной проводящей системы семязачатка, завязи, колоска, колоса и растений в целом. Они осуществляют связь между зародышным мешком и развивающимися в нем зародышем и всей завязью и на более поздних стадиях развития зерновки.

Роль антиподального комплекса в развитии зерновки велика; его топографическое расположение, различное число антипод, разный способ их образования, разное время полной дегенерации показывают, что этот процесс видоспецифичен и обусловлен всем ходом событий, происходящих при развитии эмбриональных структур, развивающихся в тесной взаимосвязи и представляющих собой сложную интегрированную систему, обеспечивающую в конечном итоге нормальное развитие хлебного зерна.

ОБОЛОЧКА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Элементы зародышевого мешка окружены оболочкой на протяжении всего процесса развития вплоть до образования в нем зародыша и эндосперма. Это подтверждается данными по выделению зародышевых мешков злаков путем мацерации семязачатков. Структура оболочки зародышевого мешка является

дискуссионным вопросом. Некоторые авторы полагают, например, что стенка зародышевого мешка кукурузы состоит из тонкого внутреннего слоя — срежки ранее функционирующей мегасперы и наружных слоев оболочки — тонких ламелл, прижатых друг к другу, — остатков клеточных стенок пупеллуса, разрушенных и раструнутых разрастающимся зародышевым мешком. В процессе развития клеточная оболочка претерпевает значительные изменения. На стадии формирования ядерного эндосперма у пшеницы оболочка зародышевого мешка образует многоклеточные выросты, формирующиеся из ее внутренней поверхности, т. е. направленные в сторону центральной вакуоли. Морфология выростов полсепарированной оболочки зародышевого мешка сходна с морфологией так называемых секреторных лунок, обычно появляющихся в клетках в момент формирования клеточных оболочек. Максимального развития выросты оболочки зародышевого мешка у пшеницы достигают к моменту формирования первых слоев эндоспермальных клеток (рис. 47); далее они не обнаруживаются.

Особенность развития оболочки зародышевого мешка — отсутствие в ней плазмодесм, связывающих зародышевый мешок с клетками пупеллуса. Нужно отметить, что у кукурузы и ячменя в хлорофильной части зародышевого мешка на ранней стадии его развития были обнаружены единичные плазмодесмы. Стрессовые оболочки зародышевого мешка исследованных злаков (пшеница, ячмень, кукуруза) сходно по структуре с оболочкой перидонных клеток, основная функция которых — короткодистантное передвижение веществ.

Анализ строения клеток семязачатка, завязи и зародышевого мешка показывает, что в процессе их развития происходят различные сложные морфогенетические преобразования, связанные с транспортом веществ. На всех этапах развития системы завязь — семязачаток — зародышевый мешок он осуществляется у растений разными структурами (типостаза, перидонные клетки, проводящая система и т. п.). Координация всех сложных метаболических процессов, происходящих в зерновке, приводит к корректному формированию полноценного хлебного зерна.

IV. ОПЫЛЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Разные виды хлебных злаков различаются типами цветения (хизмогамный, ктисогамный и др.) и его характером (выривчатый, порционный). Продолжительность цветения колоса обуславливается видом: так, у многоцветковой пшеницы в Ленинградской обл. цветение колоса продолжается 7—8 сут (рис. 48), у 1—2 цветковых — 2—3 сут. Тип и характер цветения в значительной степени зависят от экологических условий. Разные виды злаков характеризуются различным механизмом раскрытия цветка. У пшениц преобладает лодуцирный тип (рис. 48, 3), в случае отсутствия опыления происходит вторичное раскрытие цветка за счет разрастания завязи — оварийный тип. Продолжительность раскрытия цветка у разных видов пшениц различная и колеблется от 5 до 30 мин.

Оплодотворение — сложный процесс, включающий в себя 2 основные фазы: протамную (от попадания пыльца на рыльце до проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) и двойное оплодотворение.

Протамная фаза. Прорастание пыльцы происходит в результате взаимной активации пыльцы и рыльца. Обычно оно начинается на рыльце злаков через несколько минут после опыления (рис. 49, 50). Для каждого вида злаков существуют оптимальные условия (влажность, температура), необходимые для прорастания пыльцевых трубок; так, для пшеницы в условиях Ленинградской обл. это 14—20 °С при влажности 80—90 %. Прорастание пыльцы

происходит выпячиванием через аперттуру (пору) интины и дальнейшим ее разрастанием, в результате чего образуется пыльцевая трубка (рис. 49, А; 50, А, Б). В нее переходят спермий и ядро вегетативной клетки, которое обычно остается в пылевом черне и дегенерирует, что подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями по ячменю (рис. 49, А; 50, В, Г). Размеры пыльцевых трубок варьируют у разных видов злаков (рис. 51). Пыльцевая трубка растет в тканях рыльца и столбика, раздвигая при этом плотно сомкнутые клетки проводниковой ткани, что приводит к деформации последних, а при высоком прорастании — к разрушению многих клеток (рис. 49, А; 50, А). В семязпочке кукурузы обнаружен секрет (дающий положительную реакцию на белки, декстриновые полисахариды) в межклеточных проводниковой ткани после опыления, а также в области микропиле и фуцеллусе до опыления. Вероятно, он участвует в регуляции роста пыльцевых трубок и их трофике, что дает возможность регулировать число пыльцевых трубок, необходимых для оплодотворения. Рост пыльцевой трубки осуществляется в основном за счет ее кончика, в котором идет синтез веществ. На некотором расстоянии от него в цитоплазме пыльцевой трубки сосредотачиваются оба спермия и ядро вегетативной клетки. Такие исследования цитоплазмы пыльцевой трубки обнаруживают в ней многочисленные пластиды, осmioфильные глобулы и другие включения. Кроме того, в цитоплазме выявлен фибриллярный материал, наличие которого, возможно, объясняет движение ядра вегетативной клетки и спермиев у злаков. Известно, что любые формы движения связаны с существованием микрофибрилл и микрофиламентов, в состав которых входят белки актомиозинового типа. По мере роста пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика спермии претерпевают изменения как по форме, так и по структуре (рис. 49, 50); у пшеницы в пределах каждой пары спермиев обычно различаются размеры и формой. Чаще они представляют делто- или червеобразными, слабо или сильно скрученными в виде спирали структурами. Спермии разнохромосомных видов полиплоидного ряда нередко различаются по размерам и строению (рис. 51).

Семязпочка у пшеницы по положению в завязи апогизма, и путь пылевых трубок от рыльца до микропиле довольно длинный. На столбике пыльцевые трубки подвизаются завязь, проходят между ее стенок и паружных интегументов, затем они достигают внутреннего интегумента, образующего микропиле, через которое пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок (рис. 49, Б). Как в завязь, так и в зародышевый мешок могут входить не одна, а несколько пыльцевых трубок.

Двойное оплодотворение (сингамия* и тройное сликание**). Входя в зародышевый мешок, пыльцевые трубки выделяют свое содержимое в синергиды, при этом одна из них или обе разрушаются (рис. 52, 53). Процесс дегенерации синергид происходит в течение длительного отрезка времени и они сохраняются еще на стадии проэмбрио. Ядра синергид распадаются на отдельные структуры, являющиеся сходство с мужскими гаметами; часто их принимают за спермии дополнительных пыльцевых трубок. Обнаружить спермий первой пыльцевой трубки трудно (рис. 52, А) из-за быстроты изменения содержимого пыльцевой трубки в процессе ее продвижения между яйцеклеткой синергидом в центральной клетке зародышевого мешка, откуда спермий «разбегается» и противоположных направлениях. Через 30—40 мин спермий пшеницы попадает в цитоплазму обеих клеток (рис. 54, 1). После проникновения в яйцеклетку спермий в течение 1 ч находится в ее цитоплазме, что дает возможность проследить все дальнейшие фазы его жизни (рис. 54, 1, 2; 55, А). По пути к ядру яйцеклетки, находящейся в интерфазе, в спермиех становится отчетливо виден их хромати-

* Сингамия — объединение спермия с ядром яйцеклетки.

** Тройное сликание — объединение спермия с ядерными ядрами центральной клетки.

зация. Цитохимическое изучение процесса оплодотворения у явасия выявило, что в ядре яйцеклетки после его контакта со спермием происходят большие структурные перестройки. Ослабляются связи ДНК с белками и усиливается связь с липидными компонентами и, вероятно, с ядерной мембраной. Хроматин деконденсируется, переходит в диффузное состояние; только после такой перестройки начинается процесс объединения ядер тапет.

У явасия спермий имеет 2 явно различающихся по форме конца: широкий конец более рыхлый, чем узкий. Погружение спермид и деспирализация его в ядре яйцеклетки, как правило, начинаются с широкого конца, терпящего свой очертаия, что особенно известно наблюдается при слиянии второго спермид с полярными ядрами (рис. 53, Б). Весь процесс объединения спермид с ядром яйцеклетки занимает 5-6 ч (рис. 54, 3-7). В этом процессе хроматин спермид постепенно деспирализуется, выявляются одно или 2 ядрышка, которые сливаются с женским ядрышком, а иногда остаются необъединенными (рис. 54, 7, 8).

Электронно-микроскопические исследования у некоторых феро итменн показали, что спермид имеет плотное ядро, окруженное цитоплазмой. Последняя содержит органеллы, в основном митохондрии, диктиосомы, рибосомы, ЭП, липидные тела и мазеловые вакуоли (см. рис. 127). Слияние спермид с ядром яйцеклетки и центральной клеткой начинается с контакта цитоплазматических мембран. Попадая в женские клетки, спермид теряет свою цитоплазму, причем никаких различимых органелл спермид не обнаружено. Вероятно, при слиянии мужской цитоплазма не входит в яйцеклетку. Слияние ядер спермид с ядром яйцеклетки с полярными ядрами происходит после контакта ядерных мембран и образования мостиков между ними. После окончательного слияния спермид с ядром яйцеклетки зигота длительное время находится в интерфазном периоде, продолжаясь у пшеницы 16-18 ч. В ядре зиготы нельзя отличить мужской хроматин от женского, и поэтому в профазу зиготы выступает как единое целое (рис. 54, 9; 55 - 60).

Процесс погружения спермид в ядро центральной яйцеклетки сходен с таковым в яйцеклетке, но протекает значительно быстрее (рис. 54, 1-3; 55, А). Если в цитоплазме яйцеклетки спермид пшеницы находится около 1 ч, то в цитоплазме центральной клетки - 15-30 мин. Как уже отмечалось, полярные ядра, как правило, до оплодотворения облизаны, но не слиты. С началом контакта спермид с полярными ядрами происходит их быстрое объединение, вследствие чего между ними можно наблюдать цитоплазму центральной клетки, которая затем деспирирует (рис. 54, 4; 55, Б). Наличие цитоплазматических «захватов» может служить показателем начала объединения полярных ядер, которое полностью еще не завершилось. Процесс их объединения со спермием происходит за 1,5-2 ч. У итменн через 2-3 ч после оплодотворения, как правило, он уже закончился и в интерфазе видно ядро. Особенности этого процесса в центральной клетке - отсутствие объединения мужских и женских ядрышек в полярных ядрах и разделение (асинхронное) вступающие спермид в профазу внутри первичного ядра эндоспермид (рис. 54, 5; 55). Полное объединение хроматина спермид и полярных ядер центральной клетки происходит в метафазе (рис. 54, 6; 55, Б). Этот феномен асинхронного преобразования хроматина мужских и женских гамет во время оплодотворения у некоторых видов растений, в том числе и явасия, является общексологическим. Некоторые исследователи объясняют его разницей темпа прохождения мужскими и женскими гаметами различных периодов (G_1 , S, G_2) митотических циклов.

Темп прохождения спермидом к тройного слияния неодинаков. Вероятно, дело в разных условиях, существующих в яйцеклетке и центральной клетке. В полярных ядрах в момент контакта со спермием хроматин находится в диффузном состоянии, поэтому не происходит сложных перестроек, как в яйцеклетке, и процесс объединения совершается быстро. По-видимому, разная ско-

рост процесс объединения спермий с женскими ядрами зависит также от плоидности клетки: яйцеклетка имеет гаплоидный набор хромосом, а центральная клетка — диплоидный. Различные размеры и строение этих 2 клеток обуславливают также и то, что у них и период интерфазы разной длительности: в зиготе — около 17—18 ч, а в первичной клетке эндосперма — всего 0,5—1 ч. Переход покоя зиготы характеризуется значительными изменениями структур интерфазного ядра и цитоплазмы, что проявляется в заметном росте зиготы и ее ядра, в характере вакуолизации, в почти полном исчезновении крахмала в амилопластах, и изменении распределения митохондрий и других органоидов. В первичной клетке эндосперма в отличие от зиготы в период короткой интерфазы не происходят такие изменения: присутствуют пластины с крахмальными зернами и т. п. Различная продолжительность интерфазы и этих клеток объясняется, вероятно, разным характером процессов их дедифференциации. Как было отмечено ранее, половые клетки являются высокоспециализированными, а зигота, вступающая в митоз, характеризуется скорее признаками, присущими меристеме, и в определенном смысле т. о. т. п. о. г. е. т. н. а (рис. 56). В интерфазный период происходят сложные морфоструктурные преобразования, в результате которых «стерится» специализация, присущая половым клеткам. Сравнительное электронно-микроскопическое изучение цитоплазмы яйцеклетки у кукурузы до и после оплодотворения выявило исключение поляризации оргanelл, формирование агрегатов рибосом, увеличение числа митохондрий и пластины в зиготе и изменение их внутренней организации свидетельствуют об интенсификации метаболической активности. Разный период покоя в зиготе и первичной клетке эндосперма у некоторых представителей двуклассовых растений, вероятно, можно объяснить также различным строением этих клеток, которые в свою очередь обусловлены исходным строением семязачек, завязи и цветка в целом.

Процесс двойного оплодотворения у всех класовых злаков происходит сходным образом (рис. 57—60). Различия касаются типов, форм, размеров и строения половых клеток. Так, у кукурузы в зародышевом мешке спермии имеют округлую, несколько вытянутую форму (рис. 57, 6), у пырея и ржи все половые клетки значительно меньших размеров, чем у пшеницы.

Таким образом, процесс двойного оплодотворения у злаков идет по и р. е. м. и. т. о. т. и. ч. е. с. к. о. м. у. т. и. п. у, т. е. объединение половых ядер происходит до митоза. Следует отметить, что объединение спермий с коларными ядрами центральной клетки не соответствует классическому премитотическому типу. Первый этап, т. е. объединение спермий с ядрами центральной клетки, происходит до митоза, что соответствует премитотическому типу. Второй этап, т. е. объединение мужского и женского хроматина, не происходит до митоза, поскольку хроматин спермий вступает в профазу раньше, чем хроматин пылевых ядер. Полное их объединение происходит в метафазе.

Исходя из этого, можно полагать, что в центральной клетке объединение половых гамет, вероятно, ближе всего относится к промежуточному типу оплодотворения, а весь процесс двойного оплодотворения охарактеризовать все же как премитотический.

Соприженность процессов сингамии и тройного слияния. Несмотря на различие темпов сингамии и тройного слияния, имеется корреляция в их прохождении. Определенному состоянию яйцеклетки и зиготы всегда соответствует определенное состояние пылевых ядер и эндосперма (рис. 54, 59). Так, через 3 ч после опыления в первичной клетке эндосперма пыльница вступает в профазу, а в яйцеклетке происходит объединение спермий с ядром яйцеклетки (рис. 54, 5). Через 7 ч после опыления зигота сходится в локус, а в эндосперме прошло первое деление. Эта корреляция мало подвержена влиянию внешних факторов и практически от них не зависит, т. е. **детерминирована**. Естественно, что имеется определенная асинхронность кодирования во времени и процессе двойного

оплодотворения. Скорость протекания эмбриологических процессов в целом зависит от внешних условий, поэтому процесс двойного оплодотворения может либо замедляться, либо ускоряться. Нарушение сопряженности процесса сингамия и тройного слияния (рис. 61) может проявляться при экстремальных условиях, что часто вызывает аномальное развитие зародыша и эндосперма.

V. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША

Оплодотворенная яйцеклетка — **зигота** — образуется в результате слияния гаплоидных гамет (см. рис. 55—58). Она представляет собой самостоятельный зародыш — новый растительный организм (спорифит) — на самой ранней стадии развития. В результате многочисленных делений и сложных морфологических преобразований он становится высокоорганизованным индивидуумом. Зигота — полноразвитая интегрированная система с высокой метаболической активностью, что подтверждается световыми и электронно-микроскопическими исследованиями, выявившими в ней пластиды с крахмальными зернами, многочисленные митохондрии, рибосомы, ЭР и различные включения (белково-липидные глобулы и т. д.). После оплодотворения зигота вступает в интерфазу (дикуя), во время которого в ней происходит сложные преобразования (подробнее см. раздел «Опыление и оплодотворение»).

Среди однодольных растений зародыш злаков выделяется формой и строением (рис. 62). Такие специфические органы, как щиток, колесовитиль, мезокотиль, coleoptila, зародок сформировавший эпикотиль, эпикотиль, характерны только для зародышей представителей сем. *Poaceae* (*Gramineae*). В литературе высказываются различные взгляды на морфологическую природу органов зародыша злаков. До сих пор дискуссионным остается вопрос о том, что представляет собой эпикотиль, coleoptila, щиток: является ли главный корень злаков главными или адвентивными. Зародыши хлебных злаков различаются по форме и строению, хотя в основном имеют большое сходство. Зародыши пшеницы, ржи, ячменя и овса относятся к фестоидному типу развития, а кукурузы — к паникодному. У гербов имеется эпикотиль, у последних он отсутствует. В зерновке злаков зародыш находится в прораставшем положении и занимает небольшую часть ее общего объема. В зрелой зерновке злаков зародыш соприкасается с эндоспермом только с одной стороны — левым, и не окружен его тканью, как у большинства однодольных (рис. 62, 15).

В развитии зародыша злаков можно выделить 2 этапа: **первичной дифференциации** (бластомеризация) и **органогенеза**, складывающегося из инициального обособления зачатков органов и последующей их тканевой дифференциации (рис. 63). Нельзя провести границы между **прорампом**, **зрелым зародышем** и **проростком**, строение которого связано с образом жизни, а строение зародыша является ранней стадией проростков, поэтому, чтобы понять морфологическую природу органов, нельзя рассматривать их в отрыве от их функций.

I. БЛАСТОМЕРИЗАЦИЯ

Через 1 сут после опыления зигота, как правило, приступает к делению. Форма зиготы у разных злаков различна: у пшеницы она обычно грушевидная, имеет дорсовентральное строение. Вследствие неравномерной вакуолизации зиготы фигура первого деления, расположенная наклонно к продольной оси зиготы, оказывается сдвинутой к апикальному ее концу. В результате такого неравного деления, которое является следствием полярности зиготы, образуются 2 неравные клетки (рис. 63, 1, 2, 22; 64, А, Б). Вторая клеточная пере-

тородка также располагается как обычно, обычно в плоскости, перпендикулярной к первой перегородке, при этом верхний ее край соединится с перегородкой, разделяющей клетку со г со (рис. 63, 3, 23, 24). Это деление, как и предыдущие, тоже дифференцирующее. Для всех видов характерна дорсовентральность строения зародышей уже с первых этапов их развития — зиготы. Определенную роль в ее становлении играет асимметричность структур (зародышевого мешка, семязачатки, эмбрио), в которых они развиваются. Следует отметить, что дорсовентральность проявляется на всем протяжении формирования зародыша, получен на следующих этапах все более ошутимое морфологическое выражение. Однако, если в процессе развития зиготы и проэмбрио она устанавливается вследствие различной степени растяжения клеточной оболочки на дорсовентральной и вентральной сторонах зиготы и проэмбрио, то на этапах органогенеза дорсовентральность зародыша продолжается в специфической ориентировке клеточных делений, в их частоте и в растяжении клеточных оболочек. В силу своей асимметричности зародыш является собой большую трудность для изучения (см. подробнее «Митотические указания», с. 81). Зародышу эмбриона присущ особый тип тетрады клеток (рис. 62, 1; 63, 4, 25). 4-клеточный зародыш в билатеральной плоскости имеет типичное Т-образное строение, однако такое определение строения не отражает его действительной дорсовентральной структуры (рис. 63, 4, 24; 64, 5). Истинное взаимное расположение перегородок может быть выявлено лишь при сопоставлении картины деления проэмбрио в дорсовентральной и билатеральной сечениях. В результате последующих делений образуется многоклеточный зародыш (рис. 62, 3; 63, 5—8, 26—28; 65). Электронно-микроскопическое изучение первых этапов его развития (рис. 66, 67) выявило, что все его клетки вакуолизированы; в клетках сусисенора вакуоли более крупных размеров. На этой стадии развития в цитоплазме клеток обнаружены пластиды с крахмальными зернами, митохондрии и другие органеллы. Клетки эндосперма окружают зародыш и плотно прилегают к нему (рис. 67). На этой же стадии в зародышевом мешке еще сохраняется желтковое содержимое (рис. 66). Характерно отсутствие плазмодесм между клетками развивающегося зародыша и окружающими его клетками эндосперма и нуклеуса (рис. 68, 5, Г). Между клетками зародыша плазмодесмы присутствуют (рис. 68, Д). В цитоплазме клеток зародыша по сравнению с эндоспермом наблюдается высокая концентрация рибосом, диктосомы имеют пузырьки значительно меньших размеров (рис. 68, Г, Ж).

2. ОРГАНОГЕНЕЗ

В процессе роста и развития зародыша сильно изменяется его форма (рис. 62, 63). Во всех сложных преобразованиях в ходе органогенеза определяющую роль играют последовательные изменения ритма и темпа митотической активности в разных областях зародыша (рис. 62, 63). Эти различия обуславливают своеобразное положение и строение органов зародыша эмбриона. Там, где темп клеточных делений выше, клетки меньше и богаче цитоплазмой; там, где митозы происходят реже, — крупнее и более вакуолизированы, беднее цитоплазмой. По степени окрасиваемости можно судить об очагах нехотематической активности в развивающемся зародыше. Следует отметить, что в нем существуют определенные «волны» митозов. В ходе развития зародыша, когда он достигает значительной степени дифференциации и сформируются все его органы, митозы обнаруживаются только в верхних их частях и в отдельных небольших зонах зародыша (рис. 63).

Через 5—6 сут после оплодотворения разрастается одна из апикально-латеральных областей проэмбрио в сторону плаценто-хилазы (рис. 62, 3, 5—8; 63, 9—13, 27,

28). Начинается образование семязачатка зародыша злаков — щитка. Свое название этот орган получил благодаря щиткообразной форме (рис. 62, 10, 15; 69). Клетки этой области зародыша активно делятся, они несколько крупнее, чем клетки с противоположной стороны зародыша, где вскоре будет формироваться точка роста. Дальнейшее разрастание одной из латеральных областей зародыша позволяет идентифицировать ее со щитком (рис. 62, 7—11, 13, 15). В это время значительное увеличение размеров клеток наблюдается и в центральной части перкутики зародыша.

Эмбриондерма, которая у зародыша пшеницы развивается базипетально, сначала дифференцируется в апикальной части зародыша, то вскоре распространяется в базальную область (рис. 63, 8—13).

В процессе последующего развития в зародыше происходят сложные преобразования, в результате которых щиток из латерального образования переходит в терминальное положение, свойственное зрелому зародышу (рис. 62, 11, 13, 15; 69). Форма и размеры щитка различаются у разных видов злаков. В процессе развития зародка и при ее прорастании в клетках щитка происходят значительные изменения. Щиток состоит из гетерогенных клеток. Поверхностный (эпителиальный) слой щитка, прилегающий непосредственно к эндосперму, имеет эпифизическую форму и строение. В нем имеется большое количество бесковых тел в виде эллипсоидных зерен и других включений. В щитке дифференцируется проводящая система. Основная функция щитка — осуществление связи между эндоспермом и всеми структурами зародыша. Посредством специализированного эпителиального слоя, в котором имеется большое количество ферментов, происходит измельчение веществ, поступающих из эндосперма в зародыш, а в дальнейшем и в проросток. У некоторых сортов пшеницы и кукурузы он руминирован, а у кукурузы в нем могут образовываться железки. Его клетки можно рассматривать как передаточные и секреторные; они играют большую роль в транспорте веществ. На щитке у некоторых видов злаков формируется дигула (пронизная цепула), представляющая собой вырост щитка (рис. 62, 13, 15; 69). Несколько позднее, после начала разрастания щитка, наблюдается увеличение митозов в зоне образования точки роста (рис. 62, 7, 10; 70). Дальнейшее развитие этой области приводит к появлению перетяжки, разделяющей семязачаток и точку роста, а затем — к обособлению колесоптиля и дифференциации листьев к точке роста (рис. 62, 9, 11, 13, 15; 69). В процессе развития колесоптиль чаще приобретает конусообразную форму, на вершине его имеется отверстие, через которое появляется первый настоящий лист (рис. 69). Обычно на обеих поверхностях колесоптиля сосредоточено большое число устьиц. Главной функцией колесоптиля состоит в защите конуса нарастания при «пробивании» корки почвы прорастающим семенем.

Зачатки колесоптиля и дифференциация трехконтинентальной тяжи в щитке совпадают по времени с началом образования главного зародышевого корня (рис. 62, 10, 11а; 63, 15, 16), поэтому область интенсивной окраски, а следовательно, и митотической активности щитка в это время и в центральной части зародыша — в зоне образования корня. Корень закладывается эндоспермо в базальной части зародыша в основании щитка, где начинается дифференциация прокамбия. Наличие самостоятельных источников меристемы, перетяжки и чехлика у корня зародыша злаков позволяет полагать, что развитие корня у них можно отнести к закрытому типу.

У различных видов злаков в зародыше может закладываться разное количество первичных (придаточных) корней (рис. 63, 19). Так, у пшеницы их бывает 2—4, у ржи — 3—4, а у кукурузы — 5. Озимые и яровые сорта часто также различаются их числом. Прорастание доходящих корней может быть различным. Так, у пшеницы (озимой) пара корней образуется из гипокотыля, а у некоторых форм яровой — первая пара — из гипокотыля, вторая — из эпикотыля.

Эмбриогенез шишечки показывает, что чешушки и колеризы (корневые членики) возникают и развиваются как единое образование, и лишь в конце эмбриогенеза, когда зародыш созревает, происходит отделение колеризы от чешушки (рис. 62, 10—13). В клетках колеризы шишечки обнаружены алейроновые зерна. Основная функция колеризы — защита зародышевого корня. Кроме того, она является источником воды и питательных веществ, необходимых для роста корня (или корешка) при прорастании. В этот же период изменяется и соотношение (подъем) зародыша: клетки значительно увеличиваются и сильно вакуолизируются. Самые нижние клетки супратора к моменту дифференциации колеропия (и иногда и несколько раньше) становятся пустыми и впоследствии разрушаются (рис. 62, 106).

Эпиблест дифференцируется несколько позже, чем корень (рис. 62, 11а; 63, 16, 17, 68), и располагается на стороне, противоположной шишке, образуя tenuispiralную вырост (рис. 62, 13, 13б; 63, 18, 19; 69). Эпиблест не контактирует, как шишка, с эндоспермом; возможно, этим и определяется его функция. По характеру строения клеток он близок колеризе. У пшеницы (сорт Димант) в удаленных его клетках обнаружены алейроновые зерна. Судя по изменению формы и размеров клеток при прорастании зерновки, он, так же как и колериза, поставляет воду развивающемуся зародышу. Некоторые исследователи рассматривают эпиблест как вторую редуцированную семядолю. Размеры и форма эпиблеста различаются у разных растений: у кукурузы он отсутствует. Шишка, эпиблест, колериза и колеропий представляют собой как бы одно целое, внутри которого развивается будущий побег.

В цитоплазме клеток эпиблеста шишечки обнаружены алейроновые зерна, сходные с таковыми шишки и колеризы. Различия в функциях шишки (выполняющей гаусторкальную роль) и эпиблеста (поглощающего воду в момент прорастания зерна) позволяют понять и более позднее затопление и различие последующего, обусловленного разновременным проявлением функциональной активности шишки и эпиблеста. Следует отметить, что размеры эпиблеста, а также его отсутствие или наличие зависят от места и условий прорастания той или иной группы злаков и что эпиблест имеет существенное значение при прорастании зерновки.

Таким образом, эпиблест, колериза и шишка представляют собой как бы единую структуру, образующую зародышевый корень. В силу большого радио-обмена точек зрения на структуру и функцию всех органов зародыша злаков эти вопросы обсуждаются в литературе более двухсот лет. В связи с рассмотрением природы эпиблеста мы высказали некоторые соображения, касающиеся строения апекса побега зародыша. Полученные данные о развитии зародыша шишечки позволяют присоединиться к точке зрения, согласно которой апикальные части проэмбрио может быть уподоблена апикальной меристеме стебля и рассматриваться как первый апекс побега растения. Функционирование этой меристемы дает либо одну, либо 2 семядоли, подобно тому как на вегетативном апексе стебля возникают приростки листьев. Противопоставить апикальный побег зародыша апикальной меристеме побега нельзя, так как они являются производными апикальной клетки са. Семядоли — продукт деятельности апикальной меристемы зародыша, поэтому шишка и эпиблест можно рассматривать как семядоли и первую, модифицированную пару листьев. Нельзя согласиться с тем, что не следует гомологизировать эпиблест с листом (семядолью), поскольку он не имеет прокамбиальных тканей. У редуцированных листьев (чешуйчатых) не образуется прокамбиальных тканей, так как из-за редукции они не достигли состояния «критической массы», при котором начинается дифференциация проводящей системы; известно, что проводящий пучок возникает на определенном уроке дифференциации листового зачатка. На одном из этапов развития зародыша идет

дальнейшая дифференцировка почечки (подушечки) (рис. 62, 11, 13, 13а, 15). Внутри нее дифференцируются листья, закладывающиеся валиком, число которых у разных видов злаков различно (от 2 до 4). Листовые примордии формируются акригетально, т. е. снизу вверх. Зачаточный побег представляет собой ось, на которой дифференцируются узлы и междоузлия (рис. 70). Междоузлия, сближаясь, имеют вид пачки плоских дисков; при калеркалярном росте в каждом междоузлии формируется лист; размеры их зависят от вида растения, а также от условий произрастания, что практически обуславливает высоту растения. Рост конуса нарастания прекращается за счет негидравлических клеток апикальной меристемы, находящихся на самой верхушке побега. Все почечку, т. е. зачаток побега, называют энциотилем, или пядерной длинной почкой. Гипокотиль злаков — это часть стебля в зародыше, расположенная под семязадатным узлом, т. е. в месте перехода стебля в корень. В зародыше и проростке некоторых злаков имеется мезокотиль — часть под, заключенная между «узлами» шипа и колосопития (рис. 63). Таким образом, зародыш злаков в зерновке представляет собой маленькое растение. Вообще о природе его органов продолжает оставаться дискуссионным.

Для многих видов злаков характерно развитие пазушных побегов, из которых впоследствии развиваются боковые побеги (рис. 63, 19). Число пазушных побегов может быть различным у разных видов злаков. У пшеницы (мягкой) дифференцируются 2—3 примордии листа, при этом пазушная почка, закладывающаяся в основании листа позднее, ближе к конусу нарастания, менее дифференцирована.

Детальнее исследования зародыша пшеницы, а также соевого и других злаков по другим видам хлебных злаков выявляют доспеелостростное строение зрелого зародыша, проявляющееся как в специфическом расположении клеточных перегородок в проэмбрио, так и в сложном преобразовании его из эмбриона, в которых направляющую роль играют исследователи изменения темпов эмбриогенетической активности в определенных областях зародыша, ориентации клеточных делений и различия в скорости роста и растяжения клеток. Весь эмбриогенез злаков — прекрасная иллюстрация того, что у однодольных злаков побега (точка роста) закладывается терминально, как и у двудольных (рис. 63, 5).

Смещение локуса точки роста в латеральное положение имеет в эмбриогенезе различных групп однодольных и различной скорости. У большинства примитивных однодольных это смещение происходит и эмбриогенезе относительно медленно и поздно, поэтому его легко наблюдать. Напротив, у групп, специализация которых продвинулась далеко (злаки), доспеелостростное зародыша протекает чрезвычайно быстро, что создает ложное впечатление, будто точка роста с самого момента ее появления формируется сбоку (рис. 62, 63, 71). В настоящее время некоторые французские исследователи выдвинули допущение о том, что у однодольных могут встречаться различные варианты закладки локуса точки роста (покаивается зона) от терминального до латерального (рис. 71, В—И). Однако необходимы детальные исследования ранних этапов развития зародыша с применением новейших методов исследования для выяснения и уточнения истины.

Понимание эмбриогенеза злаков невозможно без учета особенностей эволюционного становления зародыша как однодольных, так и двудольных, а также филогенетического положения злаков (рис. 71, А—Д). Сравнительное изучение эмбриогенеза злаков и других однодольных показывает, что терминальное и латеральное — точки роста в зародыше злаков имеют кардинальные. Шток (семядоля) с самого начала закладывается латерально, а точка роста — терминально, но в результате сложных морфогенетических преобразований внутри зародыша они изменяют свое положение в процессе эмбриогенеза, т. е. такое их положение в зрелом зародыше характерно.

Таким образом, в отношении происхождения злаков победа и морфологического значения семидолей, по-видимому, не существует глубоких различий между однодольными и двудольными. Эти различия — безусловно вторичные результаты специализации. Однако имеется точка зрения, что у большинства двудольных формирование почечки происходит при прорастании, тогда как у однодольных она дифференцируется в семени (рис. 71, *Е—И*). Как полагают авторы, вследствие оптогенетической экскерации, приводящей к формированию зародыша в семени с почечкой, икекции нескольких листьев, происходит ускорение прорастания.

Своеобразный способ развития и строения раннего протэмбриона наряду с особенностями органогенеза и строения зрелого зародыша позволили нам выделить развитие зародыша злаков в особый *Graminad* (= *Poae* = *Poaceae*)-тип эмбриогенеза (рис. 71), что было подтверждено последующими исследованиями зародыша разных типов злаков. Таким образом, высокая специализация злаков проявляется в строении семядолей зрелого зародыша, но не в оригинальном способе его развития, поэтому *Graminad*-тип характеризуется специфическим положением семядолей в зрелом зародыше (костях) перед началом раннего периода развития зародыша спецификой его органогенеза на следующих этапах развития.

Эволюция злаков привела к высокой их специализации, которая выражается в доросентральности (асимметричности) строения их зародыша. Это проявляется в первых этапах развития нового организма — зиготы — и обуславливается доросентральностью строения тех структур (завязи, семязпочки, зародышевого мешка и др.), в которых формируется новый индивидуум.

VI. РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА

Эндосперм занимает большую часть зерновки злаков; в нем аккумулируются вещества (углеводы, жиры и белки), необходимые для развития нового организма. У злаков эндосперм выполняет в основном трофическую функцию и различается по строению у разных видов. В зависимости от содержания белков, жиров и крахмала, а также от строения крахмальных зерен он бывает твердым или мягким. У овса, например, в зерновках, находясь в состоянии полной зрелости, эндосперм остается мягким.

Эндосперм у злаков, как и у большинства цветковых растений, — результат двойного оплодотворения (тройного слияния) и имеет триплоидный набор хромосом. Цитологический анализ растений-регенерантов, полученных из эндосперма в условиях *in vitro*, подтверждает его половую природу, поскольку в ядрах клеток имеется 3n хромосом.

Развитие эндосперма у хлебных злаков происходит по *муклярному* (ядерному) типу, характеризующемуся тем, что на первых этапах его формирования имеется свободноеядерная стадия, т. е. деление ядер идет без цитокinesis (рис. 72, 73). После достижения определенной плотности ядер в цитоплазме происходит процесс клеткообразования. Темп развития эндосперма у разных видов хлебных злаков в основном сходен, хотя и зависит от условий произрастания.

Ядерная стадия развития эндосперма. Рассмотрим особенности развития эндосперма у разных видов злаков. Почти у всех видов это первичное ядро приступает к делению на очень ранние зиготы (рис. 72, *А—В*). У шпелюны первичное ядро эндосперма делится через 2—3 ч после опыления, у ржи — через 3—5, у ячменя — через 6—8, у кукурузы — через 2—4 ч после тройного слияния. Как правило, деление начинается в микро-

лилярной части зародышевого мешка, где ранее находилось перинуклеарное ядро эндосперма. При этом переносно деление располагается обычно перпендикулярно оси зародышевого мешка. С помощью метода вычленения целых зародышевых мешков (см. «Методические указания») было выяснено, что у ржи и пшеницы деление перинуклеарного ядра происходит в латеральной части семязачатка, т. е. на стороне, противоположной плаценто-халазе. Через 6—7 ч после оплодотворения уже имеются 2 ядра эндосперма (рис. 72, Б). В результате второго деления, которое происходит в направлении, перпендикулярном по отношению к первому, образуются 4 ядра (рис. 72, В). Данные, касающиеся распределения ядер в зародышевом мешке после первых из делений, несколько противоречивы, поэтому необходимы дополнительные исследования. У большинства хлебных злаков первые деления ядер в эндосперме протекают синхронно; число синхронных делений в значительной степени зависит от вида и сорта (например, у пшеницы). В отдельных случаях с помощью метода вычленения зародышевых мешков выявлены определенные тенденции к асинхронности делений (рис. 73, Б).

В сеенодоте эндосперма вместе с нарастанием общей массы цитоплазмы происходит увеличение числа ядер и образование центральной и микролилярной вакуолей. Высокий темп первых делений выражается в их коротком интерфазном состоянии, проявляющемся в сильной хроматинации интерфазных ядер, в наличии большого числа ядрышек (от 3 до 5) разной формы и размера (рис. 72, Г). Последующие деления протекают медленнее.

Особенность ранних этапов развития эндосперма у пшеницы — неравномерное распределение ядер в латеральных частях ценоцита (с доминирующей в центральной стороне). Большая часть их сосредоточена со стороны плаценто-халазы. Вероятно, это можно объяснить взаимоотношениями эндосперма с эпиподами, а также с проводящей системой семязачатка, расположенных в ее халазальной части. Несколько позднее на этом этапе максимальная плотность ядер в ценоците наблюдается в микролилярной части семязачатка (рис. 74, А—В). Она различна у разных видов злаков. Так, у пшеницы *Triticum durum* плотность ядер в микролилярной части в 3 раза выше, чем в остальных частях эндосперма; у ржи — в 4—5 раз. Различна и вакуолизация цитоплазмы в разных частях ценоцита, что особенно хорошо наблюдается при окрашивании цитоплазматическими красителями.

Электронно-микроскопические данные выявили, что в первый день после оплодотворения в ценоците эндосперма формируются вакуоли (рис. 75, А, Б). Органеллы представлены незначительным числом лизисом, митохондрией и пластид, последние практически лишены внутренней мембранной системы (рис. 75, В, Г). Некоторые пластиды имеют мелкие крахмальные зерна, число которых варьирует у разных видов злаков. ЭР представлен параллельными листочками и кольцеобразными структурами.

В ценоците эндосперма наблюдаются группы ядер, одновременно находящихся на последовательных фазах митотического цикла — так называемые китотические волны. Они обнаруживаются вскоре после первых делений ядер в ценоцитном эндосперме к. как правило, у пшеницы и ржи направлены от микролисы к халазе (рис. 74, А). В конце ядерной стадии эндосперма отмечаются перетягивающие митотические волты, которые могут распространяться в разных направлениях.

Особенность развития ценоцитного эндосперма — перемещение ядер в направлении слог цитоплазмы, образование вакуолей и последующая девакуолизация. Таким образом, ядерная стадия эндосперма злаков характеризуется следующими особенностями: различной степенью синхронности первых делений; образованием ценоцитной структуры с большим числом ядер; неодинаковой плотностью их распределением; обусловленной разном ядерно-плазменным соотношением в разных частях ценоцита; к полиморфизмом ядер. Все это можно объяснить различным темпом делений, зависящим от строения зародышевого

мешка, его лорсоевстральности (асимметричности) и непосредственной связи тонкой ободки из латеральных частей ценоцита с плазментахалазой. Основной причиной образования полиморфных ядер, проявляющейся еще в большей степени на клеточной стадии развития эндосперма, являются нарушения митоза, которые можно классифицировать как функциональные и спонтанные.

Клеточная стадия развития эндосперма. Переход эндосперма в следующую стадию — клеточную — обычно начинается у большинства видов знаков через 40–50 ч и продолжается несколько дней после оплодотворения (рис. 74, А). В этот период в цитоплазме ценоцита пшеницы (около 100 ядер, иногда более) обнаруживается большое число пластид различных размеров, характерной чашеобразной формы и кольцеобразных на поперечных срезах. В них видны мелкие крахмальные зерна. При этом увеличивается число диктисом в аппарате Гольджи и круг в митохондриях.

Вопрос об образовании клеток в эндосперме аляков остается дискуссионным. На примере различных видов пшеницы было показано, что процесс клеткообразования начинается с возникновения фратнипластов как между сестринскими (сопроизводными), так и несестринскими (несопроизводными) ядрами эндосперма, т. е. путем поликинеза (рис. 76). Формирование клеток начинается в разных частях эндосперма, обычно раньше в микропиларной части (рис. 74, А, 76, Б, В): темпы деления в микропиларной и халазальной областях заметно ускорены. На высокую активность этих районов указывает также и увеличение количества РНК, что свойственно тканям с повышенным уровнем жизнедеятельности.

Этот этап развития характеризуется утолщением оболочки зародышевого мешка, формированием на ней многочисленных выростов (протуберанцев), локализированных в цитоплазму ценоцита эндосперма и достигающих иногда границ центральной вакуоли (рис. 77, А; 78, А, Б). Максимального развития они достигают в момент появления клеточных стенок, а после завершения образования 1–2 слоев эндоспермальных клеток выросты оболочки исчезают. Основу таких выростов составляют нецеллюлозные полисахаридной природы, которые, вероятно, используются при последующем формировании оболочки зародышевого мешка. Наизамалейма эндоспермального ценоцита плазментахалазы и халазы также имеет выросты (рис. 77, Б, В).

Процессы девелупации и образования клеточных стенок в эндосперме — сложные и еще дискуссионные. Ввиду разной структуры микропиларной, халазальной и латеральной частей ценоцита заложение клеточных стенок в них идет неодинаково. Образование стенок в микропиларной части, так же как и в латеральной и халазальной, происходит центростремительно, т. е. от оболочки зародышевого мешка в сторону вакуолей — центральной и микропиларной (рис. 76, 78, А–Г). Стенки между всеми ядрами в последней закладываются почти синхронно. Процесс образования стенок в латеральной части, согласно представлениям, основанным на данных электронного микроскопического сочетания со световой, протекает следующим образом. Во внешнем тонком слое цитоплазмы ценоцита сначала происходит постепенное увеличение вакуолизации, ядра перемещаются в сторону центральной вакуоли (рис. 78, А, Б); далее радиально закладываются стенки, которые иногда доходят до тонкоплазмы (рис. 78, Б; 79, А, Б). Ядра делятся, после чего стенки формируются в тангентальном направлении, соединяясь друг с другом и завершая процесс образования клеточной оболочки (рис. 78, В). Изучение на ультраструктурном уровне процесса образования клеточных стенок показало, что в нем принимают участие пузырьки, являющиеся производным функционирующего аппарата Гольджи и ЭР. На основе слияния этих пузырьков формируются стенки клеток в эндосперме (рис. 79).

После того как сформировался первый слой клеток, во внутренней части

цитоплазма цитоплазмы, граничащей с тонопластом, лежат свободные ядра (рис. 78, В). Образование второго, третьего и последующих слоев происходит сходным образом (рис. 78, Г: 80, А—Г). В результате активных делений во всех частях эндосперма центральный вакуоль заполняется клетками и полностью исчезает (рис. 81, А—В). Интересная особенность формирования клеток — отложение каллозы в их стенках (рис. 77, Г).

3-и и 4-е сутки после опыления характеризуются началом синтеза крахмала и появлением первых крахмальных зерен А-типа в клетках эндосперма. До настоящего времени оставался дискуссионным вопрос об образовании и происхождении мелких (В-тип) и крупных (А-тип) крахмальных зерен у злаков. Электронно-микроскопические исследования показали, что оба типа крахмальных зерен образуются в пластидах.

Процесс клеткообразования и исчезновения вакуоли заканчивается у хлебных злаков к 5—7-м суткам после опыления, хотя деление ядер и цитосток продолжается.

Вторая стадия развития эндосперма — клеткообразование — характеризуется формированием клеток и активным увеличением их массы, разрастанием самой завязи (рис. 82). На данном этапе сильно изменяется цитоплазма клеток, что проявляется в разных частях эндосперма в неодинаковой степени ее вакуолизации и в различных соотношениях оргanelл, большинство которых находится в активной состоянии (рис. 79). Часто встречаются крупные много-ядерные полигональные клетки, возможные варианты цитодаксиса.

Скоро после завершения образования клеточного эндосперма (10—12-е сутки) начинается дифференциация алейронового слоя (рис. 83, А), клетки которого приобретают специфическую форму с характерным типом вакуолизации. Ультраструктурное изучение алейронового слоя позволяет выявить, что в цитоплазме его клеток содержится большое число дифференцированных оргanelл (рис. 83, В) — митохондрий и пластид, большинство последних содержат крахмальные зерна. Аппарат Гольджи представлен незначительным числом диктиосом. Имеются липидные капли, глобулы и кристаллоиды (рис. 83, Б). По мере дифференциации алейронового слоя значительно изменяется как форма клеток, так и строение оболочки и цитоплазмы. Оболочки сильно утолщаются, хотя все клетки алейронового слоя соединены плазмодесмами. Липидные капли окружают каждое алейроновое зерно, а крахмальные гранулы исчезают. Все алейроновые зерна заключены аморфным белком, в котором находятся глобулы и кристаллоиды. В клетках алейронового слоя сосредоточено большое количество ферментов, которые способствуют гидролизу запасных веществ эндосперма.

Следует отметить, что у злаков и у некоторых других видов злаков наблюдается образование субалейроновидного слоя (рис. 83, А, В), который по характеру вакуолизации и исключенной ламинации алейроновый. Его развитие происходит позднее — к 10—15-м суткам после опыления. Затем в нем идут значительные изменения, связанные с исчезновением глобулов, липидных капель и с появлением крупных крахмальных зерен, в результате чего эти клетки становятся похожими на лежащие ниже клетки крахмального эндосперма (рис. 83, В). Вероятно, многие исследователи, рассматривая созревающие зерновки, приписывают субалейроновый слой за алейроновый, поскольку на ранних стадиях развития они сходны по морфологии. Однако разные виды хлебных злаков имеют разное число алейроновых слоев.

Необходимо отметить, что некоторые клетки эндосперма, в частности пиллиды, также отличаются по своей морфологии от остальных клеток эндосперма. Это клетки в мезосклярной области эндосперма, прилегающие к развивающемуся зародышу, и клетки вентральной области эндосперма в зоне борозды, характеризующиеся более глянцевой цитоплазмой, большим количеством клеточных оргanelл и своеобразным развитием системы ЭР (рис. 84).

На 10-е сутки после опыления, когда в периферических слоях эндосперма прекращаются деления, во всех клетках эндосперма начинается белковый синтез (рис. 85). Существуют различные точки зрения относительно механизма синтеза и заложения запасных белков у злаков. Все синтезы основаны на данных электронной микроскопии. В настоящее время большинство исследователей склоняется к тому, что система ЭР играет основную роль в белковом синтезе (рис. 85, В). Аппарат Гольджи, по-видимому, также принимает участие в синтезе белковых тел. Запасные белки, как до этого большинство исследователей, откладываются в полостях текстерн ЭР (рис. 85, В). Это характерно для эндосперма ячменя, кукурузы, пшеницы и овса. Таким образом, все эти данные свидетельствуют о том, что специфических органоидов «протеосома», в которых синтезируется белок, в эндосперме злаков нет. В процессе развития зерна происходит увеличение размеров белковых тел, а также их числа. В результате увеличения количества белка в клетке наблюдаются сближения, а в дальнейшем, по-видимому, и объединение белковых тел (рис. 86, А).

Образование крахмала в центральной клетке пшеницы обнаруживается еще до оплодотворения и сохраняется в течение всего развития эндосперма. Крахмал, возникший на первых его этапах (1-е сутки), используется в процессе первых этапов формирования (рис. 75, В). На 3—4-е сутки после опыления вновь появляются мелкие крахмальные зерна в амилопластах, остальная часть стромы эндосперма имеет ясных структуру. При последующей дифференциации крахмальные зерна становятся липовидными и занимают весь объем амилопласта; обычно они круглые, поэтому их классифицируют как зерна А-типа (рис. 86, Б—Д). Как известно, в эндосперме злаков имеются крахмальные зерна и меньших размеров (крахмальные зерна Б-типа). Пьер, являющийся, как правило, позже зерен А-типа (рис. 86, Б—Д). Детальные электронно-микроскопические исследования эндосперма пшеницы показали, что синтез мелкозернистого (Б-типа) и крупнозернистого (А-типа) крахмала происходит в амилопластах, поэтому говорить о митохондриальном происхождении зерен Б-типа нельзя (рис. 86, Б—Д). Было установлено, что гранулы мелкозернистого крахмала образуются в амилопластах, отпочковавшихся от плазм, имеющих зерна А-типа; зерна Б-типа формируются на 10—15-е сутки после опыления. Деление крахмальных зерен на А- и Б-типы носит условный характер, поскольку меньшие размеры зерен Б-типа могут быть обусловлены более поздним началом их синтеза.

Итак, на начальных этапах эндоспермогенеза (ядерная стадия и начало клеточной) осуществляется процесс дифференциации и формирования эндосперма (у пшеницы, риса и ячменя он длится 3—6 сут). С 5-х по 10-е сутки после опыления происходит увеличение числа клеток эндосперма и их размеров. С 10—12-х суток начинается заполнение клеток эндосперма крахмалом и белками; от соотношения последних зависит тип эндосперма (крахмалистый или стелловидный). Таким образом идет «набухание» зерна, который продолжается до 15—20-х суток (молочная спелость). К концу фазы молочной спелости содержание воды снижается до 50—70 %, большинство растворимых форм углеводов переходит в запасные. В это время зародыш, пленка и ржи слободы в прорастании, т. е. приближает к в определенном смысле де зависит от материнского организма. Затем происходит заходление процесса налива зерна и наступает фаза восковой спелости. В этой фазе содержание воды снижается до 20—30 %, размер зерна еще не увеличивается, но оно затвердевает. Образование крахмала и белка прекращается. В эту фазу при неблагоприятных погодных условиях зерно способно прорасти на растении. Далее наступает фаза полной спелости, который характеризуется сокращением размеров зерна и снижением содержания воды в нем до 15—20 %.

VII. ПЛОД И СЕМЯ

Плод злаков — зерновка, односемянный, с тонким пленчатым или кожистым околоплодником (перикарпием), плодно обтекающим семя. На центральной стороне плода в месте срастания краев плодобилика часто образуется бороздка, хорошо выраженная по всей длине зерновки. Имеется рубчик (рис. 87, 1, II).

Большую часть зерновки занимает эндосперм, меньшую — зародыш и покровы. В зерновке у различных видов злаков эти соотношения сходны (так, например, в зерновке ржи зародыш составляет 3,7 %, эндосперм — 77,7, а покровы — 18,6 %). Покровы зерновки состоят из перикарпия и семенной кожуры. В перикарпии имеются покрывная кутикулой наружная эпидерма, состоящая из основных и ризомных специализированных клеток, образующих молоски и т. д. (эпикарпий), один или несколько слоев частично сдвинутой паренхимы, частично резорбированная паренхима; поперечные клетки, вытянутые поперек длины оси зерновки и имеющие одревесневшие клеточные оболочки; у некоторых видов образуется хлорофиллоносный слой (мезокарпий); остатки внутренней эпидермы в виде одревесневших клеток, вытянутых параллельно длине оси зерновки (трубчатые клетки) (эндокарпий). В процессе развития зерновки клетки внутреннего и наружного эндосперма, образующие семенную кожуру, деформируются и сдвигаются. Внутренний эндосперм с обеих сторон покрыт кутикулой и содержит пигмент, дающий положительную реакцию на жировые вещества.

Основные запасные вещества зерновки злаковых. Они находятся в эндосперме, который может быть твердым, мягким и т. д. Различные соотношения от твердого до мягкого характерны для видов злаков. Твердый эндосперм в свою очередь бывает разным по плотности, что обусловлено соотношением в нем белка и крахмала. По химическому составу запасные вещества зерновки отличаются у разных видов злаков. Основными компонентами — углеводы, белок, жир; основные эргастические вещества — углеводы, которые у большинства злаковых злаков занимают в зерновке большой объем. Так, например, в зерновке ржи в среднем содержится 82 % углеводов, у кукурузы (крахмалистой) — более 82, у ячменя — 83 (в % на сухое вещество). Все эти показатели относительны, поскольку виды, формы и сорта существенно различаются соотношением этих компонентов.

Химический состав зерен злаковых злаков очень сложен. По многолетним данным биохимической лаборатории ВИР, основные злаковые злаки характеризуются следующими показателями (в % на сухое вещество; см. Ильянов, 1961).

	Сухая масса	Плотность	Ячмень	Овес
Крахмал	51,8—62,6	52,0—71,0	44,7—69,7	33,9—49,4
Белок	9,0—19,0	17,4—24,8	7,1—14,7	9,6—13,7
Жиры	1,6—1,9	Сред. 2,5	1,7—4,6	3,1—6,6
Калорийность	2,3—2,5	> 2,5	1,7—5,1	11,4—14,2
Зольность	1,9—2,6	1,5—2,1	2,0—3,1	3,5—4,7

Крахмал. Поскольку основной компонент — углеводы — крахмал (например, у ржи из 82 % углеводов крахмал составляет около 60 %, сахара — 3, редуплицируемые сахара — 0,3, клетчатка — 2,5, лигнаны — 8,8 %), то он же — важнейший источник питания людей (пшеничная мука в среднем на 1/4 состоит из крахмала), остановимся на его строении подробнее. Крахмал

представляет собой α-1,4 Д-глюкан-полисахарид, содержащий актиосотия глюкозных остатков. Крахмальные зерна имеют разную форму, но чаще бывают сферическими, линзовидными или яйцевидными. Как было отмечено ранее, запасный крахмал синтезируется в листьях (амилондистах). Формирование крахмальных зерен начинается в так называемых образовательных центрах стромы пластида.

Данные светового и электронного микроскопов показывают определенную сложность крахмальных зерен. Полагают, что она возникает вследствие чередования 2 углеводов — амилозы и амилопектина. Они имеют разный показатель преломления, что хорошо видно в поляризованном свете, выявляясь двойное лучепреломление. Крахмальному зерну присущи свойства сферокристаллической фазы: в поляризованном свете и виден в пересечении лучей черный крест в его центре (так называемый мальтинский крест). Известно, что сложность в крахмальных зернах хлебных злаков и толщины стенок зависит от условий ризотрофии. Другая особенность крахмальных зерен — их коллоидные свойства.

Крахмальные зерна бывают простые — амилоиды содержат одно крахмальное зерно (рожь, пшеница) и сложные — в амилопласте синтезируются исключительно крахмальных зерен (сorghum, рис). Различаются они и размерами: так, у пшеницы и ржи они мелкие — 2—9 мкм (В-тип) или крупнее — 25—40 мкм (А-тип), у кукурузы в основном только мелкие — от 5 до 30 мкм.

Следует отметить, что форма и размеры крахмальных зерен и значительной степени обусловлены видовой принадлежностью. Поскольку крахмальные зерна составляют большую часть муки, то по их структуре можно легко установить, из какой муки хлебного зерна получена мука. Строение и форма крахмальных зерен, их расположение в клетке и соотношение с другими клеточными элементами (например, белками) могут быть диагностическими признаками для селекционных целей.

Анатомическое изучение эндосперма некоторых хлебных злаков показывает, что они различаются соотношением системы крахмала (сложный, простой) — белков, т. е. выражаются мозаикой эндосперма, являющейся видоспецифической. Тип мозаики характерен не только для определенных видов злаков, но и для отдельных сортов; он может быть использован в селекционной практике для определения характеристики сорта и выявления хлебопекарных качеств.

Соотношение различных типов крахмала (простого и сложного, крупного — А-типа и мелкого — В-типа), белка и липидов определяет структуру зерновки (стекловидность и мушкетерность) и ее выделенность (из пшеницы со стекловидных типов зерна получают муку круччатку, из которой изготавливают микронные изделия и манную крупу). Любые нарушения этого соотношения приводят к изменению зерновки, а нарушения синтеза крахмала В-типа — к некачественности. Поэтому выявление критических периодов в развитии эндосперма, связанных, в частности, с синтезом запасных веществ (например, крахмала), даст возможность устранить нарушения, вызывающие аномальное развитие зерновки.

Белки. Наиболее ценная составная часть хлебного зерна — белки. Различные виды хлебных злаков различаются качественным составом белков: в состав комплекса входят и небелковые вещества — аминокислоты, их амиды и некоторые другие. В эндосперме злаковых являются следующие белки: альбумины, глобулины, проламины, глютелины, гваяды и др. В хлебопекарных производствах наиболее важны гваядин и глютелины. Особенно ценны белки эндосперма наличием в них важнейших аминокислот: лизина, изолейцина, метионина, триптофана, треонина, гистидина. Соотношение компонентов, входящих в состав белкового комплекса, различно. Запасные белки представлены аморфными и кристаллическими отложениями. Форма белковых включений разнообразна, но обычно она сферическая, а величина их колеблется

от 0,2 до 20 мкм. Белковые тела имеют аморфный характер, который, например у пшеницы, содержит кристаллоид белковой природы и аморфный небелковый глобул, состоящий из фитина. Для эндосперма злаков характерно наличие обширной периферической зоны, в клетках которой аккумулируется наибольшее количество белковых тел — элейроновых зерен, поэтому эти слои в эндосперме толщину имеют альбурновых. Из-за своих малых размеров элейроновые зерна в эндосперме злаков на световом уровне почти неразличимы.

Жир. Во всех структурах зерновок встречается жирные масла. Кроме них в зерновках некоторых видов злаков содержится и жироподобные вещества (например, фитостерин). Стерины играют большую роль в образовании витамина Д. Поскольку в жирных маслах имеются в значительном количестве ненасыщенные кислоты (например, у ржи до 62 %), то масла, находящиеся в эндосперме злаков, особенно ценны для человека, так как они обладают способностью растворять холестерин, являющийся гиперхолестерем.

Жиры накапливаются обычно в липидных клетках и представляют собой глобулы различной величины. Обычно они очень малы и в световом микроскопе выглядят, как точки, при этом, являясь свет. Вопрос о происхождении и месте образования липидных глобул является дискуссионным. Большинство исследователей склоняется к тому, что глобулы образуются при гидролизе. Липидные глобулы отождествляют с ортиселлами (сферосомами), в которых находятся гидролиз, связанные с триглицеридами. Естественно, что основной компонент глобул — липиды.

На химический состав зерновок злаков большое влияние оказывают условия, в которых произрастают растения, и это в свою очередь сказывается и на выпосеваемости зерновок. Интересным фактом является наличие в целом зерновок разного количества белка, масла и золь, и крахмала — меньше, чем в хороших выпосеваемых, т. е. соотношение компонентов меньше, но незначительно.

Неотенное значение запасных белков, жиров и углеводов в жизни растений, особенно на первых этапах онтогенеза хлебных злаков — в зерновке, поскольку фактически они определяют весь дальнейший ход развития этих растений, играющих столь большую роль в жизни человечества.

VIII. СОПРЯЖЕННОСТЬ ОРГАНООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Вопрос о взаимосвязях различных морфологических процессов — один из важнейших в морфогенезе: исследование идет на уровне организма, органа, ткани и клеток. Для хлебных злаков еще нет достаточно полного представления о сопряженности эмбриональных процессов с процессами формирования и функционирования отдельных побегов и растения в целом. Понимание закономерностей онтогенеза важно и для селекционера, и для агронома, которые судят о растениях по фенотипам. Знание сопряженности морфогенетических процессов необходимо при определении по внешним морфологическим признакам периодов наибольшей чувствительности растений к действию повреждающих факторов, при изучении отдаленных гибридов, при возникновении мужской стерильности, получении гаплоидов и т. д. В связи с этим важно определить критические периоды в развитии эмбриональных структур (тычинок, пестиков) при различных условиях выращивания. Это позволит подойти к управлению отдельными этапами онтогенеза.

Известно, что онтогенез начинается с зиготы, поэтому с биологической точки зрения несомненно правильно рассматривать все этапы онтогенеза начиная

с зиготы, однако в селекционной практике принято освещать фазы и этапы развития с момента образования зиготы (рис. 88,* 89**).

Развитие соцветия сопровождается переходом вегетативного апекса побега в репродуктивное состояние. Вегетативный апекс преобразуется во флоральный, при этом протекают сложные морфогенетические преобразования.

На первом этапе органогенеза идет процесс дифференциации конуса нарастания, выражающийся в образовании различных тканей. Обычно он протекает очень быстро — в течение нескольких дней. У пшеницы первый этап завершается разворачиванием 2—3-го листа (рис. 88, 2; 89; 90). Этот этап зависит в значительной степени от качества зерна, поскольку питание происходит в основном за счет эндосперма, однако тематическое значение имеют и условия, в которых протекает это развитие. Прохождение первого этапа, т. е. прорастание семени и развитие первых листьев, в экстремальных условиях часто приводит к образованию эфемерных растений.

Второй этап органогенеза характеризуется дальнейшей дифференциацией конуса нарастания на узлы, междоузлия стебля и примордии листьев (рис. 88, 3; 89). На этом этапе в пазухах листьев закладываются бутоны осей 2-го порядка. Листовые примордии на конусе нарастания развиваются в определенном порядке. Продолжительность первого и второго этапов органогенеза и значительная степень определяет число метаксерных органов, узлов, междоузлий, листьев, что в свою очередь в будущем определяет габитус растений. Условия прохождения первого и второго этапов в основном и определяют весь дальнейший морфогенез.

На третьем этапе органогенеза происходит дифференциация осей соцветия, кроющих листьев (брактей) и колосовидника (конус фазы кушения и начало выхода в трубку). Конус нарастания на этом этапе у злаков значительно увеличивается, образуются сегменты (членики) оси соцветия. Темп прохождения этого этапа определяет как число члеников в колосе, так и нормальное развитие зерных его сегментов. Неблагоприятные условия на этом этапе приводят не только к сокращению числа члеников в колосе, но и к полной гибели всего побега. Это наблюдается при засухе, длительной оттепели и т. д.

Четвертый этап характеризуется появлением на оси соцветия в пазухах члеников (брактей, примордий предострижков — колосковых чешуй) бутонок, соцветий или веточек соцветия, конусов нарастания 2-го порядка (рис. 88, 4; 89; 91). К этому времени прекращается дифференциация листьев на плоской оси побега. Таким образом, на этом этапе дифференцируются ось 2-го порядка (колоски) с четко выраженными точками роста (рис. 89).

Позднее, в фазе стеблевания происходит закладывание осей 3-го порядка — цветочных бутонок, сопровождающееся появлением наружной чешуевой чешуи (пятый этап органогенеза — рис. 89; 91, 2—4). Он характеризуется началом образования и дифференциации цветков. Вслед за наружной чешуевой чешуей появляются 3-тычиночные бутоны и лодулки (рис. 89; 91, 4—7). Спустя некоторое время в центре между тычиночными бутонами формируется пестичный буторок; почти одновременно с ним в виде валики закладывается внутренняя цветочная чешуя. Таким образом, этот этап характеризуется дифференциацией колосовых чешуй и закладыванием цветковых, которые в колосе обычно покрывают тычинки и пестик нижних цветков. Тычинки и пестик на этом этапе развития в виде, ах как колоса, так и каждого колоска колоса претерпевают анатомические изменения. В начале пятого этапа у пшеницы тычинки в нижних цветках колоски имеют вид бутонок, и в конце его наблюдается образование

* Так как фазы развития всех узлов и стеблей в целом идентичны, мы используем для их обозначения ориентир в селекционной практике только фазы стеблевания.

** Этапы органогенеза даны по схеме, разработанной Ф. М. Кузнецов (1977), основанной на этой схеме широко распространены записки, интерпретирующие различные наблюдения, сделанные на этом этапе относительно усложнено.

4-гнездного пыльника и тычиночной нити. В завязи и начале этого этапа формируется семязлочка, а в колосе его происходит поворот ее к интенсивно растущему внешнему краю наружной цветочной чешуи, дающий впоследствии зачаток ости (рис. 89; 91, 8, 9). В пыльниках в это время интенсивно дифференцируется стенка микроспорогенеза, и ней различаются 3 слоя клеток (рис. 91, 16, 18). Позже быстро разрастается край пестичного буторка, в результате чего он приобретает бокаловидную форму. При интенсивном делении клеток на внутренней (по отношению к микроскопическому стержню) стороне стенки завязи формируется семязлочка, в которой дифференцируется археспориальный клетка (рис. 91, 14—16). Далее возникает положение семязлочки по отношению к стенке завязи и наружной цветочной чешуе. В это время в семязлочке можно наблюдать заложение валика внутреннего интегумента. Наружный интегумент дифференцируется несколько позднее, когда уже хорошо различимы примордии внутреннего.

К концу пятого этапа в пыльниках наблюдаются окончательно сформированная стенка и споробленная ткань, в семязлочке происходит дальнейшая дифференциация археспория (рис. 91, 3—16). Первое междоузлие стебля приостанавливает рост, второе начинает разрастаться. Соцветие к этому времени достигает 0.5—0.7 см длины. А в колоске мягкой пшеницы *Triticum aestivum* сорта Димант к этому времени уже имеются 4—6 достаточно хорошо сформированных цветков (у этого вида могут закладываться до 10—12 цветков, но формируется зерно лишь в 2—3 цветках в зависимости от условий). У *T. polypoides* и *T. dicoccum* закладываются 8—10 цветков, развитыми оказываются только 1—2. С этого начала формирования цветков можно отметить разные темпы развития нижних и верхних колосков. В дальнейшем этот разрыв в темпе увеличивается, и неразвитые верхние цветки отмирают. Таким образом, пятый этап характеризуется началом дифференциации генеративных структур в цветке.

Шестой этап органогенеза (фаза стабилизации) — дальнейшее развитие соцветия и его элементов (рис. 89; 92, 1—7). Этот этап — один из важнейших, так как определяет весь дальнейший ход формального протекания образования основных клеток — гамет. В эту фазу разрастаются 3-е и 4-е междоузлия стебля. Колос у мягкой пшеницы к концу фазы разрастания достигает 1.5—2 см длины. На данном этапе развития значительно увеличиваются размеры тычинок (пыльников), завязи, лодикуд, а также цветковых чешуй, формируются ости на цветковых чешуях. Во всех цветках колоска колоса идет дифференциация тычиночных и пестичных буторков. В пыльниках и семязлочках происходит процесс микро- и мегаспорогенеза (рис. 91, 16—16). Как правило, у пшеницы этот процесс происходит синхронно, хотя иногда отмечается ускорение микроспорогенеза, что наблюдается и у других злаков. В результате мейоза образуются тетрады микро- и мегаспор (рис. 89, 92, 10, 16). Эта фаза развития очень длительная и занимает обычно несколько дней. Стадия развития пыльника на этом этапе является наиболее оптимальной для получения гаплоидов.

В конце фазы стабилизации и в фазе цветения начинается седьмой этап органогенеза. На этом этапе наблюдается значительное увеличение размеров колоса и всех его элементов, особенно увеличиваются семязлочки и завязи. В это время образуются и развиваются эндоспермное зерно и зародышевый мешок (рис. 89, 93, 2—2). Следует отметить, что распад тетрад микроспор на отдельные микроспоры и образование материнской клетки зародышевого мешка происходит либо в конце пятого этапа, либо в начале седьмого. Таким образом, на седьмом этапе органогенеза, который длится у пшеницы более 10 сут, идут сложные эмбриологические процессы как в тычинке, так и в завязи. В результате микроспора, образовавшаяся при распаде тетрады, претерпевает сложные процессы вакуолизации и девакуолизации, образуя в конечном счете 2-клеточное пыльцевое зерно. А зародышевый мешок проходит путь от одноклеточного одноядерного до сформированного 7-клеточного 8-ядерного. Особенностью этого этапа является то, что гаметогенез завершен, но оплодотворения еще

не может произойти, так как необходимо время (от 2 до 5 сут) для созревания почковых элементов (рис. 93, а', а'). Это важно знать селекционерам при работе по гибридизации. Таким образом, к концу седьмого этапа с помощью эмбриологических методов можно выявить все основные мутации, наблюдающиеся при развитии мужских и женских репродуктивных структур (например, мужскую стерильность).

Условия прорастания (температура, освещенность, влажность почвы и т. д.) в значительной степени определяют типичность соцветия. При слабой освещенности членики оси соцветия вытягиваются в длину, и колос становится рыхлым. При более интенсивном освещении, высокой температуре, повышенной сухости почвы в воздухе развивается плотный колос.

Восьмой этап органогенеза характеризуется дальнейшей дифференциацией зародышевого мешка и пыльца. Продолжительность этого этапа зависит от вида злака. Он совпадает у пшеницы с колосованием, у кукурузы — с выбрасыванием стилодей, у овса — с выметыванием метелки. В пыльцевом зерпе происходит деление генеративной клетки, в результате чего образуется 3-клеточная пыльца, состоящая из вегетативной клетки и 2 кл. яток стермиев (рис. 90; 93, а', а'). В зрелом зародышевом мешке идет дальнейшая специализация половых клеток (рис. 93, а', а'). Обычно у злаков на восьмом этапе тычинки еще зеленые — незрелые, а завязь не имеет «распущенных» рылец.

Зреющую пыльцу и зрелый зародышевый мешок, готовые к оплодотворению, можно обнаружить на следующем, девятом этапе (рис. 90, 93), характеризующемся процессами цветения и оплодотворения и образования нового организма. В процессе восьмого и девятого этапов происходит сильный рост конусовых и цветковых чешуй, рылец и колоскового стержня. К концу девятого этапа соцветия достигают максимальной величины. Отсутствие оптимальных условий для развития даже в течение нескольких часов приводит к этому периоду к сильному нарушению формирования всех генеративных структур и их элементов, особенно пыльца, поэтому к концу этапа можно выявить результативность опыления и оплодотворения. В случае отсутствия последних наблюдаются высыхающие и дегенерирующие пыльники.

Таким образом, результатом дальнейших фаз развития (процессы оплодотворения, эмбриогенеза, эндоспермогенеза), относящихся к девятому-двенадцатому этапам органогенеза, являются образование и развитие нового организма в материнском организме.

На девятом этапе происходят процессы роста и формирования зерновки. В течение нескольких дней завязь злаков значительно увеличивается, еще сохраняя зеленую окраску. На этом этапе ведущая роль в образовании семени принадлежит зародышу и эндосперму. Зародыш семени типичен в фазе холмопной спелости характеризуется уже сформированным щитком и стеблем побега (см. рис. 62, 63, 90). У мягкой пшеницы сорта «Намонт» конец этой фазы наблюдается через 8—10 сут после опыления. Одним из четких признаков окончания фазы молотковой спелости — возможность прорастания зерновки. Необходимо отметить, что на этом этапе формирования зерновки зародыш становится автономным, т. е. независимым от материнского организма. Это особенно важно знать селекционерам для работы при отдаленной гибридизации. С этой стадией развития зародыш может быть извлечен из зерновки и посажен в культуру *in vitro*. На простой безгормональной среде он пройдет весь дальнейший ход развития, сформируются все остальные структуры, в результате чего образуется сформированная зерновка. Это один из методов преодоления несовместимости при отдаленной гибридизации. Десятый этап в значительной мере зависит от условий, в которых он протекает. При неблагоприятных условиях (недостаток питания, влаги и т. д.) зерновки часто оказываются пустыми, недоразвитыми. На одиннадцатом этапе происходит окончательное формирование зародыша. В это время в эндосперме усиленно накапливаются питательные вещества

и идут сложные преобразования в его структуре (синтез белков, жиров и углеводов). В фазе покоящей спелости завершаются все биохимические и структурные изменения, обеспечивающие переход зерновки в состояние покоя. Обычно у пшеницы эти процессы совершаются через 20—25 дней после осыпания. Когда фаза покоящей спелости завершена, органы, например, могут быть высеяны сразу же после обмола. Этот этап обычно называют «наливом» семян.

Таким образом, в процессе прижизненного десяти и одиннадцатого этапов формируется плод — зерновка, в которой большая часть занята эндоспермом и меньшая — зародком. Последний у всех злаков представляет собой миниатюрное растение, имеющее почечку — плюмелу, состоящую из нескольких листьев и апекса побегов, корни (корешки), щиток, coleoptилы, филлулы, эпикотила (у кукурузы он отсутствует). Различные виды злаков различаются числом явочных почек и корней в зародке.

Последний, двенадцатый этап онтогенеза характеризуется окончательным превращением питательных веществ в запасы. Он завершается полной зрелостью семян. Особенности этого этапа — уменьшение содержания воды в плодах. В это время определяется масса и жизнеспособность семян, влияющие на репродуктивность растений. Таким образом, продуктивность зависит от нормального протекания всех этапов и в первую очередь от сопряженности и корреляционной зависимости всех процессов и физиологических звеньев.

IX. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Отдаленная гибридизация растений имеет, как известно, большое теоретическое и практическое значение, однако использование этого метода в селекционной работе связано с рядом трудностей. Главные из них — нескрещиваемость и стерильность гибридов. Проблемы нескрещиваемости давно привлекали внимание многих исследователей, тем не менее в этом вопросе остается много невыясненного. Понять причины неудачи скрещиваний и несовместимости при отдаленной гибридизации и в значительной степени помогает знание эмбриона, ооона.

В настоящее время можно выделить ряд общих закономерностей развития, присущих процессам, протекающим при отдаленной гибридизации. Несовместимость может проявляться на 3 этапах: 1) при взаимодействии пыльца и палыцевых трубок с тканями пестика, 2) во время двойного оплодотворения (сперматический и тройной слияние), 3) при развитии зародышка и эндосперма. Проявление несовместимости на последующем этапе не всегда связано с протеканием процессов на предыдущем: например, относительное нормальное развитие палыцевых трубок не всегда обеспечивает успех двойного оплодотворения.

Сопоставление характера нарушений эмбриональных процессов с нормальным ходом развития позволяет выделить 2 основных типа: обратимый и необратимый. К первым относятся такие отклонения, которые не нарушают взаимодействия в системе пыльца — палыцевая трубка — яйцеклетка — антета эндосперма — образующие хитринский тканевый секциончик и завязи; связаны они в основном с общим замедлением темпа развития и в редких случаях — с ускорением развития всей корреляционной системы. Ко вторым относятся нарушения, вызывающие корреляции в развитии тех или иных структур и процессов, переходящие при их протекании. Эти отклонения выходят за границы синхорегуляции. Необратимые нарушения в свою очередь можно разделить на несколько групп, которые могут встретиться на 3 указанных выше этапах.

Разнообразно и не только пылевых трубок с тканями пестика (нарушения, связанные с прорастанием пыльника и ростом пылевых трубок). Несовместимость пылевых трубок и пестика при скрещивании *Tritium monoglossum* с *T. aestivum* выявляется, например, уже через 15—30 мин после опыления. Около 75 % пыльники прорастает, большинство пылевых трубок образует пазухи («бульбы»), некоторые из них при прорастании срастаются; часть пылевых трубок прекращает рост (рис. 94). В аномальную часть пылевой трубки перемещаются сперматозоиды, что никогда не встречается в норме. При обратном (реципрочном) скрещивании большинство пылевых зерен отмирает на рыльце и прорастают лишь единичные, также дающие аналогичные аномалии. Аномалии роста пылевых трубок могут иногда проявляться и в обратном росте — по направлению к рыльцу.

Сингамия и тройное слияние. а) Нарушения, связанные с аномальным изгибанием содержимого пылевой трубки в полость зародышевого мешка и механизмом расхождения спермиев (рис. 95, 96); например, один или несколько спермиев задерживаются в синергиде, где постепенно деградируют (эндосперм не образуется), все сперматозоиды оказываются в центральной клетке; синцитий не синтезируется — зародыш не образуется (рис. 95, б, в). б) Нарушения корреляции при сингамии и тройном слиянии. Такого рода аномалии при отдаленной гибридизации встречаются довольно часто, что связано как с нарушением общего темпа сингамии и тройного слияния, так и с корреляцией между ними. Например, при скрещивании *T. monoglossum* с *T. aestivum* (сорт Динаманд) через 3 ч после нанесения пыльника иногда можно наблюдать сперматозоиды в обоих женских ядрах, тогда как при нормальном опылении через 3 ч мы увидим совсем иную картину (рис. 96, А, Б). В данном случае происходит как общая задержка процесса оплодотворения, так и нарушение корреляции в развитии яйцеклетки и первичной клетки эндосперма. Сходную картину мы наблюдали и через 7 ч после опыления (рис. 97). Нередко при отдаленных скрещиваниях и зародышевый мешок входит 2 и более пылевых трубок (рис. 98). В обоих случаях нарушается корреляция, которая приводит к дальнейшему несоответствию в развитии зародыша и эндосперма, если они вообще образуются, и в конечном счете — к их гибели.

Развитие зародыша и эндосперма. При развитии гибридного зародыша и эндосперма также встречаются 2 вида нарушений: обратимые и необратимые. К саморегулируемым (обратимым) процессам в развитии зародыша и эндосперма можно отнести те, которые связаны с замедлением или ускорением их общего темпа развития. Такие нарушения встречаются нередко при гибридизации. К необратимым процессам относятся нарушения корреляций при развитии зародыша и эндосперма. Такие аномалии при гибридизации встречаются довольно часто. Так, например, через 6 сут после опыления можно видеть хлоротичный зародыш, а эндосперм при этом все еще остается ядерным.

Следует остановиться на тех аномалиях, которые встречаются при развитии гибридного зародыша и эндосперма. В эмбриогенезе, как уже было отмечено ранее, имеются 2 этапа: бластомеризация и органогенез (см. раздел «Развитие зародыша»). При отдаленной гибридизации нарушения могут проявляться на обоих этапах развития. При этих критических периодах развития гибридного зародыша могут быть различные фазы его развития. Они эндоспермичны. Например, при реципрочном скрещивании *T. monoglossum* с *T. aestivum* и *T. aestivum* с *T. zuckerskyi* нарушения отмечаются в течение всего эмбриогенеза. В разных эмбрионах они выражаются в нарушении митозов, т. е. в выбросе хроматина, образовании мостов, задержании пересторонок и темпов деления в различных клетках зародыша. Эти отклонения единичны. Более существенные аномалии (массовое нарушение митозов, сильное замедление темпа деления клеток в различных частях зародыша и т. д.) наблюдается в развитии гибридного зародыша на разных этапах органогенеза. Все это приводит к нарушению

дифференциации, к искаженным формам зародыша и его отдельных органов (рис. 99). Эти аномалии сначала локализованы в районе шитка, а затем распространяются на другие структуры зародыша (рис. 99, 13, 14), что приводит к его гибели.

Почти всегда при отдаленной гибридизации реципрокные скрещивания эффективны в одном направлении, например при скрещивании *T. monospermum* с *T. aestivum* гибридный зародыш в большинстве случаев останавливается в своем развитии на стадии перехода от blastomerization к органогенезу (рис. 99, 13, 14). При обратном скрещивании у большинства зародышей обычно наблюдается формирование всех органов, однако как их закладка, так и развитие протекают аномально (рис. 99, 13). Чаще всего встречаются зародыши с сильно измененным питком, который может быть разной формы и величины. Проводящая система в гибридном зародыше иногда совершенно отсутствует, а если развивается, то очень слабо; при этом можно видеть лишь небольшие участки прокамбиального тяжа. Кроме того, отмечается аномальное развитие точки роста (рис. 99, 14). У аномальных зародышей почти всегда формируется корень. В этих случаях в зерновках относительно хорошо развит эндосперм, хотя в нем также наблюдается много отклонений. Особенности гибридных зародышей — наличие в их ветках большого количества крахмала как на ранках, так и на средних этапах эмбриогенеза, что свидетельствует о нарушении метаболизма, поскольку в норме это не наблюдается.

При отдаленной гибридизации сильные нарушения отмечаются при образовании эндосперма на всех этапах его развития и связаны с аномальным течением митозов (выбросы фрагментов хромосом, образование мостов, отставание целых хромосом, неэквивалентное их расхождение и т. д.), приводящих к нарушению синхронности делений, заложению клеточных стенок и темпов развития эндосперма. Кроме того, аномалии митозов в эндосперме приводят к образованию реституционных ядер неправильной формы с большим количеством хроматид. Полиплоидизация ядер в гибридном эндосперме происходит, вероятно, в результате эндомитоза и образования реституционных ядер. Могут формироваться многоклеточные клетки, различающиеся величиной, строением (характером вакуолизации и т. д.) и полиморфизмом ядер. Все указанные выше аномалии могут наблюдаться в разных частях эндосперма, иногда он представляет собой ткань, состоящую из отдельных фрагментов, не связанных между собой.

Особого внимания при гибридизации заслуживает процесс дифференциации aleurонного слоя. Как известно, этот слой у злаков формируется из коверчатых клеток эндосперма и является физиологически активным слоем, играющим большую роль в общем метаболизме зерновки. При отдаленной гибридизации нарушения в формировании aleurонного слоя проявляются в изменении его числа, а иногда и в полном отсутствии.

Представляет интерес образование нескольких рядов клеток aleurонного слоя в эндосперме в районе шитка зародыша; в этом случае aleurонный слой отделяется бы барьер между зародышем и эндоспермом, что нарушает нормальную между ними взаимосвязь.

Большинство аномалий отмечены в образовании запасных веществ в эндосперме, что проявляется как в изменении соотношения крахмала и белка, так и в их биохимическом составе. Данные электрофореза выявили в гибридном эндосперме изменение соотношения кислых и основных белков, а также появление новых белков, отсутствующих у родительских форм. Изменение соотношения 2 типов крахмала (А и Б) и белковых тел при отдаленной гибридизации приводит к дезорганизации строения эндосперма и его функциональному нарушению.

Главной причиной аномального развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации — нарушение синхронности их развития. Это нарушение может проявляться на разных этапах формирования, причем характер и степень

выраженности анормалий при различных скрещиваниях неоднотипичны. При разработке методов получения жизнеспособных семян при несовместимых скрещиваниях важно учитывать не только характер нарушений, но и время их проявления.

Для создания новых форм зерновых культур наиболее перспективным является получение гибридных растений между рожью и ячменем, между пшеницей и ячменем. В настоящее время особенно ценных селекций является применение дигаметоидных линий с использованием гаплоидоскрещивающего *Hordeum bulbosum*. При скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* в зародышевом мешке происходит аннуляция хромосом *H. bulbosum*, в результате чего формируются гаплоидные зародыши *H. vulgare*. Как указывают исследователи, наиболее сложная проблема в этой работе — получение растений из гаплоидных зародышей, которые прекращают развитие на очень ранних стадиях. Эмбриологические исследования выявили сильные нарушения в эндосперме, приводящие к полной гибели зародыша. Этот пример — прекрасная иллюстрация того, что развитие гибридного зародыша обусловлено развитием эндосперма. Для выживания таких зародышей необходимо извлечение их из семян, поэтому метод культуры изолированных зародышей — один из наиболее перспективных для преодоления нескрещиваемости, и только эмбриология может дать селекционеру точные сведения, на каких этапах развития необходимо извлекать зародыш (об использовании метода культуры in vitro см. подробнее в разделе «Прикладные аспекты эмбриологии»).

Существуют различные гипотезы, объясняющие причины нескрещиваемости различных видов. Одна из наиболее вероятных причин — несоблюдение функциональных отношений между тканями материнского растения, пыльца и пыльцевыми трубками, гибридным зародышем и эндоспермом, что приводит к нарушению регуляции развития как отдельного органа, так и всей системы в целом, поэтому нет оснований утверждать, что анормальное развитие только эндосперма или зародыша является причиной гибели гибридных семян.

Морфологические картины позволяют установить не только то, на каком этапе проявляется несовместимость, но и вскрыть ее механизмы. В последнее время на основании имеющихся данных по электронной микроскопии и петохимии предложена гипотеза, объясняющая взаимодействие в системе пестик — пыльца. Согласно этой гипотезе, белки и другие вещества, содержащиеся в стенке пыльника, являются носителями информации. Макромолекулы, сосредоточенные на пыльцусе и клеточных стенках пестика, представляются как система, спланированная информационно пыльцой. Обе системы работают под контролем генетического кода материнского плодного узла (S-докус). От степени соответствия действия этих 2 систем и зависит успех протекания первых этапов ондотворения. Успехи и успех области эмбриологии еще раз иллюстрируют, что изучение отдельных этапов ондотворения является теоретической базой для работ в области генетики и селекции.

Следует отметить, что как характер, так и степень выраженности рассмотренных выше нарушений (например, в случае прямых и обратных скрещиваний) различны, и в каждом отдельном растении, используемом в качестве материнской формы, складывается специфическое взаимодействие гибридных и материнских тканей в разных органах.

1. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ ТРИТИКАЛЕ

Тритикале — новая перспективная зерновая культура, полученная от скрещивания гибридов ржи с ячменем. В настоящее время площадь под ее посевом в нашей стране составляет свыше 200 тыс. га. Новая гибридная зерновая культура привлекает внимание исследователей своей высокой потенциалом

ной продуктивностью (многокормосность, многокветность и т. д.), устойчивостью к болезням и вредителям, повышенным содержанием в зерле белки и аминокислот, высокой отзывчивостью на внесение удобрений. Однако из-за генетической нестабильности, выражающейся в чрезмерно и слабый выход семян зерновок, эта культура пока еще не нашла широкого применения. Необходимы дальнейшие эмбриологические исследования различных форм тритикале, происходящих в различных природных условиях СССР. Знание эмбриологических процессов позволит выявить основные закономерности и критические периоды в их развитии. Все это даст возможность искать причины низкой зерновой продуктивности и приблизит к возможности управления отдельными этапами онтогенеза.

Разные формы тритикале характеризуются различным числом аномалий и их характером. Они могут встречаться на разных этапах формирования зародышевых структур и быть обратимыми и необратимыми.

Развитие пыльника. Развитие стенки пыльника у тритикале происходит по Umbelliferae-типу, и аномалии в ее развитии не наблюдаются (рис. 100). Основные нарушения касаются формирования спорангной ткани и образования пыльцевых зерен (рис. 100—102). При дифференциации спорангной ткани наблюдаются аномалии при охлаждении каллоза, которая на одном и том же этапе ее развития либо формируется со всех сторон спорангной каллы, либо не образуется совершенно (рис. 100, 2—5). Такое явление было обнаружено у *Triticale* АД 537. Большие нарушения наблюдаются в мейозе, связанным с аномальным его протеканием. Некоторые формы тритикале, например АД 537, присуща асинхронность развития спорангной ткани вдоль пыльника, что приводит также к асинхронности формирования пыльцевых зерен и их полиморфизму. Нарушения проявляются и в положении пыльцевых зерен по отношению к стенке пыльника: либо полой в сторону тапстума, либо полой внутрь гнезда пыльника. Такая особенность наблюдается при развитии пыльника *Triticale* АД 537 (рис. 100, 6). Процесс сперматогенеза происходит без особых аномалий. Обычно в пыльниках тритикале образуется много дефектной пыльцы (рис. 101, 102). У некоторых форм тритикале, например у АД 537, встречаются пыльники, большая часть которых содержит стерильную пыльцу (рис. 102, А). У *Triticale dicoccoides* × *Secale cereale* обнаруживаются пыльники, в одном гнезде которых произошла полная дегенерация спорангного комплекса, а в другом формируется исключительно дорзальная пыльца, но различной формы и размеров (рис. 102, В, Е). Сопоставляя изучение физиологических фаз и эмбриональных процессов, в частности пыльника, выявлено у *Triticale* АД 537 не только различные аномалии, но и очень замедленный темп по сравнению с таковыми у ржи и пшеницы. Одна из причин низкой плодородности тритикале — отсутствие достаточного количества жизнеспособной пыльцы в период цветения; подсчет стерильной пыльцы в зрелых пыльниках *Triticale* АД 537 выявил, что она составляет 31,1 % по отношению к фертильной при 7,7 у пшеницы и 2,8 у ржи.

Развитие завязи и семечек. В отличие от развития мужских репродуктивных структур развитие женских происходит без особых аномалий (рис. 103). Все процессы идут в замедленном темпе. Единичные нарушения связаны с периодом дифференциации археспория и формирования зародышевого мешка, которые касаются в основном клеток ткани нуцеллуса и проявляются в их дегенерации на разных этапах развития. Наблюдается активизация эндосармной ткани, окружающей зародышевый мешок, в результате чего происходит «зарастание» зародышевого мешка эндосармной тканью. Впоследствии такие семязачатки и завязи дегенерируют. Эти аномалии могут также влиять на продуктивность тритикале.

Процесс оплодотворения (протамная фаза). У тритикале, как и у пшеницы и ржи, пыльца начинает прорастать сразу же после попадания

ля рыльца пестика (рис. 104). При самоопылении у *Triticale* пыльцевые зерна прорастают быстрее и более дружно, чем при перекрестном опылении. При последнем у пшенично-ржаных амфилоидов, за исключением гексаплоидного тритикале АД Някяджума, пыльцевые зерна прорастают менее интенсивно, чем при самоопылении. Особенно медленно прорастает пыльца и растут пыльцевые трубки в тканях рыльца у промежуточного севальстрикума АД 350 и ржаного гексаплоидного тритикале АД 206, у которого массовое прорастание пыльцевых зерен при перекрестном опылении наблюдается только через 2 ч после опыления.

При прорастании пыльцевых зерен у тритикале наблюдаются различные аномалии, выражающиеся в следующем: пыльцевые зерна образуют как эпидемные пыльцевые трубки, которые впоследствии лопаются; образуются спиралевидные пыльцевые трубки, не внедряющиеся в ткань рыльца; фертильные дуплорылые пыльцевые зерна прорастают 2 пыльцевыми трубками. Кроме того, можно наблюдать прорастание пыльцевых зерен, содержащих дегенерирующие тяжёлые или гентелевидные спорки. Значительная часть пыльцевых трубок у всех образцов тритикале, как и у пшеницы и ржи, врастает в ткань рыльца и растёт по направлению к завязи. Однако наблюдаются массовые аномалии, которые проявляются в нарушении роста пыльцевых трубок (рис. 104): пыльцевые трубки закручиваются спирально в тканях рыльца пестика и образуют булавовидные вздутия вследствие изливания в них содержимого пыльцевого зерна и прекращения их роста; изменяется направление роста пыльцевых трубок, когда они растут в тканях рыльца в сторону, противоположную семяпочке. Эти типы нарушений, возникающие при прорастании пыльцевых зерен и росте пыльцевых трубок, встречаются почти у всех форм *Triticale*. В зависимости от генотипа образна и способа опыления (перекрестное или самоопыление) преобладает тот или иной вид нарушений.

Процесс оплодотворения (сирения и тройное слияние). Процесс двойного оплодотворения у изученных форм тритикале обычно идет в замедленном темпе и по преимущественному типу (рис. 105, 1—8). Форма *Triticale* АД 206, у которой наиболее полно изучен процесс оплодотворения, характеризуется незначительным числом аномалий, проявляющихся при прорастании пыльцевых трубок, слиянии гамет, а также при первых этапах в гаметичной клетке эндосперма (рис. 105, 9, 10).

Развитие зародыша и эндосперма. Развитие зародыша тритикале, так же как у ржи и пшеницы, протекает по Гранад-типу (рис. 106). Аномалии наблюдаются на стадиях как blastomerization, так и organogenesis. Критический период в эмбриогенезе тритикале, например у формы АД 537, — стадии перехода от blastomerization к organogenesis. Нарушения проявляются в темпах митотической активности в разных зонах зародыша, что приводит к аномальному развитию всех его органов. Часто наблюдаются разрастание и увеличение отдельных органов и подавление развития других, а иногда — полное отсутствие их дифференциации. Отставание в темпах развития происходит с первых этапов гибридного зародыша, и наиболее существенное — в период organogenesis. Однако у некоторых форм тритикале зародки могут развиваться нормально (рис. 106), например у АД 537 и АД 206.

Эндосперм у тритикале развивается по пуксарному типу, и обычно у большинства форм с большими аномалиями, наблюдающимися на разных его этапах (рис. 106, 1—3; 107, 108). На ядерной стадии наблюдаются типичные картины аномалий митоза: анафизное отставание, нерасхождение митотических фигур, асинхронное расхождение хромосом, единичные и множественные хромосомные мостики, трехлопастные митозы. В результате этих нарушений образуются полиплоидные и анулоидные ядра эндосперма различной формы и величины с большим числом ядрышек (рис. 108). Эти аномалии встречаются и на более поздних стадиях развития эндосперма при закладывании и нем клеточ-

над стенкой. Такое резкое увеличение объема приводит к развитию аномальных полиморфных ядер, а в дальнейшем — к атлактинизации хроматина и детенерации отдельных клеток и областей эндосперма (рис. 108, А, Е—З). Одна из особенностей развития эндосперма тритикале *T. dicoccoides* × *S. cereale* — нарушение распределения ядер, а в дальнейшем — и кисток в разных зонах эндосперма. У этой формы тритикале обнаружено сосредоточение большого числа ядер эндосперма в микропиларной зоне эндоспермального центрига (рис. 108). Чрезмерная плотность ядер в этих районах в свою очередь ведет к нарушению цитотитических делений, в результате чего образуются полиплоидные ядра и нередко идет дегенерация хроматина и цитоплазмы (рис. 108). Такое аномальное развитие эндосперма отражается на развитии и дифференциации гибридного зародыша тритикале. У некоторых форм тритикале, например АД 206, наблюдается относительно нормальное развитие эндосперма (рис. 109), что естественно приводит к нормальному развитию зародыша.

Характерными для развития эндосперма тритикале являются аномалии в синтезе энзимов крахмала и белки, что, как полагают некоторые авторы, связывается с высокой активностью амилазы.

Основная причина многочисленных нарушений в развитии зародыша тритикале — изменение детерминированных корреляций между зародышем и эндоспермом к материнским тканям. Так, аномальное приращение двойного оплодотворения (неполное расхождение спермиев к женским клеткам) приводит к тому, что центральные ядра остаются неоплодотворенными (рис. 110, А, Б); второй спермий либо детенирует в синертиде, либо может слиться с ее ядром, образуя дополнительный синертидный зародыш (рис. 110, Б). Описанные явления в развитии эндосперма у тритикале особенно отчетливо видны на численных зародышевых чешуйках (см. «Методические указания»).

Все указанные выше аномалии, встречающиеся при формировании гибридных зародыша и эндосперма, приводят к нарушению целостности, существованию при нормальных условиях.

Таким образом, все нарушения, которые наблюдаются при формировании эмбриональных структур, связаны с генетической нестабильностью новой гибридной культуры и могут проявляться на разных этапах ее онтогенеза. Эти аномалии при развитии эмбриональных процессов сходны с аномалиями, имеющимися при отдаленной гибридизации, и являются видоспецифичными.

Знание критических периодов в развитии эмбриональных процессов позволяет применить различные методы воздействия для снятия этих нарушений (например, внесение микроэлементов в период развития пыльника — в конце фазы кушанки — начале фазы трубкования).

Х. НАРУШЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ

Исследование реакции растений на действие каких-либо факторов среды позволяет вскрыть критические периоды на разных этапах онтогенеза. Выявление этих периодов приближает нас к возможности управления индивидуальным развитием организма. Сопряженное изучение органогенетических процессов необходимо для использования экспериментального метода в этой области. Следует подчеркнуть, что любые факторы среды больше всего влияют на развитие генеративных органов (пыльника, пестика); при неблагоприятных условиях этот процесс нарушается, что снижает продуктивность растений и фактически определяет урожай. Потери урожая зерна зависят от длительности действия неблагоприятных факторов.

поприетных факторов (высоких температур и засухи); в фазе кущения — это укрупнение числа продуктивных побегов кущения и некроз закладывающихся колосков и колосов; в фазе трубкования — повреждение тканей закладывающихся цветков и генеративных клеток; в фазе цветения — нарушение процесса опыления и оплодотворения; в фазе налива зерна — снижение его массы.

1. ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ И ВОЗДУХА

Вопрос о роли избытка или недостатка влаги и оптогенезе растений решался по линии поиска критических периодов, когда отклонения указанного фактора от оптимума способны снизить урожай. Только после того как наряду с агро-физиологическими методами ретроспекции к учету урожай были использованы эмбриологические, исследователи смогли ответить на вопросы, привлекавшие внимание селекционеров в течение длительного времени.

Были установлены границы критического (в отношении обеспечения влагой) периода у различных видов хлебных злаков. Такими периодами оказались в развитии пыльца **жёлт** и формирование пыльца. Снижение урожая зерна при засухе связано с возрастанием количества стерильной пыльцы, появляющейся в результате нарушения редукционного деления. Процесс микроспорогенеза наиболее подвержен губительному влиянию засухи (причем необратимо), поскольку образуется стерильная пыльца.

При длительном и глубоком дефиците влаги возможны нарушения и в женской генеративной сфере. Было установлено, что у ячменя при полной засухе в большинстве случаев деформируется зародышевый моток и может наступить полная дегенерация всех элементов. Наблюдается так называемый процесс зарастания зародышевого мешка. Заслуживает внимания и факт снижения степени нарушения микроспорогенеза в условиях недостатка воды в почве при внесении дополнительного количества азота. Эффективное защитное средство в критические периоды — вскоренная подкормка растений, страдающих от недостатка воды в почве, микроэлементами (в частности: бором) в период формирования продуктивных органов.

В период спорогенеза столь же губителен и избыток влаги в почве, который может иметь место при неправильных поливах, во время ливневых дождей и при близком стоянии грунтовых вод. Например, затопление пыльцы начиная с фазы выхода в трубку приводит к резко выраженной череззернице.

Влажность воздуха также определяет урожай зерна. Эксперименты показали, что в период формирования цветка и его элементов наиболее опасна воздушная засуха. Дефицит влаги в период формирования гамет резко снижает фертильность пыльцы, что приводит к бесплодию большого числа цветков и к череззернице.

2. ТЕМПЕРАТУРА ПОЧВЫ И ВОЗДУХА

При относительно холодной почве, что имеет место на северных границах возделывания хлебных злаков, физиологи уделяли достаточно внимания изучению этих процессов роста и развития растений. Наблюдение за реакцией растений пшеницы (сорт **Диама**нт) на снижение температуры в почве до 5—7 °C в различные периоды онтогенеза показало, что из холодной почвы их развитие резко задерживается (на 5—14 сут); колосы формируются мелкими, снижается число цветков и зерен. Таким образом, охлаждение почвы в период формирования цветков является критическим.

Характер формирования spikelet, спортогенез и самогенез при разных температурных режимах в почве (8—10 или 15—21 °C) значительно меняются. При 8—10 °C митозическая активность в конусе нарастания пшеницы уменьшается

в 2 раза по сравнению с нормой. Эмбриологические исследования показали, что на холодных почвах уменьшаются размеры завязи и семяпочка, и это обычно выражается в худшей зерновке. На холодной почве происходит задержка формирования зародышевого мешка, наступившего позднее на 7—8 сут по сравнению с этим процессом на теплых почвах. Особенности развития растений, выращенных на холодных почвах, — накопление большого количества крахмала в миксостике. Мужские генеративные структуры — пыльники — развиваются без существенных отклонений, если не считать более замедленного темпа и незначительного уменьшения размеров пылевых зерен. Сумма эффективных температур для нормального спорогенеза неодинакова для сортов и форм различного происхождения. Например, сибирские пшеницы, естественно, требуют меньше тепла, чем индийские.

Высказывались противоположные точки зрения на причины различных аномалий, наблюдаемых при развитии генеративных структур, при выращивании растений в условиях пониженных температур. Некоторые исследователи считают главной их причиной нарушение в холодных почвах азотного и фосфорного питания. Другие полагают, что одна из важнейших причин снижения урожая — недостаточное образование витаминов В₁, В₂ и др. Экспериментально подтверждено, что внесение аскорбиновой кислоты оказывает положительное влияние на урожай пшеницы.

Перегрев почвы в южных районах, как правило, сопровождается засухой. Это приводит к резкому подавлению всех процессов жизнедеятельности растения и очень часто — к их гибели, поэтому исследование состояния развивающихся генеративных органов в условиях высоких температур — одна из важнейших проблем, особенно в южных районах нашей страны при орошаемом земледелии. В данном случае отрицательное действие высоких температур воздуха обычно усиливается обезвоживанием растений и условий засухи почвы, что, естественно, и вызывает нарушения формирования генеративных структур. Экспериментально было установлено, что повышение температуры воздуха нарушает развитие генеративных органов у пшеницы. Наиболее чувствительным периодом онтогенеза растения к высокой температуре оказался процесс формирования колоса (V—VI этапы онтогенеза; см. раздел «Сенсорность, органогенез, процессы онтогенеза»). Аномалии обнаруживаются главным образом при развитии пыльника: в мейозе — неправильное расхождение хромосом и асинхронность деления клеток во втором мейотическом делении, недоразвитие и аномальное строение пыльника. Все это снижает жизнеспособность пылевых зерен. Повреждения пыльника, вызванные при воздействии высоких температур, обычно приводят к увеличению стерильности колоса, уменьшению его озерновости и тем самым к снижению урожая.

Следует отметить, что развитие женских генеративных структур происходит без особых аномалий. Изучение физиолого-биохимических процессов в колосе в условиях повышенных температур выявило значительные изменения в концентрации температуры тканей, ослабление интенсивности дыхания, снижение содержания полисахаридов и макроэлементов фосфора. Все эти нарушения сказались главным образом на развитии половых клеток; оказалось также, что корневая подкормка микроэлементами (цинк, бор, кобальт) благотворительно влияет на развитие генеративных структур и является одним из возможных путей ослабления ил повреждения у пшеницы при высокой температуре воздуха.

3. ИНТЕНСИВНОСТЬ ОСВЕЩЕНИЯ

Данные эмбриологии доказали, что снижение освещенности в полуденные часы — с 29 до 16 тыс. лк — приводит к резким нарушениям и развитию генеративных органов, особенно в период воздействия на начальном этапе формирования тычилок — при образовании архиспоральной ткани. Снижение интенсивности освещения до 6 — 8 тыс. лк (при норме 4 тыс. лк) в период редукционного деления ведет к стерильности цветков. Однако аналогичное уменьшение количества света после редукционного деления почти не отражается на формировании генеративных структур, т. е. на качестве урожая.

Васкорисав подкормка калием при слабой освещенности заметно снижает ее отрицательные действия: например, при слабой освещенности урожай зерна может снизиться на 50 %, при опрыскивании же растения 1 %-ным раствором калия снижается только на 23 %. Предполагают, что калий играет большую роль в обмене веществ и способствует притоку питательных веществ в соцветие.

4. ЭЛЕМЕНТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Энергичные поиски критических периодов и минеральном питании позволили установить те переломные моменты в жизни растений, когда ощущается острая потребность в каком-либо элементе.

Так, дефицит азота в фазе кущения приводит к резкому уменьшению числа колосков у всех видов злаков. У пшеницы исключение азота из питательной среды в этой фазе (заболение колосковых лопастей, т. е. развитие колоска) ведет к резкому снижению урожая. В отдельных случаях были установлены факты полной стерильности колоса пшеницы сорта Дивант при недостатке азота в питательной среде в период закладки колоса. При достаточном количестве азота в почве в фазе кущения обеспечивается нормальный урожай зерна, дополнительное же внесение азота перед фазой цветения существенно повышает закладываемость зерен. Исследователи единогласно пришли к выводу, что в период формирования колоса растения испытывают резко выраженную потребность в фосфоре, что совпадает с прохождением световой стадии. При отсутствии фосфора на этом этапе развития урожай зерна снижается по сравнению с контролем в 2—4 раза. При этом резко уменьшается масса одного зерна. У пшеницы исключение фосфора из питания в этот период сказывается на процессе опыления и оплодотворения цветков; уменьшается процент закладываемости зерен.

Дискуссионным продолжает оставаться вопрос о критическом периоде (острой недостаточности калия) при формировании генеративных органов растения. По одним данным, пшеница более всего нуждается в этом элементе только в фазе кущения, по другим — в период дифференциации гаметофита и начале зацветания (фаза стеблевания и колошения). В последних случаях потребность в калии связывают с усиленным оттоком пластических веществ в соцветия.

В образовании урожая хлебных злаков и повышении устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды большую роль играют микроэлементы. Известно, что при «медном» голодании растения пшеницы, особенно на торфяных почвах, часто не способны перейти к дифференциации колоса, продолжают усиленно куститься, однако отменски случаи формирования соцветий, которые оказываются уродливыми и недоразвитыми, не дающими зерна. Бор давно известен как элемент, крайне необходимый для формирования генеративных органов и осуществления оплодотворения. Его отсутствие приводит также к аном.ному органогенезу. Установлено, что при недостатке бора резко нарушаются процессы образования колосов, их выход из трубки, а также диф-

фертилизации листьев (рис. 111). Число клеток в колосе уменьшается, мезофил замедляется, цветков в колосе и нарушается развитие пыльника.

Развитие пыльника при недостатке бора. Специальные эксперименты показали, что особенно остро необходимость в боре у злаков существует во время микроспорогенеза. Этот этап является критическим в развитии пыльника растений, испытывающих борное голодание. На примере пшеницы сорта Демидов было выявлено, что темпы дифференциации репродуктивных структур на среде без бора значительно ниже, чем на среде с бором: так, в первом случае за 26 - 28-е сутки с начала вегетации пыльник представлял меристематический бугорок, тогда как в норме в нем имелся дифференцированный слой, состоящий из 3 - 4 слоев и спорогенной ткани. Через 30 - 32 сут в пыльниках растений, выращенных без бора, наблюдается дифференциация слоев их стенки и спорогенной ткани, в то время как в норме заканчивается мейоз, а в стенке пыльника идет сложная специализация всех слоев. Кроме основного развития тычинки и пыльника у растений, не получивших бора, обнаружены значительные нарушения в спорогенной ткани и в стенке пыльника (рис. 112). Многие подра спорогенных клеток полиплоидные (рис. 112, А, В, Д), образовавшиеся, вероятно, в результате эндомитоза. В отдельных гнездах пыльника наблюдается хроматиновое вещество, представленное в виде галей с большим количеством ядрышек (рис. 112, Г). В аномальных пыльниках часто встречается штоканиксис (рис. 112, Б). Особенность развития спорогенной ткани — неравномерное деление в отдельных ее клетках. На ранних этапах развития спорогенной ткани образование оболочек спорогенных клеток часто нарушено, иногда они не формируются совсем (рис. 112, В, Г).

В пыльниках наряду с клетками, в которых нарушен хитоз, имеются отдельные участки с относительно нормально развивающейся спорогенной тканью. Однако в дальнейшем на разных этапах мейоза обнаруживаются различные аномалии (нерасхождение хромосом к полюсам, выброс хроматиды, образование гигантских микронуклеол — рис. 112, Е).

Нарушения в мейозе и мейозе в спорогенной ткани приводит в дальнейшем к полной дегенерации гнезд пыльников и к отмиранию всей тычинки. Вследствие этого у растений, выращенных без бора, полностью отсутствуют тычинки (рис. 113, А, Б).

Развитие женских генеративных структур при недостатке бора. Этот процесс идет также в замедленном темпе; например, через 48 сут после посева зародышевый мешок у растений, выращенных без бора, находился на 2-ядерной стадии, в то время как в норме формируется 7-клеточный 8-ядерный зародышевый мешок. Развитие его протекает в основном нормально, отмечаются лишь единичные случаи нарушения редукционного деления, в результате чего происходило аномальное образование женского гаметофита. Дегенерация зародышевого мешка и его элементов наблюдалась на самых поздних стадиях развития зарыва и формирования завязи, следовательно, следствием того, что они не были оплодотворены. Опыление завязей растений, выращенных на среде без бора, нормальной пыльной дробью растений пылью дурнее развивавшихся зерновок. Таким образом, стерильность колоса в условиях недостатка бора является следствием аномалий, происходящих в пыльнике.

Нарушение репродуктивной сферы при недостатке бора наблюдалось и у чинары (рис. 113, А). Следует отметить, что все хлебные злаки очень чувствительны к колебанию борного объема. Ячмень, кукуруза и пшеница отличаются наибольшей потребностью в боре по сравнению с другими видами злаков.

Существует 3 метода применения бора: предпосевная обработка семян, внекорневая подкормка и внесение в почву. Все они используются с учетом свойств почвы и условий, в которых выращиваются растения. Однако в настоящее время установлено, что в результате предпосевной обработки семян борной кислотой

урожаи ячменя значительно повышается на различных почвах почти в 3 раза по сравнению с контролем. Аналогичные явления наблюдаются и при обработке бором семян кукурузы. Метод внекорневого питания может быть использован в любой период роста и развития растения. Было показано особое значение внекорневой подкормки в фазы колошения и цветения. Цитсамбриологические данные показали необходимость бора для формирования оболочки пыльца, а также спермиев, в которых с помощью флуоресцентного анализа установлено его наличие. Недоразвития пыльца, например оплеченно-ржавых гибридов, не содержат бора.

Внекорневая подкормка бором способствует резкому повышению фертильности пыльника при отдаленной гибридизации (например, у эмбрионно-ржавых эмфитиплоидов борная кислота усиливает прорастание пыльца к рост пыльцевых трубок). Кроме того, такие эмфитиплоиды характеризуются низкой озерненностью и сухостью зерновки, в которых отмечается сморщенный недоразвитый эндосперм.

Обрызгивание 0,05 % ным раствором борной кислоты раз в неделю начиная со времени выхода растений в трубку резко повысило число колосков в колосе и озерненность всех колосков (число зерен в одном колосе увеличилось с 1,4 до 41,3).

Отмеченные нарушения в пыльнике у разных злаков при недостатке бора вызваны, вероятно, изменениями в нуклеиновом обмене. Сопыты, проведенные с внесением нуклеиновой кислоты в питательный раствор, не содержащий бора, выявили, что аномалии в пыльниках пшеницы в значительной степени могут быть устранены, и тогда образуются пыльники, в которых развивается большое количество нормальной зрелой пыльцы. Таким образом, процессы развития генеративных органов у хлебных злаков осуществляются на основе синтеза нуклеопротеидов в комплексе с активным метаболизмом минеральных элементов, в частности бора. Стерильный колос формируется вследствие нарушения синтеза нуклеопротеидов на стадии микроспорогенеза.

Особенно остро ощущается потребность растений в боре в условиях высокой температуры и недостаточной влажности почвы. Поскольку критическими периодами в развитии репродуктивных структур являются майя, оплодотворение и цитодиверсификация, то внекорневая подкормка бором при засухливых условиях особенно важна в эти периоды.

Недостаток меди проявляется в интенсивном кушенин злаков, подсыхании кончиков листьев, в задержке формирования репродуктивных органов, приводящих к «пустозерности» колоса. Очень чувствительны к недостатку меди ячмень, яровой и озимая пшеница и белая сорта овса. Мало реагирует на внесение меди озимая и яровая рожь. Дискуссионным остается вопрос о причинах больших различий в чувствительности растений к недостатку меди, однако следует отметить, что имеющиеся сведения свидетельствуют о значительной роли «железных» удобрений на качество урожая, проявляющиеся у хлебных злаков в увеличении количества белка в зерне, а также в высокой прибавке урожая. Например, на болотных почвах Латвийской ССР после применения лигнитных удобрений, в которых содержится медь, получены значительные прибавки урожая овса — с 4 до 9, яровой пшеницы — от 2 до 5, ячменя — от 2 до 3,4 ц/га.

Способность меди повышать холодо- и морозостойчивость растений имеет большое значение для хлебных злаков, особенно для кукурузы и пшеницы, в связи с продвижением их в северные районы.

XI. ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ

Стерильность пыльцы, вызванная цитоплазматическими факторами, носит название цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС). Своё название ЦМС получила потому, что этот признак наследуется по материнской линии, через цитоплазму яйцеклетки, и не передается спермиями, т. е. через мужского родителя. ЦМС возникает в ходе эволюции растений и проявляется обычно у потомков растений спонтанно. Она обуславливается отдалёнными ядерно-цитоплазматическими отношениями и выражается в дегенерации большинства пыльцевых зёрен и пыльников на определённых этапах их развития (рис. 114, 115). У многих видов, наиболее чётко это показано для кукурузы, признак ЦМС, или стерилизующие свойства цитоплазмы, закодирован в митохондриальном геноме, а у некоторых видов растений ЦМС связывают с геномом хлоропластов. Этот вопрос ещё не совсем ясен, поскольку некоторые исследователи полагают, что ЦМС обусловлена вирусной природой.

В настоящее время это явление обнаружено у сотен видов растений и используется в связи с гетерозисом для получения гибридных семян первого поколения по принципу восстановления. Отцовская линия, как правило, несёт доминантные гены и при массовой гибридизации восстанавливает фертильность в потомстве. Таким образом, посевом гибридных семян можно получить гетерозисное потомство и фертильные семена, дающие высокий урожай растений.

Наиболее чётко этот признак изучен у кукурузы, где, имея источник стерильности — стерильную линию, можно путём обратных скрещиваний перевести любую женскую линию на стерильную основу, т. е. сделать её стерильной. Генетические условия получения стерильной линии — наличие рецессивных мутантных генов ct_1 , ct_2 в гомозиготном состоянии и соединение их в зиготе со стерилизующей цитоплазмой. Растения такого типа образуют abortивную пыльцу, а то время как их семечки совершенно нормальны и фертильны.

По генетическим признакам и реакция на различные линии, закрепляющие гетерозис в гибридах ЦМС, и линии, восстанавливающие фертильность, а также со характеру и времени abortивности пыльцы выделяют различные типы её стерильности: тексасский — Т-тип, молдавский — М-тип, «С»-стерильность пыльцы у кукурузы и др.

Источником ЦМС у пшеницы могут служить различные виды эритропы и такие виды пшеницы, как *T. interpresii*, *T. glaucoxyloii*, *T. timopheevii*, *T. aragaj-san*, *T. discoides* и др. Восстановление фертильности у пшеницы осуществляется полигенной системой главных факторов и генами-модификаторами.

Характерным цитологическим признаком развития стерильной пыльцы для большинства растений является начало деструктивных процессов в постмейотический период, т. е. сразу же после освобождения микроспора из клеточной оболочки тетрады. У кукурузы, а частности тексасского типа стерильности, это выражается в ненормальной вакуолизации цитоплазмы микроспора и в отсутствии развития центральной вакуоли: дифференцирующий митоз не происходит. При других типах стерильности, как например S-тип у кукурузы, развитие идет до образования 2-клеточного пыльцевого зёрна, а затем наступает его дегенерация.

Детальное цитологическое исследование ЦМС у пшеницы выявило, что фаза вакуолизации микроспоры наиболее уязвима при развитии пыльцевого зёрна.

Изучение цитологии мужской стерильности у различных культурных растений показало, что процесс стерилизации пыльцевых зёрен в пыльнике происхо-

дит несахарно. Для пылевых зерен с ЦМС характерны апоплазматическая вакуолизация генеративных и вегетативных клеток, гидратация карбогидратов ядра вегетативной клетки, нарушение движения генеративной клетки, нарушение движения ядер в микроспоре и вегетативной клетке. Кроме того, в пыльце ЦМС отмечается уменьшение количества крахмала, а также пылевых ядер и цитоглемы.

Характерный признак развития пыльника при ЦМС — задержка лизиса талетального слоя клеток, а для многих растений с ЦМС свойственны его гипертрофия, многоядерность и активное разрастание в полость гнезда пыльника. Это наблюдается у пшеницы, сорго, подсолнечника, сахарной свеклы и т. д.

Все указанные выше нарушения приводят к тому, что в момент созревания пыльника у кукурузы, пшеницы, ржи, ячменя и других видов растений с ЦМС наблюдается масса «пустых» зерен (без цитоплазмы и ядер) в дегенерирующих пыльниках.

В настоящее время интенсивно ведутся работы по изучению генетической, цитологической и эмбриологической природы ЦМС. Это явление старивается у все новых видов культурных растений и широко используется в селекционной и семеноводческой практике для массового получения гибридных семян первого поколения.

При исследовании ЦМС нужно помнить, что пыльник — сложная интегрированная система, где развитие пыльца тесно связано с окружающей его тканью (стенка пыльника), поэтому изучать это явление необходимо усилиями специалистов разного профиля — генетиков, селекционеров, цитологов и обязательно эмбриологов.

ХИ. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ

1. НЕТРАДИЦИОННЫЕ МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ В СЕЛЕКЦИИ, ТЕРМИНОЛОГИИ

Все более пристальное внимание для получения новых форм и сортов заслуживает создание экспериментальных систем, которые давали бы воспроизводимые результаты при строго определенных условиях. Моделью для изучения механизма дифференциации и путей морфогенеза в системе воспроизведения является культура растительных клеток, органов и зародышей (экбриокультура). Применение этого экспериментального подхода открывает новые перспективы для создания форм растений, а также для изучения и управления онтогенезом. В связи с этим особый интерес представляет разработка теоретических основ культивирования *in vitro* как вегетативных, так и различных генеративных структур, таких как пыльник, антерия, семидочка, зародыш, эндосперм и др. В настоящее время широко обсуждается, например, значение стадий развития генеративных структур, используемых в культуре *in vitro*, состояние донорных растений, приводятся данные относительно влияния различных абioticческих факторов на морфогенез, описываются возможные способы образования экбриондов и т. д. Однако в подавляющем большинстве случаев мы не можем пока с достоверностью сказать, например, каков будет выход регенерантов из пыльника, по какому пути морфогенеза пойдет их развитие, почему пути морфогенеза различны у разных видов, какая стадия зародыша является оптимальной для экбриокультуры и т. п.

В большинстве случаев, к сожалению, генеративные и репродуктивные структуры с их элементами не рассматриваются экспериментаторами как сложные интегрированные системы, поэтому мало изучается их гене-

зиг, морфогенетические и морфофизиологические корреляции, обуславливающие специфику развития отдельных органов. Используя метод культуры клеток тканей и органов, экспериментатор-селекционер не должен забывать, что работает не просто с клеткой, тканью или органом, а с частью целого организма, т. е. с системой, где уже подчинено определенным законам развития. В результате разработанного системного подхода применительно к генеративным структурам, используемым в культуре *in vitro*, нами сформулированы отдельные теоретические положения. Эти разработки могут быть применены в селекционной работе.

Прежде всего во избежание разночтения и понимания тех процессов, в которых пойдет дальше речь, мы предлагаем использовать единую терминологию для различных, связанных с вопросами морфогенеза процессов, происходящих *in vitro*, *in vivo* и *in vitro*, поскольку они универсальны. От того, где — индивидуальное развитие организма от зарождения до естественной смерти. Тотипотентность (эмби-) — свойство клетки (или клеток), имеющей все морфогенетические возможности (т. е. весь потенциал), присутствующие у данной особи, и реализующиеся различными путями морфогенеза. Конечный результат проявления этого свойства, его синонимы и формы реализации могут быть различными и обусловлены степенью тотипотентности клетки (или клеток). Степень тотипотентности клеток видоспецифична и определяется совокупностью факторов и в первую очередь системой (ткань, орган, организм), из которой была взята клетка (клетки). Критическая масса — наименьшая масса делящихся клеток, необходимая для процесса дифференциации отдельных эмбриональных структур. Дифференциация (дифференцировка) — процесс, при котором относительно однородное становится все более различным. Дифференциация может происходить на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. Дедифференциация — процесс, при котором относительно различное становится все более однородным. Дедифференциация может происходить на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. На клеточном уровне дедифференциации — процесс, способствующий снятию специализации, т. е. утраты приобретенных различий с перехода к меристематическому состоянию. Детерминация — процесс развития клеток (или клеток), предопределенный условиями, свойствами организмы. Понятие детерминации необходимо связывать не только и не столько с единичными клетками, сколько с их взаимодействием в ходе развития систем (зародыша, личинка, семечки и т. д.). «Система» детерминации по своему в первую очередь связано с нарушением межклеточных связей и т. д. Морфогенез — формообразовательный процесс различных структур (в частности органов), совершающийся на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом (гистогенез), органном (темтогенез, ризогенез) и организменном (эмбриогенез, эмбрионтогенез, темморизогенез) уровнях. Инициальная клетка — клетка, дающая начало тканям, органам, растениям. Эмбриональная клетка — инициальная клетка, образующаяся в результате эмфимиксиса (зигота). Эмбриональная клетка — (эбрионетная клетка и др.) — инициальная клетка, дающая эмбрион непосредственно или через каллус. Зародыш — биполярная структура (с сопряженным развитием апексов побега и корня) с самых первых этапов своего развития, образующаяся в результате полового процесса. Эмбриогенез — процесс развития зародыша, образующегося путем эмфимиксиса, т. е. объединения гамет. Эмбрион (зародышоподобная структура, двустативный зародыш и т. д.) — биполярная структура (с сопряженным развитием апексов побега и корня) с самых первых этапов развития, образующаяся асексуально из соматической и половых клеток (в случае аномиксиса), способная сто

образования различны. Эмбриодогенез (эмбриогенез,* соматический эмбриогенез) — процесс развития эмбриона. Автокомпульс зародыша см. с. 116. Ризогенез — процесс развития почки: 1) вегетативный геммогенез — процесс развития вегетативной почки, 2) репродуктивный геммогенез (генеративный, фиоральный) — процесс развития дочерней почки. Ризогенез — процесс развития корня. Эмбриональный кисточный комплекс (ЭКК, эмбрионные массы, проэмбриональные массы, эмбиональные группы, клеточные агрегаты, проэмбриональные скопления, микроклубы и т. д.) — комплекс разнородных клеток, который может инцидировать эмбрионы, преобразовываться в эмбрион или давать почки и корни. Каллусогенез — процесс образования каллуса из клеток вегетативных и генеративных органов.

В связи с различием термина «каллус» остановимся на нем более подробно. Каллус — гетерогенная структура (система), образующаяся в результате пролиферации клеток на раневой поверхности отдельных структур растительного организма. Чаще он состоит из неоднородных клеток (ЭКК), гетерогенность которых может быть различна, что и обуславливает их разный путь морфогенеза (эмбриодогенез, органоогенез и гистогенез). Не совсем точным является представление о каллусе как аморфной структуре или ткани, возникшей путем неорганизованного роста. Каллус представляет собой гетерогенную интегрированную систему (не обязательно ткань), поскольку формируется, как правило, из клеток разных клеток генеративных или вегетативных органов. Его морфогенетические потенциалы видоспецифичны и могут меняться в процессе генезиса и в определенной степени от различных факторов (температуры, влажности, времени культивирования и т. д.). Имеются факты, позволяющие утверждать, что морфогенетические потенциалы как самого каллуса, так и его составных элементов — групп клеток — и их регенерационная способность, а также пути морфогенеза могут быть различны (органоогенез, эмбриодогенез или гистогенез). Все это в значительной степени определяется условиями выращивания каллуса, а также характером связей между группами в каллусе, что в свою очередь обусловлено их формой, размером (критическая масса?), соотношением различных ЭКК и т. д.

Вероятно поэтому не следует использовать так много различных терминов («морфогенетический каллус», «калл дифференциации», «зона вторичной дифференциации», «компактный эмбрионный каллус», «зеленый каллус» и т. д.) для обозначения групп клеток в каллусе, имеющих регенерационные потенциалы, реализующиеся разными путями морфогенеза (эмбриодогенез, органоогенез и гистогенез). Предлагаем эти структуры именовать э м б р и о н а л ь н ы м к л е т о ч н ы м к о м п л е к с о м, добавляя к нему различные определения, подчеркивающие его специфичность, — ЭКК «белый», или «зеленый», «кислотный», «компактный» и т. д.

Необходимо отметить, что многие исследователи негласно используют для описания морфогенеза в культуре *in vitro* такие термины, как «каубриогенез», «кадентный зародыш», «эндриогенез», «этногенез» и др.

Под терминами «каубриогенез» следует, очевидно, понимать только развитие полового зародыша, а для развития эмбрионов правильно использовать только термины «каубриодогенез». Эмбрионы под термином «кадентный зародыш» понимают дооплодотворенные зародыши, возникающие из разных клеток зародышевого мешка, нуцеллуса или интегумента, помимо основного (полового) зародыша, занимающего определенное положение в зародышевом мешке. Этот термин не следует использовать для эмбрионов, формирующихся в каллусе и в успешной культуре, поскольку неизвестно, какой из них — основной.

* В словарях часто встречаются в литературе термины, используемые разными авторами для обозначения одних и тех же структур.

и какай — дольнятський. Сопливно существующей гермафродити, биолог (так ботаник, так и зоолог) подразумевает под «андрогенезом» (мужской партеногенез), так же как и под «гигиеногенезом» (женский партеногенез), развитие растений из гамет, поэтому приписание термина «андрогенез» для обозначения процесса образования гаплоидных растений *in vitro* из андрогамии и пылью неправильно.

Термины «дифференциация» и «дифференцировка» по сути отражают одно и то же, так же как и термины «едифференциация» и «редифференциация». Вероятно, поэтому термины «редифференциация» и «индифференцировка» употребляются редко, так как это вносит дополнительные сложности в понимание понятий дифференциации. Кроме того, термин «редифференциация» не совсем ясен еще и потому, что он не отражает сущности явления, поскольку не ясно, что именно является исходным состоянием. Термины «дифференциация» и «едифференцировка» являются, по мнению, вариантами перевода единственного латинского слова *differentia*, что служит еще одним доводом для применения этого термина «дифференциация», т. е. более правильного перевода.

Следует также отметить и то, что термин «онтогенез» (онто — существо, происхождение) неправильно использовать применительно к пластиде, хлоропласту, цитоплазме и т. д., поскольку этот термин в других значениях не отражает сути явлений, которые обычно вкладываются в это понятие.

2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗНООЗРАСТНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ (ЭМБРИОКУЛЬТУРА)

Изучение всех этапов развития зародка, знаков — необходимая теоретическая предпосылка прикладных исследований, таких как преобразование лесов, возможность при отдаленной гибридизации, получение гаплопродукта, выбор оптимального срока уборки урожая, сокращение периода покоя семян и ряд других. Культура зародков на ранних стадиях эмбриогенеза является одной из сложнейших, а вместе с тем важнейших проблем современной биологии, и поэтому экспериментальными ботаники, генетики и селекционеры. В большинстве работ по культуре зародков последние используются изолированными из тканей на относительно поздних стадиях развития и прошедшими на материнском организме основной путь формирования. До сих пор никому не удавалось вырастить взрослые растения из молодых культур *in vitro* из изолированной зиготы и зародков на самых ранних этапах их развития. Вопрос о совместимости зародков растений обсуждается в литературе в связи с вышеуказанными проблемами давно, однако, как правило, решается односторонне. Зависимость зародков от материнского организма рассматривают либо только с аспекта физиологической самостоятельности (метаболическая независимость) и способности прорастания, либо только с аспекта морфогенетических взаимодействий с эндоспермом. Следует отметить, что подобный подход к изучению зародков приводит без учета стадий развития как самого зародка, так и окружающих тканей, которые имеют свою специфику на каждом этапе.

В связи с этим при формулировании системного подхода к проблеме дифференциации зародка растений мы рассматриваем 3 аспекта: 1) зародок как и любой объект, это система, состоящая из определенных структурных элементов, между которыми существует строго определенные морфофизиологические корреляции; 2) дифференциация зародка протекает в системе зародка — окружающая среда (как правило, среда — ткани материнского растения); 3) зародок любого растения — система также и потому, что он принадлежит системе зародков определенного типа, например к *Stylopod*. При этом определенный тип зародка входит в общую систему классификации зародков споровых растений. Зародок как организм относится к определенному классу — виду, роду, семейству, порядку и т. д., т. е. к системе.

Системный подход к дифференциации зародыша позволил выделить ряд критических стадий в эмбриогенезе высших растений, в том числе и стадию автономности.* Под автономностью в теоретическом (абстрактном) смысле мы понимаем независимость организма от всех внешних факторов среды, включая материнский организм. Говоря об автономности зародыша как нового организма, мы рассматриваем независимость его от материнского организма. Таким образом, автономность зародыша — особое структурно-функциональное состояние, отражающее его независимость от окружающих тканей и проявляющееся в его способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма и развиться в нормальное растение. Следует выделить полную автономность, при которой зародыш проростков (т. е. новый организм) не зависит от тканей материнского организма. Полная независимость достигается по завершении прорастания и образования проростка, т. е. когда все связи с материнским организмом (плодом, семенем) исчезают. У различных видов эта связь прекращается в разное время, что обусловлено конкретным стрессом семени (период терпимости, ингибирования и т. д.) и плода (продолание оболочки). Учитывая, что взаимоотношения зародыша с материнским организмом очень сложны и многосторонни, следует выделить отнюдь не полную автономность зародыша (с. с. независимость относительно конкретных факторов материнского организма — гормонов и других физиологически активных веществ, углеводов и т. д.).

В этом смысле становление автономности — сложный длительный многоэтапный процесс. В каждом конкретном эксперименте, когда мы ставим задачей приблизиться к управлению процессом становления автономности, для удобства познания мы расчленим этот процесс на отдельные ступени, подразумевая под ними определенную связь зародыша с материнским организмом. В связи с этим следует внести понятие степеней автономности, являющиеся в основном количественными и явственно выраженными зависимостями зародыша от «материнского» фактора. Стадии автономности можно выявлять методом культуры *in vitro*, когда мы моделируем условия материнского организма. Она может рассматриваться как один из этапов автономизации онтогенеза, характеризующийся комплексом морфофизиологических показателей, специфичных для каждого вида растений. Вероятно, можно говорить о прогрессивной автономизации онтогенеза и рассматривать ее у отдельных таксонов как направленный процесс эволюции живых систем. Естественно, как мы полагаем, стадии автономности зародыша для разных цветковых будет совершенно различна, поскольку определяется в основном генетикой, специфичной для каждого вида. Под генетикой в данном случае мы понимаем все разнообразие структур материнского организма, которые окружают зародыш и зародыш и обуславливают как специфику их стресса и развития, так и особенности формирования проростка и растения в целом. Например, в развивающемся и зрелом семени злаков имеется хорошо развитый эндосперм (у орхидных он вообще не образуется). Разнообразны и физиологически активные вещества, находящиеся в семени и плоде и играющие большую роль в развитии зародыша и проростка.

Особо следует отметить, что развитие растений в эмбриокультуре у различных видов начинается со стадии, когда зародыш становится независимым от экзогенных гормонов, т. е. в нем к этому времени имеется определенный уровень эндогенных регуляторов роста, обеспечивающих в сочетании с другими веществами дальнейшую нормальную дифференциацию зародыша и его прорастание.

* Подробнее см. работы Т. Б. Батцлиной и др. в 1974, 1985 гг.

Экспериментальные данные высказали, что автономность зародышка у злаков проявляется в момент формирования пика и апекса побега (точки роста) (рис. 116).

Перспективным направлением в селекции, как было указано, является гибридизация. Известно, что гибридные зародышки часто гибнут в зародышесов мешке и поэтому для успешного дальнейшего развития необходимо извлекать зародышки из зародышесового мешка и высаживать их на искусственную питательную среду. Экспериментатор должен знать, что в культуре *in vitro* зародышки развиваются в нормальное растение лишь в том случае, если он будет извлечен на стадии автономности. Сегодня нам неизвестны условия культивирования, при которых проявляется относительная полнота зиготы или зародышка, выделенного на более ранних стадиях развития. Эти зародышки гибнут, либо отдельные их клетки пролиферируют (интенсивно делятся), образуя каллус.

В настоящее время перспективным получение диплоидных линий ячменя с ксерофильными при гибридизации гилопродюсера *Hordeum bulbosum*. Эмбриологические исследования показали, что при скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* в зародышесов мешке происходит аннигиляция (исчезновение) хромосом *H. bulbosum*, в результате чего получают гаплоидные зародышки *H. vulgare*, которые впоследствии диплоидизируются. Скрещивания изоляций зародышей в культуре *in vitro* и успешная диплоидизация полученных растений дает возможность создать гомозиготные линии, которые представляют собой ценный исходный генетический материал для селекции (рис. 117). Узким местом в этой работе является гибель гаплоидных зародышей на ранней стадии их развития вследствие ранней дегенерации эндосперма. В естественных условиях гаплоидные зародышки в зерновках не смогли бы пройти дальнейшую гормональную дифференциацию, не достигли бы стадии автономности и посебе бы вследствие ненормального развития эндосперма и нарушения корреляции между репродуцирующей гаплоидной зародышкой, эндоспермом и материнской тканью. Выращивая зародышки и помещая его в пробирку, мы компенсируем недостаток эндосперма добавлением в среду различных физиологически активных веществ, в частности гормонов, и добиваемся тем самым относительной автономности зародышка уже в искусственных условиях (имеется в виду автономности гаплоидного зародышка относительно гормонов). Таким приемом можно преодолеть несовместимость при отдаленной гибридизации между зародышем и эндоспермом и окружающими тканями.

Детальное исследование автономности гаплоидных и диплоидных зародышей ячменя, осуществленное во Всесоюзном селекционно-генетическом институте в Омске С. Ф. Лукьянук и С. А. Игнатова (1980), выявило ряд интересных закономерностей их развития. Установлено, что диплоидный зародышек становится автономным к 13—14-м суткам после опыления, когда достигает размеров более 2 мм. Эмбриологические исследования подтвердили, что это — стадия формирования пика и точки роста (апекса побега). Гаплоидные зародышки такого размера не могли перейти к дальнейшей дифференциации из простой бесформенной среде, на которой шло нормальное развитие диплоидных зародышей. Они нуждались в средах с добавлением различных физиологически активных веществ. Эти среды были разработаны сотрудниками Всесоюзного селекционно-генетического института (см. работу «Методы культуры тканей и принцип селекции растений», 1980), в которой в настоящее время с помощью гибридизации с гилопродюсером *H. bulbosum* получены новые формы ячменя. В условиях Ашхабада и Саратова эти сроки несколько другие, что в первую очередь связано с генетикой сорта.

Работы по выявлению автономности зародыша ячменя также подтвердили, что эта фаза видоспецифична и является одной из важнейших фаз эмбриона, с которой зародышек проходит нормальную дальнейшую дифференциацию и

развивается в нормальное растение. Исследования, проведенные в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в лаборатории эмбриологии по комплексному изучению автономности у различных цветковых растений, позволили не только впервые вскрыть новый признак (свойство) — автономность, но и указать возможные пути управления отдельными этапами эмбриогенеза. Таким образом, выявление нового признака — автономности зародыша является индустриацией положения, когда теория и практика идут рука об руку и могут рассматриваться как один из новых подходов нетрадиционной технологии к селекции. Следует еще раз подчеркнуть, что детальное исследование эмбриологии изучаемого объекта дает возможность перейти к научному обоснованию подборе сред для культивирования генеративных структур, в том числе зародышей.

В последнее время зародыши злаков используются как объект для получения массового количества регенерантов. В этом случае берут либо зародыш на разных стадиях развития, либо отдельные его органы. При их культивировании на различных средах образуется каллус, который используется как материал для получения регенерантов разного происхождения. В отдельных случаях до прорастания на искусственную среду на изолированный зародыш, соцветие либо на целое растение воздействуют различными факторами (облучение, температура и т. д.). Это также является одним из нетрадиционных приемов получения большого количества генетически неоднородного материала для создания новых форм и сортов растений.

Для использования эмбриокультуры в селекционных целях желательно применить системный комплексный подход, который и позволил нам выделить стадию автономности. Он осуществляется только при определенных сочетаниях разнообразных способов и методов (описательные и экспериментальные): изучение эмбриогенеза и динамики и сопоставление кинетики морфологических процессов с кинетикой физиологических биохимических процессов, происходящих в зародыше; изучение процесса формирования зародыша во взаимосвязи с окружающими тканями материнского организма; сравнение закономерностей роста и дифференциации зародыша *in vivo* и *in vitro*; использование в качестве объекта исследования видов растений, контрастирующих по типу эмбриогенеза (например, по числу семязачатков, кистежному или центральному строению проростка, наличию или отсутствию эндосперма, перисперма и т. д.); моделирование условий для каждого типа развития зародыша и проростка. Такой подход позволяет глубже понимать механизмы дифференциации, моделирование эмбриогенеза и, следовательно, управление онтогенезом в целом.

3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЫЛЬНИКОВ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГАПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ

Как известно, получение гаплоидов *in vivo* и *in vitro* из мужских и женских генеративных структур, таких как пыльник, завязь, семязачаток и др., имеет огромное значение для создания новых форм и сортов растений. В частности, хлебных злаков.

Все исследования, проводимые с использованием генеративных структур в культуре *in vitro*, в частности пыльников, тесно связаны со сложнейшей проблемой морфогенеза. Несмотря на то что в последние десятилетия из пыльников записались многие исследователи (Бутенко, 1964, 1975; Sanderland, Dunwell, 1975; Хохлов, Тыринов и др., 1976; Лукьянюк, Игнатьева, 1981; Maheshwari et al., 1982; Hu Yan, 1983; Лукьянюк, 1983; Суханов, 1984, и др.), продолжает оставаться нерешенным, на каких микроспор и пыльцы образуются гаплоиды: из нормально развивающейся (участвующей в оплодотворении) или аномальной пыльцы и микроспор (дегенерирующих на разных этапах

своего развития), определенный процент которых в силу полиморфизма* пыльников не поддается присущей ему сформированному и зрелому пыльнику. Другими важными остаются вопросы: какие клетки нормальной пыльницы участвуют в формировании гаметидов, какова стадия пыльника зрелого из пыльника растения (призракающегося в естественных условиях) для посадки и культуры *in vitro*, является оптимальной для получения гаметидов из нормальной пыльницы, т. е. какая стадия микроспорогенеза (включая образование микроспор) и развития пыльцевого зерна (2 и 3-клеточная) более эффективны и насколько они достоверны. Является ли эта стадия видоспецифичной? Возможно ли экспериментальным путем (т. е. воздействием различных факторов на растение, отдельный цветок или пыльник) изменить детерминацию с целью получения большого количества гаметидов из пыльников, получившихся в норме? И каково тогда будет оптимальная стадия воздействия? Не ясно также, какой тип пыльниковых пыльцевых зерен (возможно, правильнее называть их аномальными структурами) развивается в гаметиды. Какова роль вегетативной и генеративной клеток (или спорыи) в случае с 2- и 3-клеточными пыльцевыми зернами в образовании эмбрионды при формировании гаметидных растений? Каковы пути морфогенеза (эмбриондогенез или гаметоризогенез) при образовании гаметидов и насколько они зависят от стадии развития пыльника (спорофитной и гаметофитной детерминации)? Какие пути (эмбриондогенез, гаметоризогенез) и способ (без ЭКК, через ЭКК) являются более эффективными для получения гаметидов? Все приведенные выше вопросы говорят о том, насколько сложна эта проблема и как много нужно еще знать, чтобы подойти к управлению морфогенезом.

В литературе данные о способе образования гаметидных растений из пыльников, микроспоры, особенно об их генезисе, фрагментарны. Для получения единичных гаметидов у некоторых культур, например злаков, необходима трудоемкая работа — посадка тысяч пыльников в культуру *in vitro*.

Известно, что у злаков, десмоны на большое количество пыльниц в пыльнике (например, у риса сорта Ярслав — 11 000—12 000 пыльцевых зерен, у тропной пшеницы Ленинградка — 3000—3100, у ярового ячменя Рассвет — 3300—3500, а у кукурузы — 1,5 млн пыльцевых зерен), выход гаметидов очень мал и исчисляется обычно долями процента или несколькими процентами.

Проблема получения гаметидов — морфогенетическая проблема, поэтому все перечисленные вопросы должны решаться усилиями ученых разных специальностей и в первую очередь эмбриологов.

Необходимо еще раз уточнить понятия «микроспора» и «пыльцевое зерно». Микроспора (спорофит) — клетки с гаметидным набором хромосом, образовавшиеся в результате редукционного деления. Стадия микроспоры длительна и продолжается до первого митоза. Для удобства можно выделить следующие фазы развития микроспоры: 1) невакуолизованная микроспора (ее ядро занимает центральное положение), 2) вакуолизирующаяся микроспора (ядро смещено, занимает различное положение по отношению к поре), 3) девакуолизирующаяся микроспора (ядро располагается на стороне, противоположной поре). Такое деление на фазы необходимо учитывать, так как, игнорируя их и говоря лишь о стадии микроспоры, не детализируя ее, исследователь зачастую приходит к невозможности повторить в точности опыт и его результаты. Считают, что с началом деления микроспора начинает прорастать, т. е. она переходит к стадии формирования пыльцевого зерна (гаметофит). Следует указать, что в спорыи пыльцевого зерна злаков имеет 2 стадии развития — 2- и 3-клеточную, а не «2-» к «4-ядерную», как часто пишут. Этот момент принципиально важен при рассмотрении получения гаметидов из зрелых пыльников, поскольку,

* Методически термин «полиморфизм» пыльников не совсем корректен, так как гаметиды могут возникать из пыльников различного размера, в том числе и из пыльников типа S (small) (маленьких).

касаясь вопросов дедифференциации пыльцевого зерна, исследователь имеет дело не с одной клеткой, а со сложной системой клеток пыльцевого зерна.

Однако, как было указано выше, в пылинке имеются различные формы и процент аномалий. Качество аномалий, а также характер и время их проявления генетически детерминированы и алогистичны. Размах модификационной изменчивости количественно аномалий также логистичен. Так, например, у некоторых видов злаков известны случаи изменения оксугализации пыльцы и образования в ней зародышевых мешков, что может быть одной из причин образования гаплоидов, как полагают некоторые исследователи. Кроме того, встречаются аномальные пыльцевые зерна, представленные многоядерными или многоклеточными образованиями. При формировании многоклеточных образований первый клеточный деление часто бывает не дифференцирующим (иерарх), а равным.

Следует отметить, что существует генный контроль, обуславливающий видоспецифичность развития спорофита и гаметофита. В пользу этого говорят экспериментальные данные о спорофитной детерминации — способности микроспор и культур *in vitro* к развитию по определенному пути морфогенеза (Суханов, 1984; Тугнов, Сикханов, 1984).

Идея изменения формирования растений путем воздействия, в частности, рентгеновским излучением на споро и гаметогенез впервые была выдвинута Л. Н. Дедовым (1930, 1960). Позднее другими исследователями (подробнее см.: Басинг и др., 1975) на различных объектах было установлено, что эффект воздействия зависит от периода развития генеративных структур. Наиболее чувствительной у большинства растений оказалась стадия мейоза. Например, была выявлена корреляция: процент нормальной пыльцы резко снижается при облучении растений с аномалиями на стадии мейоза.

В связи с тем что возмозжновские гаплоидной фазы также связано с процессом мейоза, особое внимание уделяется его изучению. По современным литературным данным, существует его генный контроль, фундаментальные основы которого разрабатываются в Советском Союзе и за рубежом. Анализ сведений о мейотических мутациях (мей мутациях) привел к выводу о сходстве характера мутаций при нарушении мейоза у растений и животных. Выделено 7 ключевых этапов мейоза — вступление в мейоз, конъюгация гомологичных хромосом, мейотическая рекомбинация, хиазообразование, расхождение гомологов, дичоккет, второе деление мейоза, в отношении которых установлен конкретный генный контроль (Голубовская, 1983). Рассматриваются 3 ранга мейотических генов: 1) влияющие на целые блоки мейоза, 2) контролирующее отдельные этапы и प्रदेशа этих блоков и 3) гены, запускающие второе деление мейоза и выключающие его. Выявлен ряд закономерностей генетического контроля мейоза: относительно автономный контроль указанных выше 7 основных этапов и принцип иерархии действия генов в ходе мейоза. Многие естественные аномалии развития пыльцы, по предположению Н. Н. Голубовской (1983), представляют собой фиксированные мейотические мутации, а полученные в эксперименте их проявления являются фенотипами.

Эти исследования делают возможным экспериментальное изучение хромосомных аномалий структур и регуляцию характера митоза в микроспоре, приводящего к образованию мужского гаметофита (2- или 3-клеточного пыльцевого зерна).

Некоторые данные (Резникова, 1984) говорят о том, что в ходе мейоза происходит дифференциация пластид и митохондрий и восстановление популяции рибосом. У кукурузы перед мейозом в микроспороцитах находится большое количество митохондрий, в то время как другие оргanelлы находятся в минимуме (Королева, неопубл. данные). Это свидетельствует об исключительной интенсификации энергетических процессов, что, вероятно, необходимо для

существования 2 быстро следующих друг за другом делений мейоза. В микро-спороцитах происходит значительные изменения объема их ядер. В отличие от профазы мейоза в профазе мейоза синтезируются РНК и белки, необходимые как для протекания самого мейоза, так и для развития микроспор. Вероятно, белковые белки в микроспорах на разных стадиях развития обеспечиваются главным образом рибосомами, образующимися в микроспороцитах в период поздней профазы первого деления мейоза. Все это обеспечивает нормальное постмейотическое формирование микроспор. Любые морфоблехимические нарушения на этих этапах развития как в стенке пыльника, так и в микроспороцитах могут привести к прекращению развития или аномальному развитию микроспор. Это наблюдается при разных типах мужской стерильности.

Таких образом, мейоз, а, возможно, и более ранняя стадия развития генеративных структур являются именно теми стадиями, воздействию на которые каким-либо фактором, в том числе перовользуя разные среды в культуре *in vitro*, можно изменить детерминацию дальнейшего развития спорогенной ткани.

Для толусских гаплоидов, вероятно, можно использовать 3 подхода (пути,³ или 3 возможности): 1) естественные аномалии, имеющиеся в пыльнике (рис. 118, А), 2) искусственно вызванные аномалии (рис. 118, Б), 3) коренным образом развивающиеся микроспоры и пылевые зерна (рис. 118, В).

1. Получение гаплоидов из естественных аномалий. В пыльнике цветковых растений имеются различные аномалии в развитии микроспороцита, микроспор и пылевых зерен. Их характер, количество и время проявления детерминированы и видоспецифичны. Аномалии могут проявляться в нарушении полиаризиса микроспор и пылевых зерен, нарушении характера мейоза (место дифференцирующего происходит раньше), нарушении ориентации пылевого зерна в пылевом гнезде, в образовании многоядерных или клеточных структур разной пloidности, изменении сексуализации пылевого зерна и образования в нем зародышевого мешка и т. п.

Например, у злаков имеется специфическое расположение микроспор и пыльцев в гнезде пыльника (одностороннее расположение микроспороцитов, тетрада микроспор и пыльцевых зерен, обращенных парами в сторону стигмы). На стадии распада тетрады (а отдельные микроспоры и дифференциация вершинной пыльцы отчетливо выявляются аномальные структуры, которые часто располагаются в центре пылевого гнезда, не имеют контакта со стенкой пыльника и некоторые из них начинают активизироваться благодаря посадке пыльника в культуру *in vitro*, давая гаплоиды.

Некоторые исследователями показано, что определенный процент гаплоидов у отдельных видов цветковых растений связан именно с определенными типами аномальной «опыления», имеющейся в пыльнике.

Китайские исследователи, детально изучавшие у пшеницы зависимость образования гаплоидов от стадий начиная от преемственной до 3-ядерной (3-клеточного пылевого зерна, Т Б.) развития пыльника при посадках в культуру *in vitro* (посажено 15000 пыльников), подтверждают, что при культивировании пыльников на стадии зрелой 3-клеточной пыльцы гаплоиды развиваются из аномальной пыльцы. Таким образом, используя пыльники злаков на вышеуказанных стадиях развития (без дополнительного воздействия, а именно посадку в культуру *in vitro*), экскрементатор работает с растениями-гаплоидами, образующимися вероятно всего из аномальной (дефектной) пыльцы. Подтверждением этого является также и тот факт, что все остальные микроспоры у большинства цветковых с пылевыми зернами в культивируемых пыльниках обычно гибнут.

³ Не следует путать эти пути с путями морфогенеза (= pathways).

II. Получение галлоидов из искусственно вызванных аномалий. Этот способ состоит в посадке в культуру пч. или пыльников из разных фаз, на которые было оказано прямое воздействие различными факторами или косвенное через донорское растение. В этих случаях, как мы полагаем, скрывается детерминация нормального хода микроспорогенеза и образования пыльцы. в результате чего получается большой процент различных, искусственно вызванных аномалий.

Для получения аномалий из исходно нормальной спорангийной ткани могут быть использованы такие факторы, как среда, температура, биологически активные вещества, магнитные поля, облучение и т. д. Так, воздействие П-лазером или концентрированным импульсным светом на одноядерной стадии пыльцы (микроспоры, — Т. Б.) позволяет увеличить выход галлоидов. Сходные результаты были получены при воздействии на пыльник декоративных видов растений высокой температурой. Для изменения спорангийной и гаметофитной детерминации возможны следующие варианты воздействия: 1) донорское растение; время воздействия может быть различным: критическим — на один этап развития растения (либо выход в трубку, либо стеблевание и т. д.) или длительным (продолжительным); в значительной степени это зависит от фактора воздействия, а также от вида растения; 2) локальное — на пыльник или соцветие, на изопрозрачный спорангийный комплекс. Независимо от способа воздействия, во всех случаях, вероятно, снижается детерминация нормального хода микроспорогенеза и развития эндоспермного зерна. В результате этого спорангийная ткань, которая в норме (т. е. в естественных условиях) дает бы нормальную фертильную пыльцу (специализированную, одондоспермную), при воздействии на нее даст аномальные структуры с равным делением, многоядерные, миктоспермные и т. д.

Можно предположить, что у большинства декоративных растений, в том числе у злаков, оптимальной фазой для искусственного индуцирования аномалий, а значит, и получения наибольшего выхода галлоидов, является стадия мейоза, а в некоторых случаях и более ранняя стадия в развитии спорангийной ткани.

Современные данные, касающиеся ядерно-цитоплазматических отношений, продолжительности митотического цикла, скорости накопления РНК, активности белкового аппарата системы и т. д. у разных покрытосеменных, показали, что сплотив, происходящее в мейозе, часто детерминируется еще в премейотической фазе.

Следует отметить, что при воздействии факторов на гибридные формы надо всегда учитывать, что точечные мейозы у них происходят с большими аномалиями.

Классификация различных типов аномалий заслуживает специального рассмотрения, поскольку характер их развития, переноса, обуславливает определенную суть мейозогенеза, по которому идет дальнейшее образование галлоидов. В связи с отсутствием детальных исследований по выявлению механизма образования естественных и индуцированных аномалий, а также и их классификации, в настоящее время трудно сказать, на какой стадии мейоза целесообразнее воздействовать, чтобы получить максимальное количество галлоидов. Однако для отдельных видов известно, что разные группы генов обуславливают различные формы аномалий. Дальнейшее исследование этих аномалий (многоядерных, миктоспермных и др.) неясно, поэтому остается нерешенным и путь мейозогенеза (миктоспермного или гаметофитного через каллус), т. е. путь воспроизведения галлоидных растений. Следует подчеркнуть, что эмбриональный несомненно является более прямым и легким путем для получения галлоидов, поскольку он связан не только со сложным многоступенчатым процессом мейозогенеза через каллус и случаи гаметофитогенеза, требующим трудоемкого процесса сред и пересадок, но и с генетически односторонним хатериалом. Однако не исключено, что в дальнейшем для более эффективного получения регентов можно будет сочетать оба пути, т. е. из одного пыльцевого зерна или микро-

схемы сначала получить каллус (callusogenesis), а потом вызвать образование настоящего эмбрионального зародка.

Наша предпосылка об оптимальной стадии цитоплазмы, воздействуя на которую можно получить триггер выхода гайлондов, в определенной степени согласуется с некоторыми литературными данными. Например, китайскими учеными было показано, что чем более ранняя стадия развития пыльника берется для посадки в культуру *in vitro*, тем больше пыльник с равным делением (т. е. антимитотический) образуется в пылевом зерне пыльника пшеницы, тем, следовательно, больше получается гайлондов. При этом частота равного деления пыльца пшеницы больше, чем в пыльнике *in situ*. Кроме того, как указывается в литературе, культивирование *in vitro* пыльников на стадии хемиа вызывает образование ахизмальных митотических клеток, т. е., как мы полагаем, изменение характера течения мейоза. Заслуживает внимания и тот факт, что существует зависимость между стадией развития пыльника, выходом каллуса и процентом образования взрослых гайлондов.

Таким образом, используя пыльники цветковых, в частности злаков, на ранних стадиях развития при экспериментальном воздействии (высевая посадку пыльников в культуру), исследователь получает растения-гайлонды, вероятно, искусственно вызванных митотических структур.

III. Получение гайлондов из исходно нормальных микроспор и пыльцевых зерен. Получение гайлондов из 2- и 3-клеточного пыльцевого зерна возможно, но связано со сложным процессом дедифференциации таких высокоспециализированных клеток, как вегетативная, генеративная и гаметы-спермии. Это в определенной степени относится и к поздним стадиям развития микроспоры. Поскольку, этот путь получения гайлондов редок, но в настоящее время очень сложен. Если гайлонды и образуются из нормальной пыльцы, в их формировании могут участвовать вегетативная и генеративная клетки, либо одна из них, либо даже гаметы (рис. 119).

Следует подчеркнуть, что с нашей точки зрения это пока только теоретические соображения, поскольку отсутствуют детальные исследования по генезису структур, образующихся в культуре *in vitro*. Кроме того, पहले и даже утрое позднее генеративной клетки или спермиев в пыльцевом зерне еще не говорят о том, что их производные будут обязательно участвовать в образовании гайлондов регенерантов. Как известно, возможна их аннигиляция на разных этапах развития гайлонда.

Для получения гайлондных растений из исходно нормальных (после воздействия) микроспор и пыльцевых зерен необходима разработка специальных методов для выделения цитоплазмных комплексов, выбывающих из пыльника, спермиев и их посадки без стенки пыльника в культуру *in vitro*. Особенно важна будет разработка такого метода для культивирования зрелой пыльцы. Это даст возможность получить только гайлондных растений, поскольку в их образовании не будут участвовать ткани материнского организма — стенки пыльника, что обычно создает дополнительные трудности, так как могут получаться негайлондные регенеранты.

Получение гайлондов вышеуказанными путями представляет собой сложный многоступенчатый процесс, поскольку связан с решением детерминистич. что в свою очередь связано с дедифференциацией и дифференциацией.

Следует остановиться на некоторых методических неточностях, которые, с нашей точки зрения, вносят определенную путаницу в трактовку стадий развития, индивидуального для получения гайлондов. Эмбриологически трактуемая идентификация стадий развития пыльника имеет большое значение как с теоретической, так и с практической точек зрения.

Большинство исследователей определяют фазу развития пыльника перед посадкой путем просмотра их в микроскопические. Естественно, что они определяют эту стадию по большинству пыльцы, которую они видят в пыльце, но она не

дает гаплоиды (без воздействия). Малый процент аномалий обнаружить этим ускоренным методом сложно, отсюда и неточность выводов, которые делают некоторые последователи. Большинство исследователей полагают, что они получают гаплоиды в этом случае из потенциально нормально развивающихся микроспор и пыльцев. Подтверждением сказанного является то, что авторы ссылаются на различные пути образования гаплоидов (А, В, С, Д) и основываются только на морфально различающейся пыльце. Вероятно, в этом и кроется некорректность определения стадии пыльника, поскольку на самом деле они обнаруживают гаплоиды из аномальных микростор и пыльцев. Кроме того, отсутствие в литературе характеристики пыльцевых клеток и исследовательских стадий развития эмбрионды как из аномальных структур, так и из исходно нормальных, а также всего теневого регенерантом и настоящих время не дает возможности приосланиваться к типу зрения исследователей. считающих, что стадия микроспоры является оптимальной для получения большого количества гаплоидов. Между тем с эмбриологической точки зрения это легко объяснимо. Именно на вышеуказанных стадиях развития пыльника при посадке его в культуру *in vitro* начинает «работать» дефектная пыльца. Подтверждается это также тем, что для получения единичных гаплоидов необходима посадка тысяч пыльников в культуру *in vitro*, а также фактами, свидетельствующими, что для более ранних стадий развития пыльника берется для посадки, тем больше образуется гаплоидов.

Следует еще раз подчеркнуть, что стадии развития пыльника, используемые для получения гаплоидов (рис. 118, А—В), у различных цветковых в принципиальном смысле индифференциальны. Протягивая индифференциальности являются: разный тип образования стенки пыльника (разное число слоев, различное их происхождение и т. д.), а отсюда разное ее строение на одной и той же стадии развития микроспоры и пыльцев; разный тип формирования тетрады (сукцессивный, симультанный); разный тип строения тетрады (изобиклальный, тетраэдрический) и т. д. Однако, несмотря на вышеуказанное, вероятно, можно говорить об универсальности стадии развития пыльника для индукции к образованию аномально большого количества гаплоидов из потенциально нормально развивающейся споранговой ткани (рис. 118, А, В).

В настоящее время пыльники являются структурами, наиболее часто используемыми в экспериментальной эмбриологии не только для получения гаплоидов, но и для изучения проблем морфогенеза. Этому способствует и то, что в пыльнике находят отражение основные морфогенетические процессы растения в целом (например, передованте поколений). Более глубокое целенаправленное изучение пыльника как модельной системы позволит быстрее разработать способы управления морфогенезом сначала в искусственных, а затем и в естественных условиях обитания растений. Это в первую очередь касается получения гаплоидов (рис. 120, 121). Несмотря на то что пыльник является сложной интегрированной системой, с жетивической точки зрения пыльник несомненно более простая модель для исследования *in vitro*, *in vivo* и *in vivo*, поскольку при изучении пыльника легче выявить и моделировать отдельные морфогенетические процессы и их корреляции. Для более успешного изучения пыльника как модельной системы необходима прежде всего разработка жетивических основ его изучения: унификация терминологии стадий развития, унифицированное изучение путей морфогенеза при культивировании пыльника у различных видов цветковых растений, разработка вопросов сопряженного изучения всех структур пыльника, пыльника и женской репродуктивной сферы растений и, наконец, исследование основных проблем, затрагиваемых в последующем в данном случае связанных с получением гаплоидов. В связи с этим нами разработана определенная стратегия исследования: 1) изучение пыльника *in vitro* и *in vivo* в целом, в сочетании с изучением кинетики биохимических процессов, 2) исследование пыльника в естественных условиях с уче-

том биологии развития всего растения и особенно аsexualности, 3) изучение тычинки у видов, контрастирующих по способу опыления (например, камибий и ксерофитогамия), 4) сопоставление фактов, полученных при изучении развития тычинок в естественных условиях и при ее культивировании *in vitro*, 5) моделирование условий для каждого этапа развития пыльника с учетом данных, полученных в результате комплексных морфологическо-анатомических и генетических исследований.

Предложенный «блок изучения» дает выход на «блок удерживания», что позволяет вскрыть критические периоды (в том числе и оптимальную стадию развития для получения гаметогоний) в развитии тычинки, обуславливающие специфическое развитие отдельных ее структур (микроспоры, пыльца и т. д.). Все это дает возможность одновременно взаимодействовать с определенными факторами, необходимыми либо для нормального развития пыльника в условиях культуры *in vitro*, либо для получения гаметогоний и т. д. Выделение определенных триггеров в среду при культивировании пыльников на различных этапах их развития у различных видов покрытосемянных позволяет выявить корфогенетические потенциалы различных клеток пыльника, а также пути морфогенеза (эмбриогенеза, органогенеза, гистогенеза), из которых пойдет развитие (рис. 123).

4. ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

Важным моментом для понимания путей морфогенеза и способов образования различных морфологических структур *in situ*, *in vivo* и *in vitro* является характеристика их инициальных клеток. Например, инициальные клетки эмбрионов, как показала анализ литературы, мериستمатичны, с чем согласуются данные также и по ультраструктуре. Они сходны также с зиготой, ларцей (зиготой зародка), с клетками зародышевого мешка, цителлуса и интермешка, образующими эмбрионды (зародышевые зародки) в случае апомиксиса. Исходящие инициальные клетки *in situ* и *in vitro* часто связаны с зародышевыми связями на определенном этапе их развития с окружающими клетками (например, сечесовые диамиды). Передко эти обусловлено, как показали литературные данные, деградацией цитоплазматических и окружающих тканей. Можно полагать, что имеется универсальность строения иех инициальных клеток, дающих донде организм, несмотря на их онтогенетическую роль.

Независимо от того, какие структуры (репродуктивные или вегетативные) используются для регенерации растений, перед исследователями встает вопрос, какими путями морфогенеза идет регенерация растений. В связи с необходимостью удерживать в моделировании отдельных этапов онтогенеза все большее внимание уделяется выявлению и изучению путей морфогенеза в системе воспроизведения у различных видов цветковых растений как в естественных условиях, так и *in vitro*. До настоящего времени дискуссионным является вопрос, сходны ли они *in situ*, *in vivo* и *in vitro* и каковы они.

В результате разработанного нами системного подхода применительно к изучению эмбриональных структур была установлена универсальность путей морфогенеза *in situ*, *in vivo* и *in vitro* (рис. 122). Независимо от типа культивируемой структуры (или ее части) (генеративной и вегетативной), от способа ее репродукции (вегетативной и аsexualной) и от условий произрастания *in situ*, *in vivo* и *in vitro* может реализоваться 4 путями: эмбриогенез, эмбриогенез, органогенез (гемогенез, резогенез, гемморизогенез) и гистогенез, не считая аномалий морфогенеза (рис. 123). Воспроизведение растений в культуре *in vitro* может идти любым из 3 путей морфогенеза (эмбриогенез, эмбрио-

идутся, гетероморфизмизм, которые сопровождают, естественно, этапы гистогенеза и органогенеза. Все эти пути могут осуществляться разными способами и иметь различные морфогенетические проявления при получении регенерантов. Реализация конкретного пути морфогенеза как в естественных условиях, так и в культуре *in vitro* детерминирована, т. е. в значительной степени определяется генетическими и физиологическими характеристиками каллуса, от которого получен исходный материал, а также условиями выращивания, например соотношением цитокинина и ауксина. Например, при культивировании генеративных и детативных структур большинства злаков и псевн-обнаруживается все 3 пути морфогенеза, в то время как у картофеля из состава среды и различных структур, используемых в культуре *in vitro*, только один — эмбриотенез, у орхидей — гетероморфизмизм, который свойствен различиям орхидей в естественных условиях.

5. КРИТИЧЕСКАЯ МАССА

Критическая масса — неизбежная эволюционная особенность прохождения любой пути морфогенеза (эмбриотенеза, эмбриоденеза, органогенеза и гистогенеза) как *in situ* и *in vivo*, так и *in vitro* (рис. 124). Дифференциация эмбриональных структур и организма в целом может сопровождаться образованием нескольких критических масс, которые определяют «порог факторов», необходимый для осуществления одного из путей морфогенеза и наиболее видоспецифичным. Например, возникновению эмбриона в каллусе обычно предшествует формирование первой критической массы (эмбрионального клеточного комплекса — ЭКК). Вторая критическая масса — масса инициальной клетки — предшествует делению. Третья критическая масса (например, плодущая стадия эмбриона) необходима для его дифференциации — закладки эмбриодермы, так же как и для полноты зародыша. У большинства двуклассных четвертая критическая масса необходима для образования семидолей и т. д. Почти аналогичную ситуацию можно наблюдать при эмбриональных процессах *in situ*. Основное отличие — зародышевый мейоз (первая критическая масса — ЭКК) — сложная иктеррелирующая система, в которой дифференцируется зигота (перед делением) — вторая критическая масса (— эмбрионная клетка), преобразующаяся в зародыш. В системе морфогенетической корреляции между степенью дифференциации эмбрионов, их взаимозависимостью и степенью разбавления инициатора, т. е. критической массой клеток.

Все рассмотренные выше вопросы общебиологические, и для целей управления отдельными этапами онтогенеза необходимы широкие теоретические разработки, которые могут быть успешно выполнены только специалистами разных наук — селекции, генетики, морфологии, эмбриологии, цитологии, физиологии, биохимии и т. д. Сегодня уже трудно представить себе, что проблема воспроизведения растений и создания новых форм и сортов хлебных злаков решалась бы без участия ботаника-эмбриолога. Необходимо создание целых академических программ с привлечением ученых указанных специальностей.

Кроме рассмотренных аспектов, где совершенно необходимо знание эмбриологии, можно упомянуть еще и следующие: определение жизнеспособности зиготы; применение метода опыления и оплодотворения в культуре *in vitro*; использование нуклеарной и интегументальной поэмбриологии; микроклональное размножение с помощью отдельных клеточных структур в культуре *in vitro* (пыльцевых, семязачатков и т. д.); создание новых форм растений из каллуса (в том числе под действием различных факторов), полученного из различных репродуктивных структур (зародыш, пыльник и т. д.); создание

башка растительных тканей целых и в виде членистых злаков (из различных генеративных структур); сокращение и снятие гермида покоя семян с учетом стадий автономности зародыша и др.

Все перечисленные подходы и методы позволяют интенсифицировать селекционный процесс.

ХIII. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

1. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТОДИКИ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЗЛАБНЫХ ЗЛАКОВ

При эмбриологическом исследовании злаков обычно используют ту же методику, что и при изучении большинства других растений (Навашин, 1934; Грозина, 1960). Вместе с тем злаки имеют ряд специфических особенностей. В связи с этим были усовершенствована техника эмбриологического исследования и использованы некоторые новые способы подготовки материала (Романов, 1970а, 1970б; Батыгина, 1974; Абрамова и др., 1981).

Ниже описаны некоторые основные наиболее рациональные приемы подготовки к наиболее эффективным методам фиксации и окраски материала. Изучение можно проводить как на постоянных препаратах, так и на временных. В некоторых случаях отдельные процессы быстрее и удобнее изучать на живом материале.

Для исследования самых ранних стадий развития цветка и его элементов производят фиксацию всего колоса. После образования цветочных колосов фиксируют отдельные колоски. На более позднем этапе развития колоса (перед колошением и в процессе колошения), когда колосовиды и цветковые чешуи легко отделяются, удаляют их пинцетом. Чешуи снимают очень осторожно, так как легкое надавливание на завязь или пыльник ведет к повреждению и получению искаженных структур.

Для одной фиксации берут цветки с нескольких одинаково развитых колосков, тычинок и завязей — из 2–3 цветков средней части колоса. В верхних и нижних колосках, а также в верхах цветков колоска завязь и пыльник отстают по развитию, нередко остаются недоразвитыми, и в них наблюдаются много различных аномалий.

Иногда довольно трудно точно определить и найти нужную стадию изучаемого процесса. В этих случаях применяется метод темпоральных фиксаций, предложенный М. С. Навшиным (1934). Промежутки между последующими фиксациями устанавливают в зависимости от хода жизнедеятельности каждого процесса. В некоторых случаях для установления необходимого момента фиксации цветка каждой либо раскрытой стадии предварительно делают серию срезов цветков карминовыми препаратами. В качестве фиксирующей жидкости можно использовать различные фиксаторы. Наиболее простые в обращении — фиксаторы Карну и ФАА. Хорошие результаты даст фиксатор Карну (1 : 3 : 1) и его модификация (3 : 1), обладающие способностью быстро проникать в объекты с опусканием и восковым налетом, характерным для злаков, и потому они часто используются при изучении почти всех эмбриологических процессов в злаках. Для исследований более поздних этапов дифференциации процесса оплодотворения лучше использовать смесь Навшина (10 : 4 : 1), а для изучения отдельных эмбриональных структур — и другие фиксирующие жидкости. Об этом будет сказано ниже. Учитывая, что фиксация является весьма ответственным моментом, независимо от метода следует соблюдать следующие условия.

1. Перед фиксацией материал (в силу наличия опушения и воскового налета на завязи) предварительно помещают на 1–2 мин в раствор мочевины —

0,5 г/100 см², или сахарозы — 1,0 г/10 см², или в смесь 96 %-ного спирта с уксусной кислотой (3 : 1), или же в 70 %-ный спирт.

2. Лучший результат дает холодный фиксатор, поэтому в жаркую погоду пробирки прищипывают между ладонями (вент. фиксация проводится в поле).

3. Заменяют фиксатор свежей порцией через 20—30 мин.

4. В фиксаторе Карнуа материал держат не более 2—3 ч, после чего промывают в 100 %-ном спирте до исчезновения запаха уксусной кислоты (1,5—2 ч при 3—4 кратной смене спирта). Если обстоятельства не позволяют, можно оставить на 1—2 сут.

5. В фиксаторе Навашина материал держат от 4 до 24 ч.

6. Строго выдерживают соотношение объемов материала и фиксатора, которое должно быть не менее чем 1 : 10.

7. Нужно следить, чтобы материал не плавал на поверхности и был полностью погружен в фиксирующую жидкость.

В случае применения смеси Карнуа материал промывают в 100 %-ном спирте и подвергают следующей обработке: через 100 %-ный (I) спирт — 60 мин, через 100 %-ный (II) спирт — 60 мин, через смесь I (спирт 75 %, хлороформ 25 %) — 2 ч, через смесь II — 2 ч, через хлороформ — 1—2 ч, через хлороформ III — 1 ч. Далее переносят в чистый хлороформ и заливают парафином.

Из рекомендаций различных авторов мы предпочитаем следующую методику обезвоживания и проводку через смеси (при фиксации смесью Навашина): промывка в воде в течение 1,5—2 ч, проводка через 10 %-ный спирт — 10 мин, 20 % — 20 мин, 30 % — 30 мин, 40 % — 40 мин, 50 % — 50 мин, 60 % — 60 мин, 70 % — оставить на ночь, 80 % — 60 мин, 90 % — 60 мин, 100 %-ный (I, II) — 60 мин, проводка через смесь I (спирт 75 %, хлороформ 25 %) — 2 ч, через смесь II (50 и 50 %) — оставить на ночь, через смесь III (25 и 75 %) — 2 ч, проводка через хлороформ (I, II) — 1—2 ч и заливка парафином. Парафин лучше брать с точкой плавления 54—56 °С, а для срезов — 60—62 °С.

Для цитохимических реакций можно использовать смесь Карнуа и некоторые другие.

Отдельные этапы развития зародыш можно изучать при помощи инвертированного метода. Более подробно эта методика будет описана ниже. Для окраски препаратов применяют следующие красители: гематоксилин по Нейтону, танин—хромовое железо—сафранин по Ногарскому, гематоксилин по Гейденгайну, Эрлиху и Дезафальду, основный фуксин по Модилевскому. Эти красители, кроме того, лучше всего использовать с различными подкрасками: уксусным, оранжем Ж, кобальто-коринтом. Для выявления ДНК и РНК препараты окрашивают реактивами Шиффа и по Уилса (рис. 125).

Говоря о фиксации и окраске, нельзя не отметить те особенности методики, которые способствуют более правильному пониманию отдельных эмбриональных структур зародка.

Ряд последующих структур (зародыш, семяночка, зародышевый желток, зародыш) имеет дорсентральное строение. Поэтому такие структуры следует изучать в дорсентральном, билатеральном и трансверсальном сечениях. Без исследования срезов, сделанных в разных сечениях, правильно понять развитие некоторых структур сложно. Кроме того, отдельные моменты развития лучше выявлять на поперечных срезах, чем на продольных (например, расположение пыльника и следа пыльника с образованием каллозы).

Многие структуры (материнский аппарат, полярные ядра, актиоподы и др.) располагаются хотя и на одной продольной оси, но на разных уровнях, поэтому их надо изучать на серии срезов и в разных плоскостях. В связи с этим на рисунках лучше давать «содержательный» срез, на котором изображаются все структуры, хотя они и лежат на разных уровнях. Один медиальный срез через зародыш, сделанный в билатеральном, дорсентральном или трансверсальном сечениях,

не отражает положение и строение всех ее структур. Это касается и изучения материала под электронным микроскопом; при этом желательно давать срединные при малом увеличении схему или фотографию для ориентировки в представленных микрофотографиях.

К сожалению, большая часть исследователей не обращает должного внимания на то, в каком сечении они изучают те или иные структуры, а это приводит к разной трактовке наблюдаемых явлений, к противоречивым выводам и затрудняет анализ существующих данных.

Генеративные структуры. Для исследований ранних стадий развития генеративных структур ялаков фиксируют весь колюс, для более поздних — отдельные пыльники и завязи. Изучают пыльники в 2 сечениях — продольном и поперечном.

Для исследований развития пыльника следует использовать как постоянные, так и временные препараты (толщина срезов 10–15 мкм). Изучение микростроения и выявления различных корреляций в развитии всего пыльника следует проводить на постоянных препаратах, окрашенных гематоксилином по Дезафиллду, Эрлху и Гайделайну, а также реактивом Шиффа с подкраской диэтироном. Некоторые моменты развития пыльника (например, расположение ядер и клеток, фертильности) изучают в ацетокармине и на живом материале, используя при этом культуру *in vitro* (жизнеспособность пыльцы). В связи с тем что развитие пыльника характеризуется рядом специфических особенностей, которые плохо выявляются на постоянных препаратах, следует использовать методику, разработанную И. Д. Ромоношиным и его сотрудниками (Ромонош, 1970а, 1970б; Абрамова и др., 1981).

До настоящего времени практически нет совершенной методики исследования микростроения и развития женского гаметофита на живом материале. Вследствие этого женские генеративные структуры изучают в основном на постоянных препаратах. Это необходимо еще и потому, что завязь и все структуры, развивающиеся в ней, имеют сложное строение.

Как уже было отмечено, при дорсовентральной стрессии семязачки, а также зародышевого мешка и его элементов особое внимание необходимо обратить на расположение завязи в блоке. Исследования завязи, семязачки и зародышевого мешка проводят в основном в 3 плоскостях — билатеральной, дорсовентральной и трансверсальной. Единственным ориентиром на завязи для определения плоскостного сечения — бороздка, а в семязачке — положение плаценты — халазы и расположение в ней проводящей системы. На медианных дорсовентральных срезах очень хорошо видна вся плацента-халаза, а в ней — длинные ветки спиральных сосудов. При косых срезах обнаруживается часть плацента-халазы, а в ней просматриваются лишь отдельные фрагменты веток сосудов.

Расположение спермид, яйцеклетки и полярных ядер и зародышевого мешка изменяется с самого начала их образования и является только при составлении срезов, сделанных в разных плоскостях. Для ранних стадий развития завязи и семязачки лучшими являются фиксаторы Павашкина и Карнуа. Толщина срезов может колебаться от 10 до 15 мкм. Для изучения редукционного деления можно использовать реактив Шиффа с подкраской диэтироном и геницианолом с подкраской оранжем Ж и др.

Как мы уже отметили, методика для изучения женской репродуктивной сферы на временных препаратах далеко не совершенна. Тем не менее некоторые данные были получены как нами, так и другими исследователями (Mogensen, 1953, и др.).

Для приготовления временного препарата на предметное стекло берут завязь, фиксируют ее по Карнуа или по Павашкину, с предварительной обработкой смесью 96%-ного спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1), окрашивают реактивом Шиффа по Фелдгену (при подкраске 10–15 мкм). Затем лезвием бритвы завязь разрезают на 2 половинки по бороздке, кладут срезанной

поверхностью вверх и прикрывает покровным стеклом, которое легко надвинуть карандашом с резкой на конце. Эту процедуру можно сделать осторожно кончиком пальца, предварительно изнутри препарат фильтровальной бумагой. Недостаток описанного метода состоит в том, что в толще тканей запылен ружьей структуры плохо обнаруживаются.

Временные препараты изготавливают и другим способом. Сначала глицеринотомы из листьев записей с помощью препаровальных игл или пинцета куляриной дугой. Извлечение проводят в 5—10%-ном растворе сахаразы, чтобы семяночки не сопались. Потом семяночки фиксируют по Карнуа и Павашину, окрашивая по Фелдгену или ацетокармином и исследуют давленные препараты под микроскопом.

Процесс оплодотворения. За 2—3 сут до открытия цветка в утренние и вечерние часы производят кастрировку, при этом удаляют пестик и верхние колоски. В средних развитых колосках оставляют только 2—3 пыльника (число цветков определяется видом хлебного злака). Опыляют цветок пыльницей, собранной со зрелых колосков за 1 ч до опыления, или снежесобирательными пыльницами ярко-желтого цвета, помещенными в цветок.

Материал после опыления фиксируют темпостатом: сначала через каждые 5 мин в течение 1,5 ч, а затем в течение 1 сут через 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 24 ч. Фиксацию материала производят по Павашину и Карнуа.

Процесс оплодотворения, как правило, начинают исследовать с прорастания пыльника на рыльце. Для прослеживания всего хода пыльцевых трубок в завязи приготавливают гистологические препараты. Срезы делают толщиной от 7 до 15 мкм. Окрашивают препараты гематоксилином по Гайбелю или по Фуксину по Молдевану с подкраской ализарином. Использование этих красителей позволяет проследить весь ход пыльцевых трубок в рыльце и завязи. Выявлять пыльцевые трубки можно с помощью актинофлуоресцентного микроскопа (рис. 49, В). Для исследования структуры спермиев в пыльцевых трубках применяют реакцию Фелдгена с подкраской ализарином. Для выяснения пути содержимого пыльцевой трубки в зародышевой мешке и подкраску и нем спермиев завязь разрезают в продольном в 2 сечениях: дорсовентральном и латеральном. Толщина срезов может варьировать в зависимости от вида пыльника (от 15 до 25 мкм). Для всестороннего изучения процесса оплодотворения следует использовать несколько красителей.

Гематоксилин и генициановый с различными подкрасками хорошо выявляют структуру зародышевого мешка, однако лучшие результаты можно получить при использовании генициана с подкраской оранжем Ж (это придает еще повышенную выявляемость оболочек клеток и четкий аппарат стигмат.). Для изучения структуры ядер клеток зародышевого мешка и спермиев предпочтительнее использовать реакцию Шиффа, а для выявления ДНК и РНК — метилтрипанин по Уилли.

Эмбриогенез. Первую фиксацию завязей производят через 1 сут после опыления. В дальнейшем этот интервал выдерживают в течение 30 сут. Следует иметь в виду, что завязи в первые дни после опыления фиксируются плохо. На поздних стадиях развития зерновки приходится делать наконца завязи или снимать часть покровов, или же отрезать верхнюю часть зерновки, чтобы ускорить проникновение фиксатора. Лучший фиксатор в данном случае — смесь Карнуа. Фиксатор Павашина для изучения средних и поздних стадий эмбриогенеза менее пригоден.

Зародыши злаков очень трудны для исследований. Для составления правильного представления об эмбриогенезе злаков следует изучать срезы зародыша в 3 плоскостях: дорсовентральной, латеральной и трансверсальной (рис. 126). Для получения дорсовентрального среза зародыша бороздка завязи (в дальнейшем зерновки), совпадающая в основном по своему расположению с осью плеврально-халазы, должна быть расположена параллельно лезвию

микротомного ножа, а при латеральной — перпендикулярно. При трансверсальных срезах микротомный нож пересекает завязь, образуя не отклоняясь в бороздке угол в 90°.

Изучение перегородок в преэмбрио и процессы зачатков и развития органов зародыша (например, «семяпочки» докуча апекса побега из терминального положения в латеральное) можно выявить лишь при сопоставлении срезов, сделанных в разных плоскостях. Плоскости срезов уточняют путем склеивания топографического взаиморасположения зародыша, элементов семяпочки и завязи.

Для изучения стадий развития зародыша срезы делают толщиной от 5 до 35 мкм, однако на срезах, толщина которых не менее 25—35 мкм, структуру зародыша и других элементов зародышевого мешка можно наблюдать на одном срезе и легче избежать ошибки при толковании их строения. Более поздние стадии предпочтительнее изучать на срезах, толщина которых не превышает 10—15 мкм. Это позволяет лучше исследовать анатомию зародыша и специфику клеток и тканей из разных его зон. Кроме того, ранние этапы эмбриогенеза изучают и в семяпочках, выделенных с помощью острой иглы из завязи и зафиксированных по Певзнеру или Каргуа. Для того чтобы избежать «слепящих» семяпочек, их извлекают в изотоническом (5—10 % ном) растворе сахаразы.

Для окраски препаратов можно применять генцианвиолет (с подкраской ериусом Ж) и танка—мирьасе жонса—сафрани и другие красители. Последняя окраска очень контрастная, дает яркий рисунок клеточных оболочек, цитоплазмы и ядра.

Эндоспермогенез. Фиксацию по Каргуа после опыления проводится темповально через 3, 3.5, 4, 4.5, 5, 7, 8, 10, 12, 18, 24, 30, 36, 42, 48, 60, 72 и далее через 24 ч в течение 30 сут. Такие интервалы позволяют детально исследовать деление ядер эндосперма, зачатие перегородок, образование вакуолей и т. п. Формирование эндосперма изучают в основном на продольных и поперечных срезах постоянных препаратов, толщина срезов которых составляет 10—15 мкм. Для изучения ранних стадий развития эндосперма можно использовать генцианвиолет по Нютону без подкраски и танка—мирьасе жонса—сафрани и другие красители.

Некоторые этапы развития эндосперма можно исследовать на пленках эндосперма, выделенных из семяпочек по методике, разработанной Т. Ф. Петровой (1956, 1970).

Крахмал в генеративных структурах выявляют с помощью поляризационных фильтров в растворе Люголя. Для обнаружения каллозы используют антинуклеиновые синие с последующим наблюдением во флуоресцентном микроскопе в 5—10 % ном растворе сахарозы. Нектиновые оболочки выявляют речидисом крахмала. Паличные жиры определяют суданом III и IV.

Для более точного и глубокого изучения отдельных эмбриональных процессов и структур ниже приведены подробные методики, разработанные З. В. Абрамовой, И. П. Орловой, М. А. Визняковой, Л. П. Константиновой, Л. И. Орба и В. Ф. Стородыковой (лит. цит. Цитология и цитозембриология: техника... 1982⁴).

Методика подсчета хромосом в пыльцевом зерне. «Хромосомы в пыльцевом зерне удобнее считать по время первого митоза. У различных растений митотические тельца в пыльцевых зернах наблюдаются в разное время суток, а это зависит прежде всего от температурных факторов. Поэтому время сбора

* Приведение в цитатах библиографические ссылки см. в указанной работе.

материала устанавливается экспериментально для каждого объекта (известно, что при теплой погоде митоз начинается в более ранние часы и протекает активнее). Размер пыльников, в пылевых зернах которых можно обнаружить первый митоз, зависит от объекта исследования.

Окрашивание ацетокармином. Способ приготовления препарата зависит от размера пыльника. Крупный пыльник помещается на предметное стекло в каплю ацетокармина, у него отстреливается широкий конец и содержимое выдавливается в краситель. Оболочки пыльника удаляются, после чего капля красителя с материалом накрывается покровным стеклом. Мелкий пыльник целиком помещается в каплю ацетокармина. Приготовленный препарат несколько раз нагревается над пламенем спиртовки. При этом необходимо следить, чтобы подогреваемая жидкость не закипела. Избыток ацетокармина убирается фильтровальной бумагой после того как пыльник окрасится. Мелкие пыльники хорошо фиксируются при нагревании в красителе и легко раздавливаются при постукивании спичкой по покровному стеклу. Если этого постукивания недостаточно, можно, накрыв препарат полоской фильтровальной бумаги, слегка на него надавить, не допуская при этом спугивания материала.

Для более интенсивного окрашивания хромосом в пылевом зерне бутону с пыльниками, находящимися в гужевой стадии деления, лучше зафиксировать в фиксаторе Карнуа (3 : 1) или Бэтталья (5 : 3 : 1 : 1) и уже затем окрашивать. В стадии метафазы первого митоза после окрашивания ацетокармином ярко-красные хромосомы четко видны на фоне светло-розовой цитоплазмы (с. 16-22).

Техника исследования мейотических хромосом в микроспорогенезе культурных злаков. «Поведение хромосом в мейозе дает возможность судить о характере конъюгации, а следовательно, степени гомологичности хромосом наследуемых форм, о цитологической стабильности, помогает делать выводы о генетической полнотности гамет и причинах стерильности микроспор.

Для приготовления хороших препаратов мейотических хромосом следует выдавливать совокупности материнских клеток пыльцы из покровной пыльника в каплю 45 %-ной уксусной кислоты. Удалив оболочку пыльника с предметного стекла, нужно равномерно распределить выдавленные материнские клетки пыльцы, слегка размазав содержимое капля тонкой препаровальной иглой. Каплю с материалом накрыть покровным стеклом. Легкое надавливание на него делает протопласты клеток достаточно плоскими, а хромосомные конфигурации — доступными для наблюдения в большом количестве материнских клетках пыльцы одного пыльника. Способ выдавливания содержимого пыльника описан выше.

Обработка материала. Фиксация. В районе Ленинграда материал следует фиксировать с 8 до 10—11 ч утра, а в юге, например в Дербенте, в 5—6 ч утра. Выбирают растения в фазе выхода в трубку, когда колос находится еще глубоко в трубке. Для определения нужной стадии мейоза следует отщипнуть колосок из трубки и извлечь пыльник из колоска, сидящего в середине колоса. Окрашивают пыльник, нагревая его 3—4 раза почти до кипения в капле ацетокармина на предметном стекле, раздавливают, предварительно накрыв его покровным стеклом, и просматривают. Обнаружив нужную стадию мейоза, в фиксирующую жидкость опускают весь колос или фиксируют только по 2—3 срединных колоска с каждой стороны колоса, аккуратно обламывая их с уступов колоскового стержня. Для более быстрого и успешного проникновения фиксирующей жидкости ости с верхними частями колосковых чешуй лучше всего срезать ножницами. Следует иметь в виду, что в колосках, сидящих ниже и выше срединной части колоса, пыльники несколько отстают по стадиям мейоза от пыльников срединных колосков.

Обычно материал фиксируют в смеси Карнуа (3 : 1) в течение нескольких

(3—5) часов, затем переносит в 70 %-ный спирт на 1 сут, после чего помещают в новую порцию 70 %-ного спирта и оставляют в нем до момента исследования.

Окрашивание. При необходимости исследовать большое количество материала удобнее окрашивать пыльники ацетокармином. Препараты лучшего качества получаются из материала, фиксированного в Ньюкомеру, так как при фиксации легче добиться равномерного уплотнения протоплазмы клетки, в следовательно, наилучшего распределения хромосомных конфигураций в метафизной пластинке.

Освобождение от колосковых и цветочных чешуй зафиксированные пыльники помещают в фарфоровый тигель с несколькими каплями ацетокармина. Тигель нагревают последовательно 5—7 раз над спиртовкой, не доводя ацетокармин до кипения и полного испарения. Накрывают тигель часовым стеклом и оставляют в нем материал не менее чем на 1 сут при комнатной температуре. Окрашенный материал можно оставлять в тигле под часовым стеклом и через 2 нед. добавляя при частичном испарении несколько капель ацетокармина. Качество окраски при этом не ухудшается.

Для детального исследования конфигураций мейотических хромосом пыльники лучше окрашивать по Фёльгену. Освобожденные от колосковых и цветочных чешуй пыльники переносят из фиксатора в дистиллированную воду, затем их спускают в 1 н. растворе соляной кислоты и помещают в 50 %-ную соляную кислоту (от продажной) на 20 мин для гидролиза. После этого пыльники помещают в реактив Шиффа на 1—2 ч. Окрашенные хромосомы приобретают интенсивный фиолетовый цвет, а цитоплазма клетки остается бесцветной или с едва заметным розовым оттенком. Хромосомы кукурузы хорошо окрашиваются только по Фёльгену.

Приготовление препарата. После окрашивания пыльников ацетокармином каждый из них промывают на предметном стекле последовательно в 2—3 капли 45 %-ной уксусной кислоты, отсасывая загрязненную осадком ацетокармина уксусную кислоту полоской фильтровальной бумаги.

Окрашенный по Фёльгену пыльник сразу переносит в каплю 45 %-ной уксусной кислоты на предметное стекло и выдавливают материнские клетки пыльника из гнезд пыльника следующим образом: придерживая один конец пыльника пинцетом, отрезают лезвием безопасной бритвы другой его конец и проводят тонкой упругой иглой в направлении от пинцета к отрезанному концу пыльника. Чтобы распределить материнские клетки пыльника равномерно, содержащее капли слезка размещают иглой. Каплю закрывают покровным стеклом, на которое кладут полоску фильтровальной бумаги, и очень легко надавливают на него, не допуская скользнуть его движения покровного стекла по предметному. Просматривают препарат. При недостаточном уплотнении клеток легкое надавливание на покровное стекло улучшает.

Для работы с временным препаратом в течение 1—2 дней можно окрасить покровное стекло расплавленным парафином. Предварительно следует тщательно удалить уксусную кислоту вокруг него фильтровальной бумагой, а затем, ошкурив концы шпатель в расплавленный парафин, легко провести их по краям покровного стекла. При работе с таким препаратом необходимо сажать за сохранностью парафиновой окантовки.

С помощью приведенной методики, проверенной нами на ржи, пшенице, пшенице-рожьных гибридах, межвидовых гибридах пшениц, тритикале и кукурузе, представляется возможным определить число бивалентов и унивалентов, тип комбинации хромосом, число киаз, вторичные ассоциации хромосом, число микроядер в тетрадах микроспор и другие детали микроспорогонеза у культурных злаков (с. 45—51).

Методы исследований пыльников и пыльцевых трубок на рыльце и в пестике различных растений. «Окрашивание пыльцевых трубок ацетокармином. Для окрашивания используется ацетокармин, приготов-

лещик по стандартной методике, или смесь его с глицерином в равных частях. Предварительно фиксированные по Карнуа или другими фиксаторами пестики помещаются в лактофенол или в смесь его с глицерином и слегка подотриваются (не доводить до кипения). Время окрашивания может сильно варьировать в зависимости от объекта.

В результате пыльцевые трубки окрашиваются в красный цвет и хорошо видны на светло-розовом фоне проводящей ткани пестика.

Окрашивание хлопчатобумажным синим пыльцевых трубок и шениты (Watkins, 1942). Пыльце пыльников по сравнению с рыльцами столбиков других растений тонкое, поэтому нет необходимости его нагревать. Растворяется 0,5 г хлопчатобумажного синего (cotton blue) в 100 см³ лактофенола (молочная кислота + фенол + глицерин + вода — все в равных количествах). Фиксированные рыльца окрашиваются на стекле в растворе кристаллы. В случае перекрашивания дифференцируют их в лактофеноле. Для приготовления постоянного препарата рыльце можно заклячить в глицерин-желатину или, обработав спиртом и кислотом, — в балзаме.

Для сохранения препарата в течение нескольких суток края покровного стекла окатывают расплавленным парафином.

Окрашенные в синий цвет пыльцевые трубки хорошо видны на фоне просветленной проводящей ткани столбика. На рыльце пестика пыльцевые зерна, образующие пыльцевую трубку, бесцветны. Непроросшие пыльцевые зерна окрашены в синий цвет. Сосочки рыльца часто также окрашиваются.

Исследование роста пыльцевых трубок в пестике при наблюдении в ультрафиолетовом свете. В последние годы при исследовании характера прорастания пыльцевых трубок в тканях пестика широкое признание нашел метод люминесцентной микроскопии. Он сочетает в себе быстроту приложении препарата с простотой исследования. С помощью люминесцентной микроскопии в довольно короткие сроки как на свежем, так и на фиксированном материале можно проследить за особенностями прорастания пыльцевых трубок и возможными нарушениями их роста в случае несовместимости при скрещиваниях или само-совместимости (будучи видны полутьма пыльцевых трубок, их ветвление, поворот в обратную сторону и т. п.).

Метод основан на специфической способности флуорохрома анилинового синего соединяться с каллозой, которая входит в оболочки пыльцевых трубок и образует каллозные пробки.

Препараты надо наблюдать сразу после изготовления. Исследование проводится с помощью люминесцентных микроскопов МУФ-2, МУФ-3, с лампами ДРИП-250 или СВЛ-120А, фильтрах УФС-3 или УФС-6, пропускающими УФ-лучи в области 365 мμ. Можно также использовать осветитель ОИ-18 с любым микроскопом (фильтры те же).

Приготовление препаратов пыльцевых трубок элаков в столбике после окрашивания флуорохромом и наблюдение их люминесценции в ультрафиолетовом свете (Lalcutte, 1967). Свежесобранные или фиксированные рыльца слабо нагревают в лактофеноле на предметном стекле, затем несколько раз рыльца промывают дистиллированной водой (лактофенол и вода отгоняются фильтровальной бумагой). После оттигивания фильтровальной бумагой последней порции воды на пестик ипеткой накатывают раствор анилинового синего и накрывают покровным стеклом.

Для приготовления раствора флуорохрома используют только водорастворимый анилиновый синий. Сначала готовится 0,05 М раствор K_2HPO_4 , в котором и растворяется анилиновый синий (0,1 %). Первоначально раствор красителя имеет густой синий цвет. Для его подщелачивания (увеличения pH от 9 до

12) необходимо осторожно по каплям добавлять 1 н. раствор едкого калия или аммиака до получения светло-зеленого раствора.

Наблюдение рылец и столбиков под микроскопом может проводиться либо в растворе красителя, либо в 50 %-ном растворе глицерина в воде (с. 56, 57).

Исследование живой пыльцевых зерен. «В каплю 5—10 %-ного раствора сахаразы в воде на предметном стекле помещают пыльник, который разрезают лезвием безопасной бритвы на 2 половинки. Из каждой половинки содержащее пыльника выдавливают в раствор. Стенки гнезд пыльника оставляют в капле раствора, чтобы избежать раздавливания пылевых зерен. Каплю раствора с содержащейся в ней пылью накрывают покровным стеклом. Препарат исследуют под микроскопом. При увеличении объектива $\times 40$, окуляра $\times 10$ в пылевом зерне хорошо видны ядра с ядрышками, вакуоли и некоторые оргanelлы цитоплазмы. Иногда можно наблюдать движение цитоплазмы. В растворе сахаразы можно наблюдать стадии развития пыльца начиная от тетрады микроспор и весь процесс вакуолизации одноядерного пылевого зерна (микроспор. — Т. Б.), первый митоз, генеративную клетку и вегетативное ядро (в пылевом зерне. — Т. Б.). Дальнейшие фазы развития пылевых зерен (до и после второго митоза) на живом материале наблюдать невозможно, так как интенсивное накопление крахмала делает протопласт пылевого зерна непрозрачным.

В тетрадах микроспор, рассматриваемых в растворе сахаразы, хорошо видны калловые оболочки и калловые гребни.

Выявление каллозы анилиновым синим с последующим наблюдением под флуоресцентным микроскопом. Применительно к злакам этот способ окрашивания модифицирован Н. Д. Романовым. Им подобрана оптимальная для пыльцевых зерен концентрация флуорохрома.

Для исследования могут быть использованы свежие и фиксированные пыльники. Готовится 0,0025 %-ный раствор подкисленного анилинового синего в 0,15 М растворе K_2HPO_4 (рН 8,2). Содержимое пыльника выдавливается иглой в каплю раствора на предметном стекле. Стенки пыльника углаживают. Объект накрывают покровным стеклом.

Анилиновый синий низкой концентрации и при среднефизиологическом значении рН является витальным красителем. Для того чтобы проводить наблюдения продолжительное время и пылевое зерно при этом оставалось живым, в каплю раствора с флуорохромом добавляют каплю 5—10 %-ного раствора сахаразы.

Наблюдение ведется под флуоресцентным микроскопом либо к обычному микроскопу приставляется люминесцентный осветитель ОИ-18. При наблюдении рекомендуется пользоваться фильтром УФС-6, пропускающим ультрафиолетовые лучи 365 нм. Анилиновый синий окрашивает каллозу и дает желтовато-зеленую флуоресценцию.

Выявление каллозы микроспороцитов и тетрад в 5—10 %-ном растворе сахаразы. Благодаря тому что показатель преломления у каллозы несколько иной, чем у раствора сахаразы, калловую оболочку микроспороцитов и тетрад можно наблюдать в световой микроскоп. Калловая оболочка микроспороцитов и тетрад микроспор бесцветна и толстая.

Пыльники кукурузы помещаются в каплю раствора сахаразы на предметном стекле. Верхушку пыльника отрезают лезвием бритвы и выдавливают тонкой иглой его содержимое. Накрывают покровным стеклом. Остатки стенки пыльника лучше оставить под покровным стеклом, чтобы предотвратить раздавливание микроспороцитов и тетрад.

Просветление пыльцевых зерен для исследования расположения пылевых зерен в гнездах. Пыльники, соб-

рашины в момент цветения (содержащие зрелую тыльцу), фиксированные или свежие, разрезаются по связке на 2 теки под бинокулярным микроскопом МБС-1. Пыльнички пыльников помещают в 5—10 %-ный раствор КОН в воде или в 5—10 %-ный раствор КОН в 70 %-ном спирте (последний обеспечивает более быстрое просветление).

После просветления пыльников помещают в глицерин, разбавленный водой в соотношении 1 : 1, лактофенол или 50 %-ный раствор молочной кислоты. В этих растворах материал находится в то время микробиологического исследования.

Благодаря тому что щелочь, используемая для просветления, разрушает протоплазму клеточных пыльников, последняя становится оптически прозрачной и через нее можно наблюдать слои пыльцевых зерен, выступающий пыльцевое гнездо изнутри. Пыльцевые зерна злеков прикреплены к танкету и при правильном приготовлении препарата слой их не разрушается, пыльцевые зерна лежат на месте образования.

Чтобы приготовить раствор лактофенола смешивают 20 г химически чистой кристаллической карболовой кислоты, 20 г молочной кислоты, 10 г глицерина и 20 г дистиллированной воды. Смесь сохраняют в склянке из темного стекла.

Окраска пыльников кукурузы для подсчета фертильных и стерильных пыльцевых зерен (Kowles, 1971). 1 г атара растворяют в 50 мл дистиллированной воды и кипятят 3 мин. К раствору добавляют 6 мл йода и иодистого калия (0,3 г I_2 и 1 г KI в 100 мл воды), затем 14 мл 1 н. соляной кислоты. Раствор следует хорошо перемешать. Готовый раствор переливают в небольшую колбу, из которой его удобно брать стеклянной палочкой. Перед приготовлением препарата раствор разогревают на водяной бане.

Пыльцу из пыльника помещают на предметное стекло, на нее наносят каплю разогретого раствора. Пыльцу следует равномерно распределить в капле, после чего все закрыть покровным стеклом» (с. 51—64).

Окрашивание клеточных оболочек аллиановым синим. «Аллиановый синий относится к красителям с широким диапазоном действия. Он окрашивает клетчатые мукополисахариды, аллозу, клеточные оболочки, оболочку пыльцевых зерен и некоторые другие клеточные компоненты.

Химизм окрашивания аллиановым синим полностью не раскрыт. Считают, что процесс взаимодействия связан с карбоксальными группами — COOH (Пирс, 1962; Колонский, 1976).

При исследовании окрашивания аллиановым синим оболочек растительных клеток установлено, что окрашивающее действие красителя блокируется при воздействии пектиназой и метилированием, но восстанавливается при деметилировании. На основании этого предполагают, что окраска клеточных стенок основывается на связи красителя со свободными группами галактуроновой кислоты, входящей в состав пектиновых веществ (Велес, 1968). Кроме того, свободные кислотные группы имеются и в другом компоненте матрикса клеточных оболочек — гемидеялоидозах, в состав которых входят урсеновые кислоты (гидактуроновая и глюкуроновая) и которые также могут вступать во взаимодействие с аллиановым синим.

Аллиановый синий может быть рекомендован для исследования оболочек растительных клеток как самостоятельный краситель, а также в качестве подкрасивающего реагента. Хорошие результаты дает окрашивание препаратов тематоксином Эрлиха или Гайделгайма с последующей подкраской аллиановым синим.

Окрашивает каратиновые и задержанные срезы после фиксации их жидкостями Каруа, Ньюкодера или формалиновых фиксаторов.

Срезы, отмытые после окраски гематоксином, помещают в 0,1 %-ный раствор аллианового синего в 3 %-ном растворе уксусной кислоты на 1—2 мин.

Можно производить окраску только аллюиновым синим. В этом случае срезы освобождают от парафина, обрабатывают спиртом и водой и помещают в краситель на 1—2 мин. Затем промывают в дистиллированной воде и дифференцируют в 1 %-ном растворе спирта, промывают в водопроводной воде, обезживают в спиртах и после обработки диллолом заключают в балласт. В результате клеточные оболочки окрашиваются в ярко-голубой цвет (с. 85).

Фиксация и заливка пыльников растений для электронно-микроскопических наблюдений. «В настоящее время наиболее распространенный метод сохранения тканей для исследования их в электронном микроскопе — метод двойной фиксации, т. е. фиксации в глутаральдегиде с последующей дофиксацией в четырехокиси осмия. Этот метод сочетает в себе преимущества обоих фиксаторов. При такой фиксации сохраняется структура оргanelл хлоропласты и наиболее полно сохраняются химические компоненты, чем при фиксации только четырехокисью осмия. Дополнительная фиксация тканей в четырехокиси осмия стабилизирует некоторые нейтральные липиды в большей части фосфолипидов.

Перед фиксацией с помощью светового микроскопа определяют фазу развития пыльника. Для этого из каждого бутылки вынимают пыльник или часть его и окрашивают в ацеткармин. Установив фазу развития на одном пыльнике, остальные фиксируют 2,5 %-ным свежеприготовленным раствором глутаральдегида из 0,1 М фосфатном буфере (рН 7,1—7,3) при комнатной температуре в течение 1,5—3 ч или оставляют в холодильнике при 4°C на ночь (16 ч). Зафиксированный материал промывают охлажденным до 4°C 0,1 М фосфатным буфером (рН 7,1—7,3) не менее 3 раз, держа по 1 ч в каждой смене или оставляют в 3-й смене на ночь при 4°C. Затем пыльники дофиксируют 2 %-ным раствором четырехокиси осмия, приготовленного на том же буфере, что и фиксатор, при 4°C от 4 до 16 ч. После дофиксации материал промывают охлажденным 0,1 М фосфатным буфером или помещают сразу в 30 %-ный этанол при 4°C на 10 мин. Обезжиривание проводят сначала в спиртах возрастающей концентрации, затем в смеси спирта с ацетоном и в абсолютном ацетоне в следующем порядке: 50 %-ный спирт — 15 мин, 70 %-ный — 15 мин, 85 %-ный — 15 мин, 95 %-ный — 15 мин, 100 %-ный спирт — 30 мин, смесь абсолютного спирта и абсолютного ацетона (3:1) — 30 мин, 1:1 — 30 мин, 1:3 — 30 мин, абсолютный ацетон первый раз — 1 ч, второй раз — 1 ч.

До 95 %-ного спирта обезжиривание проводят при 4°C в холодильнике, даже если обработка проходит при комнатной температуре.

Если в процессе фиксации материал требует дополнительного контрастирования, то его окрашивают 2 %-ным раствором уранилацетата в 70 %-ном спирте в течение 3—16 ч при 4°C.

Обезжиренный материал помещают в смесь абсолютного ацетона и эпоксидных смол (эпока или аралдит) на ночь (16 ч) в термостате при 37°C. Затем добавляют одну часть смолы и оставляют при той же температуре на 6 ч. После этого на ночь оставляют пузырек с материалом без пробок, а смолу добавляют одну часть смолы и оставляют в термостате при 37°C на 4 ч или при комнатной температуре на ночь.

Далее материал заливают в свежую смесь (эпока или аралдит) в желатиновые капсулы или в ячейки из-под таблеток. Проклейка и полимеризация проводятся в термостате при температуре 37°C 1 сут, затем при 60°C еще 1 сут.

Эпоксид для заливки готовят по рецепту Уикли (1975)» (с. 88, 89).

Сходным образом фиксируют материал для изучения зариса, семязачатка, зарисовых клеток, зарисов и эндосперма.

Приготовление препаратов целых зарисовых мешков пшеницы, ржи и триткала. «Методики, включающие мацерацию тканей семяпочек. Эти способы основаны на разрушении оболочек клеток фермен-

таких: целлюлозой, пектиновой, а также комплексов ферментов гидролитических желез выщелачивающей улитке, условно называемым цитазой.

Мацерация тканей семяночек применяется в исследовании шпал как с мелкими, так и с крупными семяночками. Если работают с злаками, содержащими большое количество сравнительно мелких семяночек (например, виды семейства *Solanaceae*, *Paraperaceae*, *Asteraceae* и др.), целесообразно материалывать ткани семяночек и приготовить их суспензию, состоящую из соматических клеток и зародышевых мешков. С помощью центрифугирования из суспензии выделяется наиболее тяжелая фракция, содержащая зародышевые мешки.

Этот метод разработан на кафедре генетики и цитологии Саратовского университета и с успехом применяется в других лабораториях.

Метод С. С. Хохлова, М. И. Зайцевой и Н. И. Куприяновой. Зафиксированные ацеталкохом (1-3) злаки помещают в дистиллированный раствор двууглекислого натрия, затем обескисляют их дистиллированной водой. Припаровальной водой семяночки отделяют от плантенты под лупой и опускают в пробирки с цитазой. Объем жидкости должен превышать объем семяночек не менее чем в 2 раза. Пробирки, плотно закрытые резиновыми пробками, ставят в штатив, закрепленный на оси электромотора. Вращение пробирок происходит так, что жидкость с материалом перемещается вдоль пробирки. Оптимальное число оборотов электромотора 10—20 в 1 мин. Мацерация тканей семяночек длится 24 ч. Цитазу удаляют после 3-минутного центрифугирования (5000 об./мин). Материал промывают, встряхивая осадок, в дистиллированной воде и снова центрифугируют. В тех же пробирках суспензию клеток протравливают вкисляем в течение 3 мин, столбиком дистиллированной водой и окрашивают в ацетокармине. Каждая операция сопровождается центрифугированием и удалением надосадочной жидкости. Время окрашивания в ацетокармине устанавливается эмпирически. В пробирку с окрашенным материалом добавляют несколько капель смеси ледяной уксусной кислоты и глицерина (1:1). Суспензию материала в смеси ледяной уксусной кислоты и глицерина наносят пипеткой на предметное стекло и накрывают покровным, получая временный препарат. Среди клеток, расположенных в один слой, встречаются зародышевые мешки.

Метод М. И. Зайцевой и В. П. Левковского. После ацетальной ферментативной мацерации (Хохлов и др., 1978) проводится пренаряживание каждой семяночки в отдельности. Эта методика пригодна для видов со сравнительно крупными семяночками, например для длинных злаков.

Материал длинных злаков фиксируют по Чемберлену (состав фиксирующей жидкости см. на с. 89). Материал через 1 сут после фиксации переводят в 70 %-ный этиловый спирт или оставляют в фиксаторе, где он может находиться 1—3 мес. Ферментативной обработке предшествует окрашивание материала по Фельтону. Для этого зафиксированные колоски промывают дистиллированной водой 4—5 ч. Гидролиз проводят в 3 этапа: в 1 н. HCl — 1,5 ч, в 5 н. HCl — 1,5 ч, в 1 н. HCl — 1 ч. В реактиве Шиффа материал выдерживают в холодильнике 16—17 ч. После окрашивания его промывают в 3 порциях сернистой воды по 30 мин в каждой порции. Затем промывают водопроводной водой в течение 3 ч и подкисливают цитохизмом клеток гексаметиленам Эрдиха (1,5 ч). Далее следует промывка дистиллированной водой 1—2 ч.

Злаки извлекают из колосковых и цветочных чешуй и помещают в цитазу, где оставляют их на ночь (17—18 ч) при комнатной температуре. Зародышевые мешки выделяют, освобождая их острыми пренарывальными иглами от покровов семяночки.

Данный метод позволяет приготовить постоянные тотальные препараты зародышевых мешков. Для этого выделенные зародышевые мешки переносят при помощи капилляра на влажную фильтровальную бумагу, лежащую на

предметом стекле. Обезжизненные зародышевые мешки проводят в спиртах возрастающей концентрации: 50 %-ный, 70-, 96- и 100 %-ный. Капля спирта наносится на зародышевый мешок и затем отсасывается фильтровальной бумагой. Таким же образом спирт меняют на кислоту. В каждой из этих жидкостей зародышевые мешки выдерживают по 10 мин.

Далее зародышевые мешки собирают с фильтровальной бумаги тупой препаровальной иглой с каплей более густого, чем обычный, канадского бальзама на конце и переносят на чистое предметное стекло с новой каплей канадского бальзама обычной консистенции. Материал накрывают покровным стеклом. Препарат сушат в термостате не менее 1 сут.

Для материяция тканей семяпочки можно использовать и другие приемы. Так, П. П. Курников (Хохлов и др., 1978) предлагает применить для этой цели ряд процедур, включающий нагревание материала в 4 %-ном растворе железомасляных квасцов до 70 °С, выдерживание при этой температуре в течение 15 мин, промывку материала в 2 порциях дистиллированной воды при той же температуре, охлаждение во второй из них до комнатной температуры, обработку в 75 %-ном растворе (от продажной) соляной кислоты в течение 1 ч и промывку в нескольких порциях дистиллированной воды при комнатной температуре в течение 5 ч.

Методы вычисления зародышевых мешков без надсравки тканей семяпочки. Способ извлечения эндоспермальной пленки нескольких видов лилейных и тюльпанов разработала Л. Ф. Петрова (1970), отмечая, что извлечение удается лучше, если материал фиксируется жидкостиком, содержащим формалин.

М. Д. Бегнет с соавторами (Bennet et al., 1975), исследуя зародышевые мешки культурных злаков (пшеница, рожь, ячмень, тритикале), вычисляли их после фиксации материала ацеталкоголем (1 : 3). Авторы отметили, что лишь некоторые зародышевые мешки удавалось извлечь целиком. Они окрашивали семяпочки по Фельгену, оставляя материал в реактиве Шиффа в течение 2 ч (с предварительным горячим гидролизом в течение 12 мин), протравливали семяпочки под душой, затем подкрашивали зародышевые мешки уксусным или спиртовым кармином. Наблюдения вели из временных препаратов.

Следует заметить, что фактором, вызывающим частичное разрушение зародышевых мешков, здесь мог быть горячий гидролиз.

Удаляя один предыдущих исследователей, мы разработали следующие методы приготовления препаратов зародышевых мешков культурных злаков (пшеница, рожь, тритикале).

1. Колосья фиксируют на Чамберлену и оставляют в фиксирующей жидкости на 1—3 сут. Далее материал переводят в 70 %-ный этиловый спирт. Перед окрашиванием по Фельгену завязки освобождают и промывают в дистиллированной воде 17—18 ч (в течение ночи). Для гидролиза материал оставляют в 1 н. HCl на 1,5 ч, затем в 5 н. HCl на 2 ч и снова в 1 н. HCl 1 ч. После этого завязки оставляют в реактиве Шиффа на 17—18 ч в холодильнике. Выделение проводят в капле смеси глицерина с водой (1 : 1) на микроскопе МБС-1 при сильном освещении объекта в увеличении 12,5×2. Для этого очень тонкими препаровальными иглами, заточенными химическим способом (Ярошевская, 1978), раздвигают сначала ткани стенок завязки, а затем и ткани семяпочки от центральной споры и удаляют их. Зародышевый мешок заметен на фоне окрашенных соматических клеток благодаря интенсивной окраске антиподального комплекса. Вычисленный зародышевый мешок подкрашивают в ацетокармине, предварительно убрав с предметного стекла клисированную фильтровальной бумагой, не задев зародышевый мешок, насколько это возможно сделать. Зародышевый мешок оставляют в капле ацетокармина 2—3 дня, удаляют ацетокармин фильтровальной бумагой и наносят на зародышевый мешок каплю раствора Гольера (Freitag, 1961) (способ его приготовления см. ниже), который

частично дифференцирует препарат, просветляет его и является хорошей заливочной средой. Такой препарат, подобный ганцерии желатиновой, может храниться несколько лет.

II. Материал, зафиксированный по Чемберлену, хранят в фиксаторе или 70 % ном этиловом спирте. Выделяют зародышечные мешки до окрашивания азаязеей. Делают это в чистой фиксирующей жидкости над спиртом. Выделенные зародышечные мешки окрашивают пропионовым гематоксилином по Хендерсону и Дж. (Henderson, L., 1968), используя первый из 4 предложенных авторами способов, т. е. окрашивая объект смесью растворов А и В в течение 15 мин и железосаммиачных квасцов (рецепты их см. ниже). Смесью готово к употреблению не ранее чем через 1 сут (*). Окрашивание происходит очень быстро. В случаях перекрашивания применяют дифференциацию 0,5 %-ной раствором железосаммиачных квасцов в 50 %-ной пропионовой кислоте. Добившись хорошего окрашивания, оттягивают жидкости и наносят на зародышечный мешок каплю раствора Гейера. Объект гикрывают покровным стеклом.

С помощью разбавленного ламп метода удается выделить зародышечные мешки пшеницы, ржи и тритикале начиная с 2-ядерной стадии (длина такого объекта 0,1 мм) до 7 сут и более после оплодотворения (длина такого зародышечного мешка около 1 мм). Зародышечные мешки на всех фазах развития удается выделить целиком: в отдельных случаях терются одна или несколько антител.

Рецепты реактивов.

Фиксатор Чемберлена состоит из 90 частей 50 %-ного этилового спирта, 5 частей формалина (продажного) и 5 частей ледяной уксусной кислоты.

Раствор Гейера: подогревают 10 см³ дистиллированной воды (до кипения не доводя), в ней растворяют 6 г химически чистого гуммиарабика, 3,2 г глицерина и 40 г хлоралгидрата; среда сразу же готова к употреблению.

Пропионовый гематоксилин состоит из 2 %-ного гематоксилина в 50 %-ной пропионовой кислоте 1 : 1 (раствор А).

Железосаммиачные квасцы пропионовые состоят из раствора 1 г железосаммиачных квасцов в 200 мл 50 %-ной пропионовой кислоты (раствор В).

Ацеткармин: для приготовления насыщенного раствора кармина в 45 %-ной уксусной кислоте следует взять 1—2 г кармина на каждые 100 мл 45 %-ной уксусной кислоты и кипятить в течение 3—4 ч в колбе с обратным холодильником; раствор профильтровать горячим.

Гематоксилин Эрджия: 2 г гематоксилина растворяют в 100 мл 96 %-ного спирта, добавляют 10 мл уксусной кислоты, 100 мл глицерина, 100 мл дистиллированной воды и 3 г алюминиевых квасцов; оставляют на свету, пока смесь не станет темно-красной, затем сохраняют краситель в хорошо закупоренной темной посуде в темном месте.

Реактив Шиффа: 1 г основного фуксина для фуксин-сернистой кислоты растворяют в 200 мл кипящей воды, охлаждают до 50 °С и прибавляют 20 мл 1 н. HCl; охлаждают до 25 °С и прибавляют 1 г сухого метабисульфита натрия ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$) или бисульфита натрия (NaHSO_3), затем переливают в колбу с хорошо притертой пробкой, плотно закрывают и хранят в темноте; через несколько часов раствор начнет обесцвечиваться, а через 24 ч станет бесцветным или слабо-желтым. Только в таком виде он готов к употреблению; хранить краситель следует в темном месте при температуре 0 ± 4 °С.

Сернистая вода: в 200 мл проточной воды прибавляют 10 мл 10 %-ного раствора метабисульфита натрия и 10 мл 1 н. HCl; в работе используют только свежеприготовленный раствор.

1 н. HCl: 8,3 мл концентрированной HCl разбавляют до 100 мл дистиллированной водой.

Способ химической заточки препаровальных игл. Принимая за основу способ, описанный А. С. Урошевской (1978), мы рекомендуем, прежде чем приступить к заточке, замочить толстые иглы в лабораторном

препаровальных иглах самыми тонкими швейными иглами. Для этого конец иглы-ссыового держателя нагревается над спиртовкой и из него вынимается игла, и сразу вставляется толкая игла. Нагретая пластмасса обжимается пинцетом, а затем пальцами.

Для химической заточки в короткую пробирку, закрепленную в штативе над спиртовкой, наливают 3—5 мл концентрированной азотной кислоты и нагревают ее до кипения. Работы проводят в вытяжном шкафу. Зажав держатель иглы двумя пинцетом, опускают остро ее 50—70 раз в кипящую азотную кислоту, не затрагивая кончиком до дна пробирки. При этом поверхность иглы полируется совсем однородным черным цветом. Их удаляют, опуская иглу 2—3 раза в пробирку с концентрированной соляной кислотой комнатной температуры. Поверхность иглы становится гладкой и блестящей. Кончики притупленных таким способом игл в несколько раз тоньше концов швейных игл, что необходимо при таких манипуляциях, как выделение зародышевых мешков (с 68—74).

2. МЕТОД ДОЛГОВРЕМЕННОГО ХРАНЕНИЯ ПЫЛЦЫ

Для хранения пыльцы при сверхнизкой температуре (-195.8°C) используют жидкий азот, которым наполняют термосы различных систем; для длительного хранения не используют сосуды Дьюара.

Пыльцу, предназначенную для длительного хранения, собирают в поле во время массового цветения растений, вытряхивая ее из пыльников, или в лаборатории срезанных колосков или метелок. В последнем случае под сосуд с водой, в который помещают срезанные соцветия, подкладывают лист газетной бумаги и регулярно, через 10—15 мин, собирают свежую пыльцу. Пыльцу необходимо тщательно очистить от остатков стенок пыльников и поместить в простерилизованные для полигонизации пробирки объемом 3—5 мл, которые следует плотно закрыть пробками. Чтобы пробки при погружении в жидкий азот не выскочили, а пыльца не высыпалась, их следует заклеить лентой лейко или завязать ниткой. После этого пробирки немедленно погружают в жидкий азот, налитый в бытовой термос. Быстрое погружение позволяет избежать кристаллизации воды в цитоплазме пыльцевого зерна. В термосе пыльцу доставляют в лабораторию и помещают в сосуд Дьюара. В жидком азоте пыльца может храниться долго — от нескольких дней до 1 года и более без потери жизнеспособности.

Существенное условие сохранения жизнеспособности пыльцы — методика ее кристаллизации. Пробирки с пыльцой по мере надобности вынимают из сосуда Дьюара и в термосе с жидким азотом доставляют в поле или в теплоту. Перед опылением предварительно кастрированных шеек пробирку с пыльцой вынимают из жидкого азота и для быстрого размораживания немедленно погружают на 1—2 мин в теплую воду ($30-37^{\circ}\text{C}$). При таких условиях сбора, хранения и размораживания пыльца остается жизнеспособной и обеспечивает хорошее, довольно высокое завязывание семян.

Длительное хранение пыльцы при сверхнизкой температуре дает возможность скрещивать одновременно цветущие растения, пересылать пыльцу в другие научно-исследовательские учреждения, проводить опыление растений в естественный период в фитотроне и теплице, что способствует интенсификации селекционного процесса (Абрамова, Есимбева, 1973).

3. МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕСОСНОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ПО ПРОРАСТАНИЮ ЕЕ НА РЫЛЬЦЕ ПЕСТИКА

Метод особенно удобен для работы с теми растениями, у которых рыльце состоит из малого числа слоев прозрачных клеток, как например у анютины ржи, ячменя и других культур.

Пыльцой изучаемого растения опыляют рыльца 5—10 вполне жизнеспособных пестиков. Через 20—30 мин после опыления (опылять можно срезынные соцветия и цветки, оставленные в воде) рыльца пестиков вынимают или ножницами с острыми концами осторожно срезают и переносят в каплю ацетокармина на предметное стекло.

Препаровальной иглой осторожно распрямляют рыльце пестика в ацетокармине, покрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом. Затем подсчитывают число пыльцевых зерен, образовавших на рыльце пестика длинные пыльцевые трубки, зерен с короткими пыльцевыми трубками, а также зерен, не проросших и лопнувших. Подсчитывают их на рыльцах не менее 5 пестиков (Абрамова, Карлинский, 1968).

Различные методы позволяют более детально познакомиться со строением генеративных структур (рис. 127).

ЛИТЕРАТУРА*

- Абрамзон Э. П., Рондубеев Е. М. Метод для определения хрупкости пылцы. — Селекция и семеноводство, 1973, № 3, с. 72.
- Абрамзон Э. П., Карачинский О. А. Руководство к практическим занятиям по генетике. Л., 1968. 191 с.
- Абрамзон Э. П., Бродяга Н. П., Орлов Н. П. Препараты цитологические методики для селекционно-генетической практики. Л., 1971. 24 с.
- Абрамзон Э. П., Бродяга Н. П., Аверина М. А. и др. Методические указания по цитогенетической и цитозимбриологической технике. Л., 1981. 118 с.
- Амелина Н. А. Фазы развития зародышечных клеток и эмбриона пшеницы, ржи и тритикале. — Тр. по прикл. ботаник., генет. и селекции, 1983, т. 74, с. 21—24.
- Александров В. Г. История развития и морфологии зерновки злака типа пшеницы. — Сов. ботаника, 1964, № 4, с. 29—35.
- Александров В. Г. Об организации цветения злаков трибы пшеницы. — В кн.: Вопросы теплоты первых культур. М., Л., 1963, с. 103—136.
- Александров В. Г., Александрова О. Г. Об анатомических признаках, характеризующих расхождение в развитии зерновки пшеницы. — Тр. по прикл. ботаник., генет. и селекции, 1936, т. 2, с. 28—42.
- Александров В. Ф., Марковский С. С., Фисалов Л. Г. Тонкие нарушения развития мужского гаметофита у пшеницы. Физиология и биохимия роста растений, 1978, с. 10, вып. 6, с. 451—456.
- Баженов В. П. Цитозимбриология отдаленных гибридов. I. Эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи. — Сов. ботаник. журн., 1963, т. 20, № 1, с. 3—13.
- Баженов В. П. Влияние температуры на развитие архиспорангальной ткани у злаков. — В кн.: Морфология растений. М., 1961, с. 1, с. 196—200.
- Батаев Н. Ф. Система надвидовых и видовых признаков растений. — В кн.: Система надвидовых злаков. Киев, 1977, с. 136—144.
- Батаев Н. Ф., Кибрик В. М., Литаришвили М. А. Стрессовое облучение вегетирующих растений и его влияние на использование воды в растениеводстве и селекции. М., 1976. 72 с.
- Батаев Н. Ф., Баженов В. П., Александрова О. Г. Об анатомическом строении пыльника у ржи. — В кн.: Пыльцевой канал. Восточная Европа. Тез. докл. (Ленинград, май 1987). М., Л., 1987, вып. 8, с. 45—46.
- Батаев Н. Ф. Микроанализ развития пыльцевого зерна у пшеницы. Докл. АН СССР, 1962, с. 142, № 6, с. 1205—1206.
- Батаев Н. Ф. Процесс оидоспермии у пшеницы. — Тр. ботаник. ин-та / АН СССР, Сер. VII, 1962, вып. 5, с. 260—263.
- Батаев Н. Ф. Изучение оидоспермии при скрещивании гибридов в роде *Triticum* L. — Ботаник. журн., 1966, т. 51, № 10, с. 1461—1476.
- Батаев Н. Ф. Эмбриогенез в роде *Triticum* L. в связи с гипотезой одиспермии и скрещивания гибридов у злаков. — Ботаник. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 480—490.
- Батаев Н. Ф. О возможности выделения нового типа эмбриогенеза *Agropyron*. — Докл. АН СССР, 1966, т. 186, № 6, с. 1409—1412.
- Батаев Н. Ф., Веггинг Т. В. On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in *Agropyron*. — Rev. bot. of hol. reg., 1969, t. 32, N 3—4, p. 335—341.
- Батаев Н. Ф., Веггинг Т. В. Some peculiar features of microsporogenesis and development of the female gametophyte in wheat. — Ann. Univ. of AGRS, 1971, t. 9, p. 46—50.
- Батаев Н. Ф. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Батаев Н. Ф. О некоторых закономерностях морфогенеза при скрещивании растений по типу. — В кн.: Ресурсы науч. конф. «Теоретические вопросы селекции растений». Махачкала, 1978, с. 13—14.

* Список литературы приводится в сокращенном виде.

- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Embryology of wheat.* Proc. Indian nat. Sci. Acad. B, 1978b, vol. 44, p. 13—29.
- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Embryological processes at distant hybridization in Gramineae family* — Proc. Indian nat. Sci. Acad. B, 1978b, vol. 44, p. 30—42.
- Батыгина Т. Б. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша покрытосемянных растений. — В кн.: Тез. докл. VIII Всесоюз. съезда по эмбриол. растений (12—13 октября 1982 г.): Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент, 1983, с. 25—28.
- Батыгина Т. Б. Прикладные аспекты эмбриологии. — В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. съезда Ботаников, 6—8 янв. 1983, с. 250—257.
- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Applied aspects of embryology.* In: Proc. 8th Int. Symp. Sex period. in Seed Plants, Fortis and Meese, Wageningen, 1983, p. 185—190.
- Батыгина Т. Б., Алашова Г. К. Гистогенез плевелка у пшеницы. — П. кн.: IV съезд. эмбриологии. Тез. докл. по эмбриологии растений. М.: JL, 1963, с. 6.
- Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические процессы зародышей покрытосемянных растений (на примере рода *Poa* L., Poaceae). — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1531—1538.
- (Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.) *Batygina T. B., Vasileva V. E. Experimental study of embryo differentiation in angiosperms* — Acta Soc. bot. pol., 1981, vol. 60, N 1—2, p. 257—263.
- Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша покрытосемянных. — Систематика, 1983b, т. 14, № 3, с. 304—311.
- Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Актуальность зародыша как этап эволюционного онтогенеза. В кн.: Тез. докл. VIII Всесоюз. съезда по эмбриол. растений (12—13 октября 1982 г.): Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент, 1983b, с. 37—38.
- (Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.) *Batygina T. B., Vasileva V. E. System of reproduction of Orchids: case for example of Dactylorhiza maculata L. Sw.* — In: Proc. 8th Int. symposium, fertilization and embryogenesis in angiosperms, High Tatras, June 14—17, 1982, Bratislava, 1982b, p. 27—33.
- Батыгина Т. Б., Давыдова А. А., Коробова С. Н. Периоды плевелковых пробоя при внутр.- и межвидовой гибридизации. — Докл. АН СССР, 1981, т. 198, № 6, с. 1482—1485.
- Батыгина Т. Б., Маметьева Т. Е. К эмбриологии рода *Poa* L. — В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений. Л., 1979, с. 89—95.
- Батыгина Т. Б., Маметьева Т. Б., Васильева В. Е. Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. — Ботан. журн., 1978, т. 63, № 1, с. 86—111.
- Батыгина Т. Б., Терёшина Э. С., Алашова Г. К., Яковлев М. С. Почва, нужная спящимся Стайкам и Писелкам. — Ботан. журн., 1963, т. 48, № 8, с. 1108—1120.
- Батыгина Т. Б., Терёшина Э. А., Алашова Г. К. Нейтротрофизм и развитие мужского спарангия пшеницы при отсутствии бора. — Ботан. журн., 1986, т. 61, № 12, с. 1751—1754.
- Батыгина Т. Б., Фредберг Т. Е. Постэмбрионал у *Poa pratensis* (Poaceae). — Ботан. журн., 1979, т. 64, № 6, с. 793—804.
- Бурова Л. М. Развитие антарктических растений и их продуктивность. Л., 1989, 30 с.
- Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре растений. М., 1975. 61 с. (Тимирязевские чтения, Т. 35)
- Бутенко Р. Г. Использование культуры тканей растений в сельскохозяйственной науке и практике. — С.-х. биология, 1979, т. 14, № 3, с. 300—310.
- Евсильев Н. Н. Гибрид облысевшей пшеницы *Triticum vulgare* Vill. с однозерняшкой *T. monoccotyle* Steud. — Тр. Ин-та по ср.-в. ботанике, 1913, т. 6, № 1, с. 1—19.
- Евсильев Н. Н. Значение хемизмической и цитологической гибридизации в развитии эволюции. — Изв. АН СССР, Сер. биол., 1959, № 3, с. 841—843.
- Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. Культурное развитие и фото-зародышевый симбиоз дикого, интрогрессивного на разных стадиях развития. — Физиология растений, 1961, т. 28, № 2, с. 315—323.
- Временные методические указания по технике селекционного процесса с переставлением теплиц, климатических камер, камер низкого окислителя и другого вегетационного оборудования, в целях сокращения сроков выведения новых сортов пшени. Краснодар, 1979, 39 с.
- Гаврилов В. А. Структура и развитие клеток флоремы I. Ситовидные трубки. — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1081—1098.
- Гаврилов В. А. Селекция. М., 1976, 221 с.
- Герасимов-Вавилов В. Н. Пиллерово ядро, гамета и половой процесс у покрытосемянных. — Тр. Ботан. ин-та у АН СССР, Сер. VII, 1951, вып. 3, с. 294—306.
- Герасимов-Вавилов В. Н., Батыгина Т. Б. О ходе сплюсн. антарктических ядер при оплодотворении у злаков. — Докл. АН СССР, 1969, т. 194, № 1, с. 223.
- Гладковский Л. П. Сравнительное цитологическое исследование антарктиогенеза и развития мужского гаметофита пшеницы, являющейся антарктической гибридной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967, 18 с.
- Голубовский Н. В. Увеличительный контроль нейбоза. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пензен. ботан., 1963, 32 с.
- Голубовский Н. В., Шмидт Н. В. Контроль формирования и функции цитотического аппарата. Цитология и генетика, 1981, т. 15, № 1, с. 77—87.
- Гриш А. П. Цветение пшеницы. — Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1953, вып. 1, с. 30—34.

- [illegible]

- плодородностью. — В кн.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М., 1968, с. 155—180.
- Масленникова П. Эмбриология покрытосемянных. М., 1964. 440 с.
- Морозов Н. А. Цитогенетические и цитохимические исследования развития мужского гаметофита у разных по плодородности форм риса. — Бот. ботан. журн., 1966, т. 25, № 3, с. 79—90.
- Морозовский В. С., Сивакин Н. Ф., Худяк М. И. и др. Цитозимбиоз в опытных зёрновых злаках. Киев, 1958. 336 с.
- Морфология цитрусовых: морфология, анатомия и эмбриология / Под ред. К. Н. Мельера. М., 1942. 285 с.
- Морозов Н. А., Чеботарева Л. А. Рис. Киевск., 1946. 192 с.
- Наседкин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., 1939. 363 с.
- Петровский Ф. Д. Посетительские фертильности у мужских стерильных форм пшеницы с цитоплазматической цитостерильностью. К генетике признака восстановления фертильности у пшеницы с ЦМС. — Генетика, 1969, т. 5, № 6, с. 42—43.
- Полынов В. А. Повышение устойчивости растений к воздействию интенсивности света в критический период. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1955, вып. 8, с. 5—16.
- Полынов В. А. Потребности проростков пшеницы в марше, воде и боре в разное время развития. — В кн.: Мемуары о советском сельском хозяйстве по двенадцатилетиям в жизни СССР. М., 1957, с. 38—50.
- Посителовский А. В. Пшеница: Биология. М., 1965. 566 с.
- Сегрэдьянская В. Ф. Структура тапетальных клеток пыльников (*Trifolium aestivum* L., *Secale cereale* L., *Avena sativa*). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1977, т. 60, вып. 2, с. 99—104.
- Сегрэдьянская В. Ф. Структурно-функциональные особенности клеток тапетума пыльников *Trifolium aestivum* L. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1980, т. 63, вып. 3, с. 150—157.
- Сегрэдьянская В. Ф. Субмикроскопические изменения тапетума пыльников *Secale cereale* L. в онтогенезе. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1983, т. 74, вып. 2, с. 27—35.
- Сивакин Н. Ф., Худяк М. И. Влияние различных условий выращивания и освещения на эмбриологические процессы у пшеницы. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 2, с. 220—226.
- Орлов Л. И. Цитогенетическая характеристика гибридов кукурузы и других культурных растений. Л., 1962. 84 с.
- Орлов Л. И. Цитогенетическое исследование гибридных *Trifolium*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 21 с.
- Орлов Л. И., Авакьян Н. А. Развитие мужского гаметофита пшеницы, риса и тритикалы. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1963, т. 74, с. 6—15.
- Орлов Л. И., Авакьян Н. А. Прикладные аспекты цитологии зародковидных ибидовидных пшеницы, риса и тритикалы: Методические указания. Л., 1985. (в печати).
- Петров Г. Я., Гольдман Л. А. Аномалии в развитии мужской генеративной сферы у *Trifolium* АД 537-1953. — В кн.: Развитие мужской генеративной сферы растений (морфогенетические аспекты). СПб.: Наука, 1983, с. 60—61.
- Петров Г. Я., Гольдман Л. Б. Микрогенез и развитие мужского гаметофита у тритикалы АД 537. — В кн.: Проблемы повышения урожайности и качества семян зерновых злаков. Пермь, 1983, с. 95—104.
- Петров Л. А. Развитие зародковидного мешка пыльников пшеницы. — В кн.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М., 1968, с. 115—120.
- Петров Л. Р. Влияние сокращения корневой системы на фертильность злаков пшеницы. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 1, с. 142—145.
- Петров Г. Ф. Метод прикладной цитологии: эмбриология, цитология, цитохимия. — Ботан. журн., 1970, т. 55, № 11, с. 1602—1665.
- Петров Г. Ф. Цитология. М., 1982. 202 с.
- Поддубная-Архавкина В. А. Значение эмбриологии для генетики и селекции. — Докл. Тр. ботан. сада, 1961, вып. 44, с. 32—38.
- Поддубная-Архавкина В. А. Цитозимбиоз покрытосемянных растений. М., 1976. 506 с.
- Поддубная-Архавкина В. А., Диния Н. В., Мамкина М. А. Микрогенез и онтогенез у диплоидной и тетраплоидной пшеницы риса Битол московских. — В кн.: Отдаленная гибридизация и полиплоидия. М., 1970, с. 177—187.
- Полынов В. А. Цитогенетика и цитология злаков. — Учен. зап. Казан. ун-та, 1964, т. 106, с. 115—179.
- Радвава М. Н. Ботаническая микроструктура. М., 1960. 200 с.
- Романовский Р. Г. Морфологические особенности растений с мужской стерильностью. — Наука и техника, 1984, с. 120.
- Романовский Р. Г. Цитология и физиология развития злаковых. М., 1984. 273 с.
- Романовский Р. Г., Орлов Л. И. Пшенично-рисовые гибриды. Л., 1977. 279 с.
- Романовский Р. Г. Злаки. М., 1983. 638 с.
- Романовский Р. Г. Особенности развития пыльника злаков и значение их для некоторых генетических исследований. — Генетика, 1970, т. 6, № 10, с. 11—25.
- Романовский Р. Г. Развитие пыльника пшеницы по лабораторным и полевым материалам. — Бот. ботан. журн., 1976, вып. 18, с. 38—46.
- Романовский Р. Г. Микроскопическая техника. М., 1954. 350 с.
- Сивакин Н. Ф., Петров Л. Р. Морфология генеративных органов (*Hordeum vulgare* L.) и влияние особенностей их развития. — Ботан. журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1623—1628.

- Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародышевые элементы как систематический признак. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, Сер. VII, 1960, вып. 1, с. 121—216.
- Яковлев М. С., Сиварова Л. П. Влияние ростовых веществ на образование хлоропластидов эндосперма у злаков. — Бот. журн., 1964, т. 50, № 2, с. 187—194.
- Якобидзе М. М. Пшеница Сири. Понятие и Трансформация в селекционно-аграрном отношении. — Тр. по прикл. ботанике, генет. и селекции, 1932, Прил. 13, с. 276.
- Яковлев М. С. Исследования оловогенеза зародка с помощью сканирующего электронного микроскопа. — Вестн. МГУ, Сер. 16, Биология, 1978, № 1, с. 40—44.
- Arber A. The Grasses: a study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934. 480 p.
- Avery G. S., jr. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats and wheat. — Bot. Gaz., 1930, vol. 49, N 1, p. 1—39.
- Banerjee U. C. Ultrastructure of the tapetal membranes in grasses. — Ultramicrosc., 1967, vol. 7, N 2/3, p. 305—377.
- Barnard C. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Trillium aestivum* L. — Austral. J. Bot., 1954, vol. 3, N 1, p. 1—20.
- Batygina T. D. Problems of morphogenesis in situ, in vivo and in vitro. — In: Proc. Int. Symp. «Plant tissue and cell culture application to crop improvement», Olomouc, Czechoslovakia, 24—29 September 1964. Olomouc, 1964, p. 268.
- Bennet M. D., Rat M. K., Smith G. B., Baskin M. W. Cell development in the anther, the ovule and the young seed of *Triticum aestivum* L. var chinese spring. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1973, vol. 266, p. 39—81.
- Bennet M. D., Smith J. B., Baskin M. W. Early seed development in the Trilicaceae. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1975, vol. 272, N 910, p. 100.
- Bennett O. T. The development of the wheat spike. — J. Agr. Res., 1926, vol. 53, N 6, p. 445—451.
- Breuscher J. L., Majumder S. K. Cultural studies of the pollen population effect and the self-incompatibility inhibition. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 6, p. 457—464.
- Brown W. The grass embryo — a rebuttal. — Phytomorphology, 1965, vol. 15, N 3, p. 271—284.
- Burrows M. S. Submicroscopic development and structure of starch granules in cereal endosperm. — J. Ultrastruct. Res., 1960, vol. 4, N 3—4, p. 281—287.
- Burrows M. S. Ultrastructure of the developing wheat endosperm. — Austral. J. Biol. Sci., 1963, vol. 16, N 3, p. 305—317.
- Burrows M. S. Ultrastructure of the developing aleurone cells of wheat grain. — Austral. J. Biol. Sci., 1963b, vol. 16, N 4, p. 768—774.
- Burrows M. S. Ultrastructure of barley aleurone cells as shown by freeze etching. — Planta, 1961, vol. 96, N 3, p. 13—26.
- Campbell W. P., Lee J. W., O'Brien F. P., Smart M. G. Endosperm morphology and protein body formation in developing wheat grain. — Austral. J. Plant Physiol., 1961, vol. 8, N 1, p. 5—19.
- Carniel K. Das Antherentapetum von Zea mays. — Oesterr. bot. Z., 1964, Bd 108, N 1, p. 89—96.
- Cass D. D. Structural relationships among ventral cell and egg apparatus cells of barley as related to transmission to male gametes. — Acta Soc. bot. pol., 1961, vol. 60, N 1—2, p. 177—180.
- Cass D. D., Jensen W. A. Fertilization in barley. — Amer. J. Bot., 1976, vol. 63, p. 62—70.
- Cass D. D., Pelroy D. L., Robertsoe B. L. Aspects of megasporogenesis in *Hordeum vulgare*. — In: Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Repr. in Seed Plants, Ferns and Mosses, Wageningen, 1964, p. 19.
- Chandra N. Morphological studies in the Graminae. III. On the nature of the gynoceum in the Graminae. — J. Indian Bot. Soc., 1963, vol. 42, N 2, p. 252—259.
- Diboll A. G. Fine structural development of the megasporophyte of Zea mays following fertilization. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 7, p. 807—806.
- Diboll A. G., Laves D. A. An electron microscopic study of the mature megasporophyte in Zea mays. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 4, p. 391—402.
- Drachowicz G. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner. — Oesterr. bot. Z., 1966, Bd 85, S. 241.
- Eames J. J. Morphology of the angiosperms. New York, 1961. 518 p.
- Edwards J. B. Cytoplasmic male sterility. — Bot. Rev., 1970, vol. 36, p. 341.
- Embryology of Angiosperms. Berlin, 1984, t. 26. 830 p.
- Evers A. D. Development of the endosperm of wheat. — Ann. Bot., 1970, vol. 34, N 135, p. 547—556.
- Experimental embryology of vascular plants / Ed. B. M. Johri. Berlin etc., 1962. 3 p.
- Flicker R. G. Observations on the aleurone layer with emphasis on wheat. — Ph. D. Diss., Monash Univ., Clayton, Victoria, Australia, 1972.
- Franko W. W., Herth W., Wenzel W. J. van der, Murro H. J. Tubular and filamentous structures in pollen tubes: possible involvement as guide elements in protoplasmic streaming and vesicular migration of secretory vesicles. — Planta, 1972, vol. 105, N 4, p. 317—341.
- Fukushima H. Biochemical mechanism of pollen abortion and other alterations in cytoplasmic male sterile wheat. — Reg. Kikaku Inst. Biol. Res., 1962, vol. 13, p. 107—111.
- Gulinski S. J. Ein Beitrag zur Entwicklungs-geschichte des Androeceums und des Gynoeceums der Gräser. — Bot. Centralbl., 1893, Bd 55, N 5—6, S. 129—135.
- Gignard J. L. Recherches sur l'embryogenie des Graminées rapportés des Graminées avec les autres Monocotylédones. — Ann. sci. nat. Bot., 1906, t. 2, p. 491—610.

- Gilgroud J. L. Le cotyledon des Monocotyledonees. - Bull. Mus. nat. hist. natur., 1964, N 1, p. 19-27.
- Gougeon I. L., Masera J. C. L'embryon des Graminees. - Phytomorphology, 1971, t. 20, N 2, p. 190-197.
- Grunert R. E. S., Pate J. S. Transfer cells. - In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London, 1974, p. 441-480.
- Hagenmann R., Schröder M. B. New results on plastid content of generative and sperm cells of cereals. - In: Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants. Ferrara and Varese, Wageningen, 1981, p. 29.
- Harjes B., Hartl-Baude E. Embryologische und histologische Studien an monocotylen Dicotyledonen. II. *Pinguicula vulgaris* L. und *P. alpina* L. - Osterr. Bot. Z., 1957, Bd. 103, N 5, S. 567-587.
- Herscht-Boss F. Pollen embryogenesis: a model for plant morphogenesis. In: Proc. Int. Symp. Plant tissue and cell culture application to crop improvements, 24-29 September 1984, Olomouc, 1984, p. 267-278.
- Koettingung, Dargung Jansen. Response of wheat anthers at different developmental stages to *in vitro* culture. - Ann. Rep. Inst. Genet. Acad. Sinica, 1982, p. 29.
- Kugelmayer F. Zur Entwicklungsgeschichte monocotyledoner Keime nebst Bemerkungen über Bildung des Samendeckels. - Bot. Z., 1874, S. 39-44.
- Kulda A., Majorkiewicz M. Rozwoj i wyzrodniczenie aparatow antypolowego u *Triticum durum* Desl. i *Triticum vulgare* Willd. - Acta Soc. bot. pol., 1934, vol. 11, n. 4, p. 603-609.
- Heslop Harrison J. Cell walls, cell membranes and protoplasmic connections during mitosis and pollen development. - In: Pollen physiology and fertilization. Amsterdam, 1969, p. 39-47.
- Heslop Harrison J., Heslop Harrison J., Reger B. J. The pollen stigma interaction in the grasses. I. Pollen-tube guidance and the regulation of tube number to *Zea mays* L. - Acta bot. neerl., 1983, vol. 34, N 2, p. 193-211.
- Hu R. M., Johnson E. Mings-Herley. - Plant Sci., 1980, vol. 60, N 1, p. 279-290.
- Hu S. Y., Zhu C., An L. Y. Ultrastructure of male gametophyte in wheat. 2. Formation and development of sperm cell. - Acta bot. sinica, 1981, vol. 23, p. 65-91.
- Jacques-Fabes H. Les Monocotyledonees n'ont pas de cotyledon. - Bull. Mus. nat. hist. natur., 1982, Adansonia, N 4 (1-2), p. 3-40.
- Jensen S. J. Monoploid production by chromosomal elimination. - In: Applied and found. asp. of plant cell tissue and organ culture. Berlin et al., 1977, p. 299-339.
- Jones R. J. The fine structure of barley aleurine cells. - Planta, 1969, vol. 86, N 4, p. 359-375.
- Kirics I., Casz D. B. Ultrastructural aspects of sperm cell formation in rice: Evidence for the cell plate involvement in generative cell division. - Phytomorphology, 1976, vol. 26, p. 36-45.
- Kohara H., Hori T. The behavior of nuclei in germinating pollen grains of wheat, rice and maize. - Züchter, 1966, Bd. 36, S. 145.
- Kohara H., Nishikawa J. Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena* with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. - Jap. J. Bot., 1932, vol. 6, N 2, p. 246-265.
- Klaven J. J., Hill R. D. Comparison of starch from *Triticale* and its parental species. - Cereal Chem., 1971, vol. 48, N 6, p. 647-654.
- Kucer J., Maszynska S., Sova W. The ultrastructure of seed endosperm storage proteins in several botanical forms of wheat (*Triticum*). - Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. biol., 1978, vol. 26, N 12, p. 839-841.
- Kucley K. V. A stain for pollen sterility determination. - *Myzic* gruelle cooperation, 1971, N 45, p. 132.
- Kuss G. J. Entwicklungs-geschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* und *Poa*. - Jahrb. Wiss. Bot., 1933, Bd. 77, N 3, S. 733-808.
- Leung C. S., Peng D. H. Molecular basis of cytoplasmic male sterility of maize. - In: Physiological Genetics / Ed. Scandalios J. C. New York, 1979, vol. 5, p. 171.
- Lewis D. Incompatibility in flowering plants. - Biol. Rev., 1960, vol. 24, N 4, p. 472-491.
- Liljedahl J. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1961, 453 p.
- Mares D. J., Norstog K., Stone B. A. Early stages in the development of wheat endosperm. I. The change from free nuclear to cellular endosperm. - Austral. J. Bot., 1975, vol. 23, N 2, p. 311-326.
- Mares D. J., Stone B. A., Jeffery C., Norstog K. Early stages in the development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observations on cell wall formation. - Austral. J. Bot., 1977, vol. 25, N 6, p. 589-613.
- McCall G. A. Development, anatomy and homologues in wheat. - J. Agr. Res., 1934, vol. 48, N 4, p. 283-321.
- Mary J. Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. I. The development of the embryo. - Bull. Bot. Soc. Belg., 1941, vol. 68, p. 385-398.
- Mares D. J., Norstog K., Stone B. A. Early stages in development of wheat endosperm. I. The change from free nuclear to cellular endosperm. - Austral. J. Bot., 1975, vol. 23, N 2, p. 311-326.
- Mares D. J., Stone B. A., Jeffery C., Norstog K. Early stages in development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observation of cell wall formation. - Austral. J. Bot., 1977, vol. 25, N 6, p. 57-12.
- Milán B. J., Shewry P. R. The synthesis of proteins in normal and high lysine barley seeds. - In: Cereals / Eds. Lindman D., Wyr Jones R. G. London, 1979, p. 25-29.

- Mogensen B. L. Double fertilization in barley and the cytological explanation for haploid embryo formation, embryoless caryopses and ovule abortion. — *Carlsberg Res. Commun.*, 1982, vol. 47, p. 333—354.
- Mogensen B. L., Maxine Lovett Rusche. Quantitative ultrastructural analysis of barley sperm. 1. Competitive end mechanism of cytoplasm and organelle reduction and the question of sperm dimorphism. — *Protoplasma*, 1985, vol. 128, p. 1—13.
- Morrison J. W. Fertilization and postfertilization development in wheat. — *Can. J. Bot.*, 1955, vol. 33, N 2, p. 168—176.
- Morrison J. N., Pao I., O'Brien T. P. Histochemistry and fine structure of developing wheat aleurone cells. — *Planta*, 1975, vol. 122, N 2, p. 105—116.
- Morrison J. N., O'Brien T. P. Cytokinesis in developing wheat grain: Division with and without a trigonolast. — *Planta*, 1976, vol. 130, N 1, p. 17—47.
- Morton R. K., Reason J. K., Smeehan J. R. Enzymes and ribonucleic acid associated with the incorporation of amino acid proteins of wheat endosperm. — *Biochem. J.*, 1964, vol. 91, N 3, p. 539—546.
- Muszgata S., Kucen J., Darlowska M., Grunwaldka M. The ultrastructure of endosperm in rye (*Secale cereale* L.) as revealed by scanning electron microscopy. — *Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. bio.*, 1978, vol. 24, N 6, p. 449—450.
- Norsborg K. Early development of the barley embryo: fine structure. — *Amer. J. Bot.*, 1972, vol. 59, N 2, p. 124—132.
- Norsborg K. Nicotinic during early embryogeny in barley: fine structure. — *Bot. Gaz.*, 1974, vol. 135, p. 97—103.
- Pantow H., Gullenberg H. Studien über die Anlage der Achselknospen und Blattprimordien bei Gramineen. — *Planta*, 1960, Bd. 52, N 4, S. 629—643.
- Parker M. L. Protein body inclusions in developing wheat endosperm. — *Ann. Bot.*, 1980, vol. 46, N 1, p. 29—36.
- Parker M. L. The structure of mature rye endosperm. — *Ann. Bot.*, 1981, vol. 47, N 2, p. 181—191.
- Perceval J. The wheat plant. London, 1921, 483 p.
- Pernollet J. C. Viclein bodies of seeds: ultrastructure, biochemistry, biosynthesis and degradation. — *Phytochemistry*, 1979, vol. 17, N 9, p. 1473—1480.
- Pope M. The time factor in pollen tube growth and fertilisation in barley. — *J. Agr. Res.*, 1937, vol. 54, p. 525—529.
- Raghean V. Experimental embryogenesis in vascular plants. London etc., 1974, 683 p.
- Randolph J. P. Developmental morphology of the caryopsis in maize. — *J. Agr. Res.*, 1936, vol. 53, N 12, p. 881—916.
- Reeder J. The embryo in grass systematics. — *Amer. J. Bot.*, 1957, vol. 44, p. 756—774.
- Roth I. Histogenese und Entwicklungsgeschichte des Triticum-Embryos. — *Flora*, 1957, Bd. 144, N 2, S. 163—213.
- Roth I. Histogenesis and morphological interpretation of the grass embryo. — In: *Recent advances in botany*. Montreal, 1961, p. 66—99.
- Russell S. O. Fine structure of megagametophyte development in Zea mays. — *Can. J. Bot.*, 1975, vol. 53, N 10, p. 1693—1710.
- Sargent E., Arber A. The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae. — *Ann. Bot.*, 1915, vol. 29, p. 161—222.
- Sax K. Behaviour of the chromosomes in fertilization. — *Chromos.*, 1918, vol. 3, p. 309—327.
- Schul J. B. R., Eft H., Lammere A. A. M. etc. Interactions between embryo and endosperm during early developmental stages of maize caryopses (*Zea mays*). — *Can. J. Bot.*, 1974, vol. 52, N 12, p. 2042—2053.
- Schroder M. B. The ultrastructure of sperm cell in Triticale. — In: *Fertilization and embryogenesis in outcrossed plants*. Bratislava, 1983, p. 101—104.
- Schwarz A. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927—1928, 694 S.
- Shah C. K. Grass embryo — a SEM and histochemical survey. — In: *Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferns and Mosses*. Wageningen, 1984, p. 52.
- Simpson C., Saxon J. W. The use of doubled haploids in a winter barley programme. — In: *Proc. Fourth Int. Barley Genetics Symp.* Edinburgh, 1984, p. 22—29.
- Soudager R. L'origine de notre végétal de la tige et la question de la clonalité du cotylédon. — *Ann. sci. nat. Bot.*, 1934, t. 15, p. 1—30.
- Sukramangana N. C., Rasthi R. J. Selective chromosome elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization. — *Chromosoma*, 1973, vol. 42, p. 111—123.
- Swamy B. G. L. The embryo of monocotyledonae: a working hypothesis from a new approach. — In: *Plant embryology*. New Delhi, 1962, p. 113—123.
- Thompson W. P., Cameron D. R. Chromosome numbers in functioning germ cells of species hybrids in wheat. — *Genetics*, 1928, vol. 13, p. 456—469.
- Thouvenin P. V. etc. Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées. — *Ann. sci. nat. Bot.*, 1873, t. 15, p. 237—276.
- Tyrnau V. S., Sukhanov V. M. The problems of microgenetics in vitro genetic control. — In: *Int. sym. Plant tissue and cell culture application to crop improvement*. Orléans, 1984, p. 95.
- Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praha, 1907, S. 279—721.
- Watkins A. E. Genetic and cytological studies in wheat. — *J. Genet.*, 1922, vol. 16, N 3, p. 367—387.
- Yampolsky G. Wheat — Wallerstein Lab. Commun., 1957, vol. 20, p. 343—358.
- Zighebut L. P. Ultrastructure of the early endosperm in Zea mays with cytoplasmic male sterility (CMS). — In: *Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferns and Mosses*. Wageningen, 1984, p. 25.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	5
INTRODUCTION	9
I ЦВЕТОВЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ	13
II РАЗВИТИЕ ПЫЛЛИКА	14
1. Формирование стенок пыльника	14
2. Развитие пыльника	16
3. Развитие пыльцевых зерен	18
4. Гаметоциты	20
III РАЗВИТИЕ ЗАВЯЗИ, СЕМЯНИЦЫ И ЗАРОДЫШЕВИЩА	21
1. Завязь	21
2. Семяница	22
3. Маточное семя	24
4. Развитие зародышевого мешка	25
IV ВОЗРАСТНОЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	29
V РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША	33
1. Иммунизация	33
2. Органогенез	34
VI РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА	36
VII ЛОСЯ И СЕМЯ	45
VIII СОВМЕСТИМОСТЬ ОРГАНОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ И ОПТО- ПТИЗМ	46
IX ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗА- ЦИИ	49
1. Нормальные аспекты эмбриологии триплоидов	52
X НАРУШЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ	56
1. Влияние пыли и воздуха	56
2. Температура почвы и воздуха	61
3. Интенсивность освещения	58
4. Элементы минерального питания	68
XI ПИТОЦИЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ	61
XII ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ	62
1. Непривычные методы и подходы в сельском хозяйстве	62
2. Использование репродуктивных зародышей (эмбриокультура)	65
3. Генетическая пыльца для получения гибридных растений	68
4. Цитодифференциация в естественных условиях и в культуре in vitro	75
5. Криоконсервация	76
XIII МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ	77
1. Некоторые особенности методики эмбриологического исследования хлебных зерен	77
2. Метод длительного хранения пыльцы	81
3. Метод определения жизнеспособности пыльцы до прорастания ее на репродук- тивном	92
ЛИТЕРАТУРА	93



Рис. 1. Некоторые виды, дилетанты (4 — зерновое пшеница: *Triticum aestivum* L., мягкая белая, *T. durum* (Schrank) Schnabl., *T. durum* Desf. (2 колос), *T. aestivum*, остроконечная), пшеница (5 — *Hordeum distichon* L. (*H. vulgare* var. *distichon* (L.) Kuhn)) и формы тритикале (6 — АД СОУЗ-10, 6¹ — АД Накалджар).

1 — колос (остроконечный), 2 — колосок, 3 — пшеница.



2



3

Рис. 1 (*Briza media*).

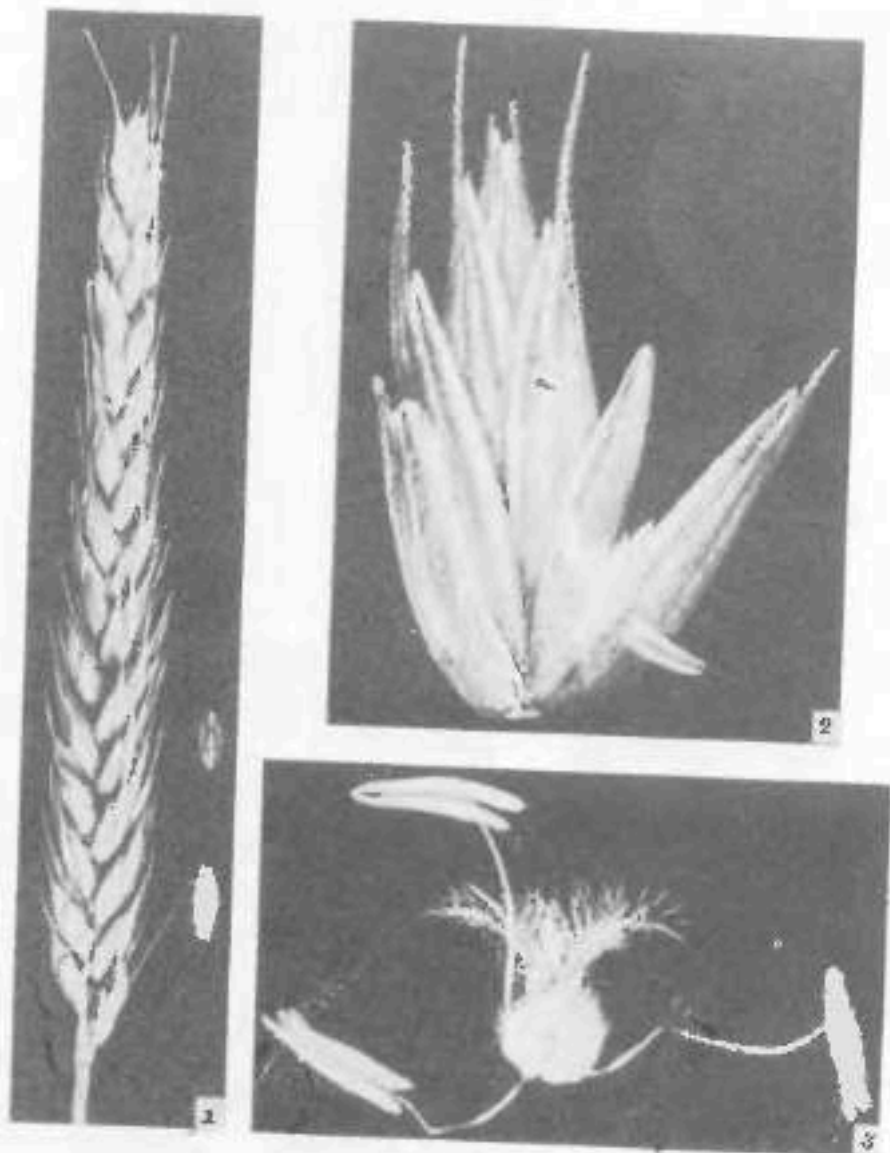


FIG. 1. (*hypodermis*).



Рис. 1 (*Elymus pycnostachyus*).

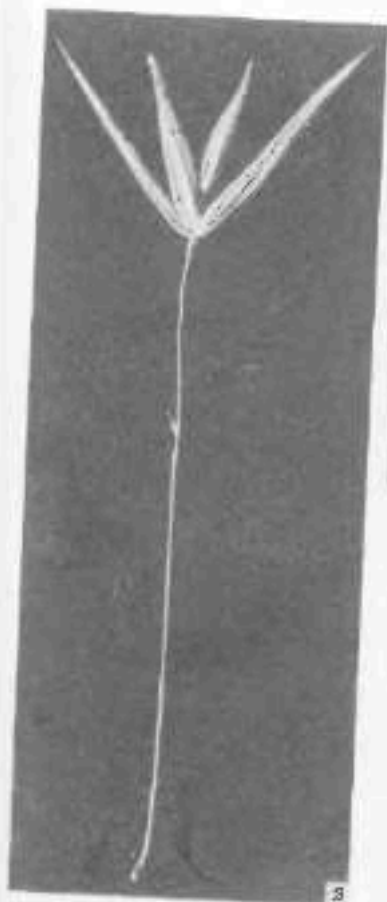


Рис. 2. Нормовые части риса (А — *Secale cereale* L.), овса (Б — *Zea mays* L.) и пшеницы (В — *Triticum aestivum* L.).

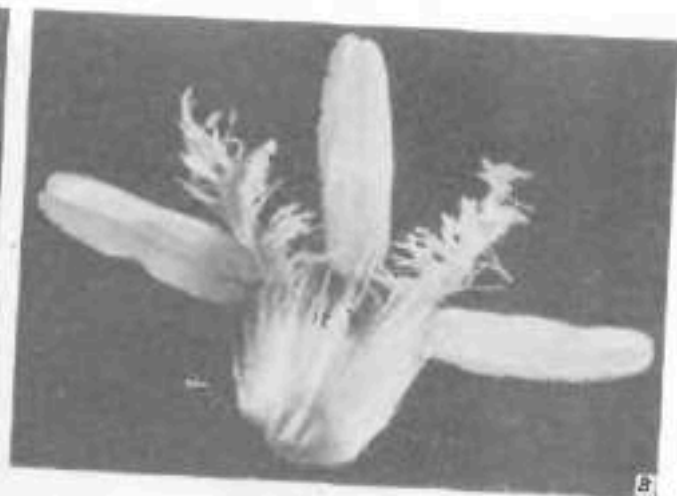
[illegible]



Рис. 2 (*Avena sativa*)



3



4



Pl. 2 (Hypochloa)



Рис. 2. (1) *perla zea mays*.

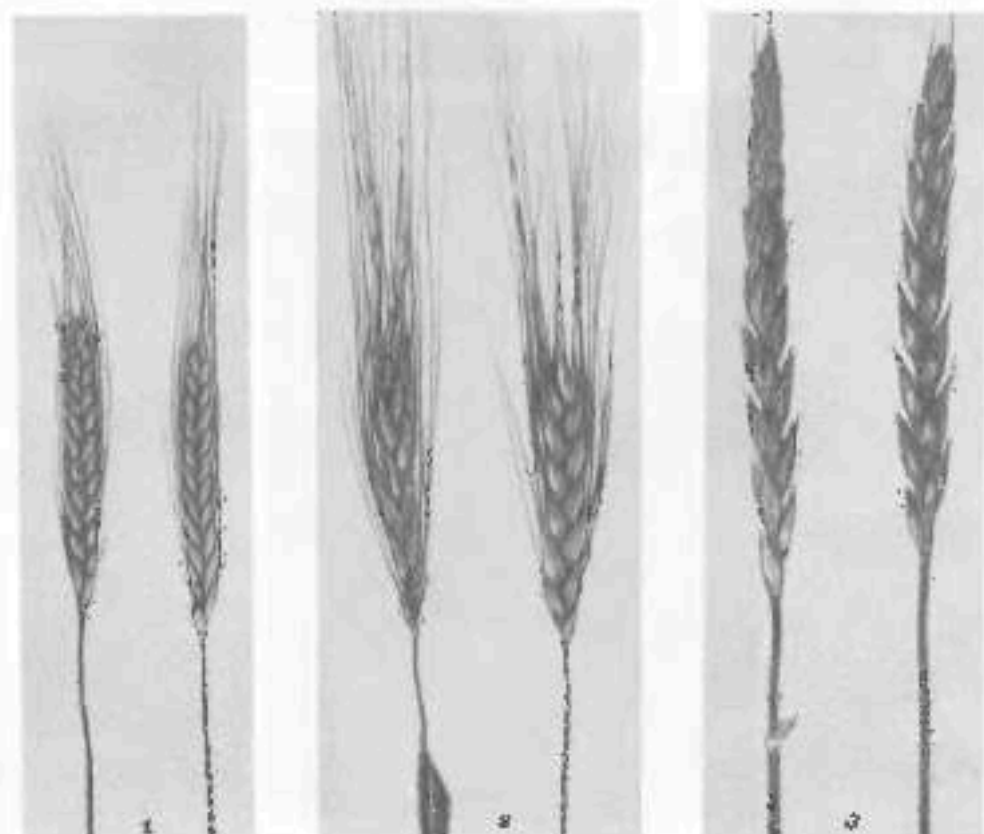
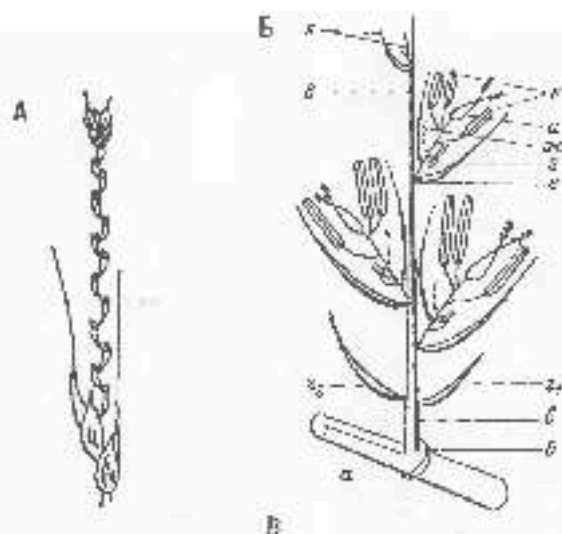


Рис. 3. Схемы строения колоса (А) и 3-цветкового колоска (Б) пшеницы (по Смирнову, 1962); В — рисунком представители полиплоидного ряда пшеницы (по Батинский, 1974).

а — общий вид колоска, б — рудимент 4-цветкового колоска, в — нижняя чешуйка, г₁, г₂ — нижняя и верхняя долевые чешуи, д — ось колоска, е — нижняя центральная чешуя, ж — верхняя центральная чешуя, з — прицветник, и — колосок 1, 2 — колоски, к — тычинка, л — цитовая чешуя сердечка, периферическая часть (лоуликула), 1 — *Triticum polyploidum* L. (2n = 14), 2 — *T. durum* (Schrank) Schnell (2n = 28), 3 — *T. aestivum* L. (2n = 42).

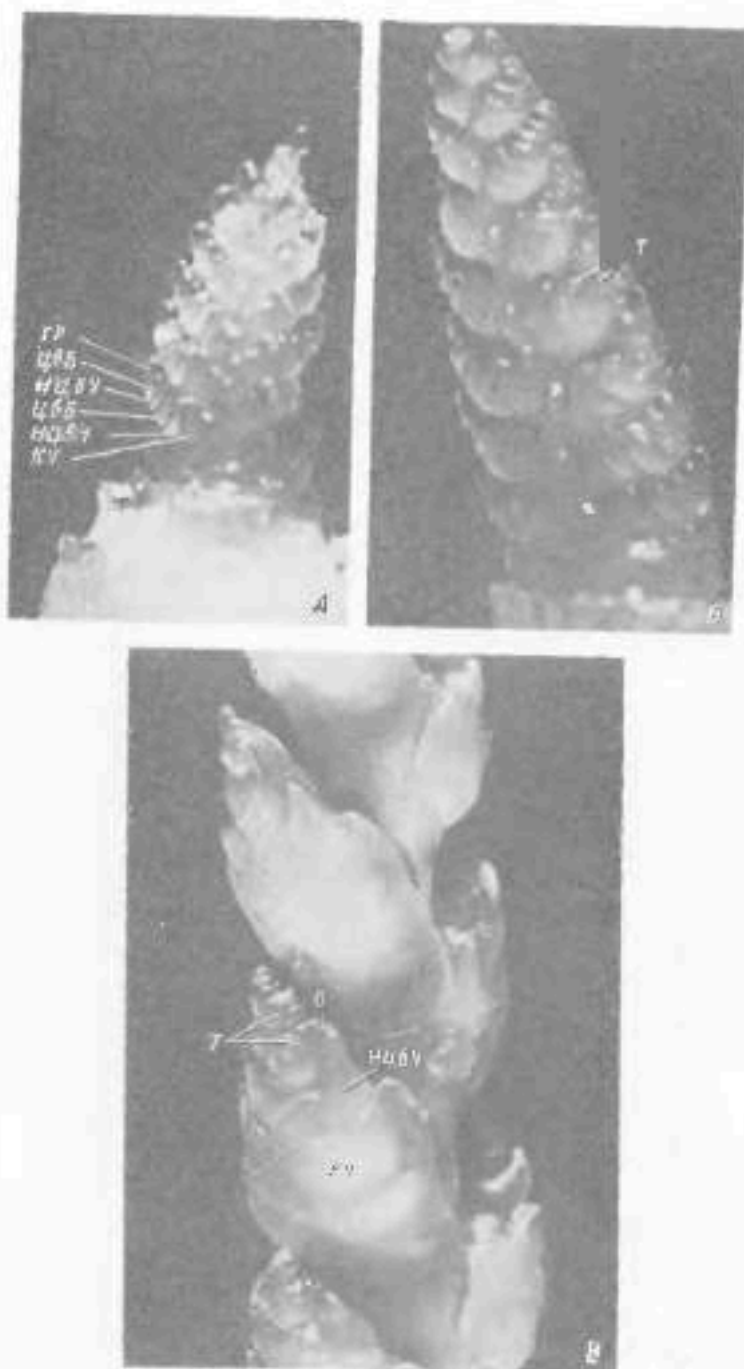


Рис. 4. Формирование кристаллической фазы алмаза в фазе пикета в рубину

А — кристаллы внутри и на поверхности кристаллической фазы алмаза. Б — кристаллы алмаза в рубине. В — кристаллы алмаза в рубине. HCB — наружные кристаллические фазы, KV — кристаллы алмаза, GP — кристаллы алмаза, QCB — кристаллы алмаза, T — кристаллы алмаза.



А — аргентинский, ВЗ — внутренний слес, ВЗЛ — наружный слес, ВЗС — парентальный слес, СвТх — стандартный титан, СвСс — средний слес, Тв — титановый, Вв — вольфрамовый, Аз — алюминий (алюминий).

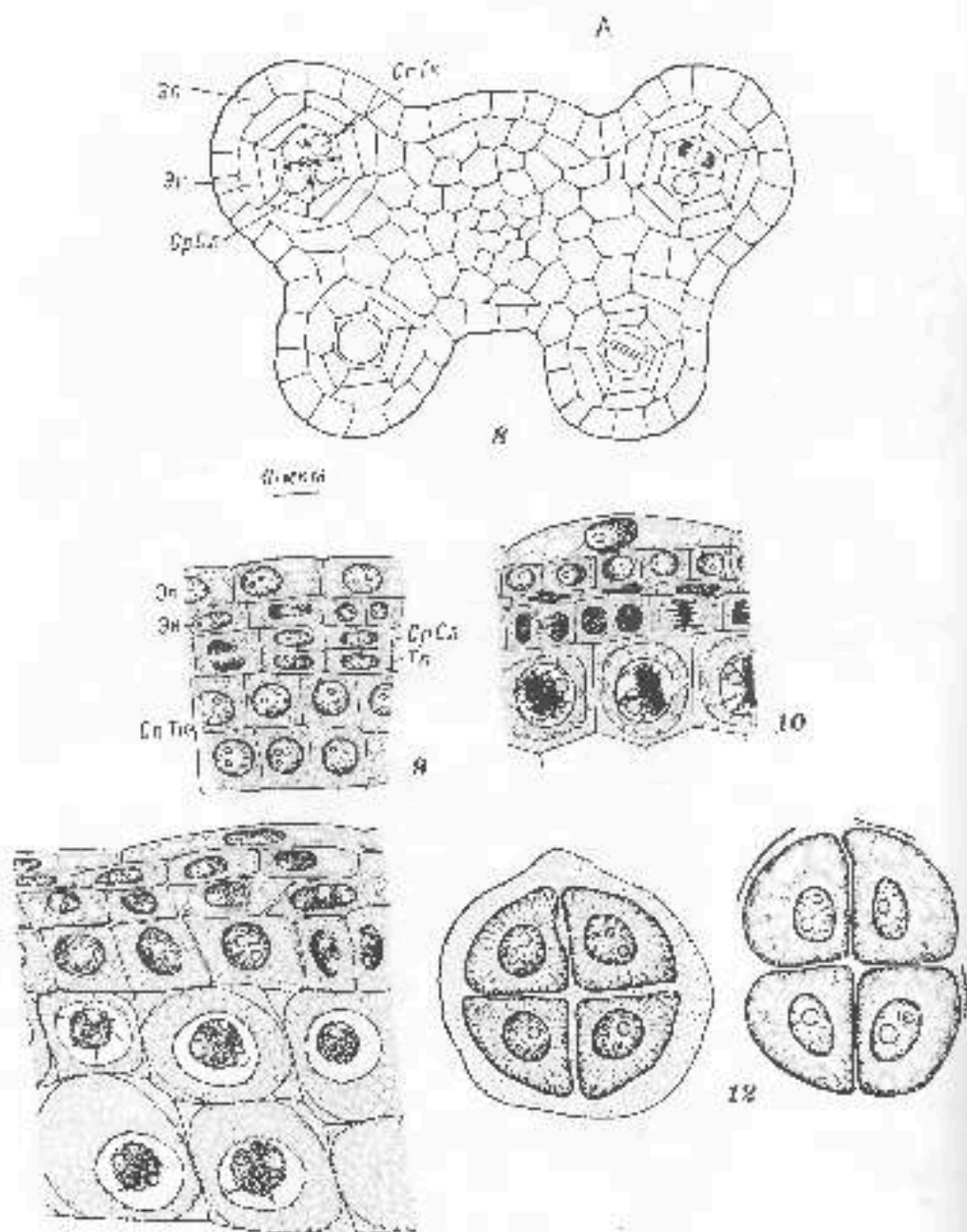


Рис. 5 (продолжение).

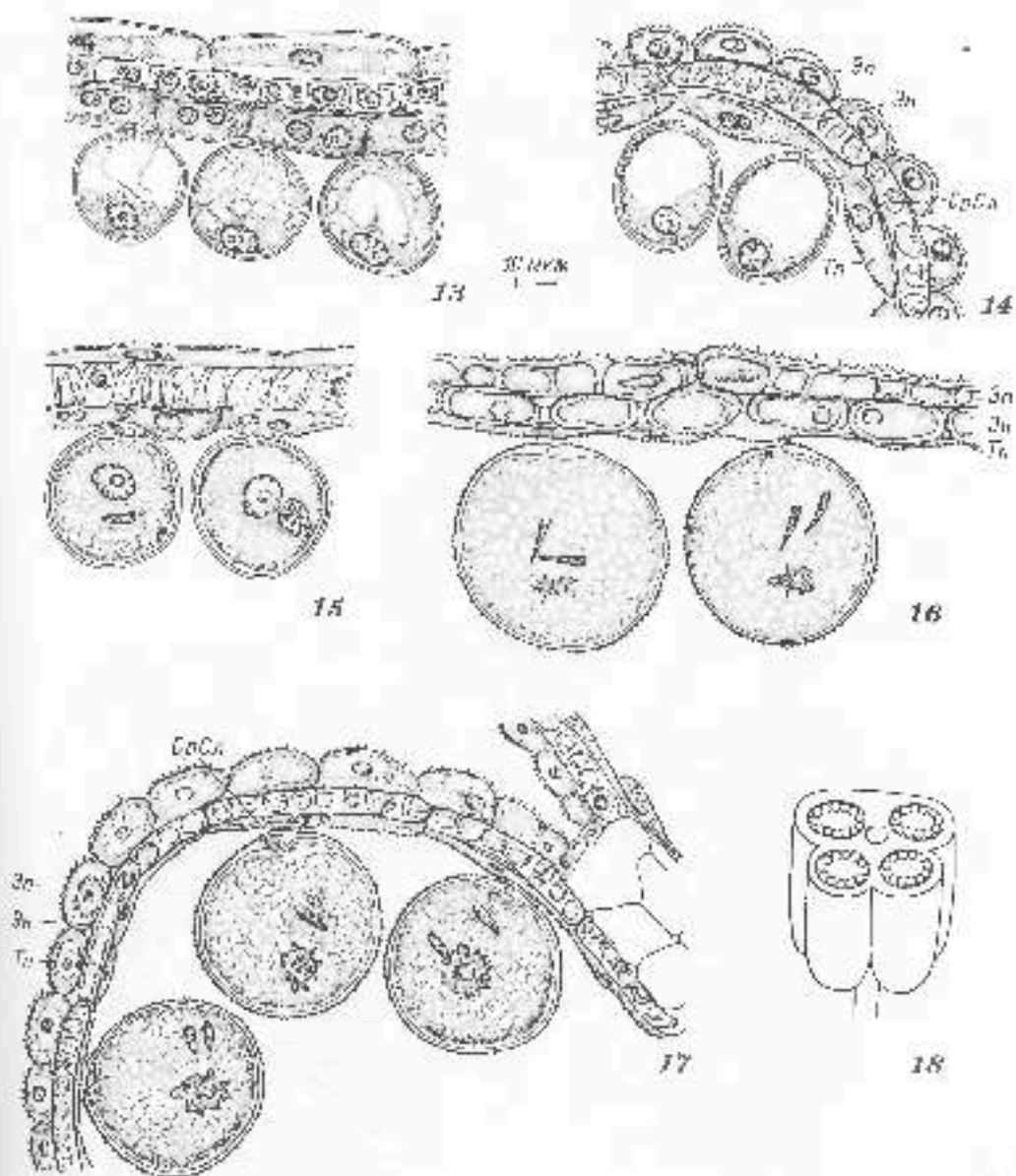


Рис. 5 (продолжение).

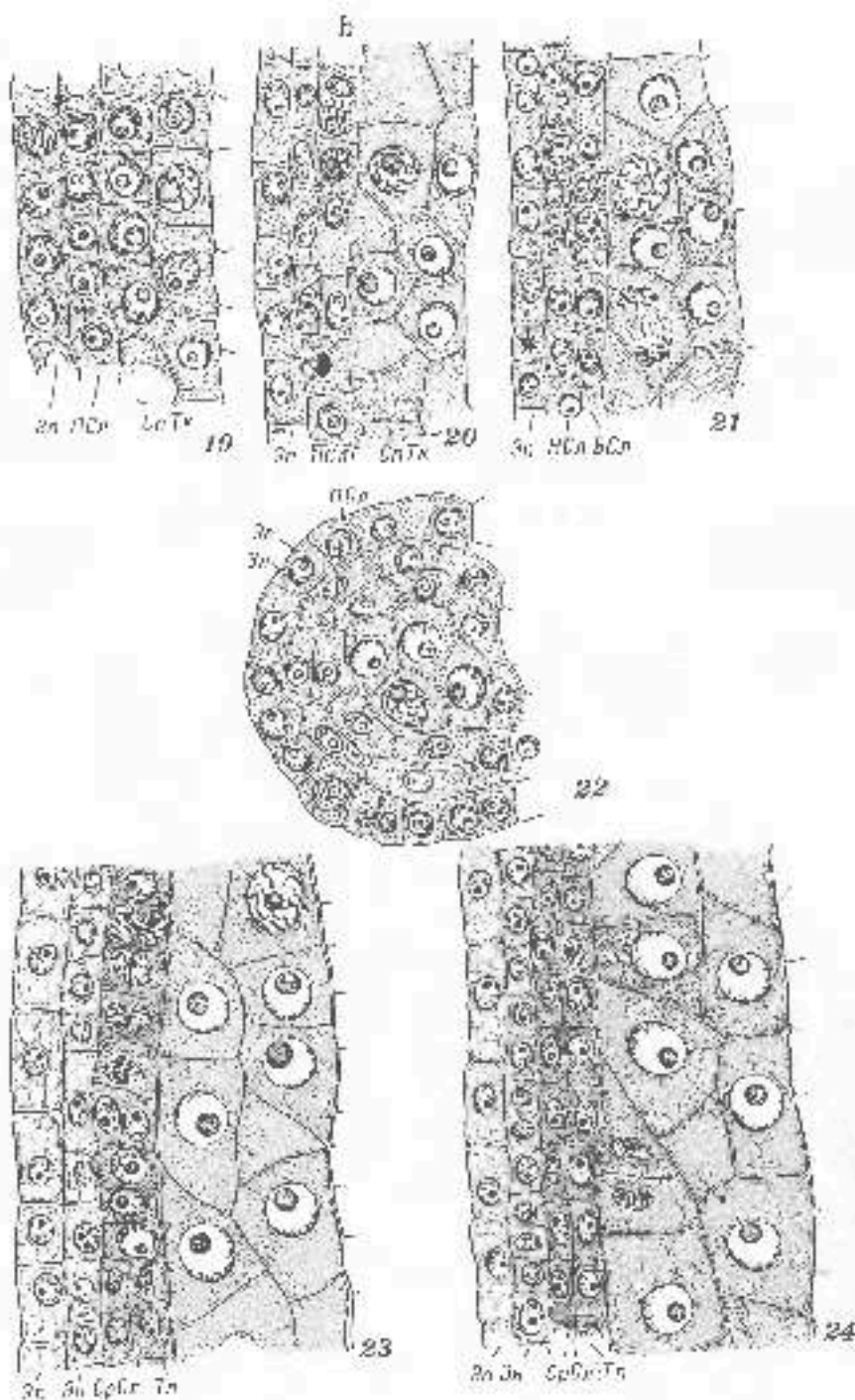
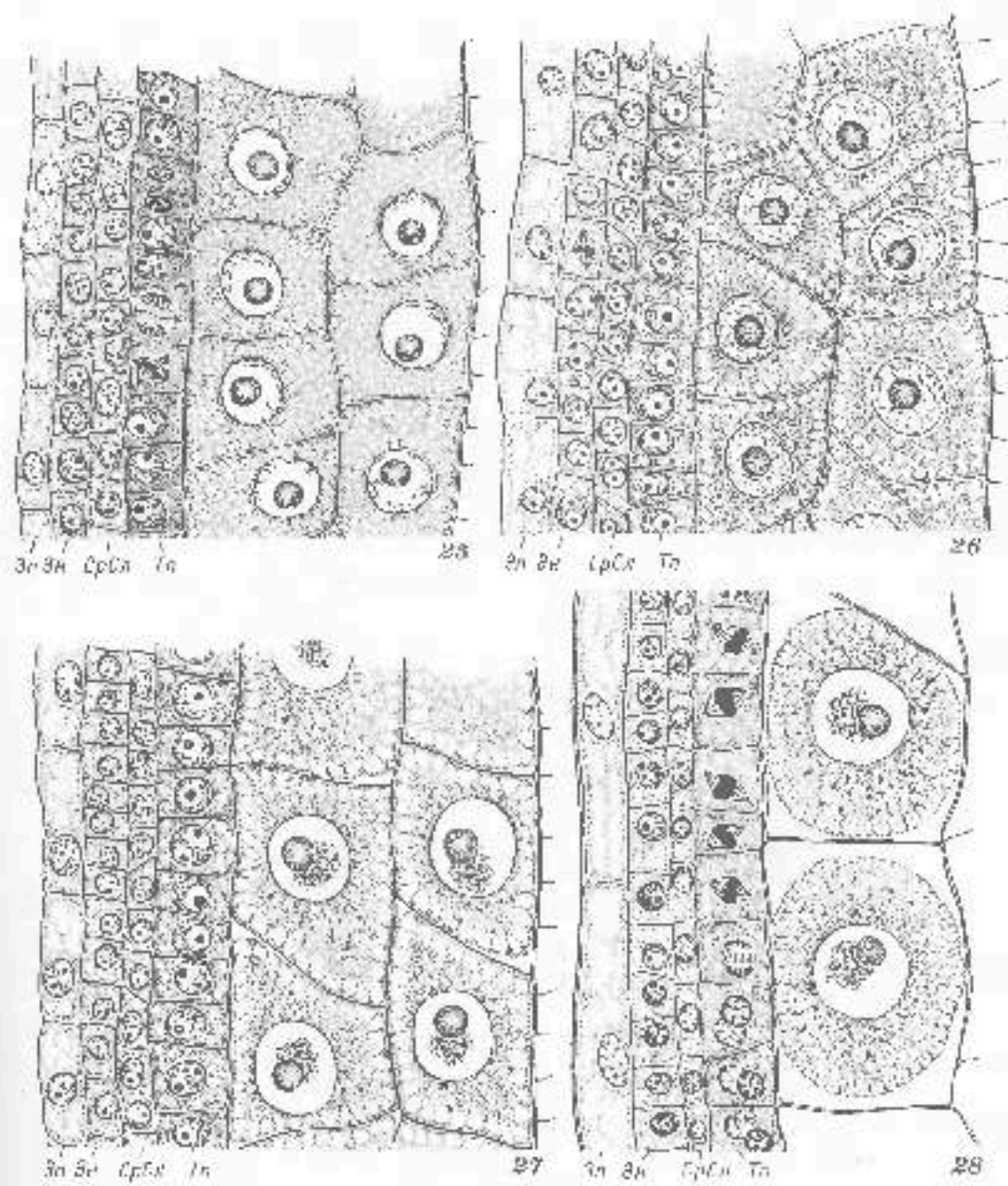
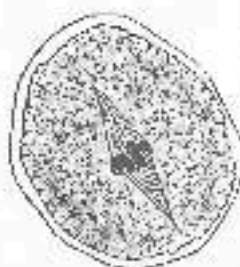
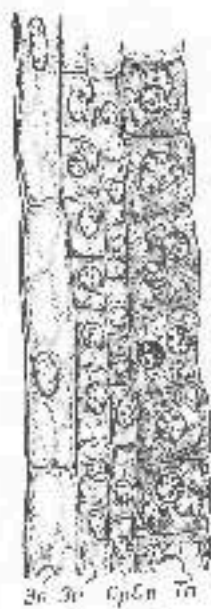


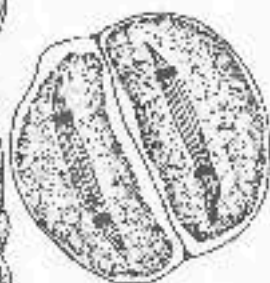
Fig. 5 (continued)

FIG. 5 (*upistoxenus*).

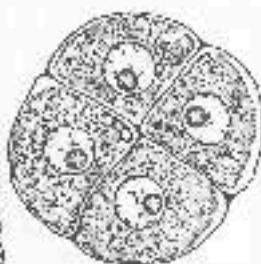
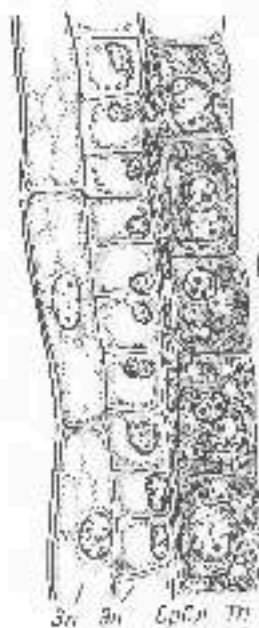
6



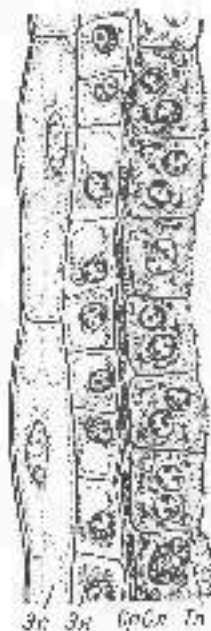
29



30



31



32

Fig. 5 (epithymum).

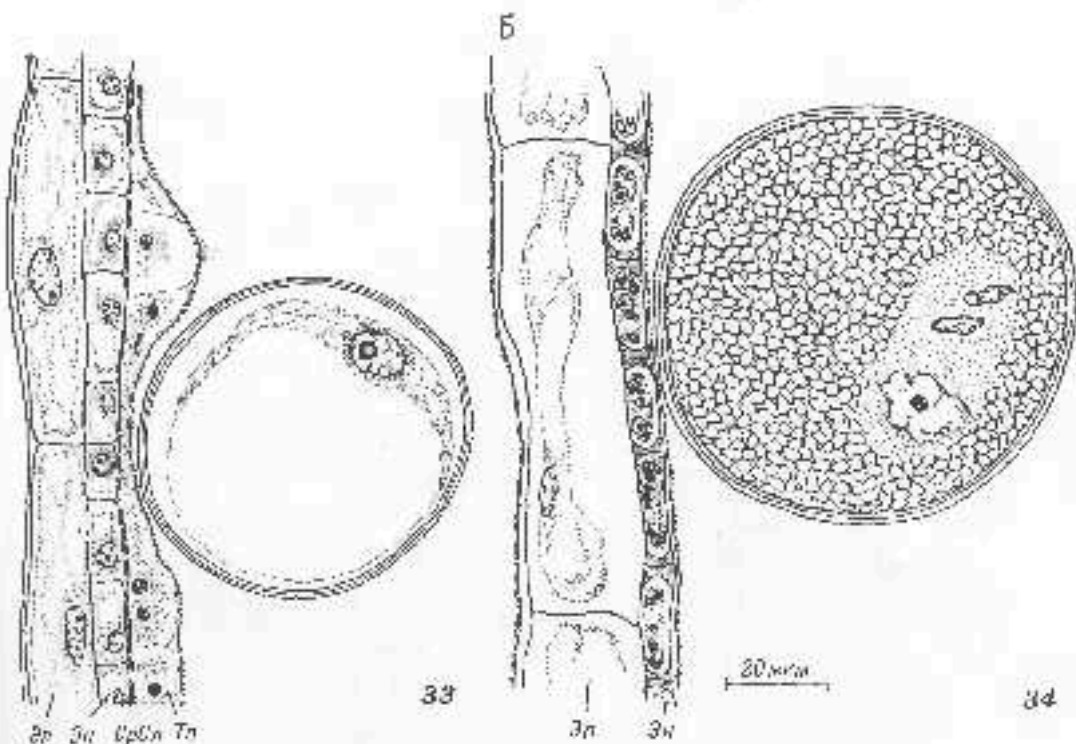


Рис. 5 (продолжение).

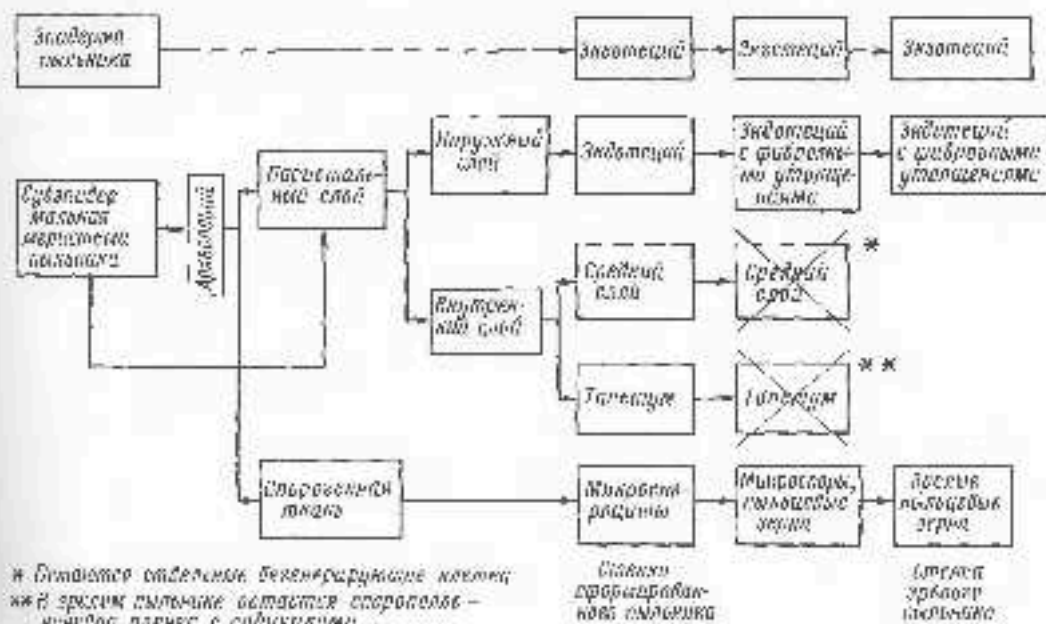


Рис. 6. Схема развития прохиталиса.



Рис. 7. Фрагмент ткани эмбриона кукурузы на стадии микроспирогонии. (По Коробову, перепечатка)

Д — дикриозомы, М — митохондрия, В — вакуоля.

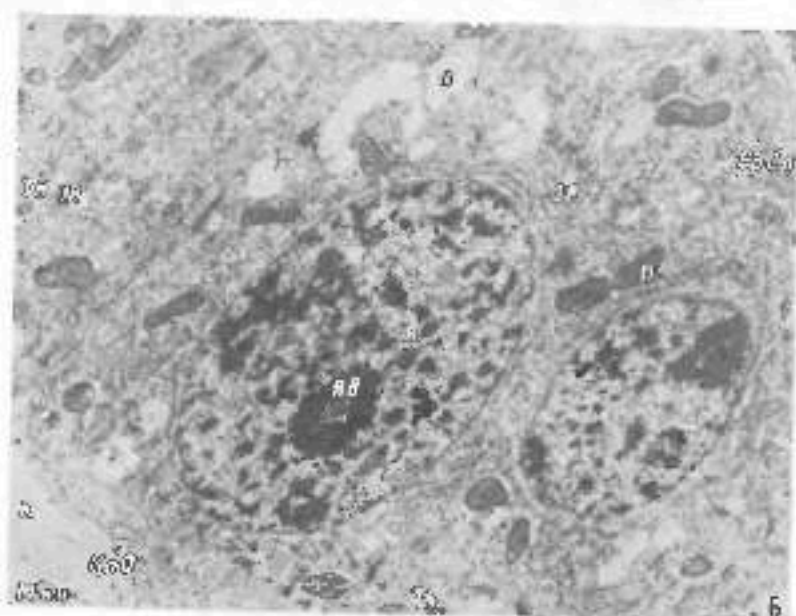
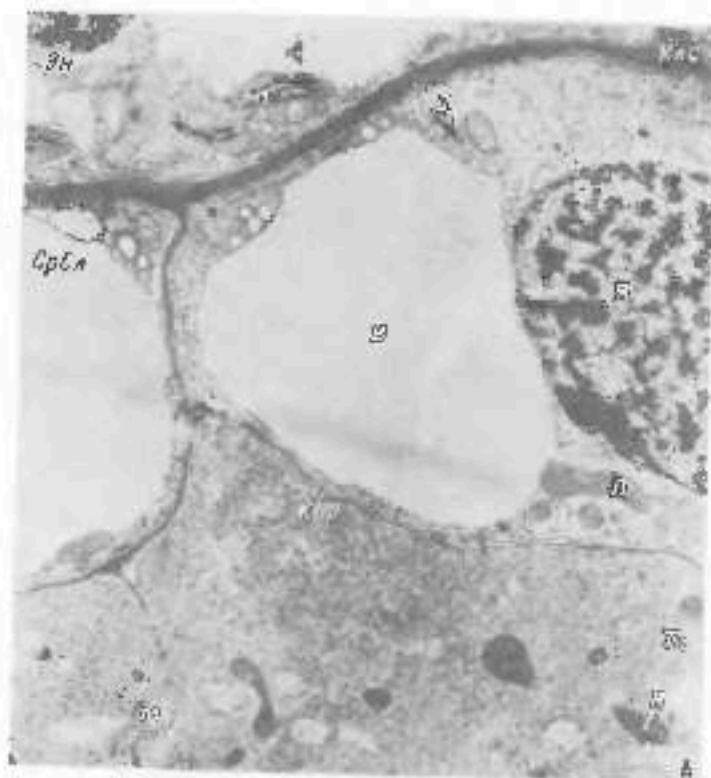


Рис. 5. Фрагмент сечения дендрита гиппокампа рел. в фазе нейроза ($\times 10000$). (По Острошинской, 1963)
 В — вакуоля со светлой средой; Вр — поперечный срез вакуоли; ЭПР — эндоплазматический ретикулум; М — митохондрия; Г — аппарат Гольджи; ЯВ — электронно-плотная область; Мем — мембрана; М — митохондрия; ЭПР — эндоплазматический ретикулум; В — вакуоля; ЯВ — электронно-плотная область; как на рис. 5, 7.

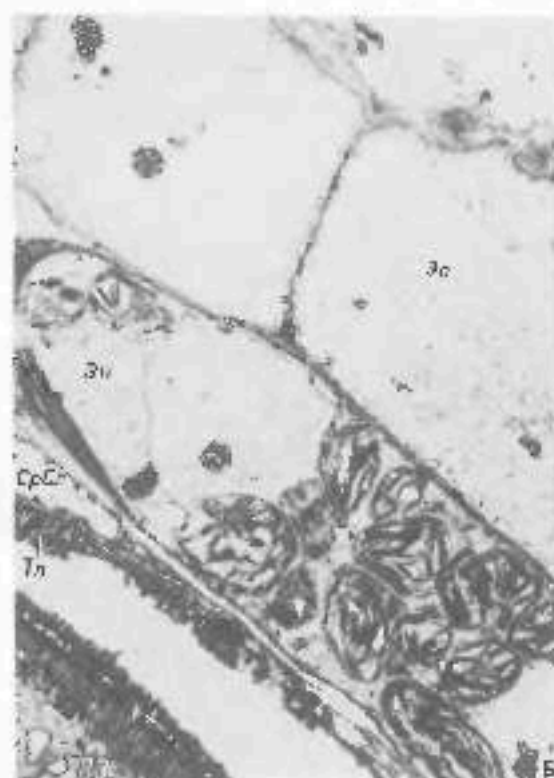
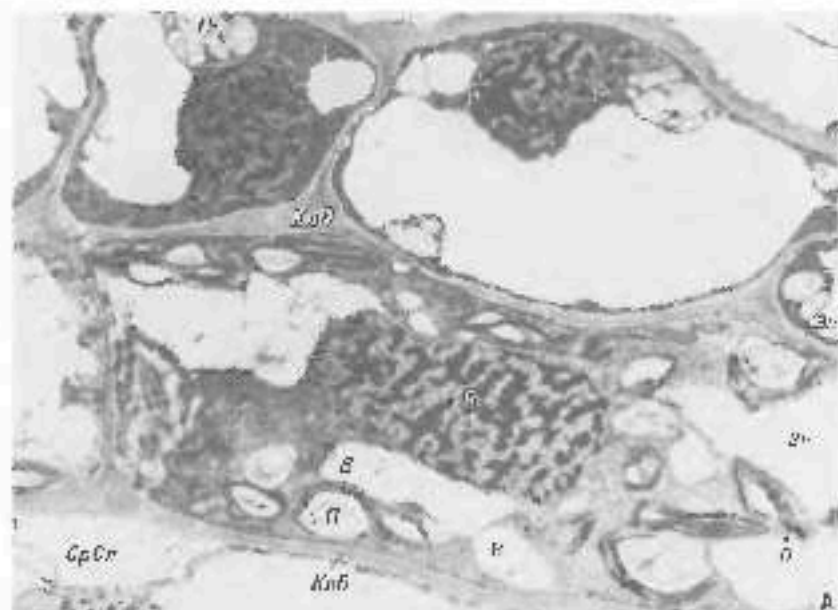


Рис. 9. Структура стенки гусля излывника (целлюза и лигулина в фазе тетрад микротрубок (А — по Осароситинский, неопубл. данные) и в фазе 2 клеточных мембранов зерен (Б — по Чески-тарг, 1972).

Видны клетка, микротрубки, целлюлоза, лигулина, лигулина и лигулина зерно (СрСр, У 20000). ПП — целлюлоза зерно, Дн — микротрубки, Зн — лигулина. Остальные обозначения как на рис. 8, 9, 10.

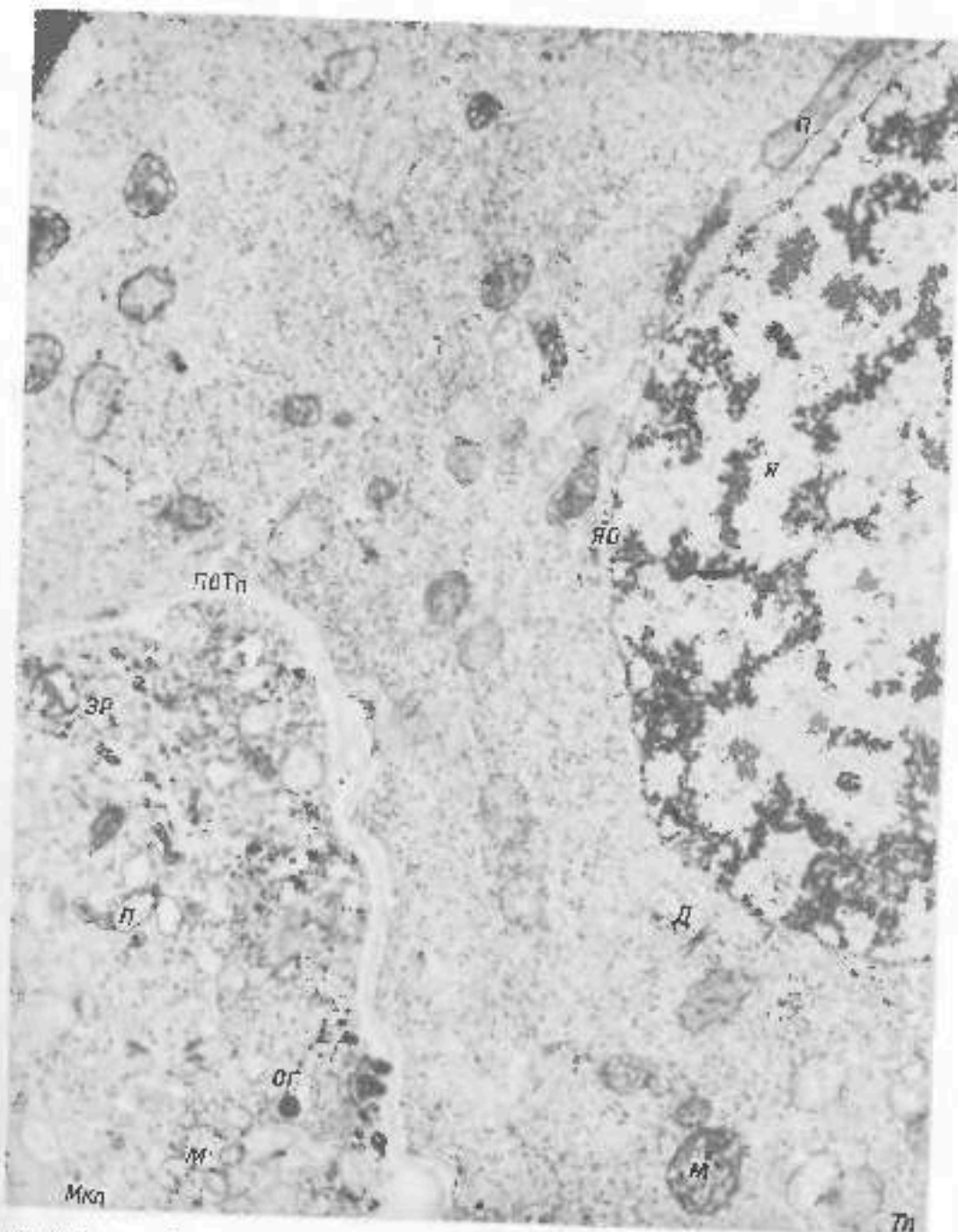


Рис. 10. Срез 2 соседних клеток тагетуса и микобактериума листового шенника (сорт Дикомби к 25019) на стадии пробного нейма ($\times 6000$). (По Огородникову, 1980).
 Я — ядро, ЯО — ядерная оболочка, П — пластида, ППТ — пероксисомы, ЗР — митохондрия, М — митохондрия, М' — митохондрия, ОГ — олиферная глобула, Тл — тилакоид. Остальные обозначения см. на рис. 5, 7.

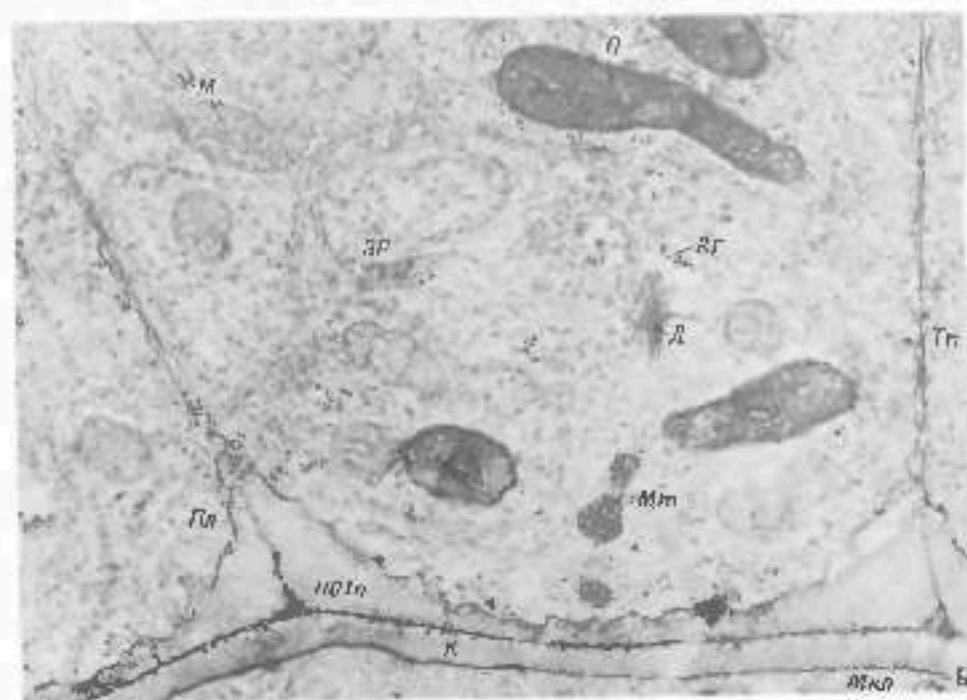
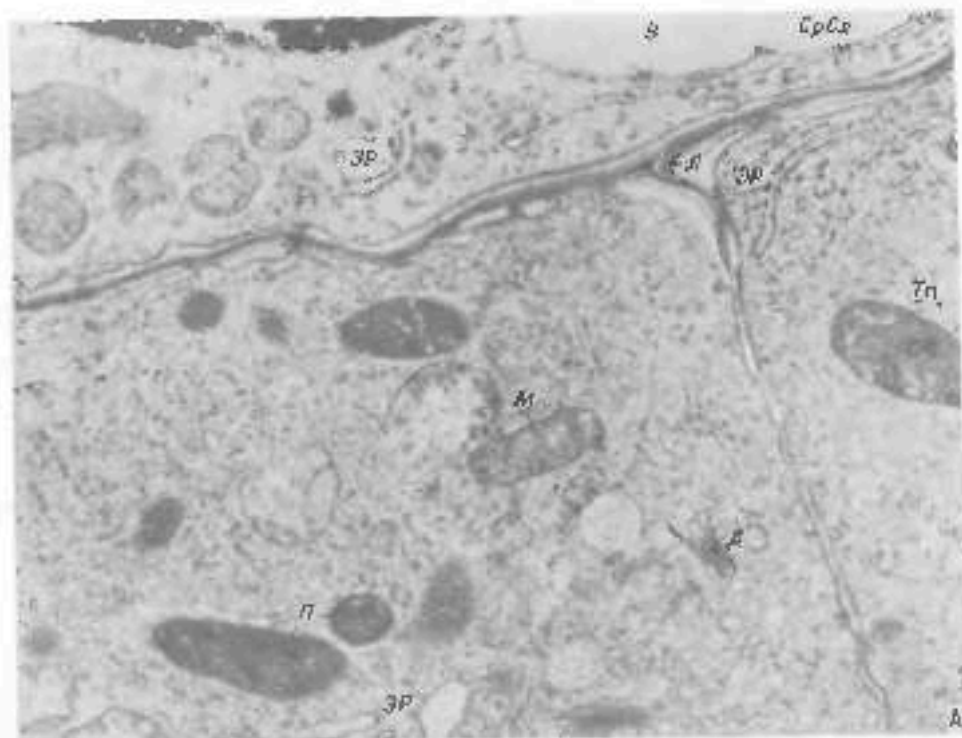


Рис. 11. Трансгенные клетки пшеницы ржи в фазе клеточного деления в микропористых (по Гипорджиковой, 1980).

А — со стороны средин. (лев.) ($\times 10000$), Б — со стороны микропористости ($\times 9000$). ЭД — вакуоль, ЭМ — микротубулы, ЭР — вакуоль, ГП — плазмалемма, ГП — таллоид. Остальные обозначения как на рис. 5, 7, 8, 10.

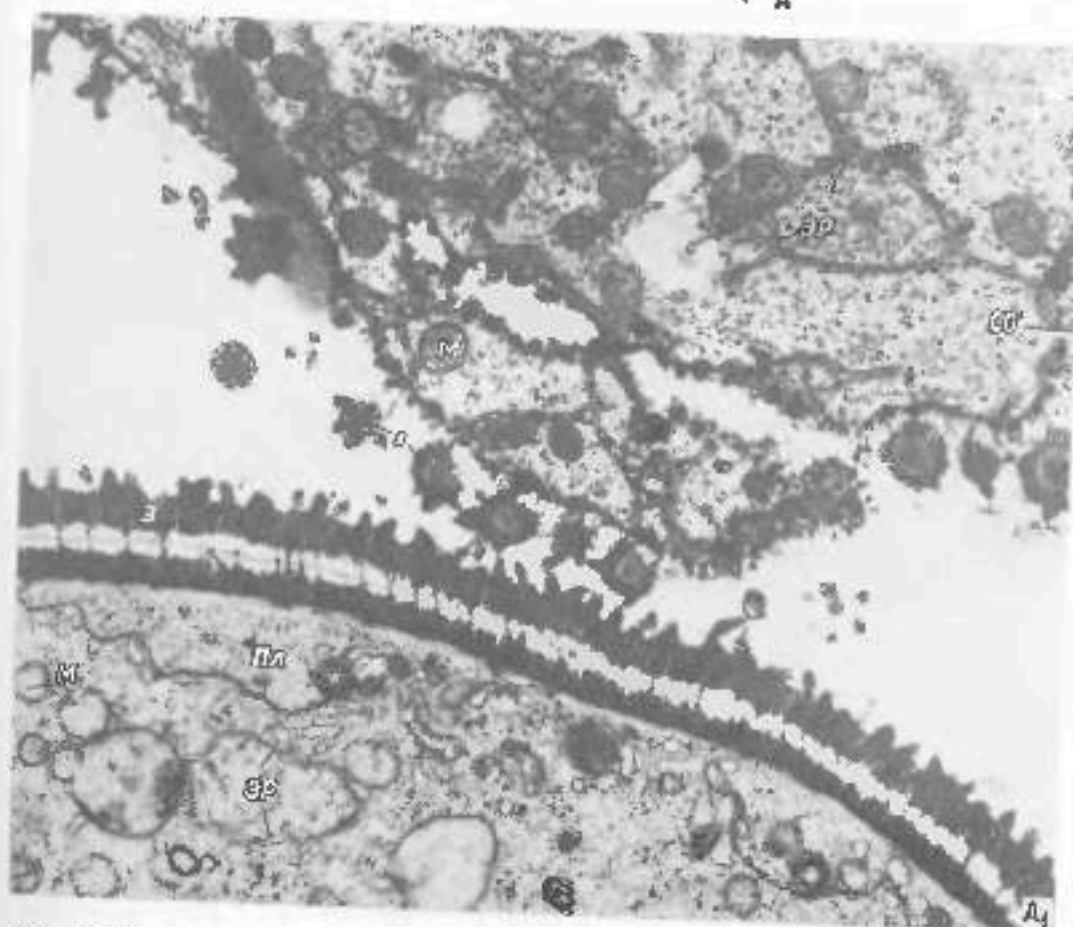
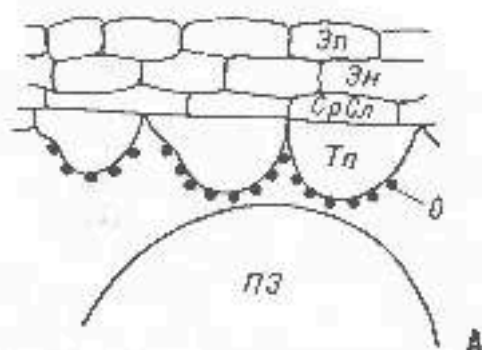


Рис. 12. Фрагменты клеток толстостенной оболочки стебля пшеницы (сорт Пушкин х 25019) на стадии микрофотографии (А, А₁, Б) (глютиналин-гидролиз). (По Огородниковой, 1980).
 А₁ и Б — х 110 000. О — вакуоля, ПЗ — перicycle, Гальми, СД — cuticular-лигнинная оболочка, Э — эпидерма. Остальные обозначения как в рис. 7, 9, 10, 11.

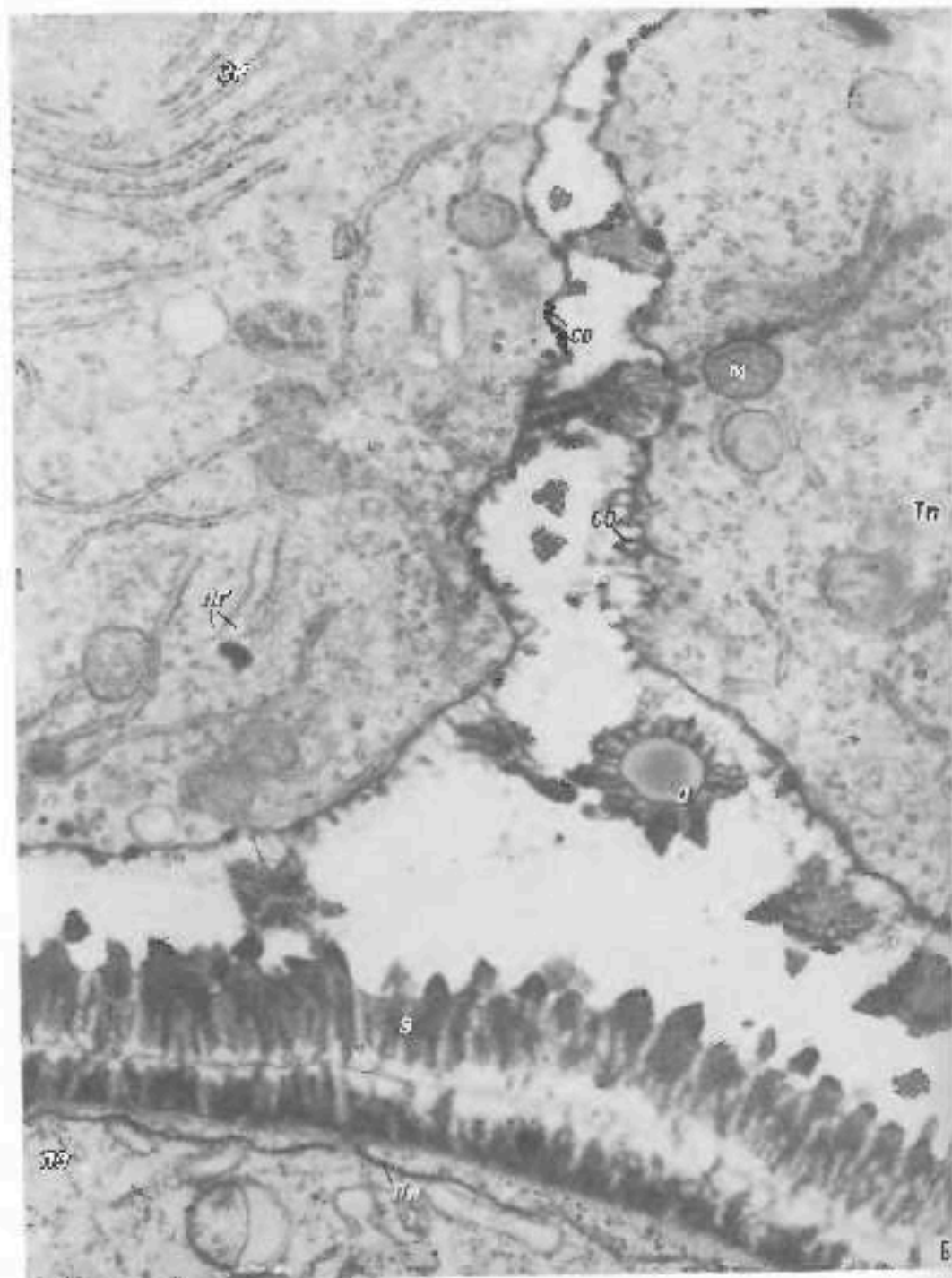


FIG. 12 (continued).

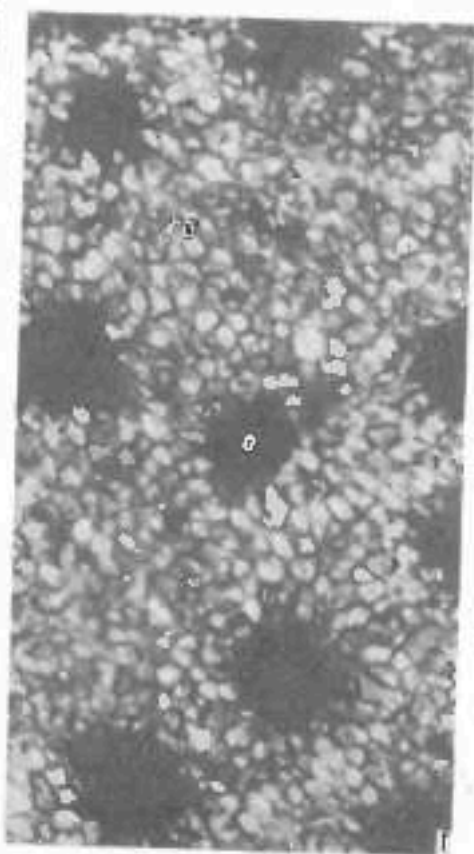
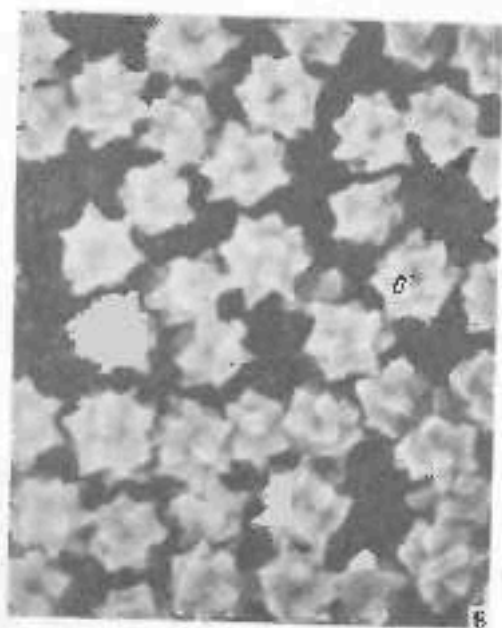
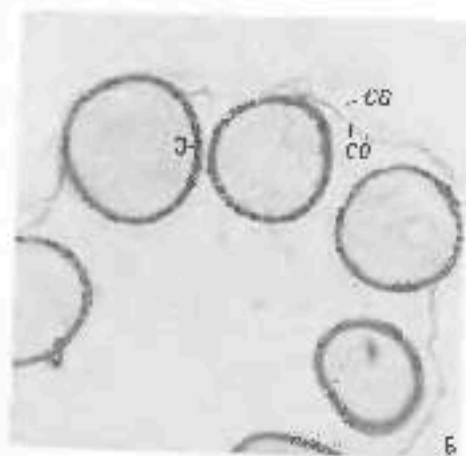
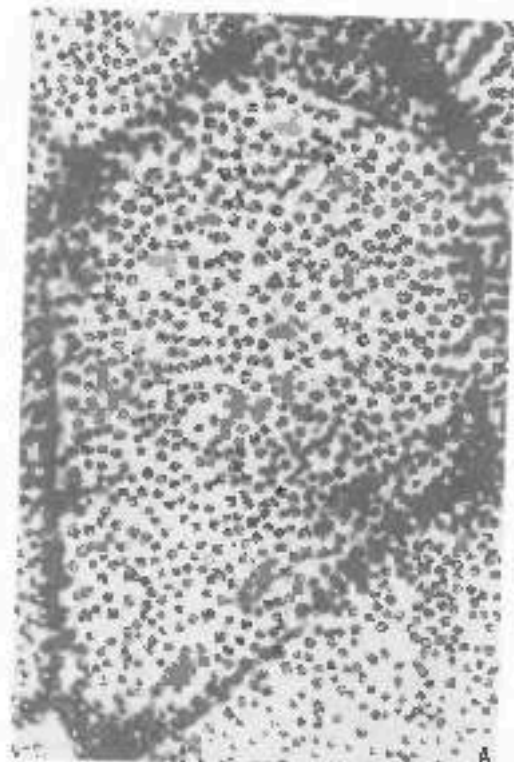


Рис. 13. Споры: а) оболочка тегументной клеткой полимера прироста (после обработки и концентрированной серной кислотой) (По Огородниковой, 1976, 1978).
 А, В, Г — вид с поверхности (Х 80, Х 1000, Х 18000), Б — внутренний (раз. площади < 2-кратное от площади зерно). (Х 10). Е — микроскопический вид. (Обозначения 200- по рис. 12).

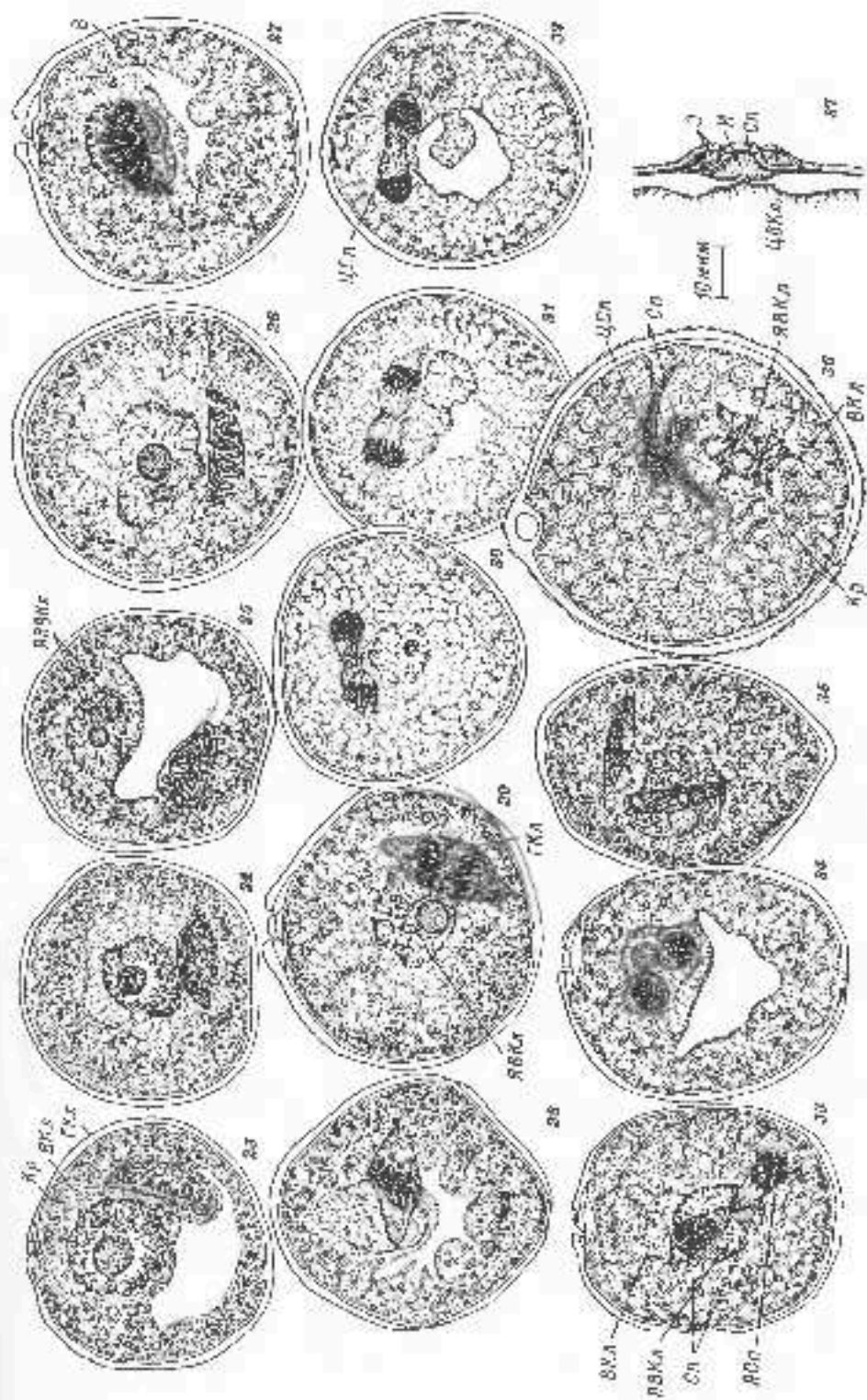


Fig. 15 (continued)

b

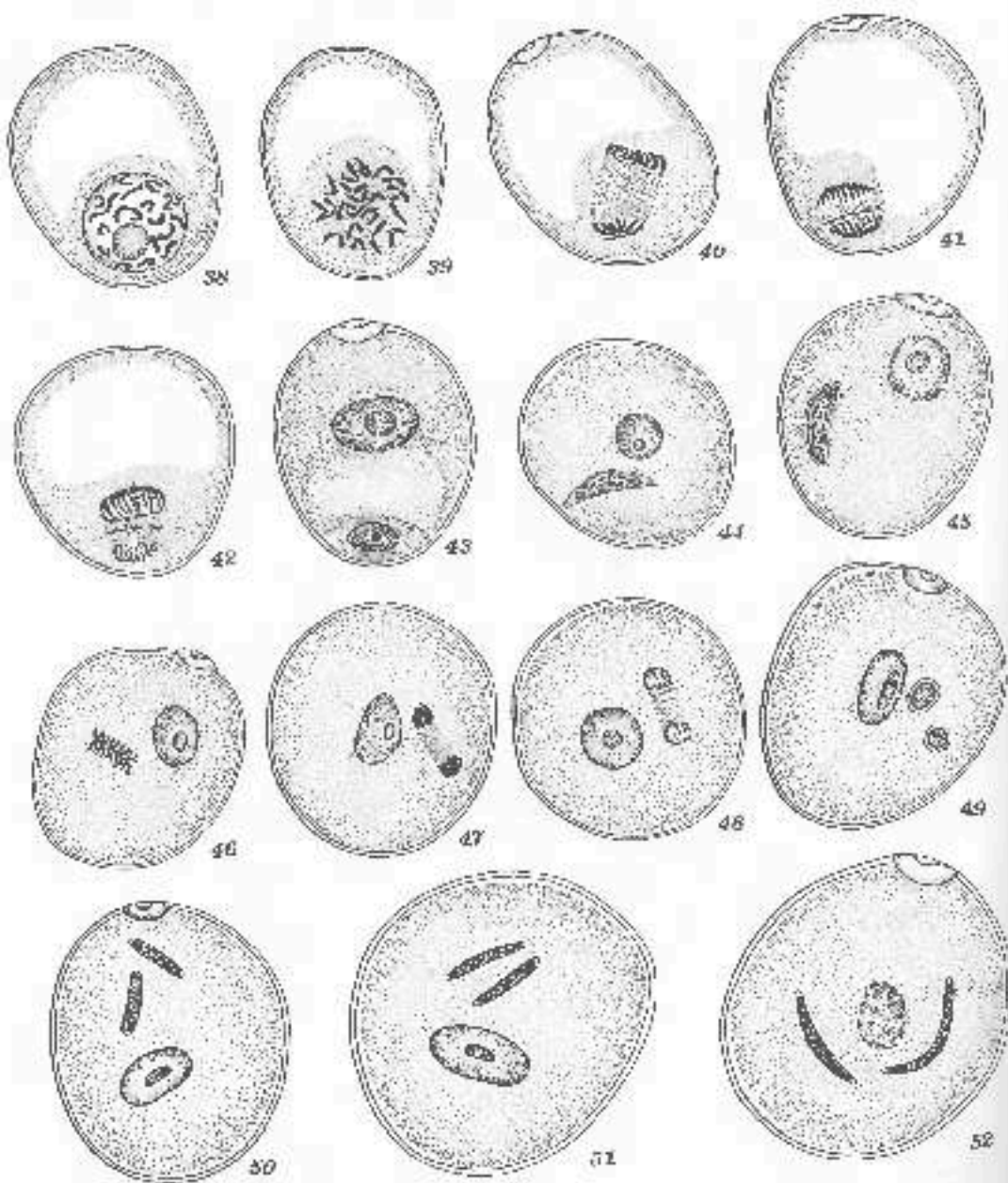


Рис. 15 (продолжение).

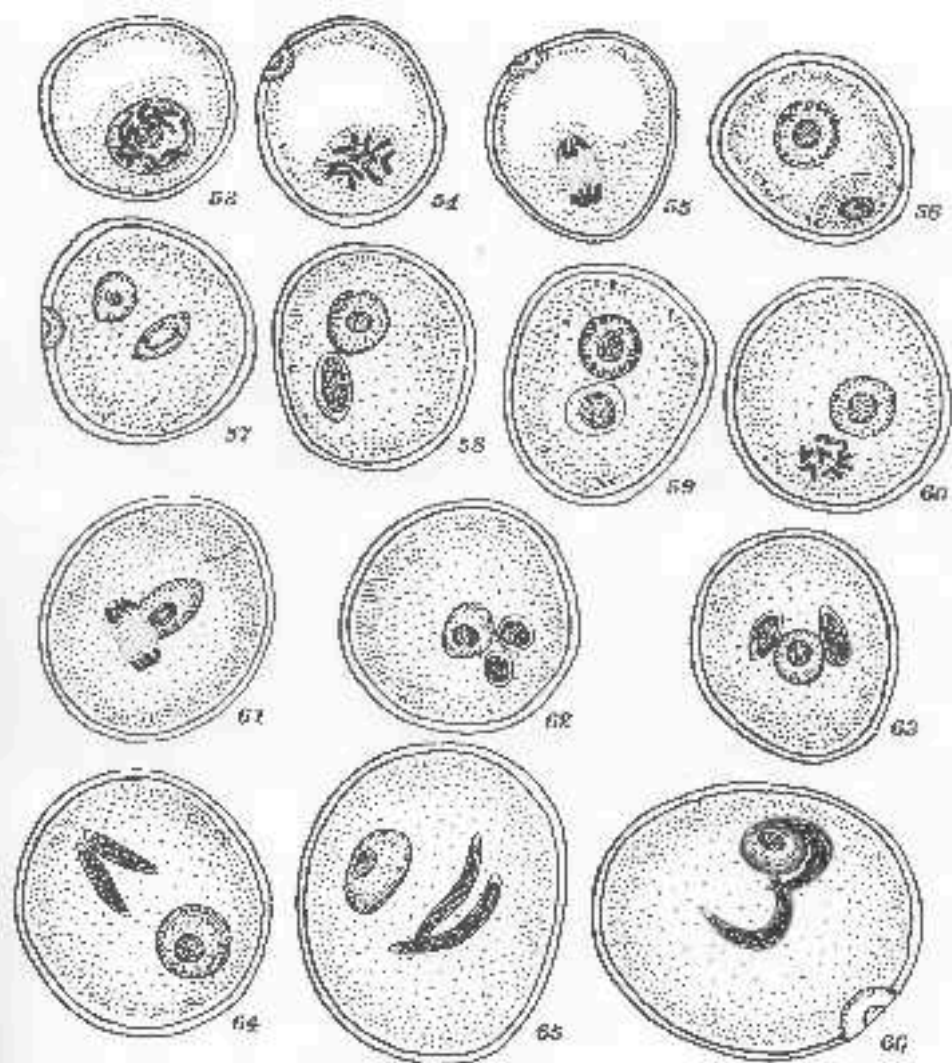
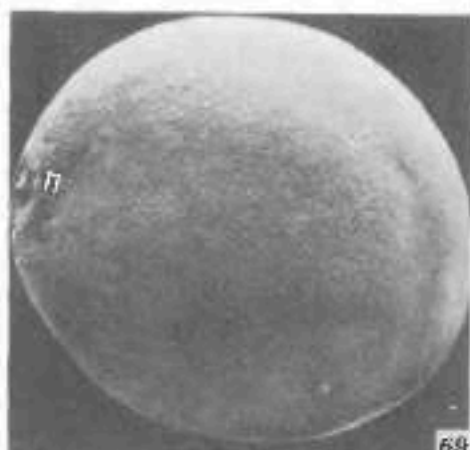


Рис. 15 (спульчатые).

Г



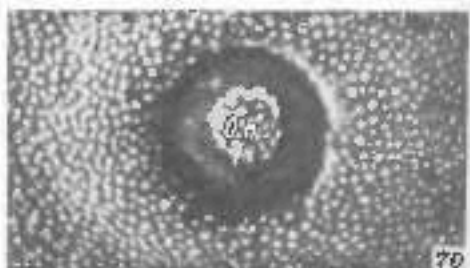
67



69



68



70

Рис. 15 (*Inpudovskone*).

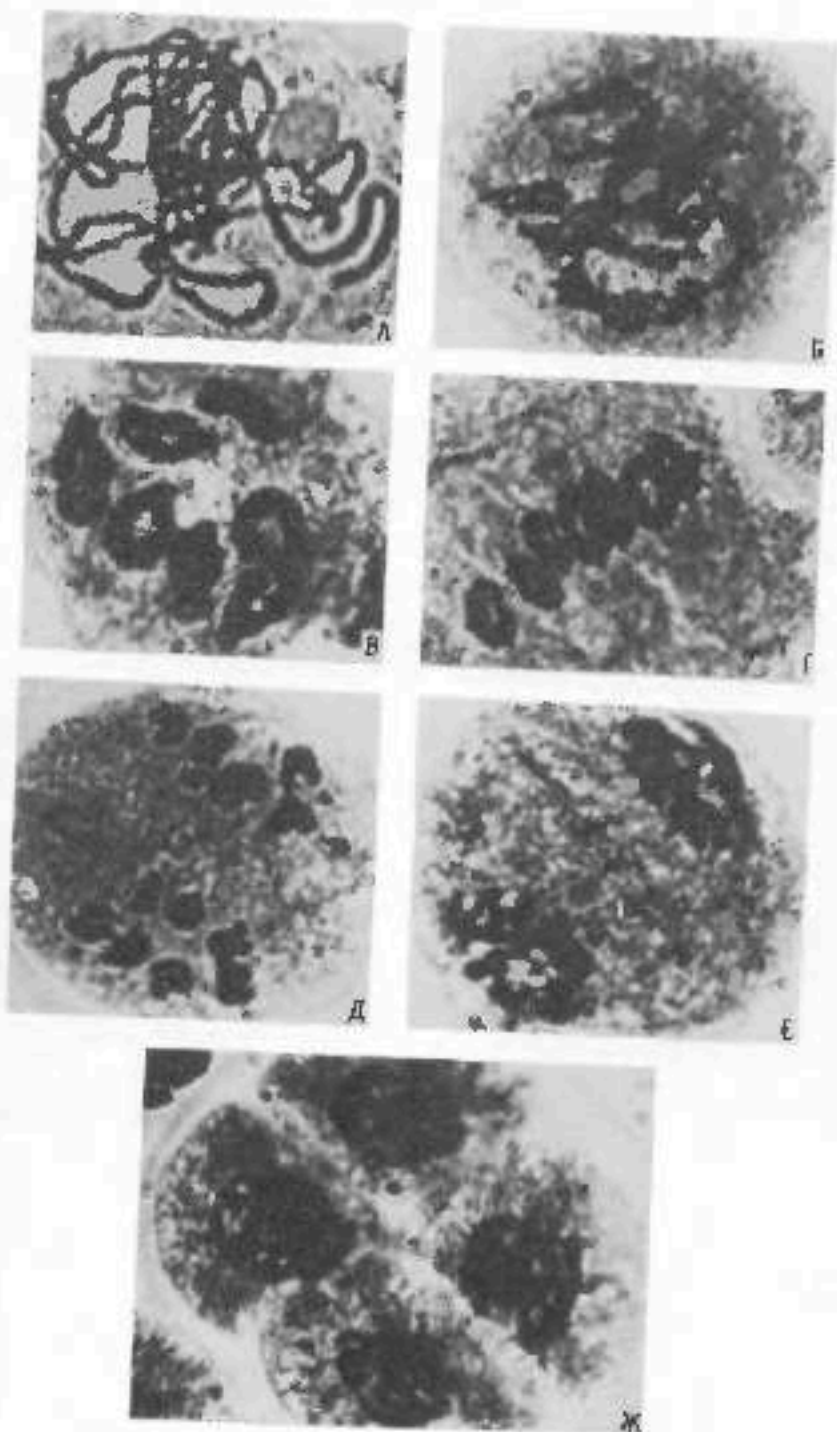


Рис. 16. I и II деления мейоза в микроооцитах двуклассового рака. (Из: Мешинич, Чеботарь, 1976).
 А — пакитин, Б — диплотема, В — диакинез (рядом 7 ядерных бинахсетин, один из которых ассоциирован с ядерным). Г — метафаза I, Д — анафаза I, Е — телофаза I, Ж — тетрада хромосом.

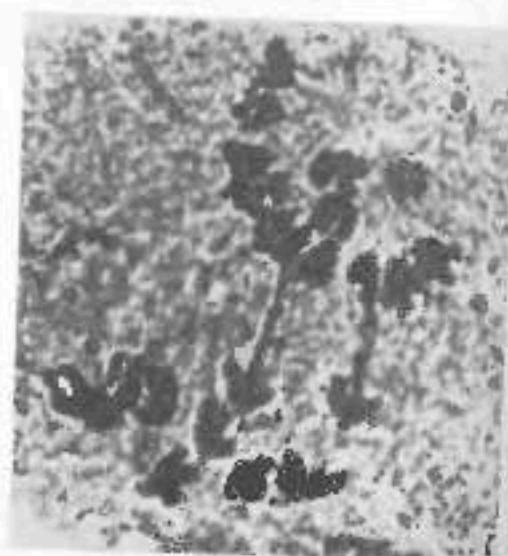
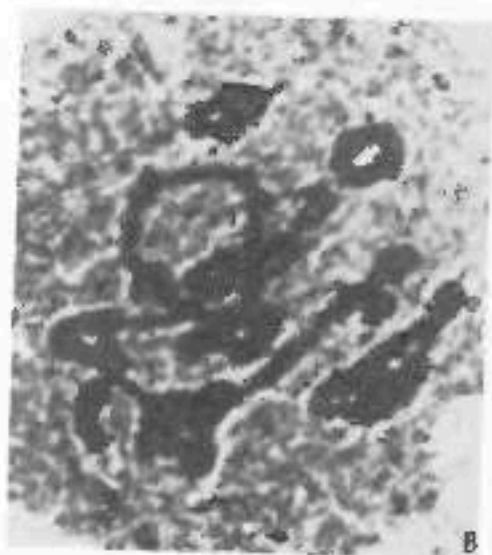
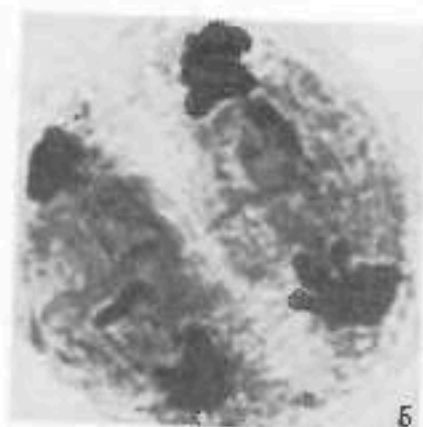
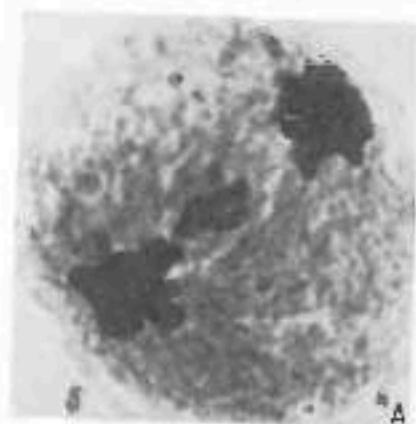
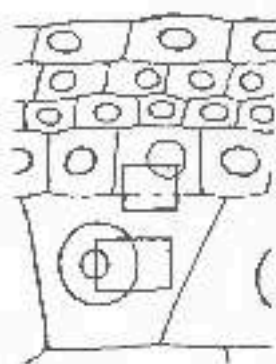
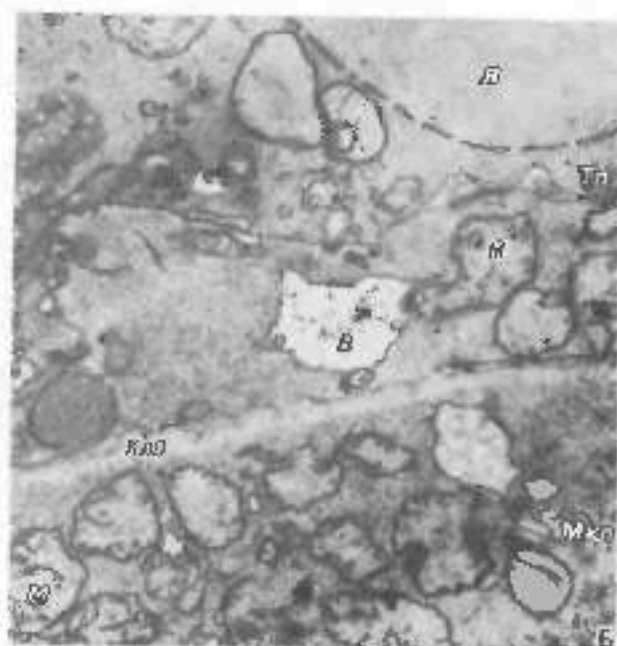


Рис. 17. Ооцитарное гаметогенез в яйцете делющейся рыби. (Гео. Малиновский, Чебоксары, 1970).

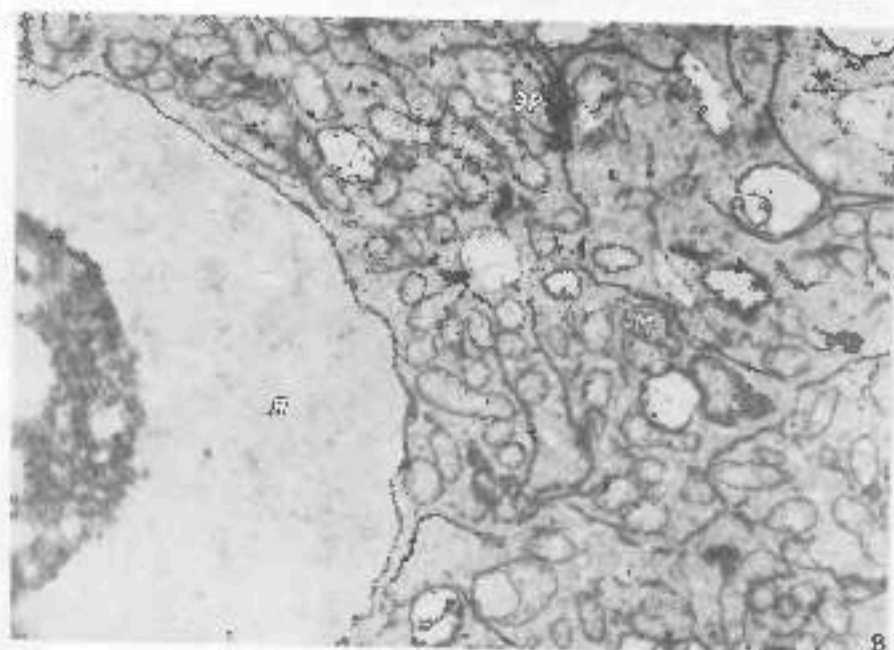
А — задержка гомологов между метафазой I, Б — задержка хромосом к метафазе II, В — задержка хромосом к метафазе II, Г — задержка хромосом к метафазе II.



А



Б



В

Рис. 18. Фрагменты микроспоровиды в эпидермисе кукурузы (по Коробову, Желуду, датские). А - схема выкладки эпидермиса кукурузы (прерывистой линией). Б - фрагмент микроспоровиды и прилегающий к нему эпидермис кукурузы. В - фрагмент микроспоровиды. Обозначения как на рис. 7, 8, 11.

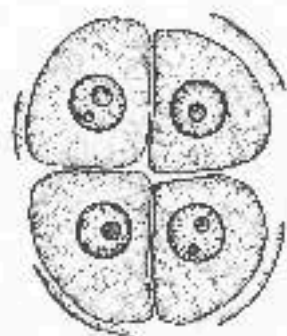
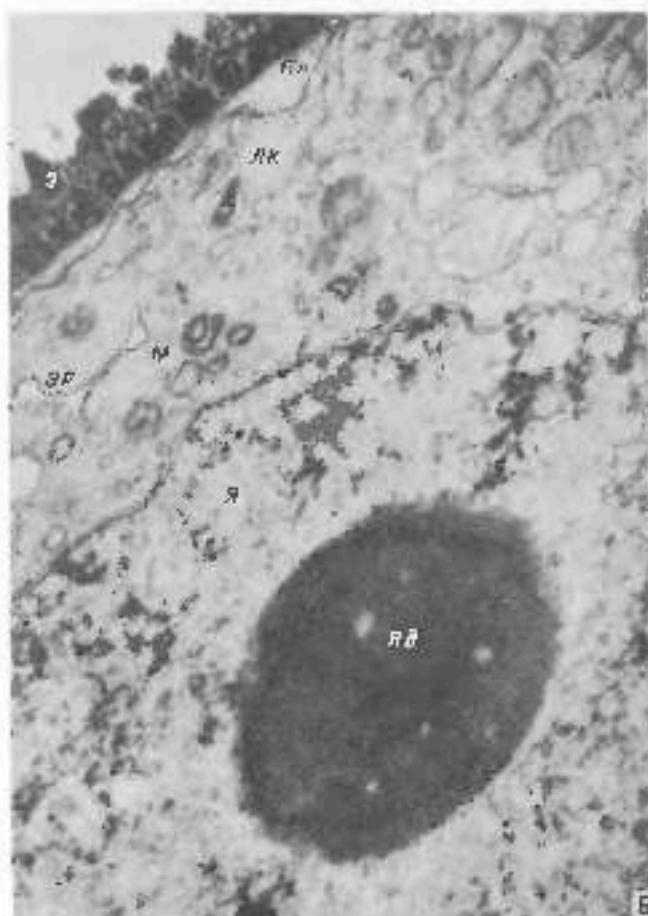
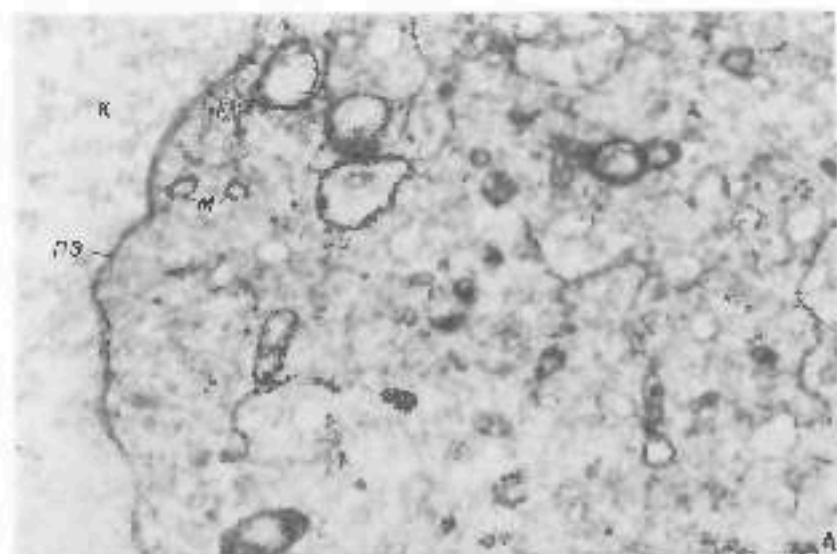


Рис. 19. Фрагмент тетрады диатомов мшечник (А, А' — сор: Диамант и Х(НН)) и фрагмент мшечника овса (Б, Б'). (Пы Осорогипинской, голубой, диаметр). ТЭМ.
 ПЗ — цитоплазма. Обозначения как на рис. 7, 8, 10 — 12.

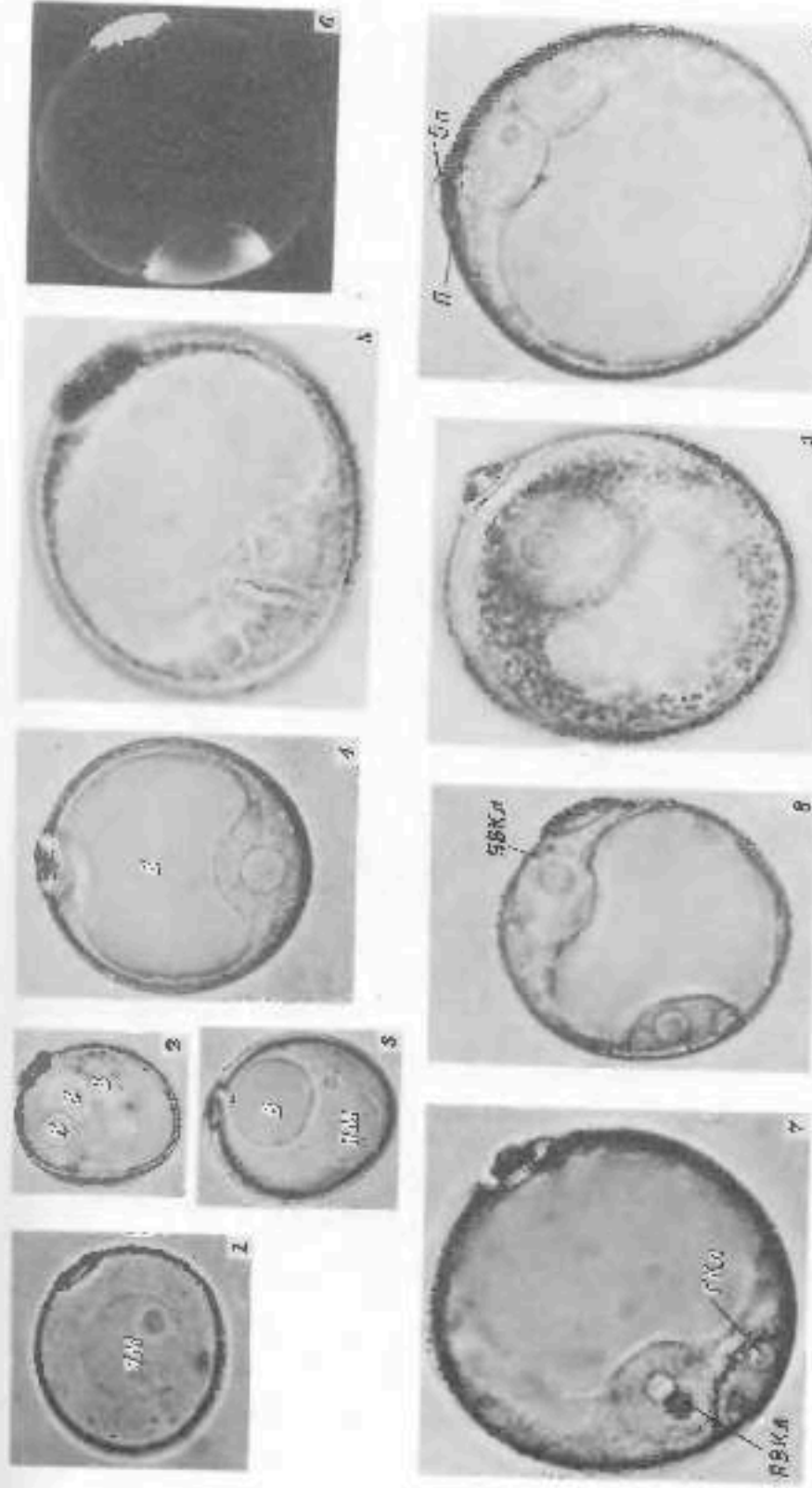


Рис. 23. Основные фазы развития личинок зародыша морской ежелики (*Paracentrotus lividus*) (по Романову, 1973; Огва, Кенрих, Савина). 1 — на стадии с первыми митозами; 2 — начало фазы клеточного деления; 3 — начало фазы клеточного деления; 4 — начало фазы клеточного деления; 5 — начало фазы клеточного деления; 6 — начало фазы клеточного деления; 7 — начало фазы клеточного деления; 8 — начало фазы клеточного деления; 9 — начало фазы клеточного деления; 10 — начало фазы клеточного деления; 11 — начало фазы клеточного деления; 12 — начало фазы клеточного деления; 13 — начало фазы клеточного деления; 14 — начало фазы клеточного деления; 15 — начало фазы клеточного деления.

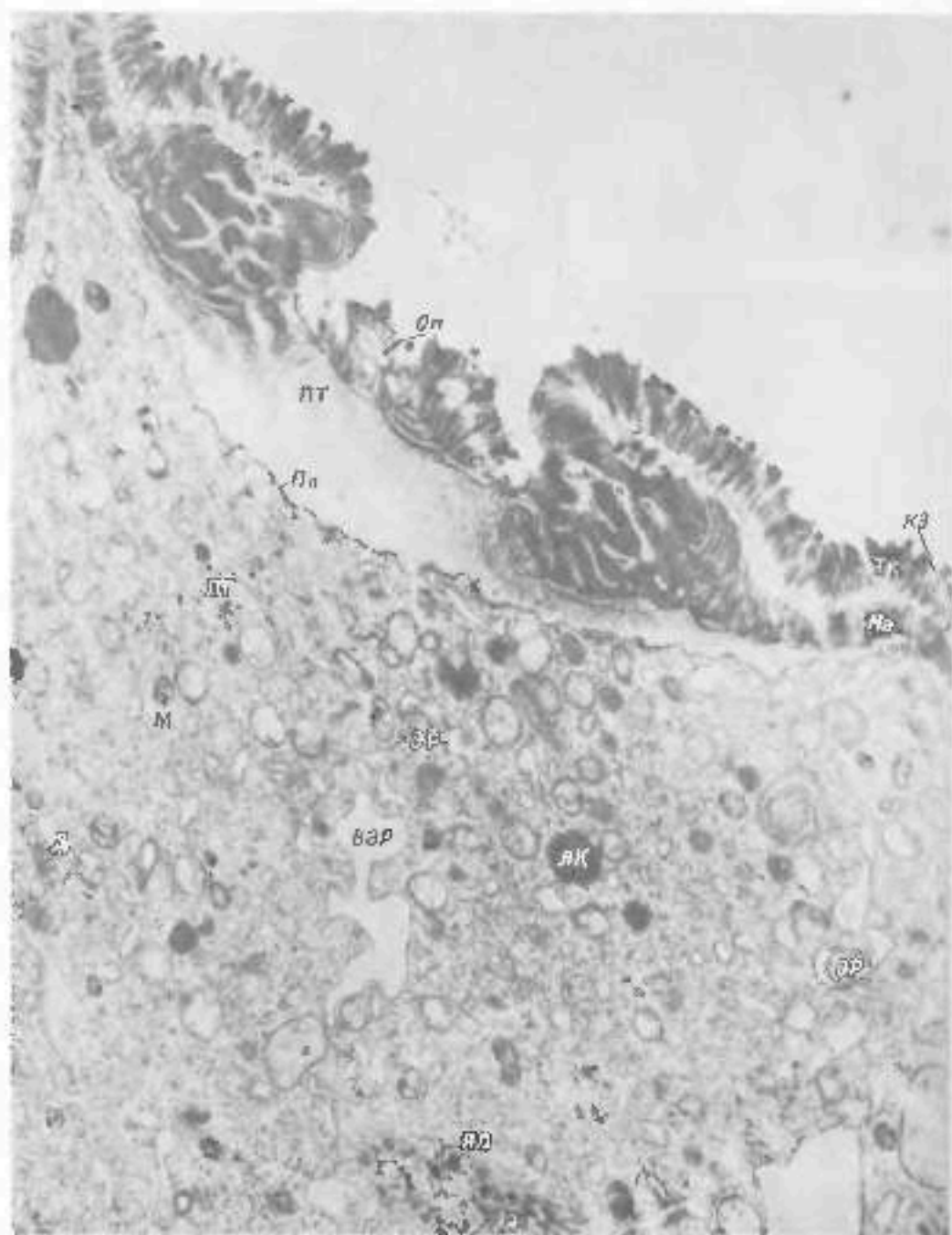
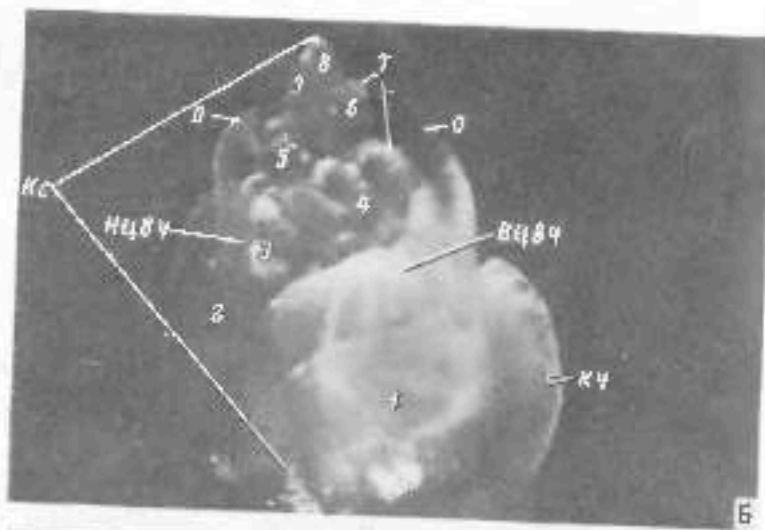


Рис. 21. Фрагмент кварцовой пленки (сорт Дриамант к 25011) в работе Гольд (×7000). (По Огородниковой, неточная датировка). ТЭМ.

ВЗР — вакуумоподобное расширение кристаллической решетки, КР — кристаллический, ЛК — латентная решетка, Пп — микропленка, Пп — микропленка, ПТ — поверхность Гольдмана, ПР — призматическая грань, Тк — текстура, ЛД — латентная решетка. Остальные обозначения как на рис. 7, 8, 11.



А



Б



В

Рис. 22. Колос развивающихся стадий формирования половых клеток (А) и отдельный колосок (Б, В). (По Батманов, 1974).
 Кс — яичник, КЧ — яичник, Р — яичник, 1—8 — номера скелета (Хитинизация обозначена как на рис. 4).



Рис. 23. Фрагмент эндоспермного зерна пшеницы (сорт Динамо) к 25019) в фазе деления ресептивных клеток (по Огородниковой, неопубл. данные). ТЭМ.

Як — вакуоли, П — пластиды с крупными крахмальными зёрнами, З — митохондрии, Н — ядро. Остальные обозначения как на рис. 6, 7, 12.

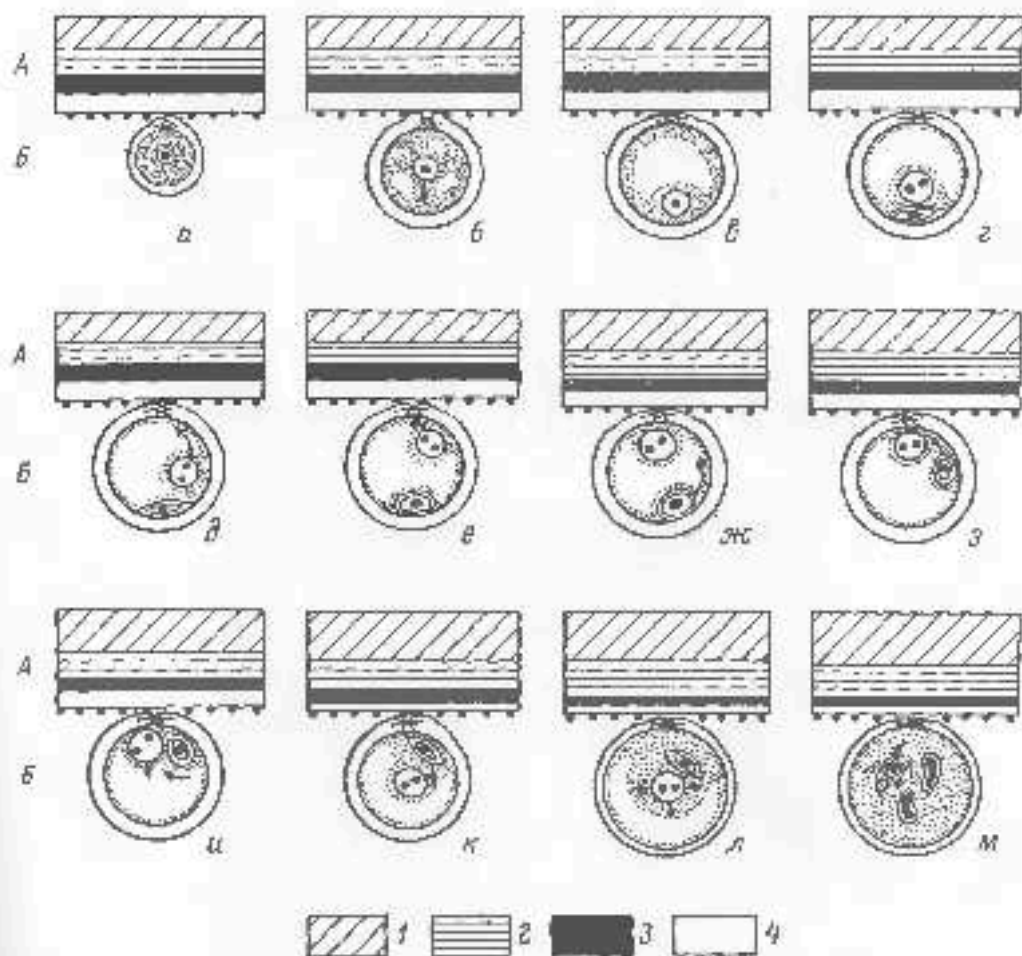


Рис. 24: Движение клеток и ядер в микроспоре и пыльцевом зерне *Tilia* (Л. Полянский, Гаврилов, 1985).

А — стенка пыльника, В — микроспора, пыльцевое зерно, 1 — микроспора, 2 — микроспора, 3 — средний этап, 4 — микроспора и микроспора. Стрелки — направление движения клеток и ядер, а — м — последовательные стадии развития от микроспоры до зрелого пыльцевого зерна.

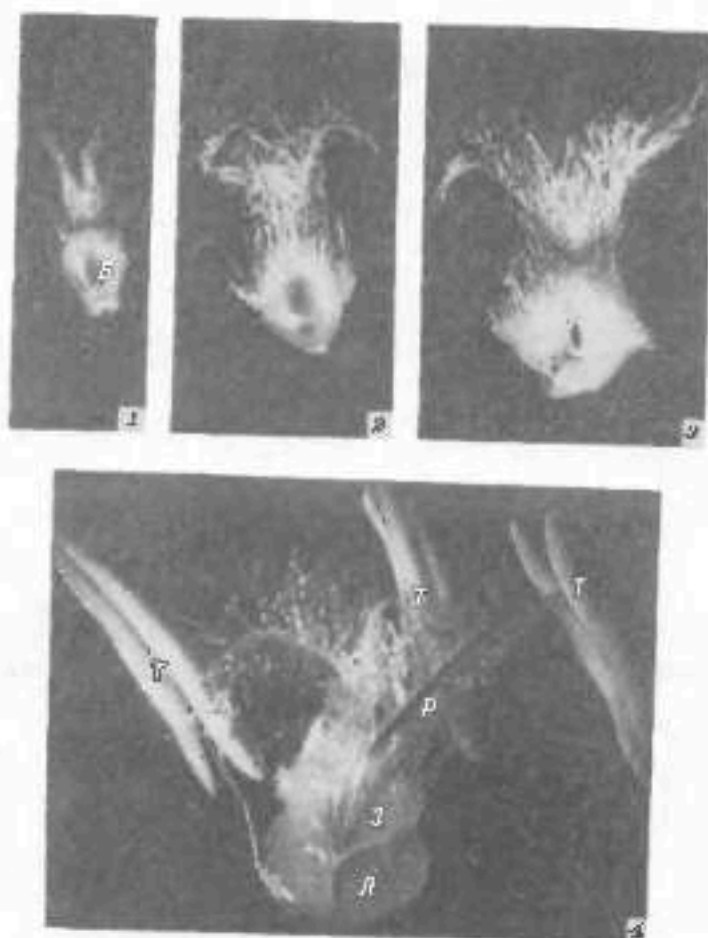
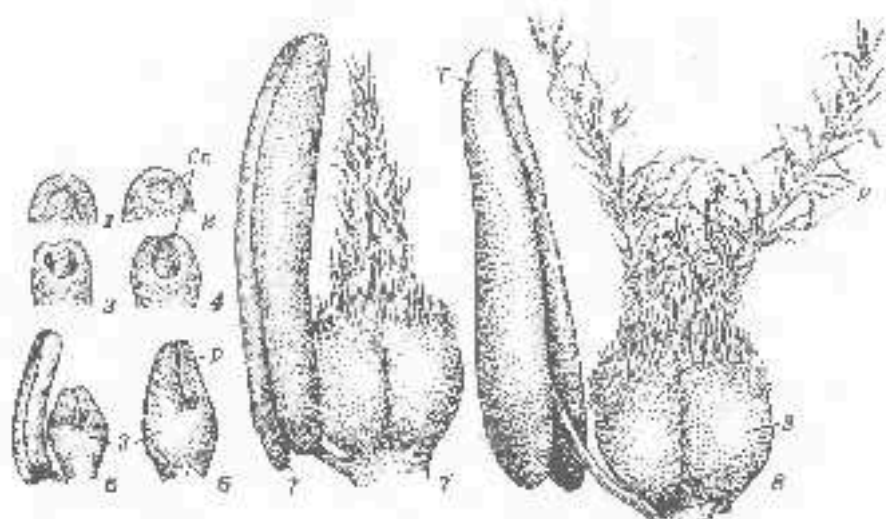


Рис. 26. Стадии (1—4) развития нервной системы.
 Б — мозг, П — глаз, Л — сердце, Р — сердце, З — сердце.

А



Б

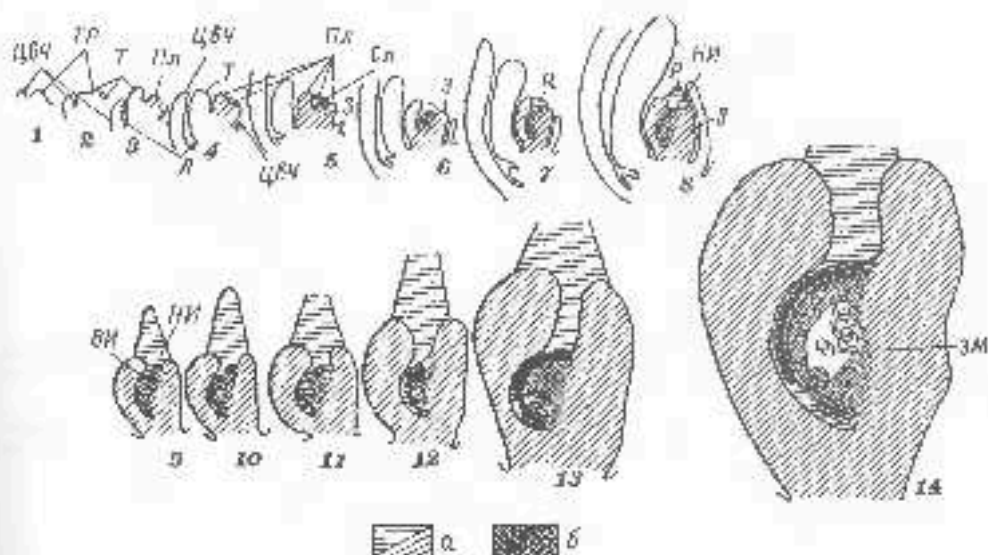


Рис. 26. Различные этапы развития семян (А, 1—6) и семяночного аппарата (Б, 1—14) (сорт Димант). (По Визитиной, 1974).

ВН — внутренний интрузиант, ЗМ — зародышевый мешок, ВН — наружный интрузиант, ПЛ — плодоник, Сп — семяпочка, ТР — чашечка, ПЧ — прикреплённая чешуя, а — андро, б — гевглия. Остальные обозначения см. на рис. 25

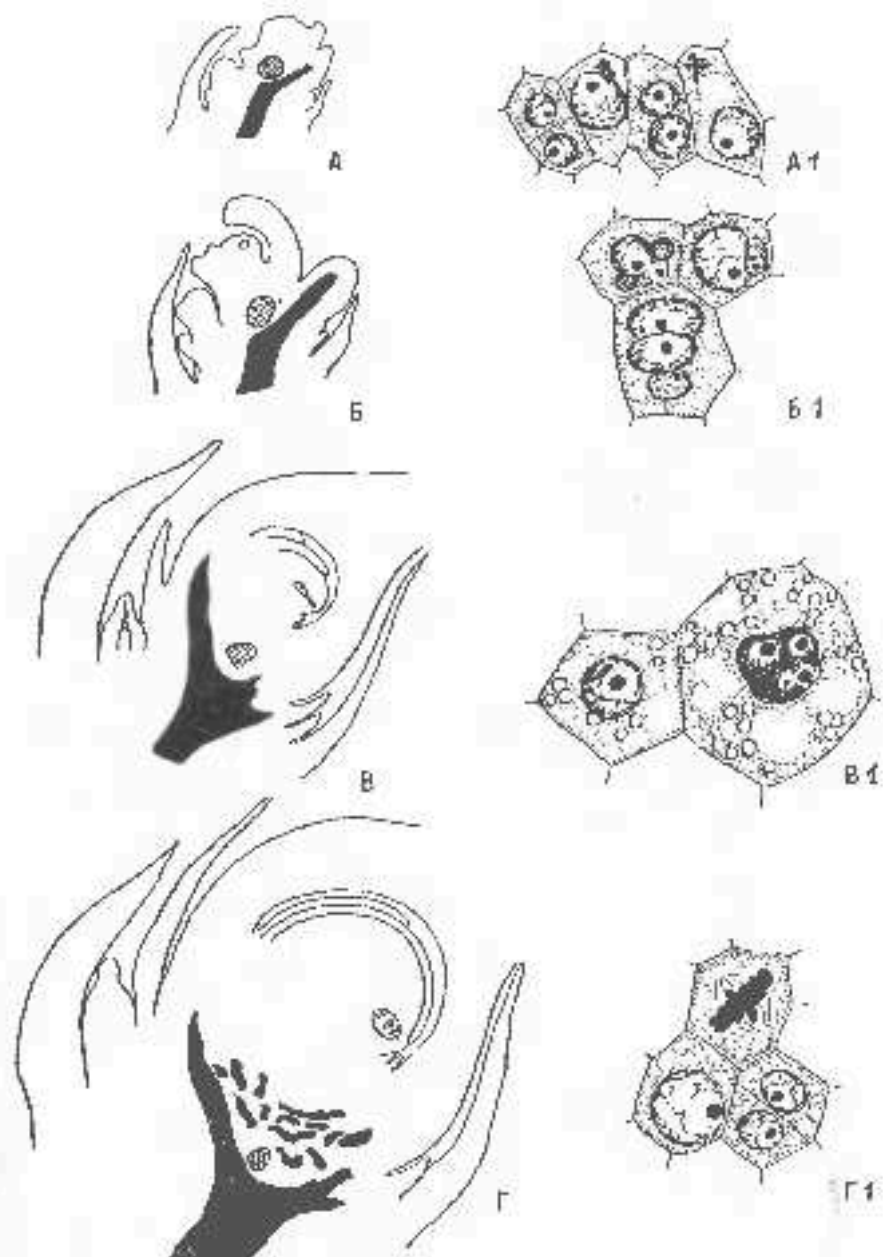


Рис. 26. Схемы строения женского колоска и цветка кукурузы на разных стадиях развития. (По Коробовой, 1982).

А — микрорентгеновской буптирогенной ткани, Б — микрорентгеновской ткани, В — микрорентгеновской ткани, Г — микрорентгеновской ткани. А1, Б1, В1, Г1 — микрорентгеновские снимки зон передаточных клеток. А1, Б1, В1, Г1 — микрорентгеновские снимки зон передаточных клеток.

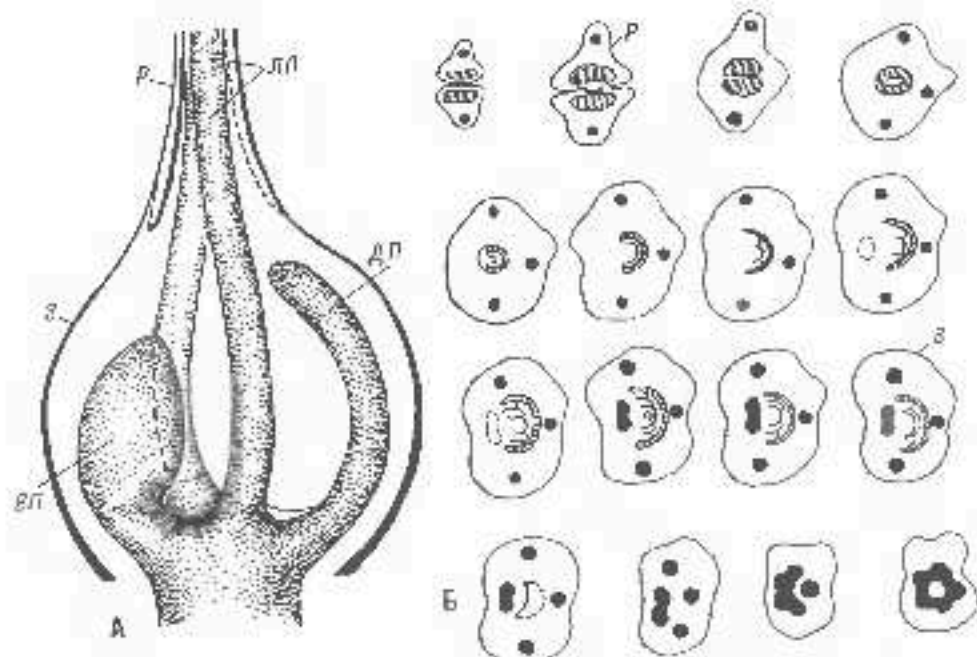


Рис. 29 Проводящая система задней линии. (По Батыгиной, 1974).

Л — схема промежуточных пучков, Б — анатомические срезы задней линии, ДП — дорсальный пучок, ВЛ — вентральный пучок. Остальные обозначения см. на рис. 26, 27.

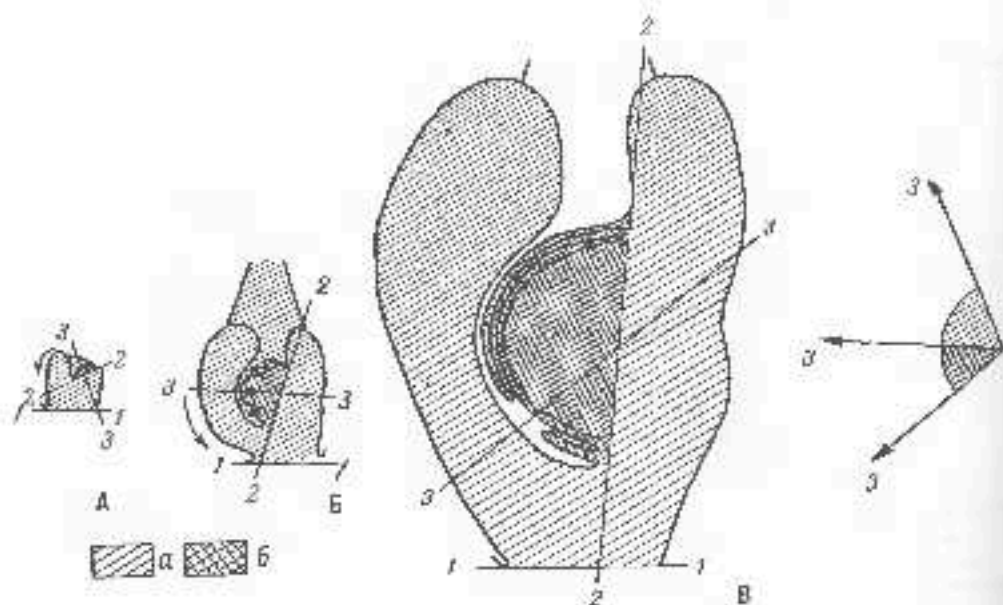


Рис. 30 Схема поворота сенсорного аппарата в ходе ее развития. (По Батыгиной, 1974).

А — стадия нервно-мышечного бутерфа, Б — архиспинальный пучок, В — зрелый зерадешетатный пучок. 1 — сенсорный орган, 2 — латеральная линия, 3 — дорсальный пучок, 4 — вентральный пучок. Штриховка (а, б) та же, что и на рис. 26.

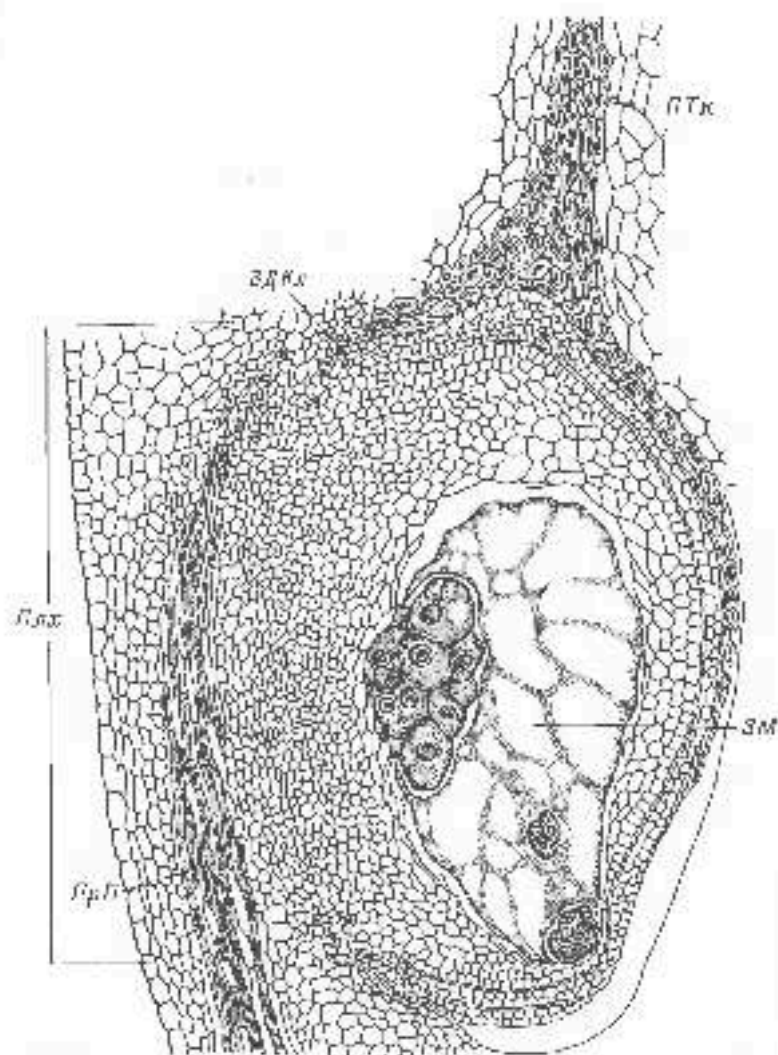


Рис. 32. Соплощение между величиной угла поворота андактиотропной осимпеты, клетки и зрелым зародышным мешком. (По Савицкой, Петровой, 1963, с. 124.)

ЗДКЛ — зона дробных клеток, ЗМ — зародышный мешок, ПЛХ — пластид хлоропласта, ПТК — проводящая ткань, ЗРП — зародышная почка.

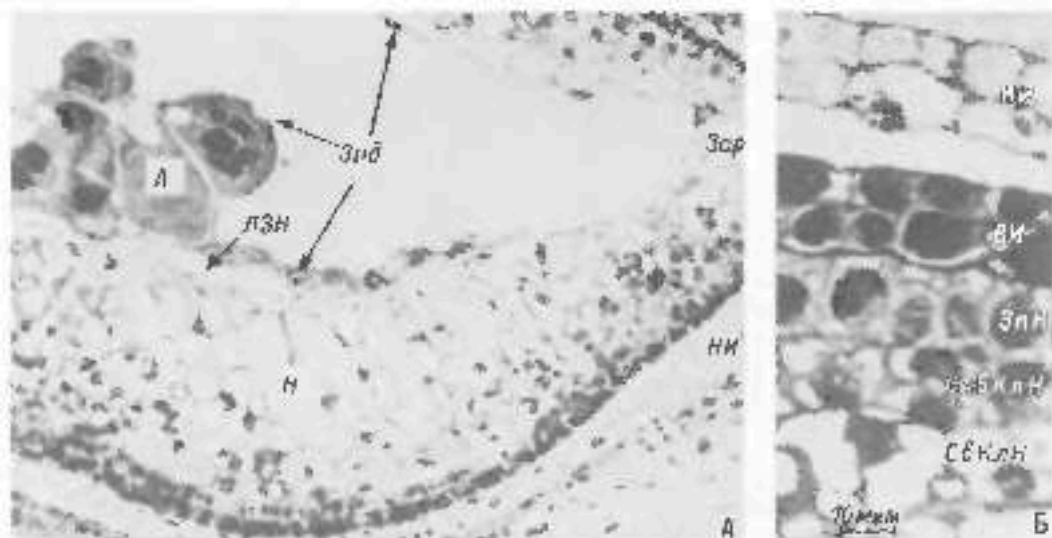


Рис. 33. Слизнячки личинки на стадии 2-клеточного зародка и многоклеточной эмбрионарии.
(По Vorster, 1974, с изм.).

Рис. 34. Разрушение перекристаллизованных кластек пеллелусов, прилегающих к зародышевому мешку, с образованием вторичной зиготы (H. Nishida, 1979, с. 694). [39]

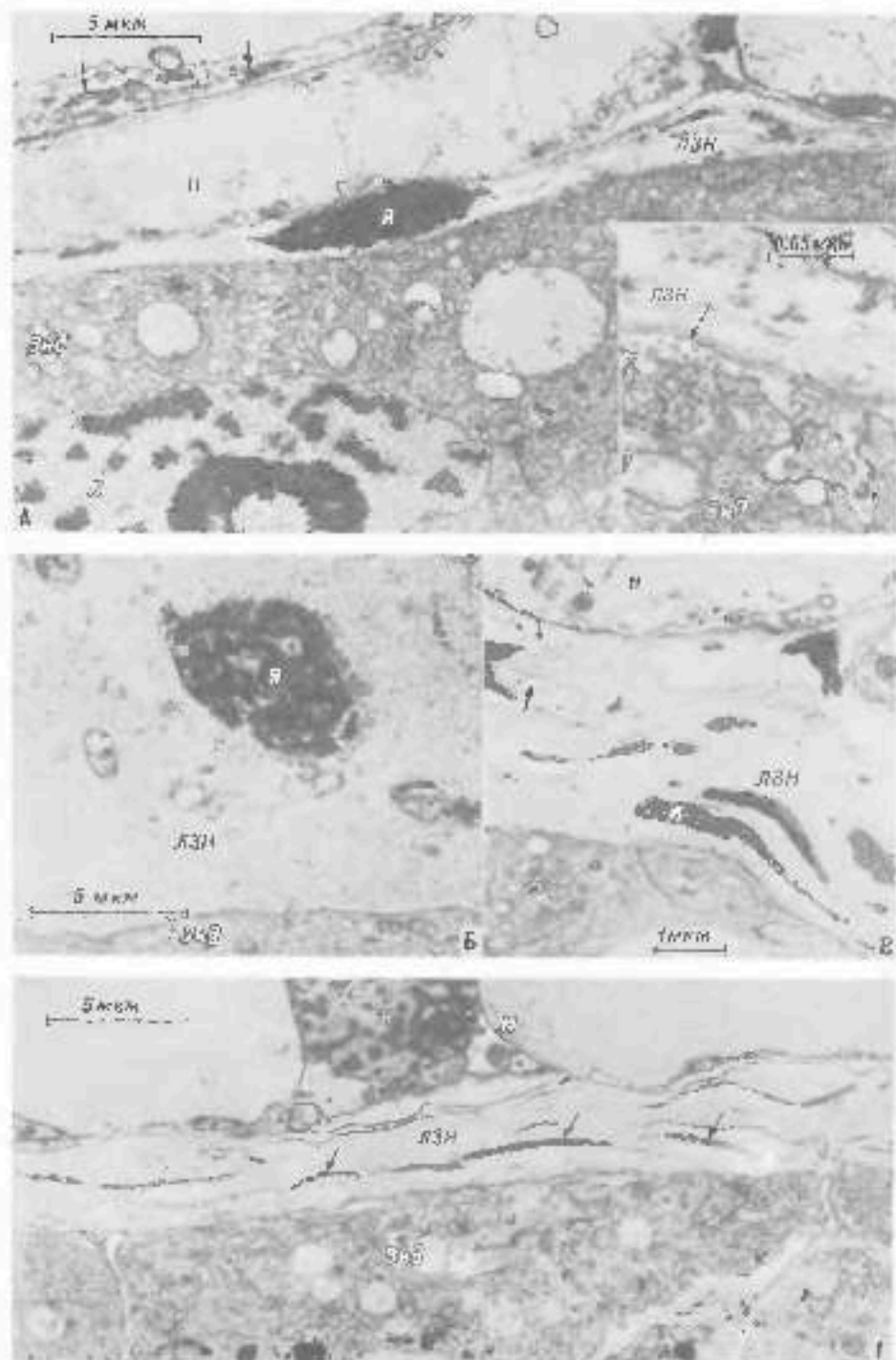


Рис. 34 (продолжение).

сетчатая ретикула (стрелки указывают на нее); на правой стороне — рибосомы (маленькие темные точки) и полириды (большая стрелка) и полириды (маленькие стрелки); В — фрагмент диссимирующей зоны, прилегающей к ядерной мембране и содержащий рибосомы (стрелки); Н — фрагмент нуклеола и область ядра; ЛЗН — лизосомы; М — митохондрия; стрелки указывают на диссимирующую зону, содержащую клеточные ядра; стрелки указывают на разрушенные мембранные структуры (стрелки); В — фрагмент диссимирующей зоны, прилегающей к ядерной мембране, стрелки указывают на окислительные тела; стрелки указывают на окислительные тела (стрелки) — окислительные, диссимилирующие ядра. Обозначения как на рис. 33.

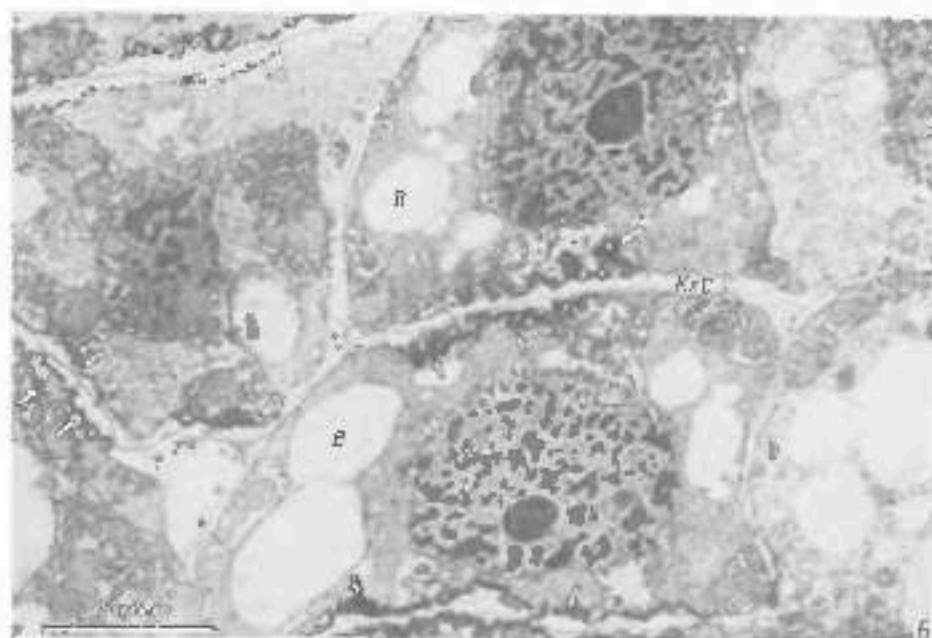
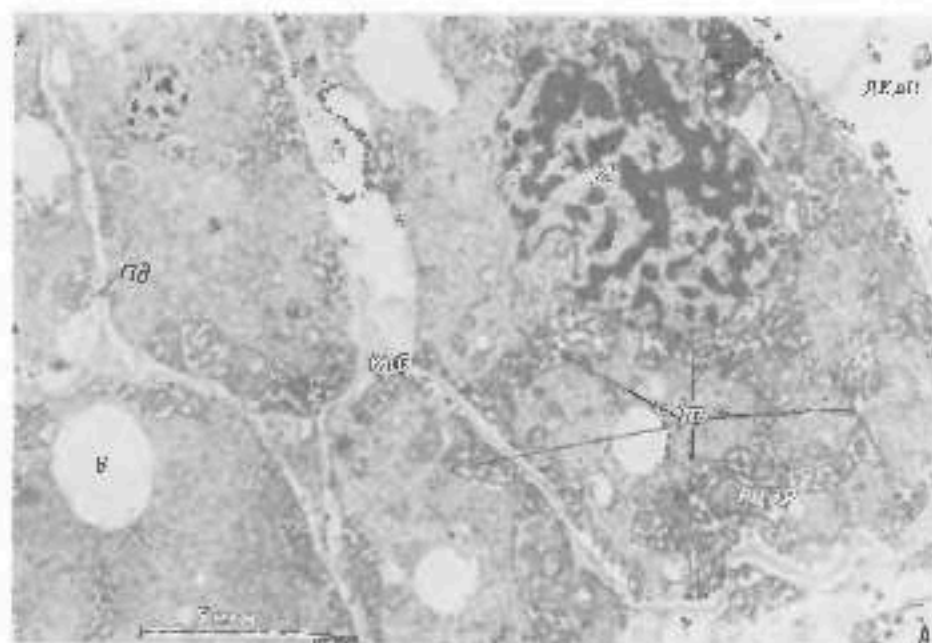


Рис. 10. Внутренние клетки эндодермы зерновки спящего червя 1-2 сут после оплодотворения (А, Б); электронно-микрофотографии иллюстрируют различные стадии эмбриона. (По Шмидту, деугуба, 1967г.)

Паренхиматозные пространства, переходящие в расширенные дикстеры $ДР$ и связанные через плазматические контакты с тканями ме-эпидермальной ткани. (Эпидерма - начало доральной экстензии эпидермальной ткани). $П$ - вакуола, $ЛД$ - липидная капля, $РДР$ - диктерия, $В$ - вакуола, $ПД$ - паренхиматозная клетка, $РДР$ - расширенная диктерия эндодермальной ткани, $В$ - вакуола.

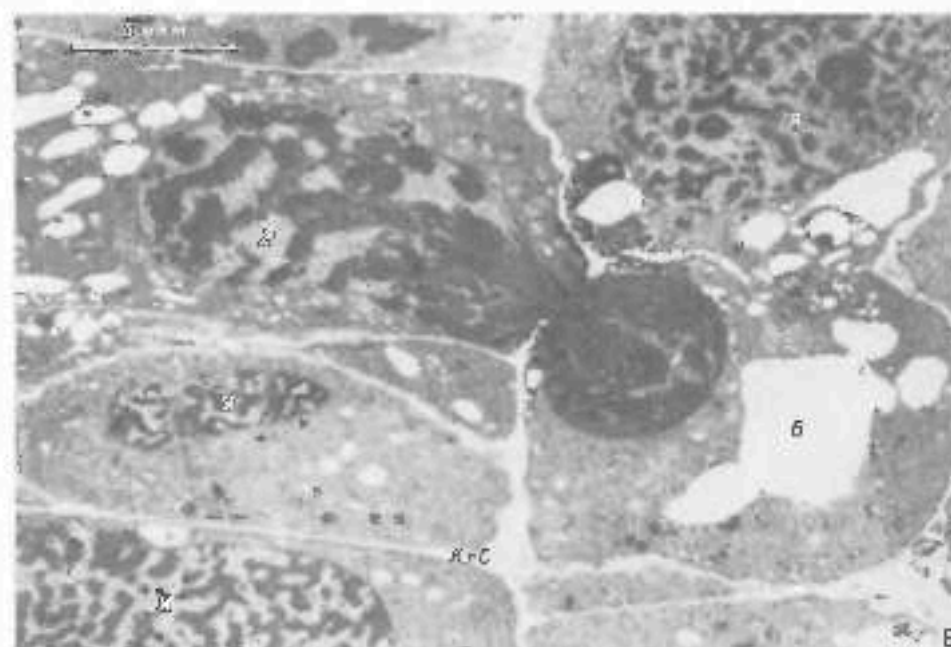
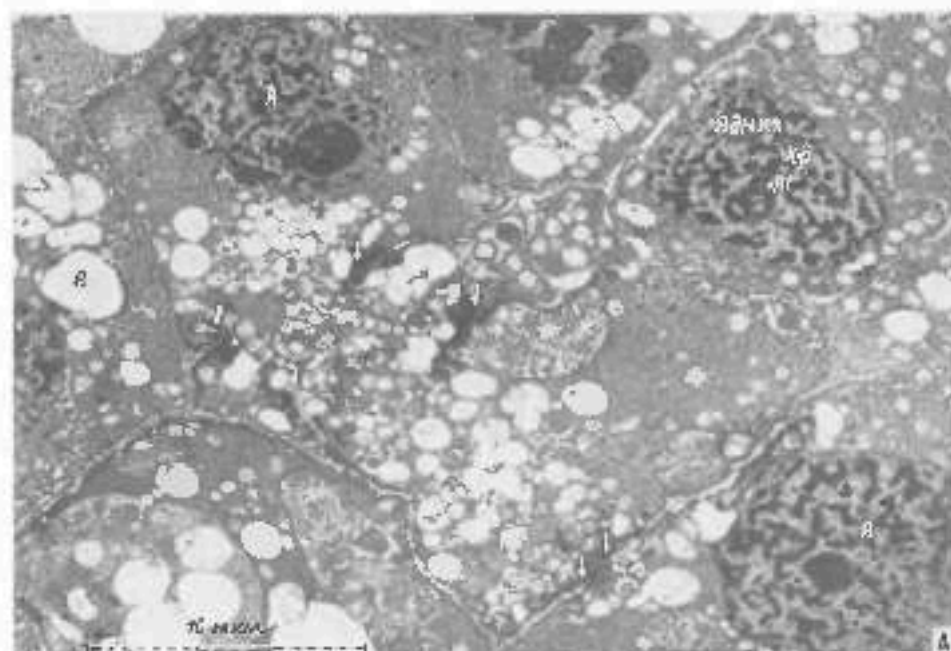


Рис. 16. Внутренние дегидрирующие клетки гуттуса зародка цыпленка через 1—2 сут после инъеции. (По Шварцку, неопубл. данные). ТЭМ.

А — обширные цитоплазматические включения (осредки), соединенные с эндоплазматическим ретикулумом, В — цитохомы, образующиеся через канал, где митохондрии — сближенные участки клеточных стенок. Бр — кристаллы, ЯСНКА — ядрышко эпителлоидной клетки. Остальные обозначения как на рис. 3а.

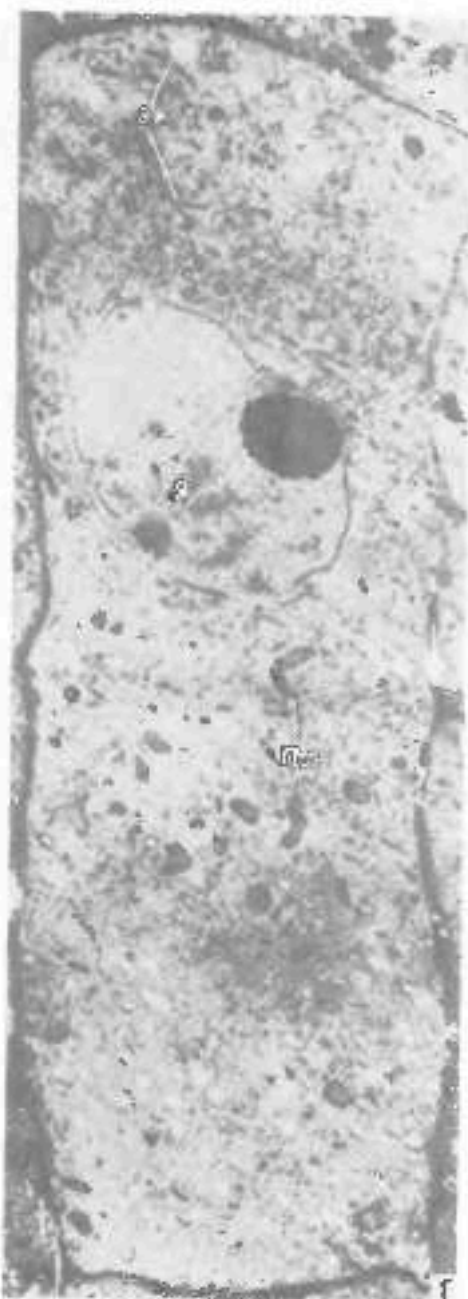
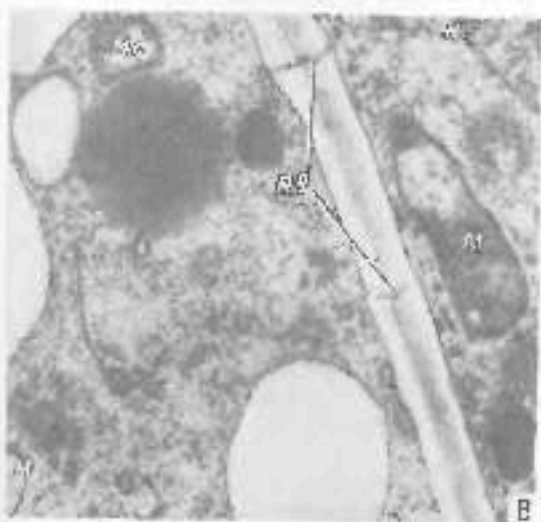
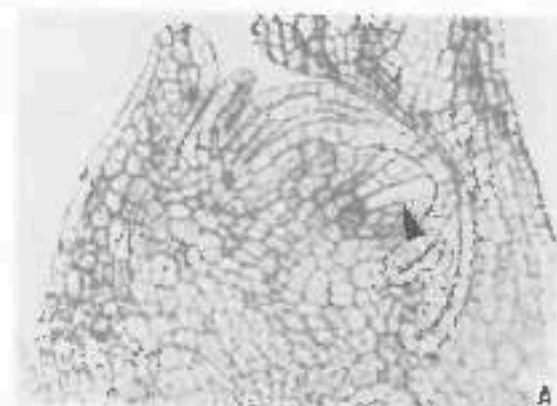


Рис. 36. Меллеспориди кукурузы и его строение. (По Kiser, 1979, в пер.) А — СМ, Б — ФФ₁
В, Г — Г-М

А — сопяпычка с метаспропитом (баранка), Б — флуоресценция в клеточной стенке *клеточники* (х 720). В — клеточная стенка метаспропита в халазальном его конце, окрашенная алмазом (х 51600). Г — прозрачные чешуи метаспропита, окрасившие его плазморулу (х 4600). М — митохондрия, МС — халазосагит, ПД — плазмодисма, ЗР — эндоцитотический ротовой аппарат. Остальные обозначения даны на рис. 33, 35.

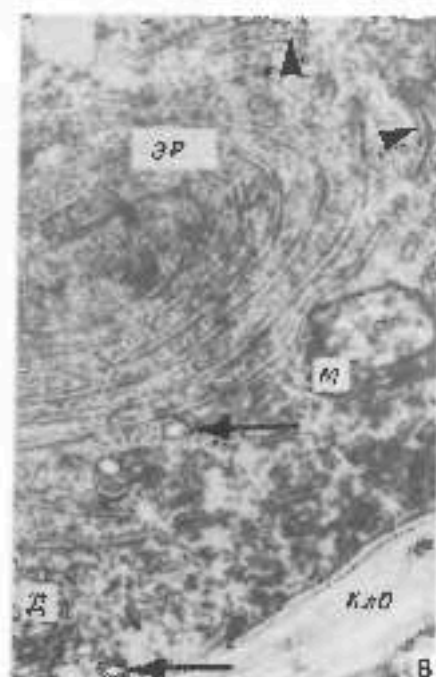
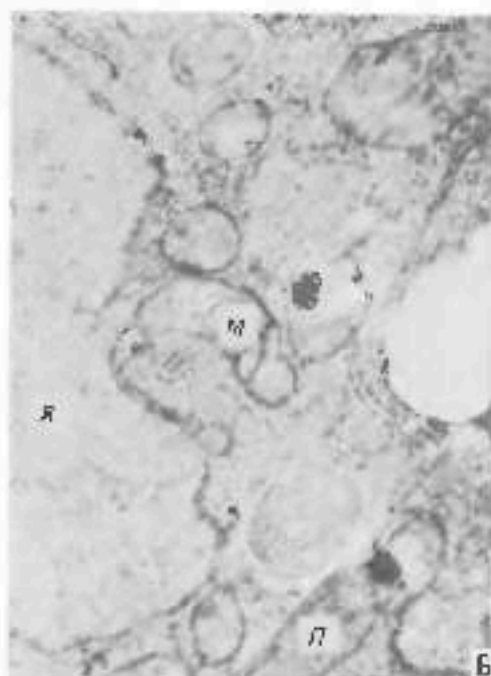
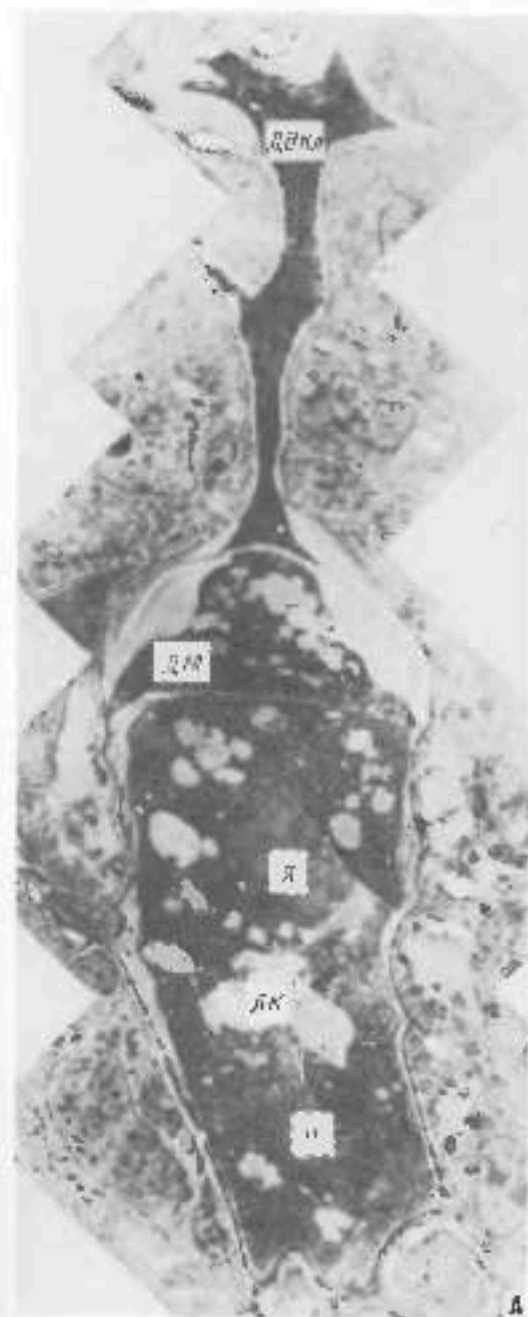


Рис. 41. 2-летний зародышевый миток кукурузы. (По Risset, 1979). ТЭМ.

4 — 2-летний зародышевый миток, выдерживающий микротера в клеточных клетках, с четко выраженными элементами плазматической мембраны (X 25000). Я — фрагмент 2-клеточного зародышевого митка с широким ядром, богатым рибосомами, и хорошо развитыми остатками цитоплазмы (X 25000). Я — начало дикомпартиментной системы ЭР (каждый отдел содержит свои дикомпартиментные структуры); структура цитоплазмы (внутри) напоминает карбонильную структуру (X 50000). Д — дикомпартиментная мембрана, КЛД — клеточная оболочка. ДК — дикомпартиментная мембрана, П — плазматическая мембрана. Остальные обозначения как на рис. 33, 37, 39, 40.

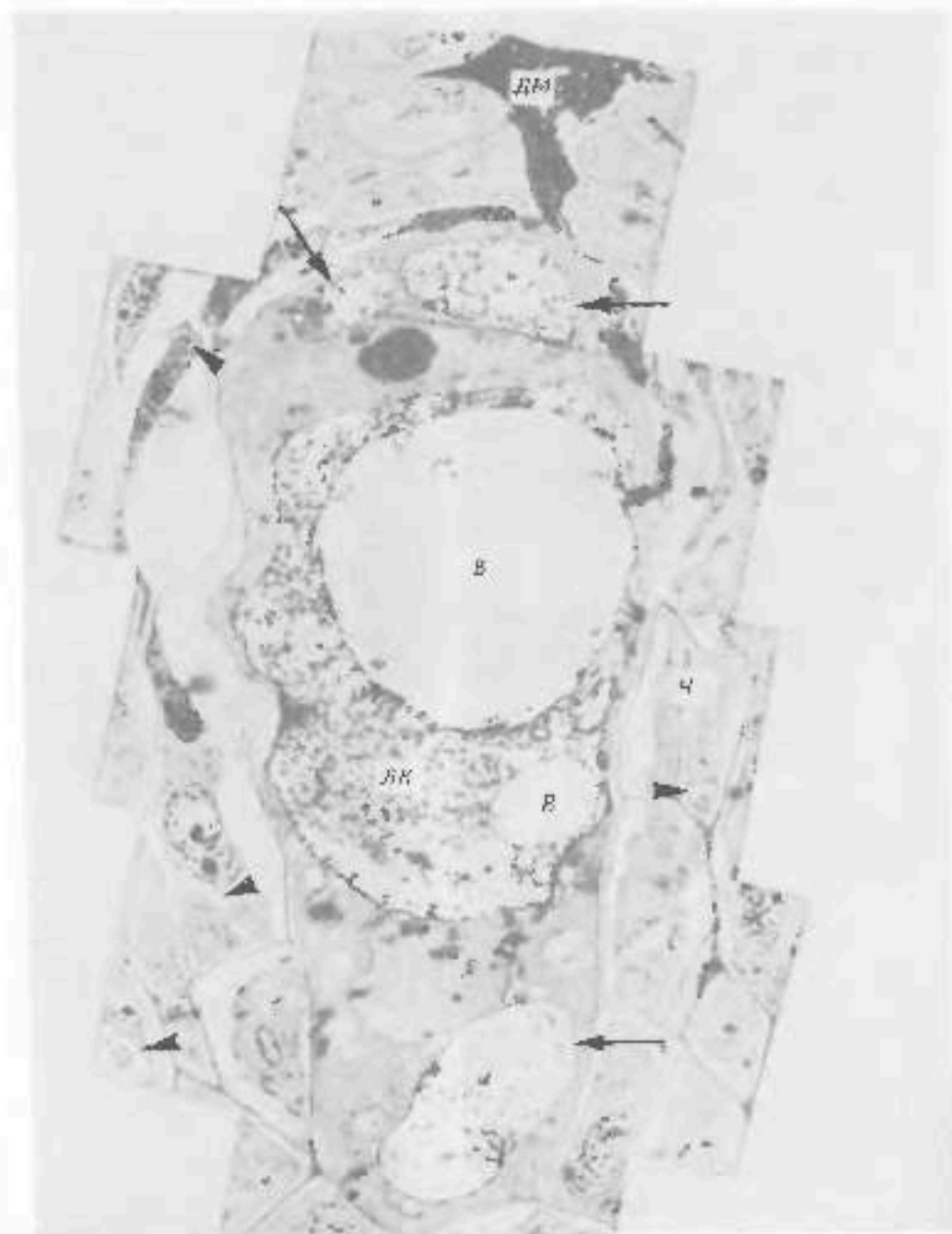


Рис. 42. Электронный микрофотограф эпидермиса кукурузы ($\times 27000$). (По Russel, 1979) ТЭМ.

Электронный микрофотограф эпидермиса кукурузы, живым пространством детектированными электронами, в центре которого расположен вакуолярный комплекс, образуемый большой центральной вакуолей; вокруг вакуоли эпидермисный митохондриальный комплекс (стрелки), и клеточные структуры, признаки старения, увеличивается число вакуолей (клеточный вакуолярный комплекс) увеличивается количество вакуолей (клеточный вакуолярный комплекс) увеличивается количество вакуолей (клеточный вакуолярный комплекс). Обозначения: как на рис. 33, 37, 40.

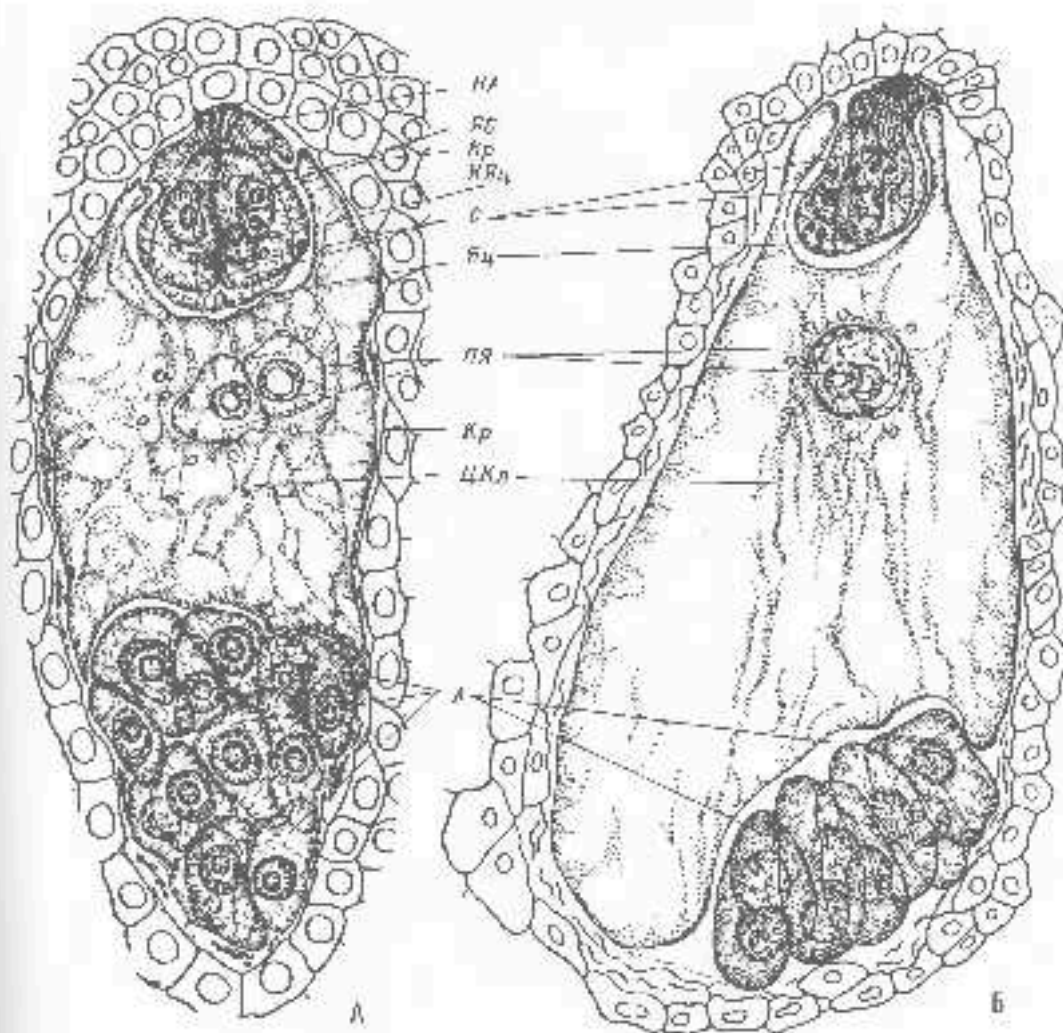


Рис. 43. Зародышевый мешок пчелы. (По Гаттаской, 1974).

А — профиль 4-й фолликулы, В — эндос (соответственно Гаттаской). Обозначения см. на рис. 37, 38.

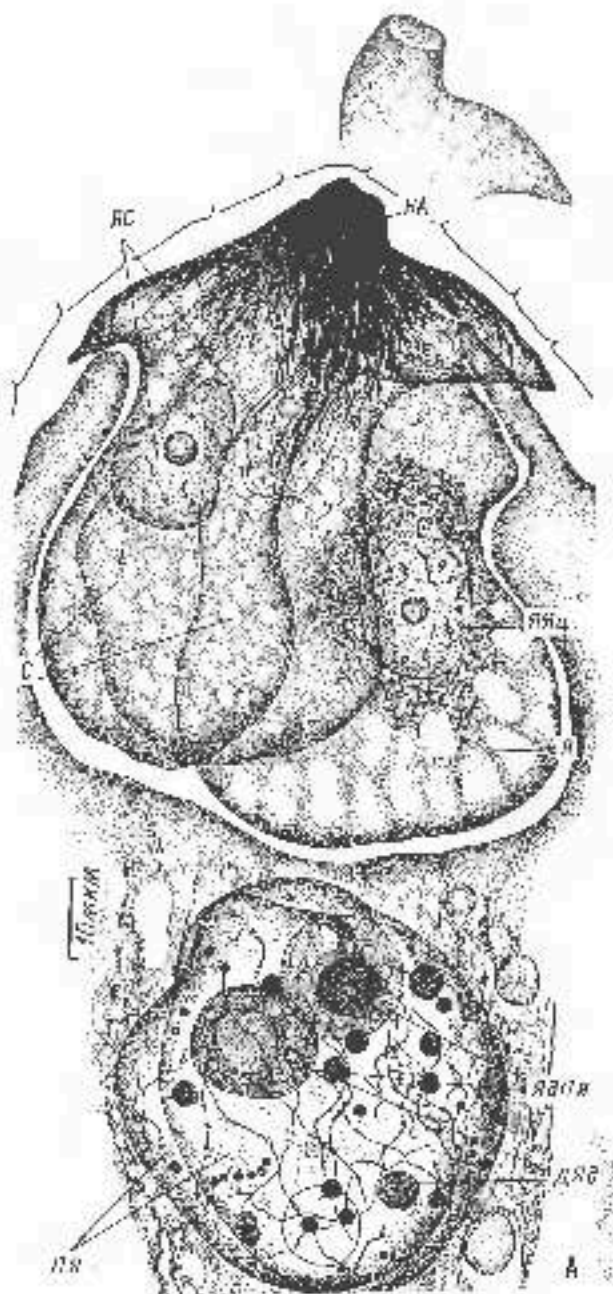
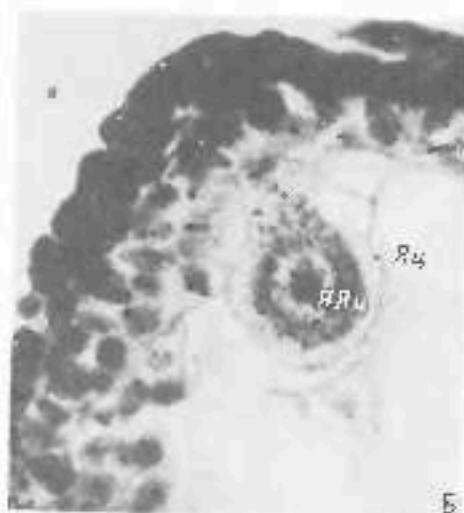
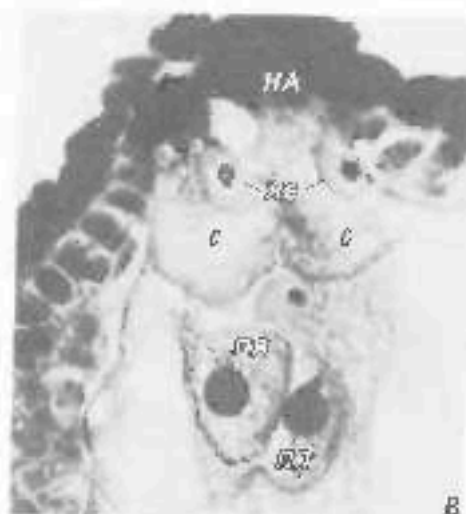


Рис. 44. Верхняя часть артеоидоредизированного яичника личинки сорца Дамьяна (А); 2 последовательных среза (аффас, окраска текагосидиник по Гейденхайну; профиль, по Фельдену) (Б, В) и срез в профиль (по Фельдену, окраска лехтгрансом) (С) (Г. С. Гайдаров, 1974).

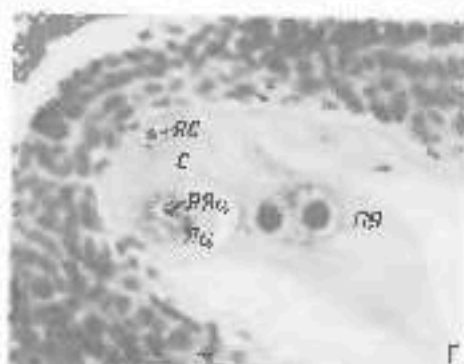
Видимый аппарат и часть центральной клетки с полирибозой яичника (на рисунке показан один из органоидов); яичник — часть верхней части инертной (синтетической и аутогенной) инертной. ДЯВ — дилатационные ядра, ЯЯЦ — ядра полирибозы. Остальные обозначения см. на рис. 37, 38.



Б



В



Г

Рис. 44 (продолжение).

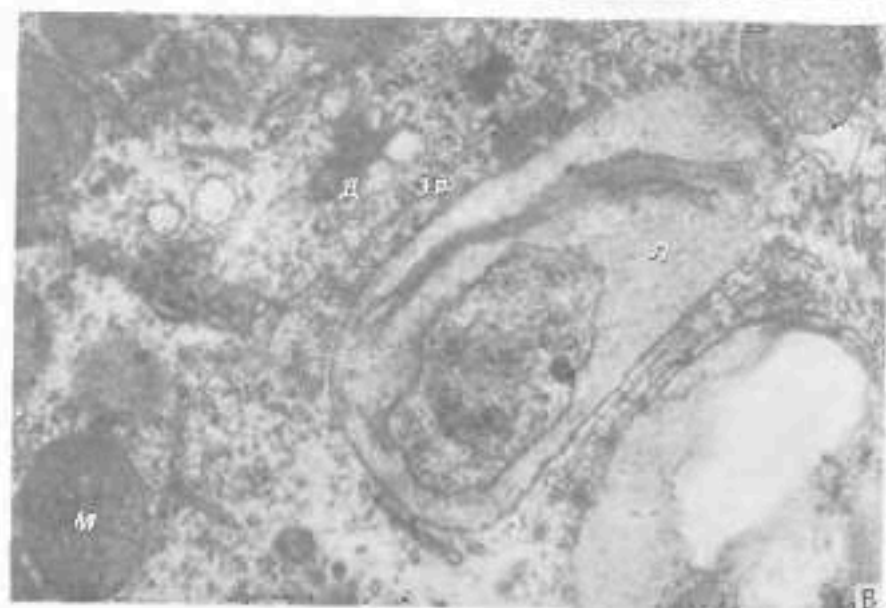
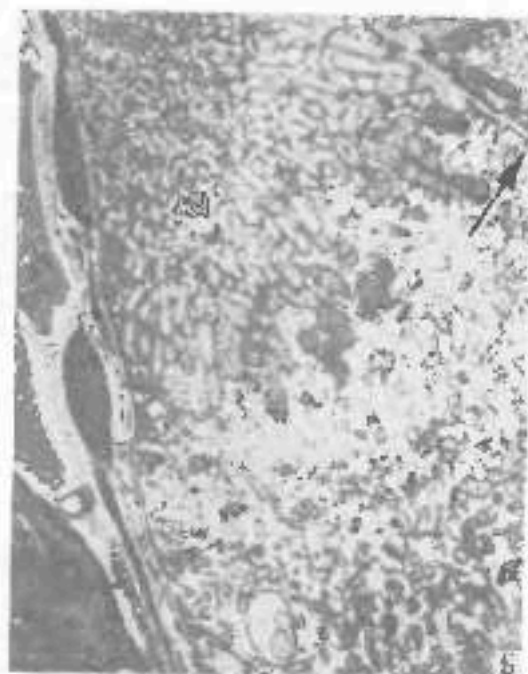
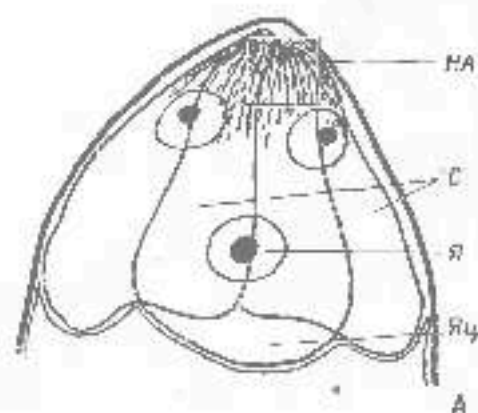


Рис. 25. Схема микроцефальной части зародышевого мешка эмбриона (А), начальный этап развития кукурузы (Б — по Lilholt, Larson, 1966, с. 110; $\times 3700$) и участок внеплодной кукурузы около цара (В — по Чибитару, 1972) — ТЭМ.

В — плазмалемма хитриды, оболочки стратотер (маленькая стрелка); клеточная стенка, обильная для обеих хитрид (большая стрелка). Обозначения как на рис. 37, 39, 41.

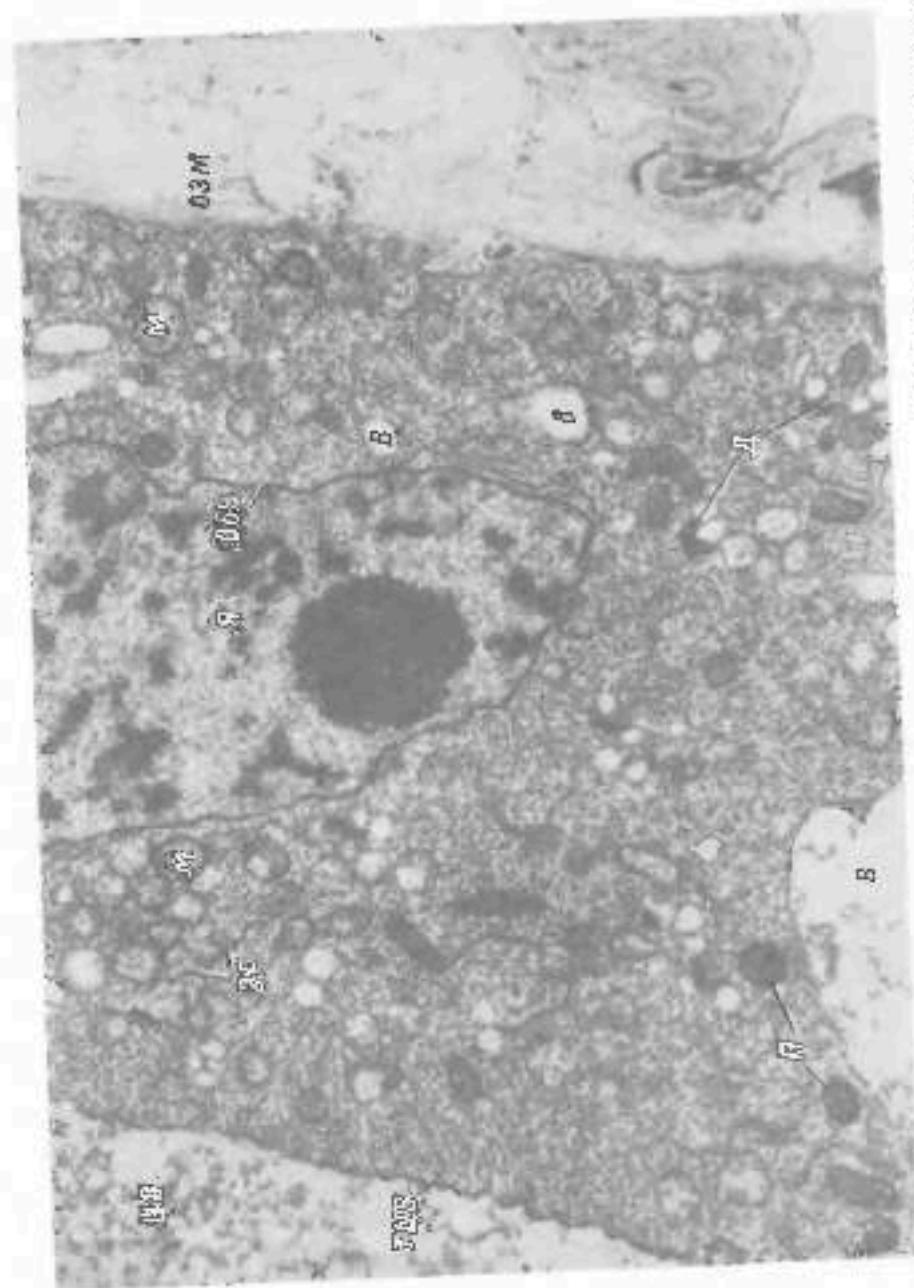


Рис. 47. Оболочка за 3-й и 4-й стадии сперматогенеза. По Шмидту, Келлер, Денте, Тэм.
 ПМ — плазматическая мембрана, М — митохондрия, В — базальная мембрана, Д — большой нуклеолус, Б — маленький нуклеолус.



Рис. 48. Последовательные фазы цветения и опыления у сиверды горной Душанбы. (По Батманю, 1974).

А, Б — раскрыты; ветви в средней части колоса; В, Г — выбиты; Д — раскрыты; Е — раскрыты; Ж — раскрыты; З — раскрыты; И — раскрыты; К — раскрыты; Л — раскрыты; М — раскрыты; Н — раскрыты; О — раскрыты; П — раскрыты; Р — раскрыты; С — раскрыты; Т — раскрыты; У — раскрыты; Ф — раскрыты; Х — раскрыты; Ц — раскрыты; Ч — раскрыты; Ш — раскрыты; Щ — раскрыты; Ъ — раскрыты; Ы — раскрыты; Э — раскрыты; Ю — раскрыты; Я — раскрыты.

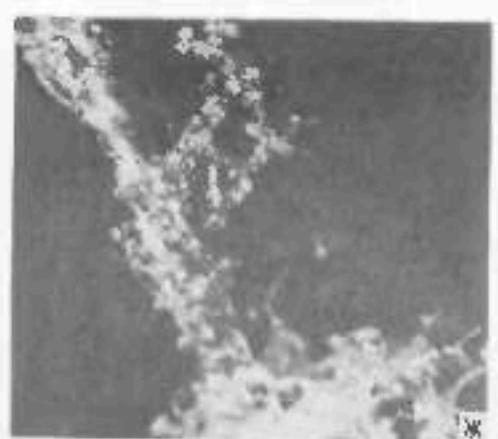


Рис. 46 (*Hydroscapha*)

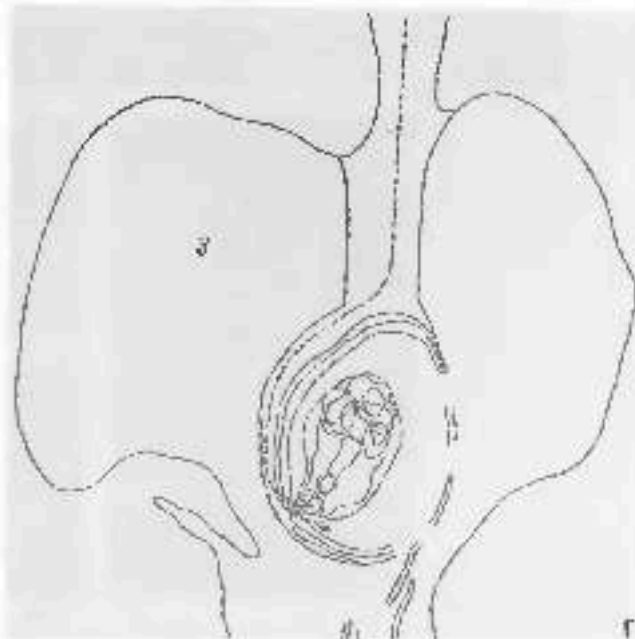
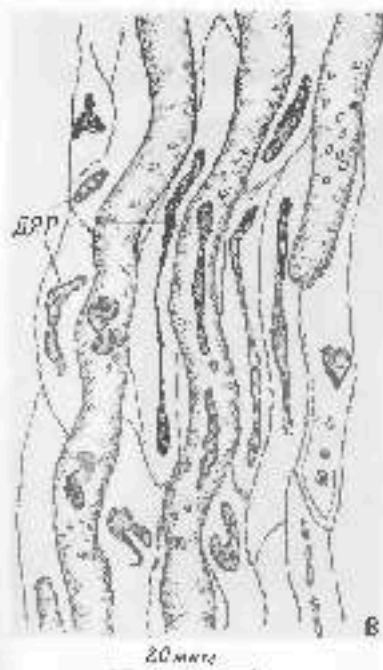
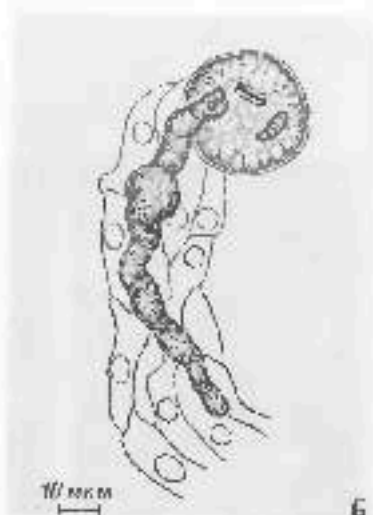
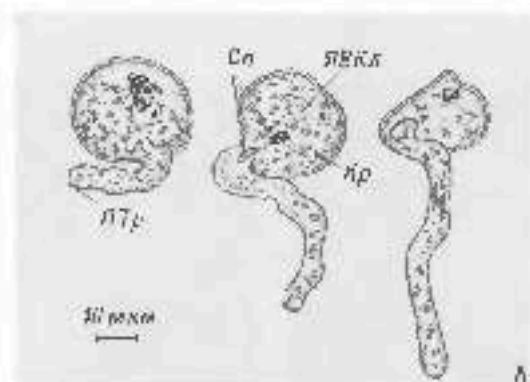


Рис. 49. Прорастание пыльников и рост пыльцевых трубок в тканях пестика (А—В — по Батыгиной, 1974; Д, Г—З — по Фрумкиной, 1971) и путь продвижения пыльцевых трубок в эпидермисе (Г — по Батыгиной, 1974).

ПТр — дегидропероксидаза, проросток-корень, ЯВКЛ — ядро вегетативной клетки, Сп — спермид, Кр — крахмал, ПТр — пыльцевая трубка.

Д

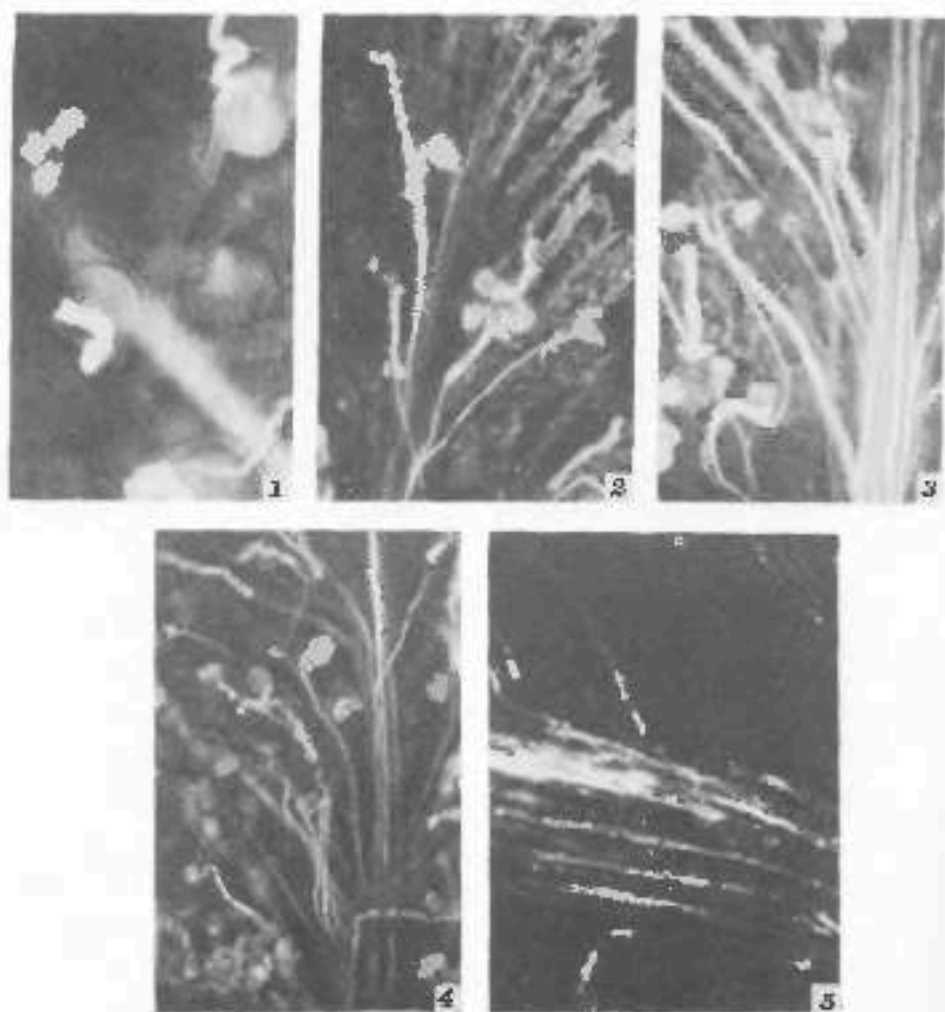


Рис. 46 (продолжение).

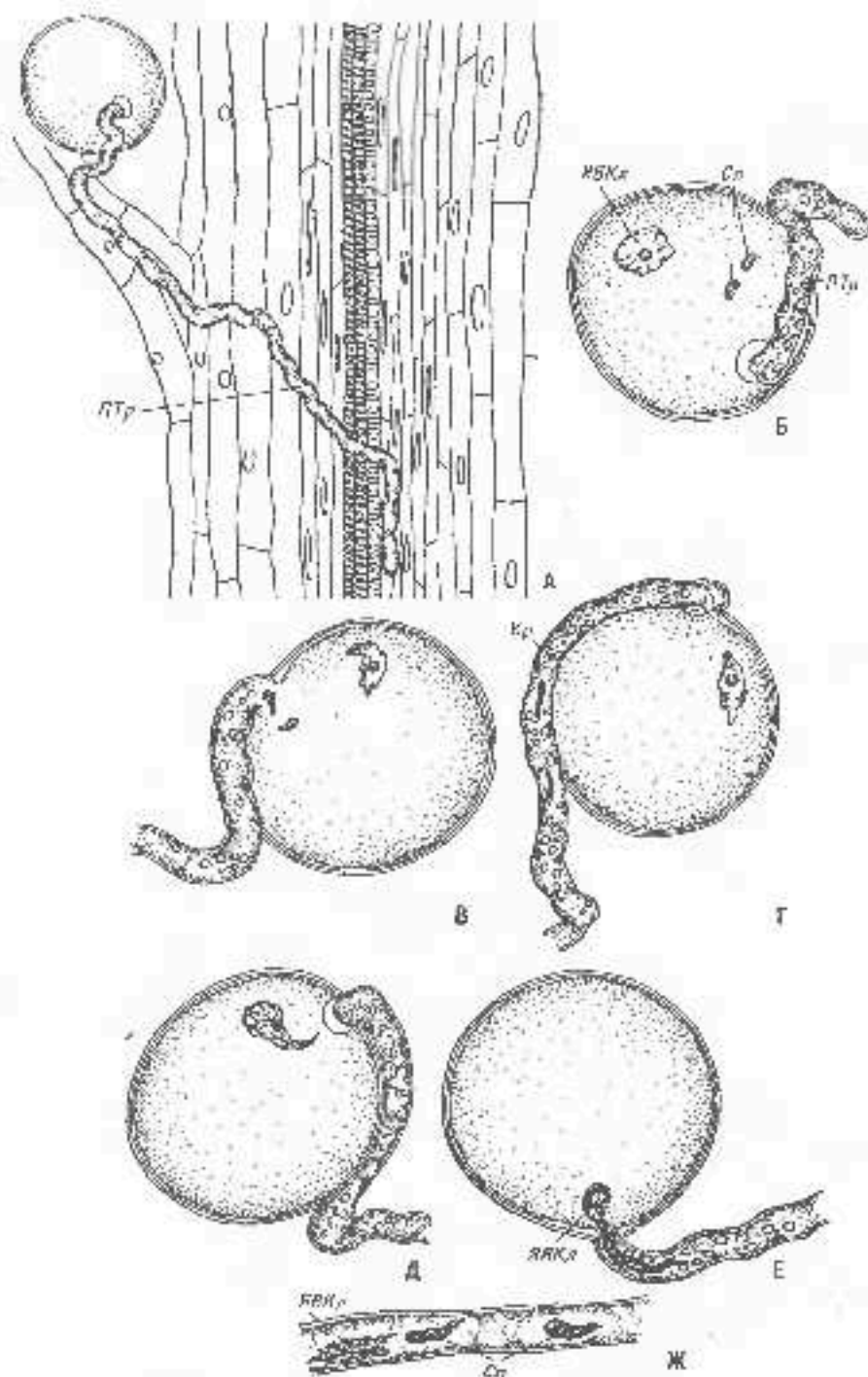


Рис. 50. Прорастание пыльцевого зерна и рост пыльцевой трубки кукурузы (А—Ж).
Обозначения как на рис. 49.

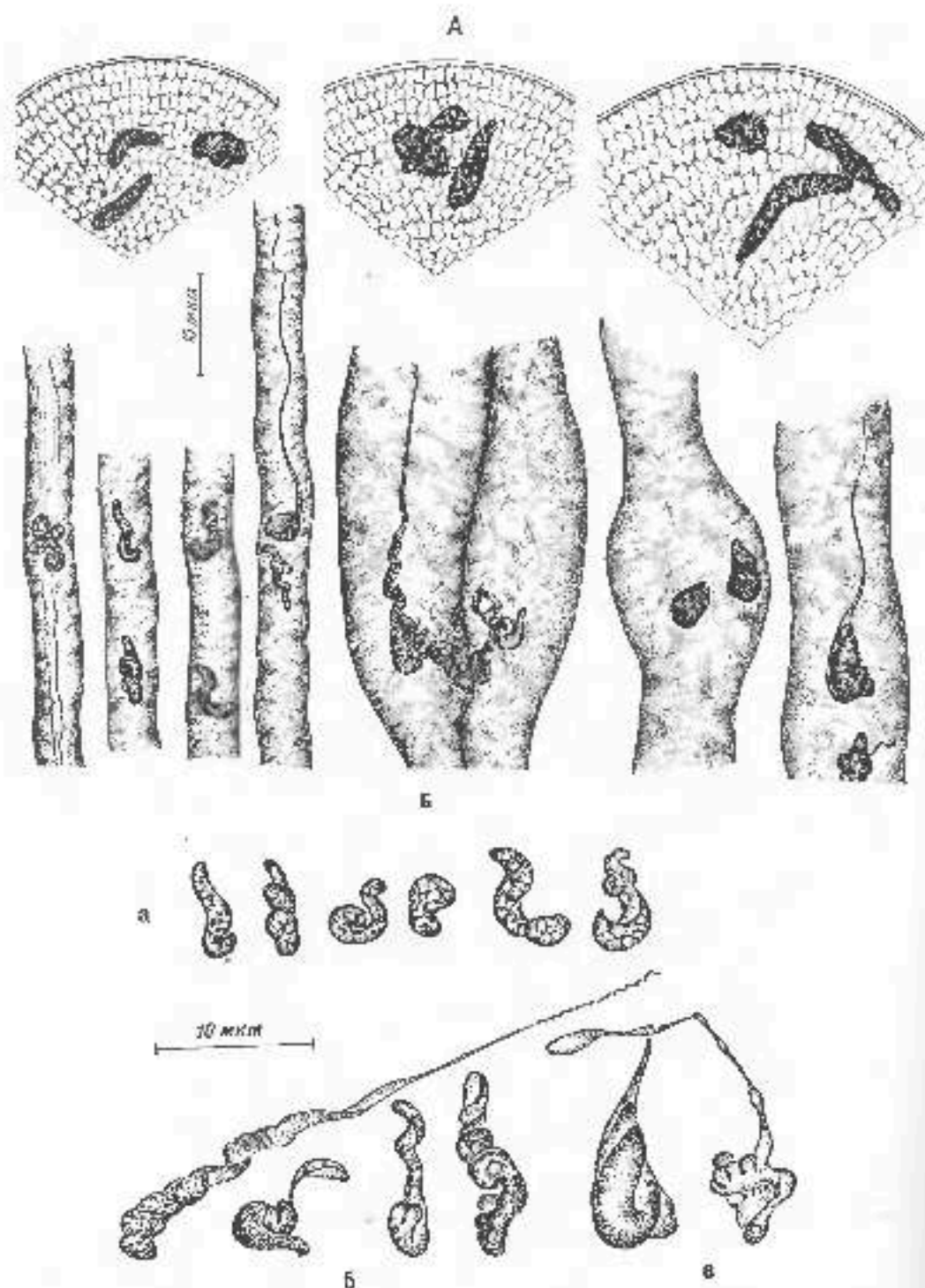


Рис. 51. Пыльцевые зерна (дни анthers), пыльцевые трубки (А) и споры (Б) у различных видов шпината. (По Батыгиной, 1974, с изм.).

а — *Triticum polycosmum*, б — *T. dicosmum*, в — *T. aestivum* (По Фельгену, с подраской лихтгоуи).

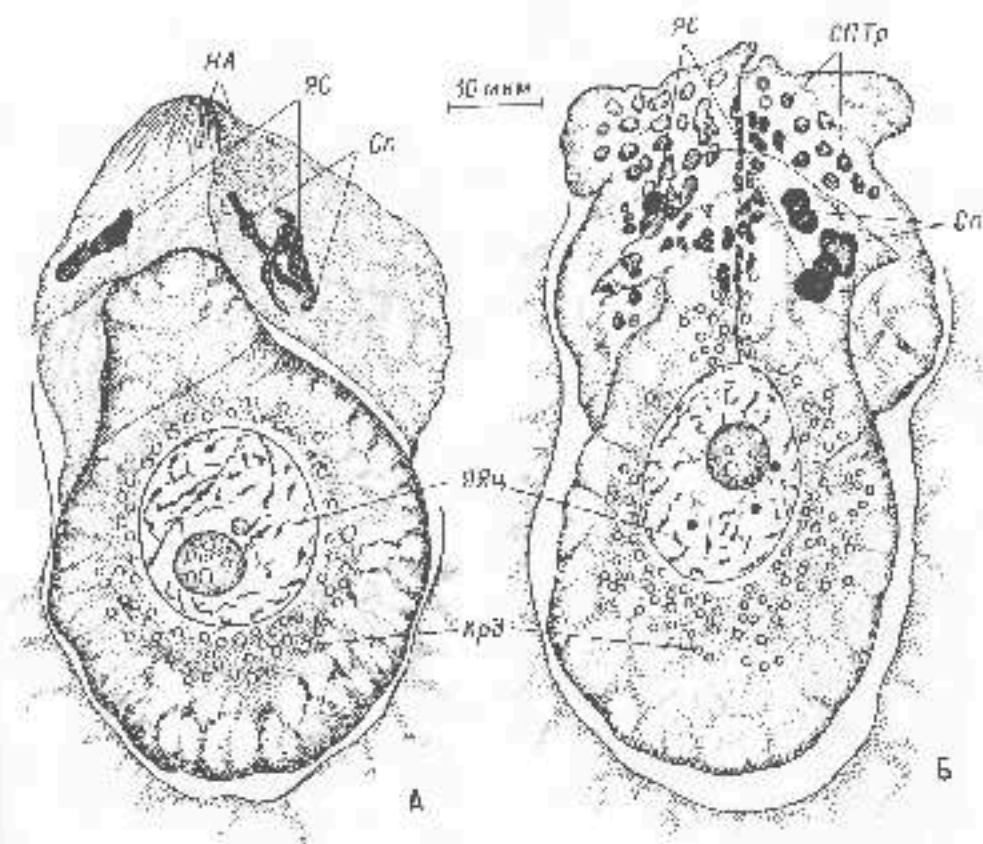


Рис. 162 Пищевой аппарат *Tribolium castaneum* через 20 мин после окисления. (По Батягинер, 1974).

Обозначения: А — по Филлипсу, с подсказкой анатомии: виден слюнный аппарат, В — по Мозинскому, показаны пищеварительные трубки — к нему относят к слюнным железам. КрЗ — вентральный слюнный аппарат, HA — слюнный аппарат, Cl — слюнная, CPTp — содержимое вентральной трубки, PC — вентральный слюнный аппарат, ЯЯЧ — слюнная железа.

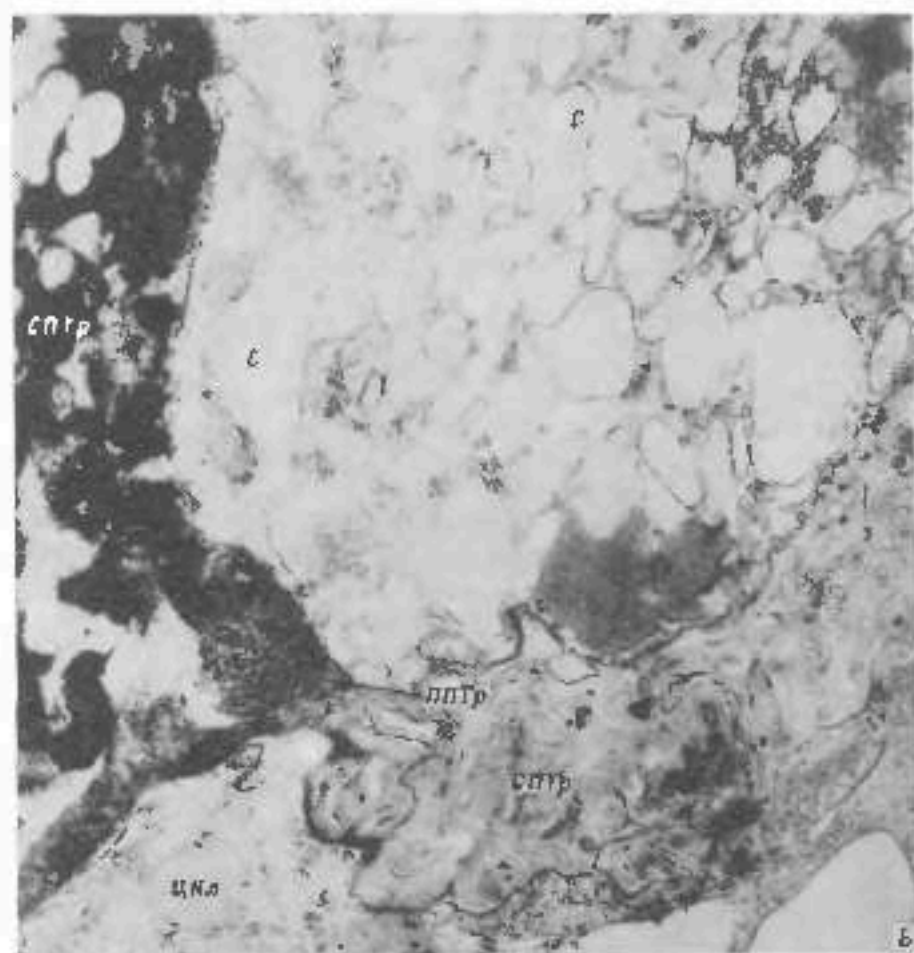
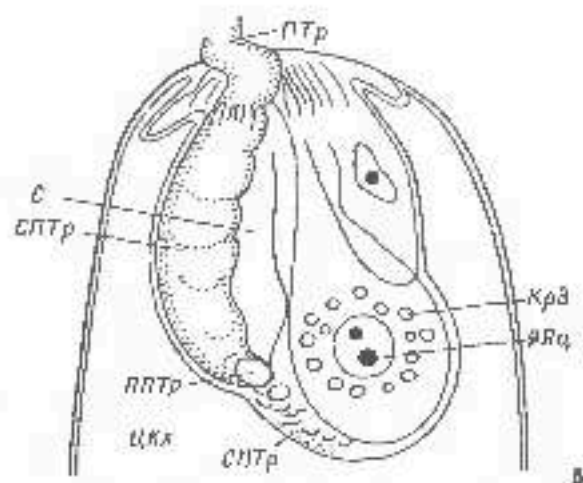


Рис. 59. Положение пылевой трубки и содержимого в зародышевой ткани кукурузы.
(А — по Коробовой, 1972; Б — по Чеботарю, 1972).

А — схема и Б — электронная микрофотография ($\times 80000$) микроразрывной части зародышевой ткани.
ППТР — периспермическая трубка, ПТР — пылевая трубка, С — синергид, ЦКЛ — цилиндрическая клетка.
Остальные обозначения как на рис. 58.

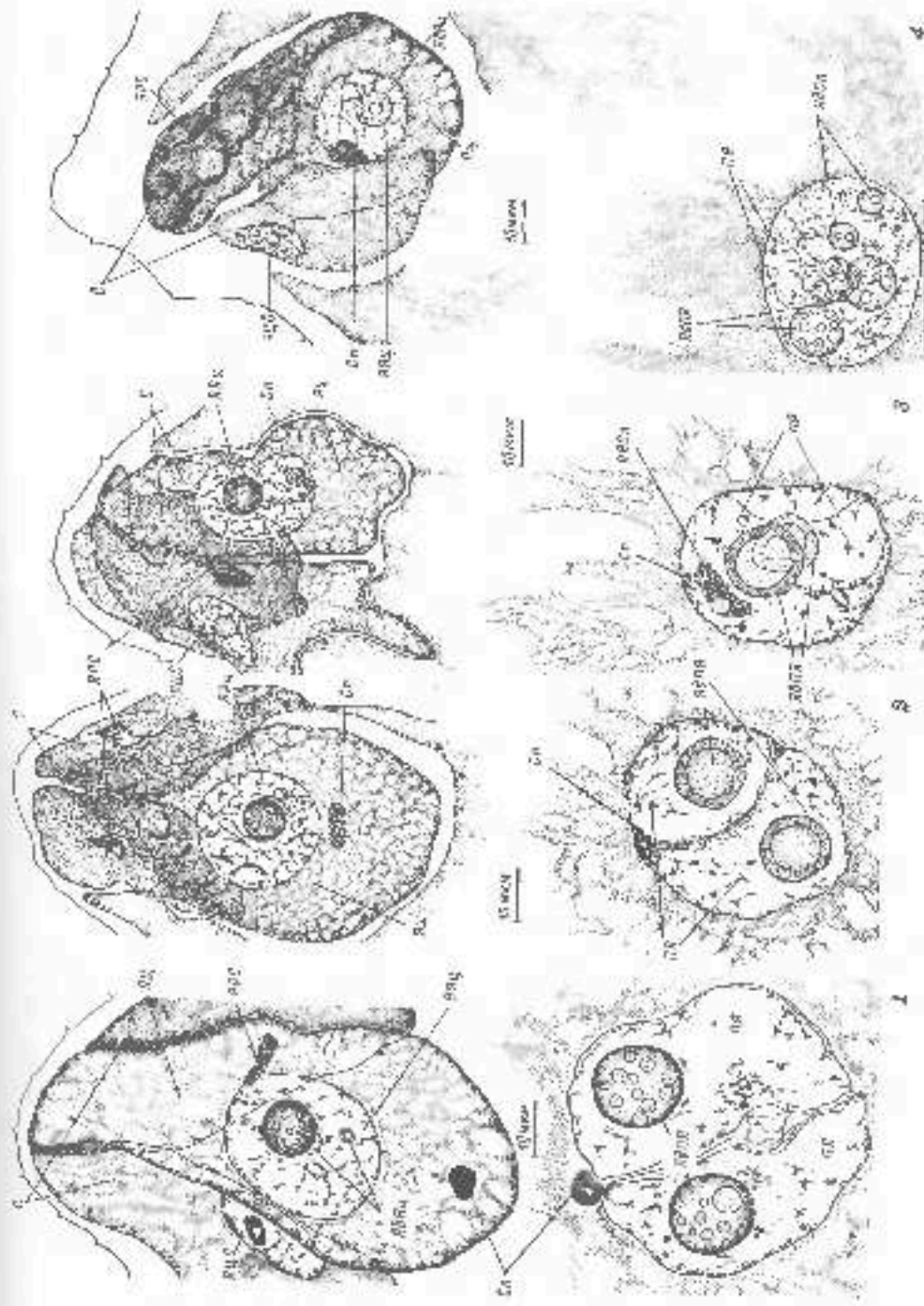
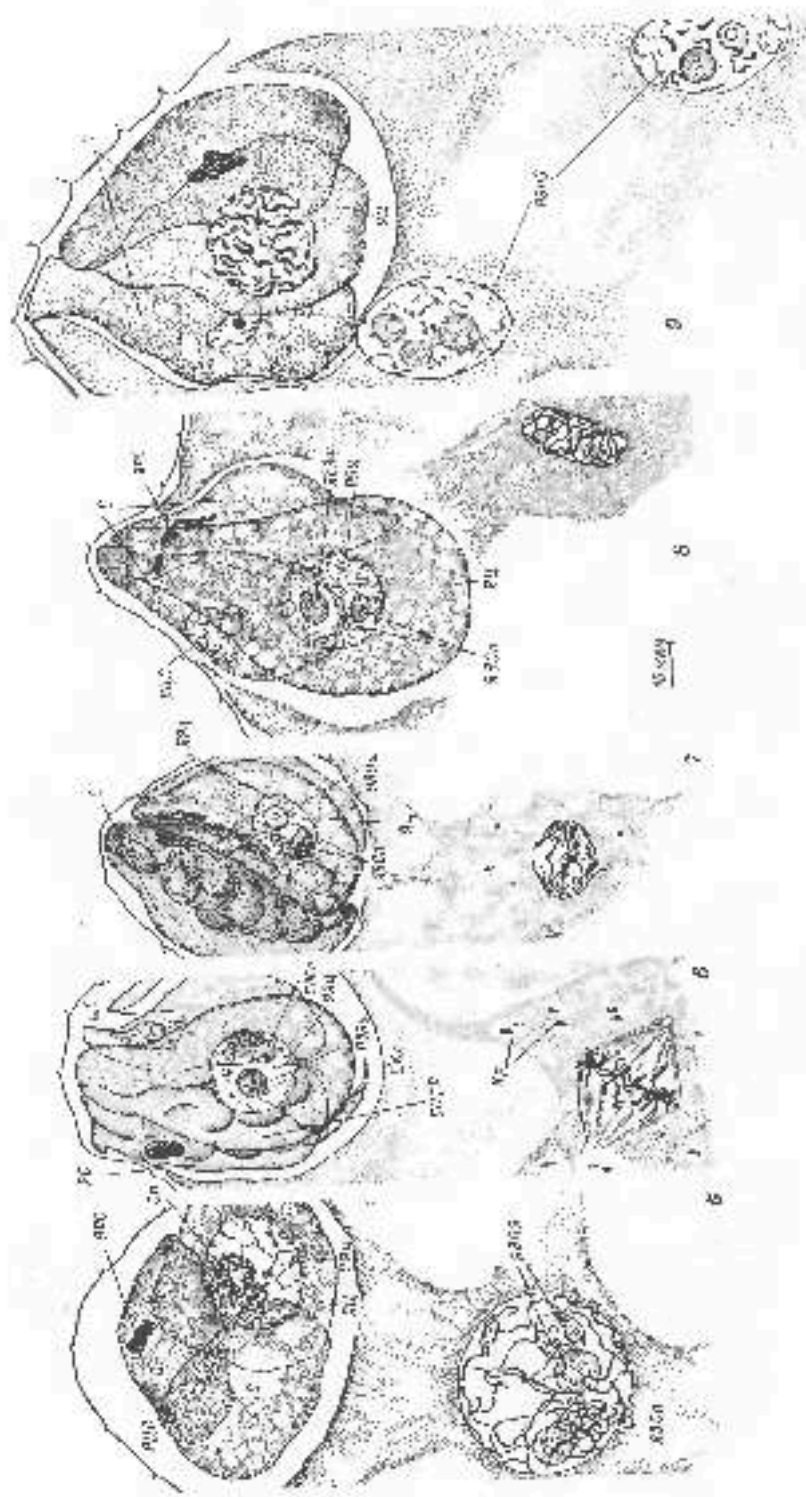


Рис. 54. Верхняя часть зародышевого ишала. (По Батыгиней, 1974).



Снимки по фазам деления, происходящим между почками и в паренхиме паренхимы (увеличение 1, через 30 мин. после оплодотворения, 2 — через 1 ч, 3 — 1,5, 4 — 2,5, 5 — 3, 6 — 5, 7 — 6, 8 — 7, 9 — 8, 10 — 9, 11 — 10, 12 — 11, 13 — 10, 14 — 9, 15 — 8, 16 — 7, 17 — 6, 18 — 5, 19 — 4, 20 — 3, 21 — 2, 22 — 1, 23 — 0,5, 24 — 0,5, 25 — 0,5, 26 — 0,5, 27 — 0,5, 28 — 0,5, 29 — 0,5, 30 — 0,5, 31 — 0,5, 32 — 0,5, 33 — 0,5, 34 — 0,5, 35 — 0,5, 36 — 0,5, 37 — 0,5, 38 — 0,5, 39 — 0,5, 40 — 0,5, 41 — 0,5, 42 — 0,5, 43 — 0,5, 44 — 0,5, 45 — 0,5, 46 — 0,5, 47 — 0,5, 48 — 0,5, 49 — 0,5, 50 — 0,5, 51 — 0,5, 52 — 0,5, 53 — 0,5, 54 — 0,5, 55 — 0,5, 56 — 0,5, 57 — 0,5, 58 — 0,5, 59 — 0,5, 60 — 0,5, 61 — 0,5, 62 — 0,5, 63 — 0,5, 64 — 0,5, 65 — 0,5, 66 — 0,5, 67 — 0,5, 68 — 0,5, 69 — 0,5, 70 — 0,5, 71 — 0,5, 72 — 0,5, 73 — 0,5, 74 — 0,5, 75 — 0,5, 76 — 0,5, 77 — 0,5, 78 — 0,5, 79 — 0,5, 80 — 0,5, 81 — 0,5, 82 — 0,5, 83 — 0,5, 84 — 0,5, 85 — 0,5, 86 — 0,5, 87 — 0,5, 88 — 0,5, 89 — 0,5, 90 — 0,5, 91 — 0,5, 92 — 0,5, 93 — 0,5, 94 — 0,5, 95 — 0,5, 96 — 0,5, 97 — 0,5, 98 — 0,5, 99 — 0,5, 100 — 0,5).

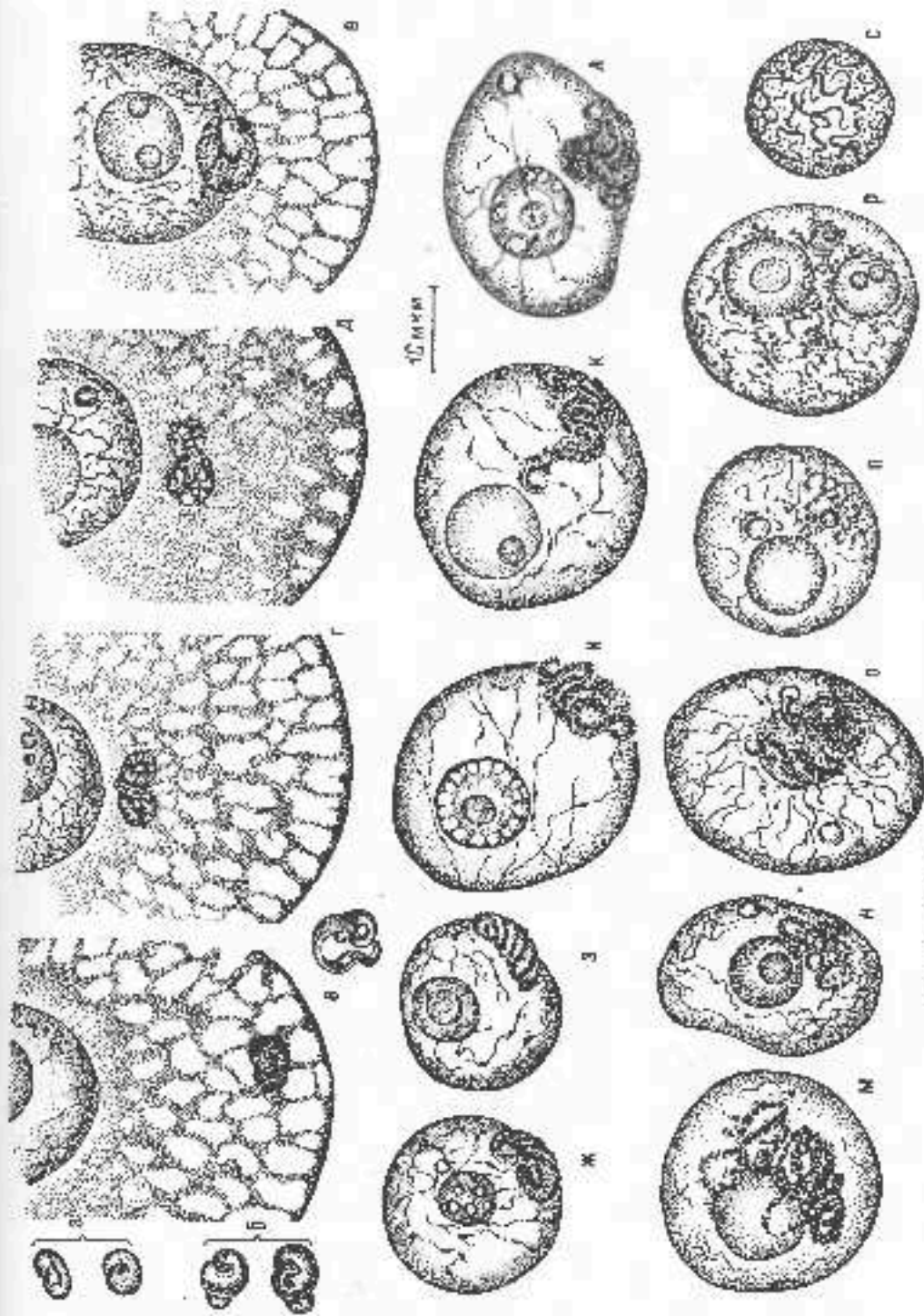


Рис. 76. Развитие ооцитов в яичнике. (По Батуеву, 1974)

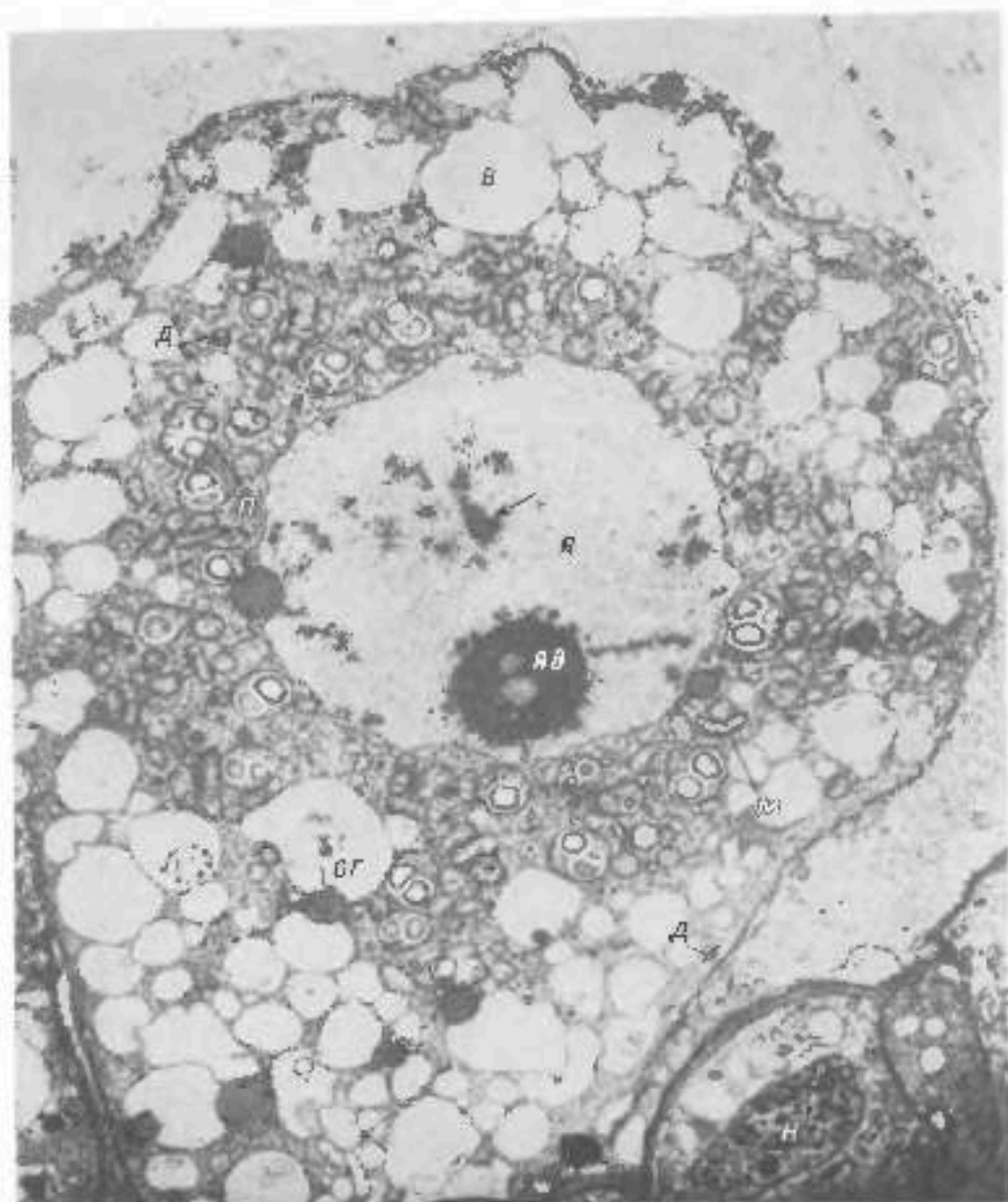


Рис. 56. Зародок ямбеса (52х70 мкм), окружения цитоплазмой центрального ядра и по-
 выкреплению (ягичащая (паша) с пупилусом. (Ho Norstog, 1972). ТЭМ.

В — вакуоли (сосредоточены по краям), Д — митохондрии (отмечена надрезкой стрелкой), М — микро-
 виллы, Н — паразит, ПГ — периферическая мембрана, П — пластиды (наблюдается вокруг ядра), Н — пар-
 с 2 паразитами (НВ, одна из них отмечена стрелкой). 4х3300.

道

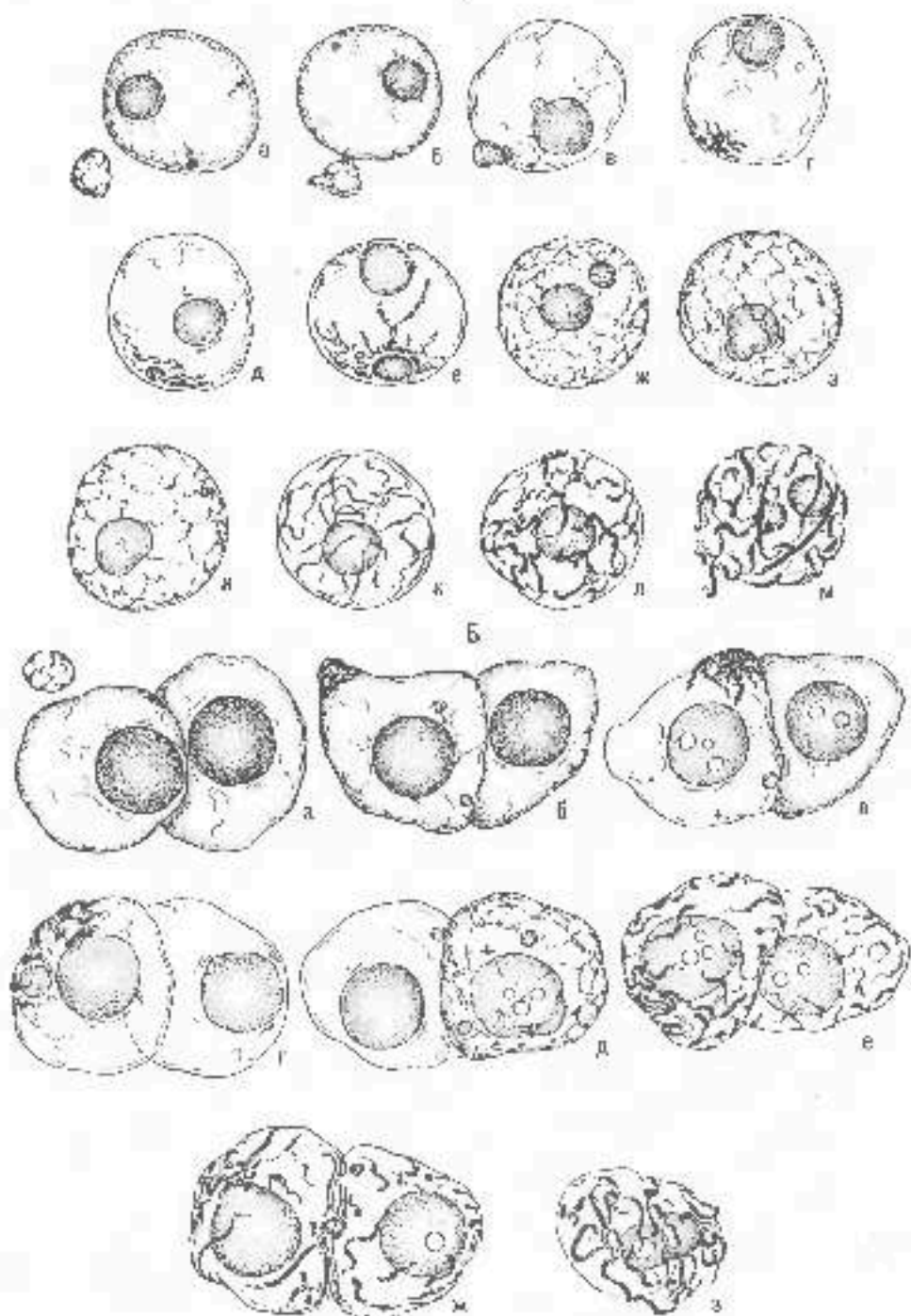


Рис. 58. Двойное оплодотворение у хвоща. (По Коробовой, 1962)

[illegible]

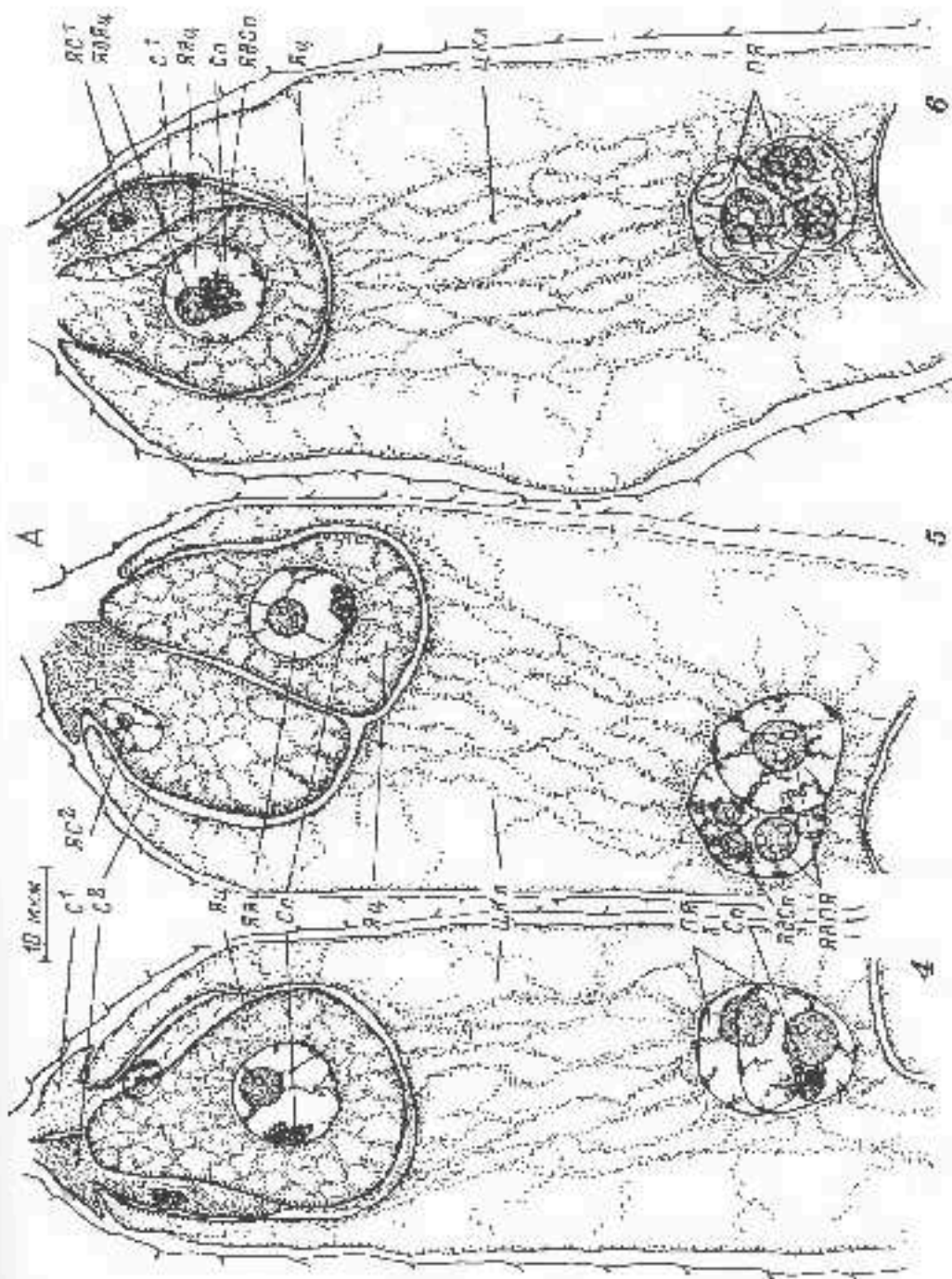


Рис. 59 (продолжение).

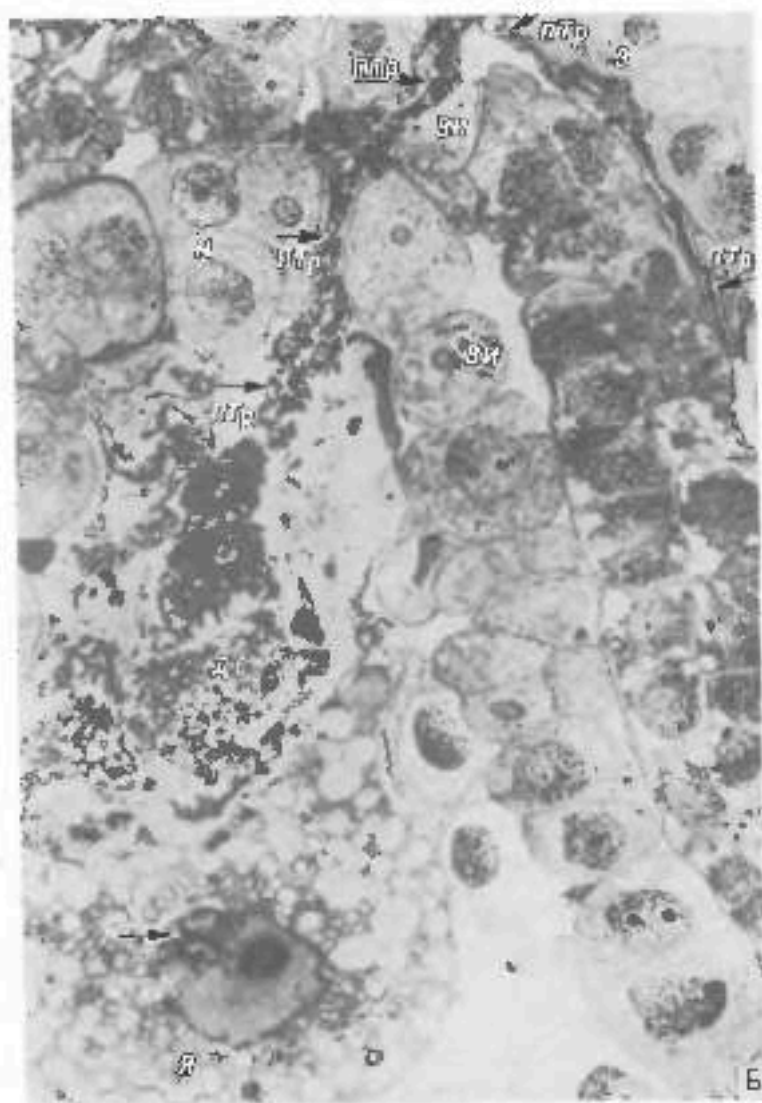


Рис. 56 (продолжение).



Рис. 10 (продолжение).

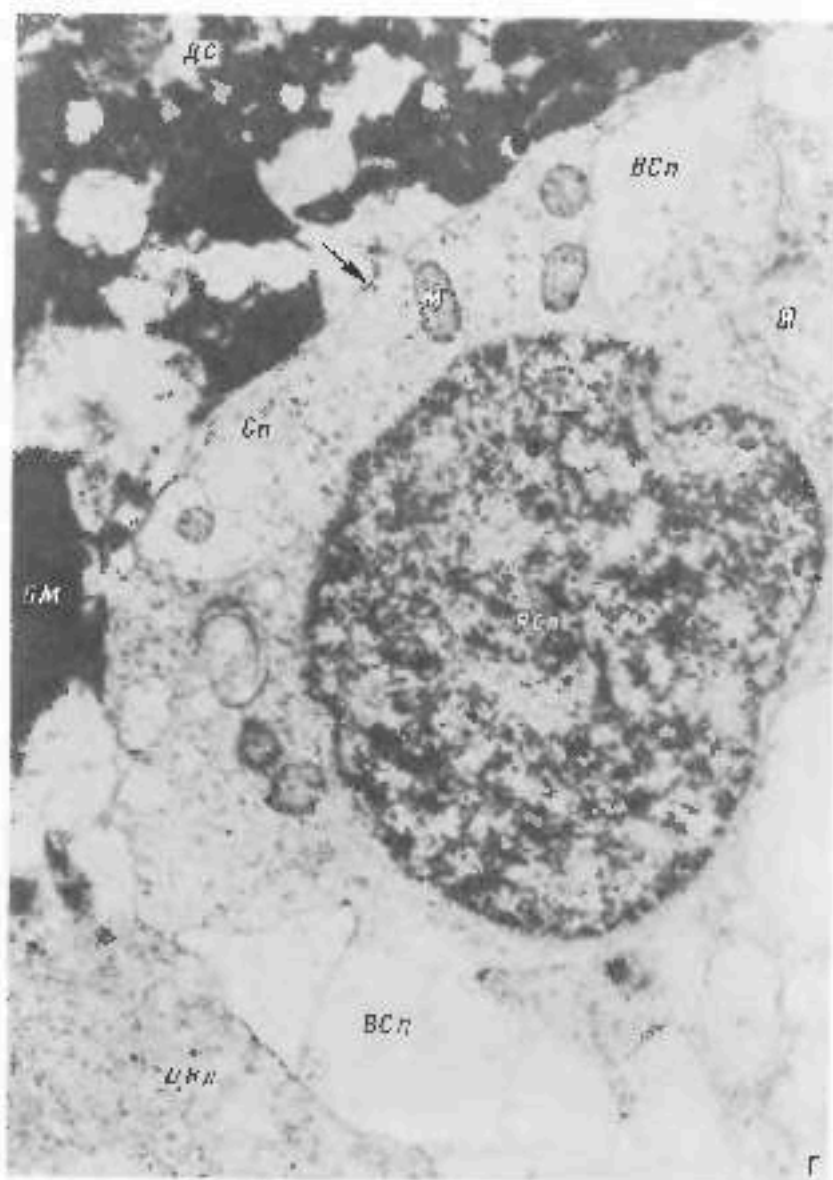


Рис. 66 (продолжение).

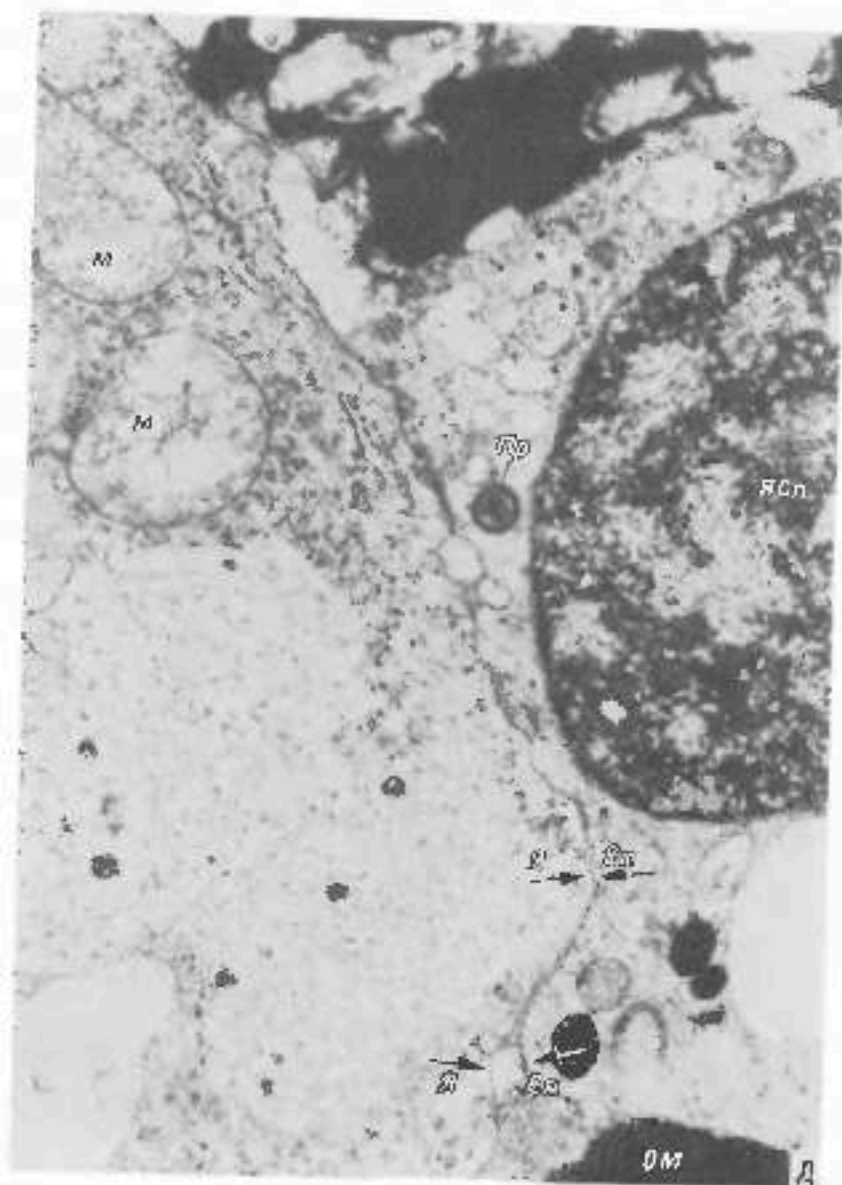


Рис. 99 (продолжение).

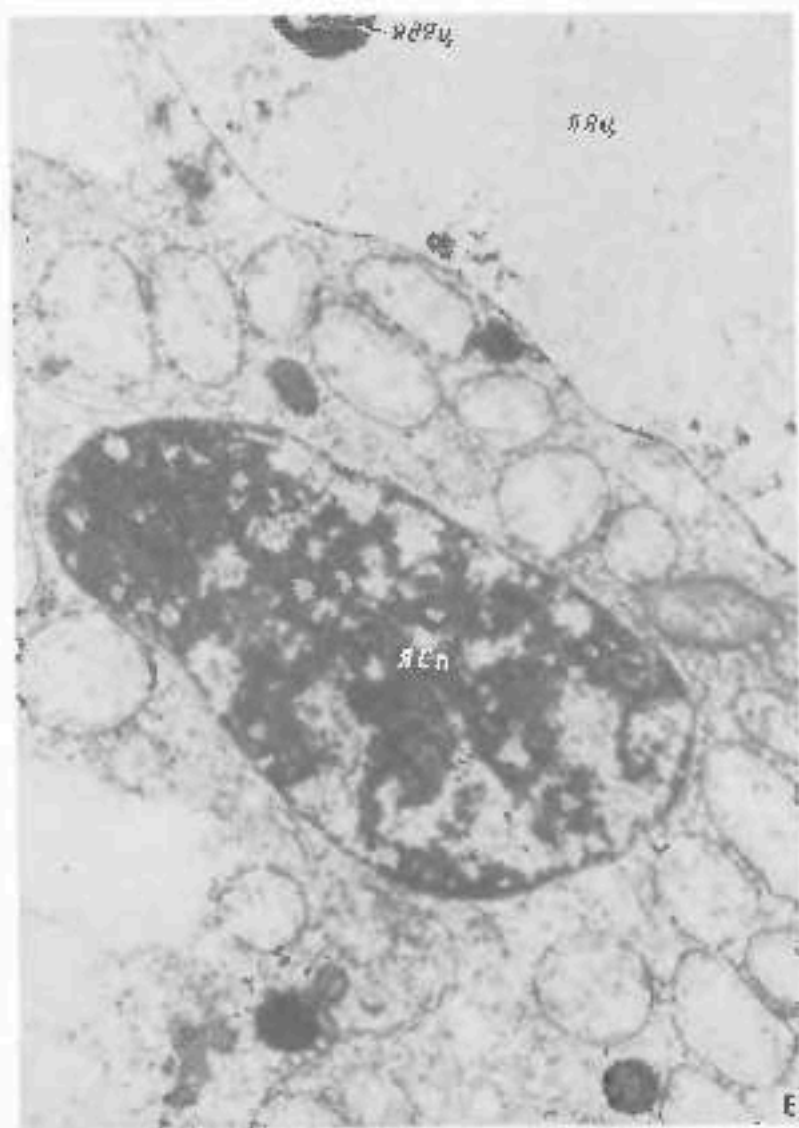


Рис. 59 (продолжение)

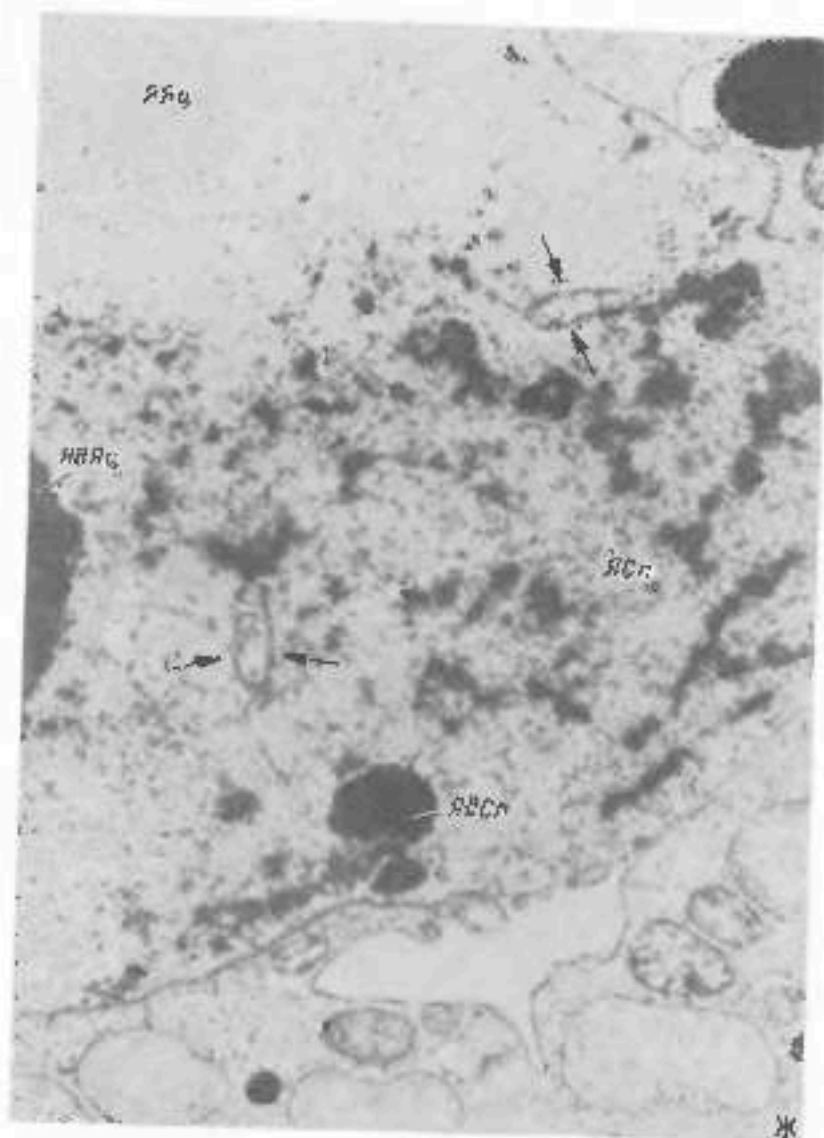


Рис 59 (продолжение).

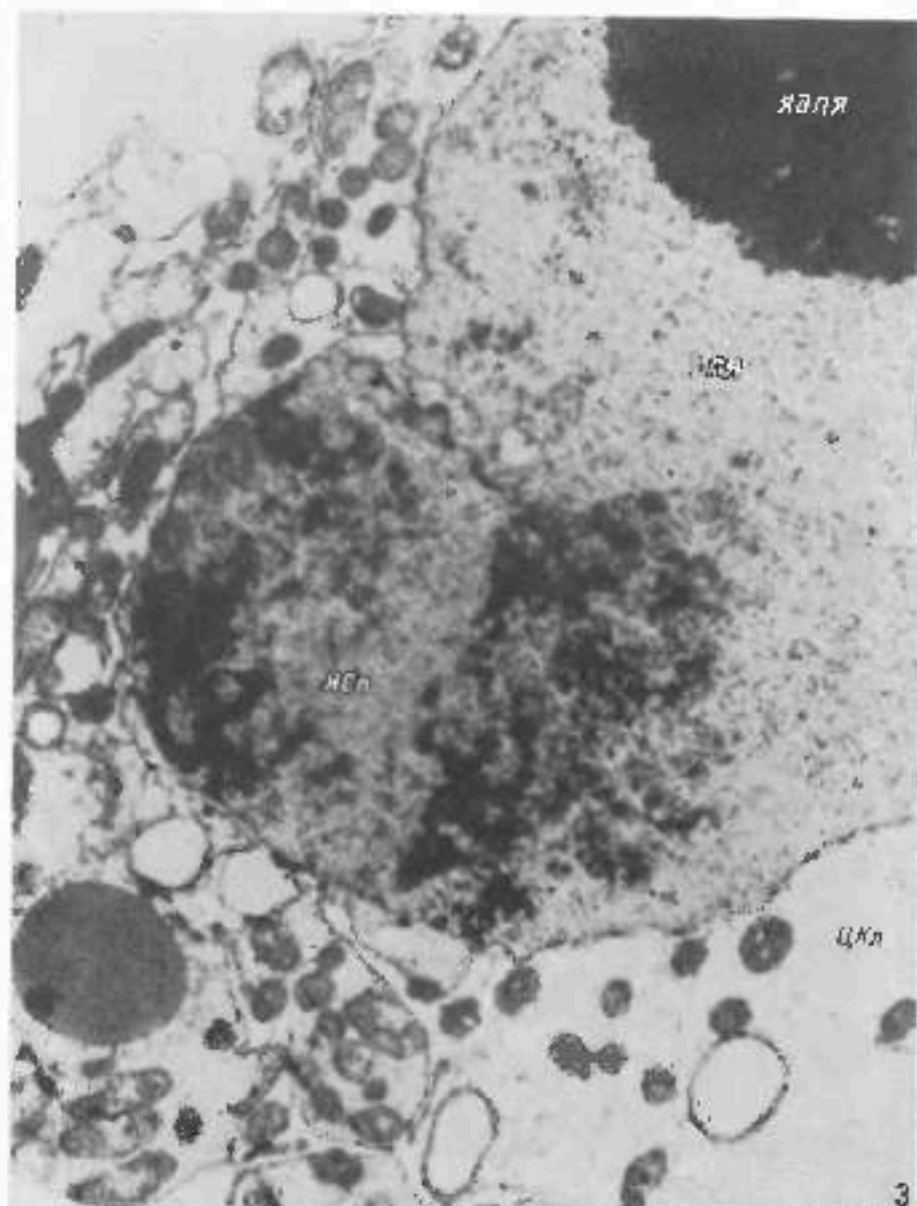


Рис. 5b (продолжение).

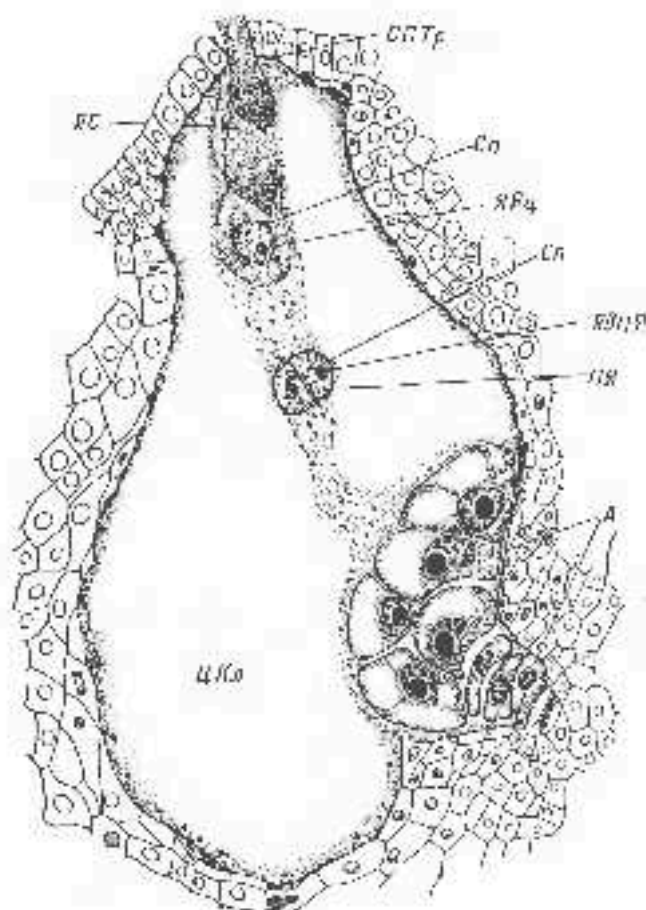


Рис. 60. Двойное окислительное у ржа. (По Меньшину, Абрамова, 1966).

А — аэренхима. Обозначения как на рис. 54, 57.

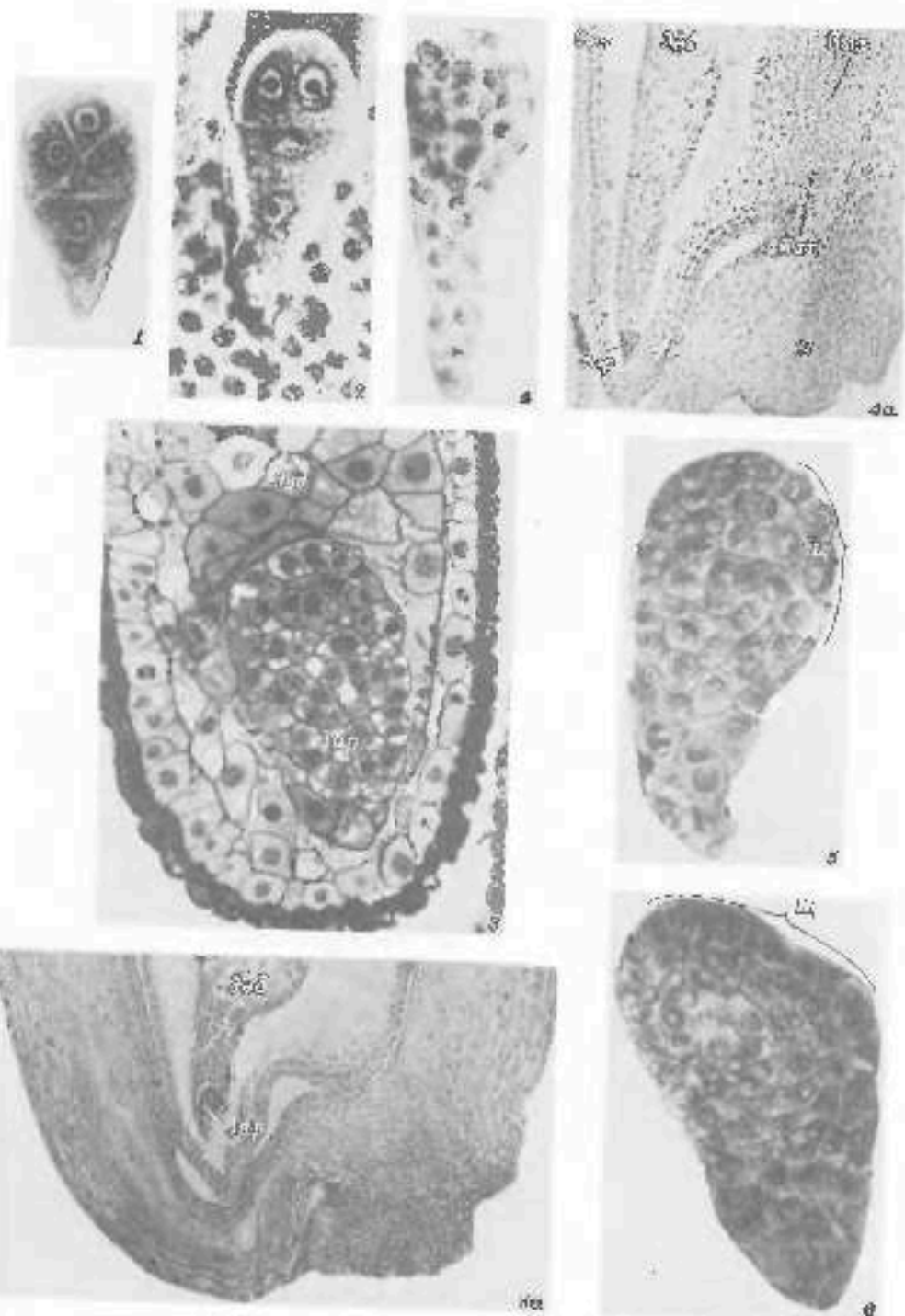
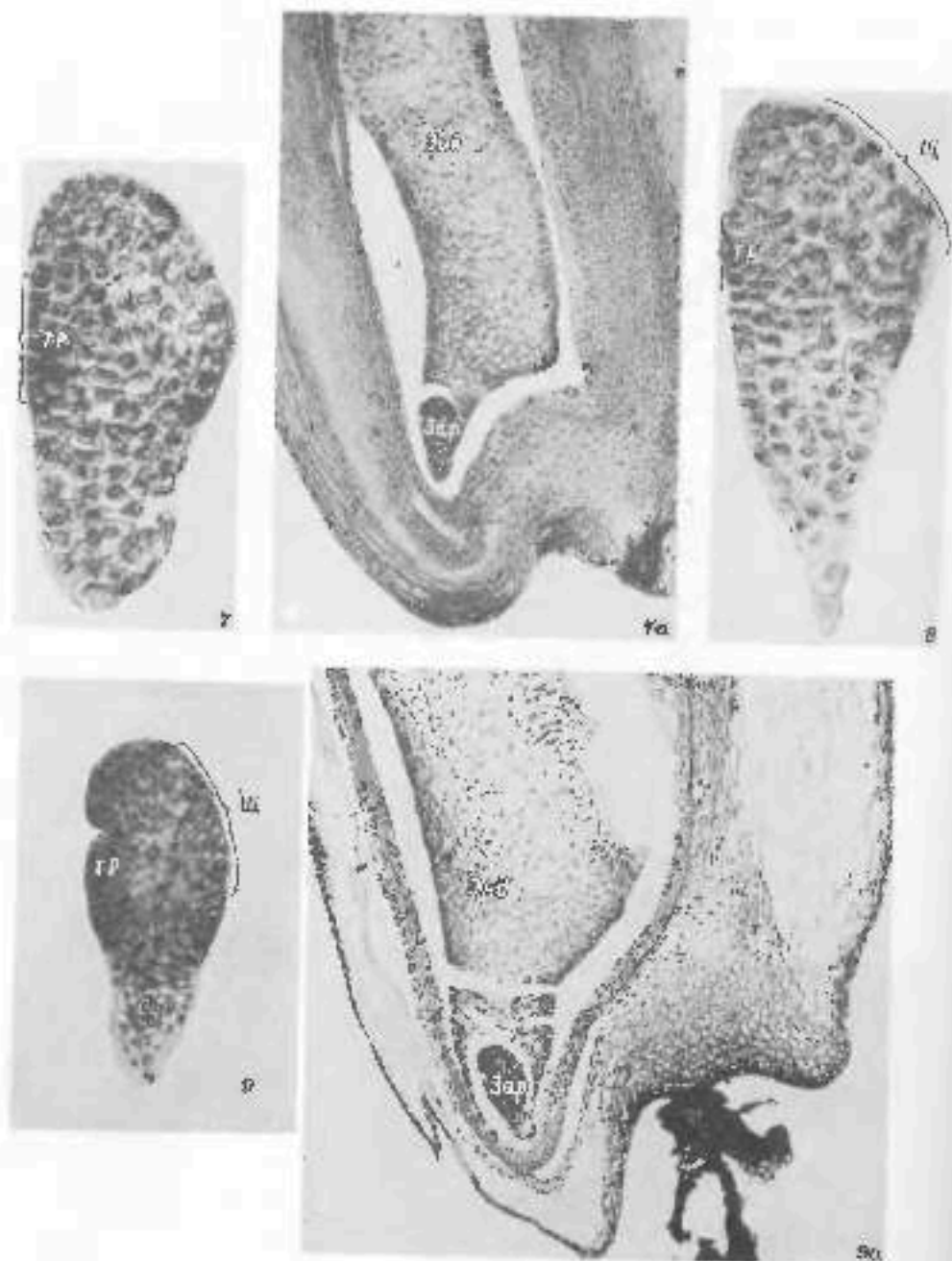


Рис. 42. Развитие зародка пшеницы и его положение в семени. (1, 2, 4—15 — по Батинский, 1974, 3 — по Шмарову, неопубл. данные)

1, 2 — 4-клеточный зародок в доконтрактильном и контрактильном состояниях, 4—10, 12 — различные стадии развития зародка, 3, 4a, 5a, 10a, 11 — зародок в семени, 7, 8a, 10b, 12b, 14a—16a — отдельные детали зародка при большом увеличении, 12, 14 — зародок после оплодотворения, 6 — оплодотворенный зародок.



яйник, Зар — зародок, ЗарКор — зародковидный корень, Кл — клещевица, Кор — клеверник, Ер — ерех
Нал, П, П', П'' — перья ледяной гусеницы, Па — пауза, Пед — пидеиальный признак (перимор), Нал —
наличие-наличие, ПрС — прокарпидная система, Сж — семеческая, Су — суперор (суперор), ТР — тора
Рост, КорН — корневой чешуйчик, Ш — шип, Яд — ядовитость, Ядв — ядовитость

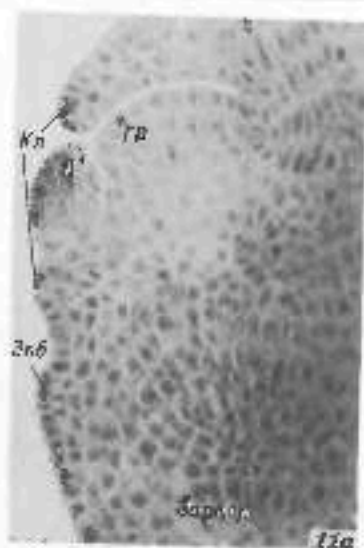
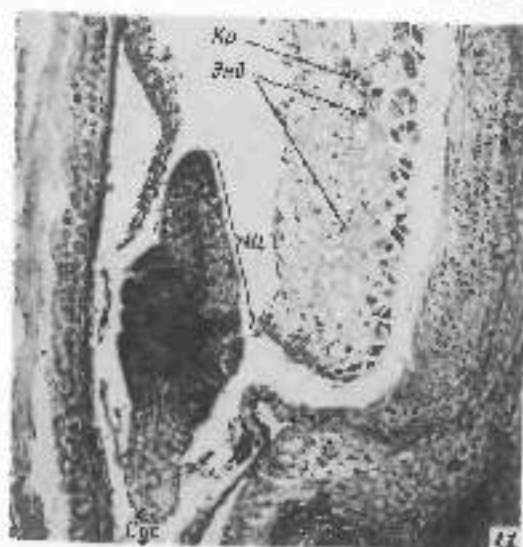


Рис. 11 (продолжение).

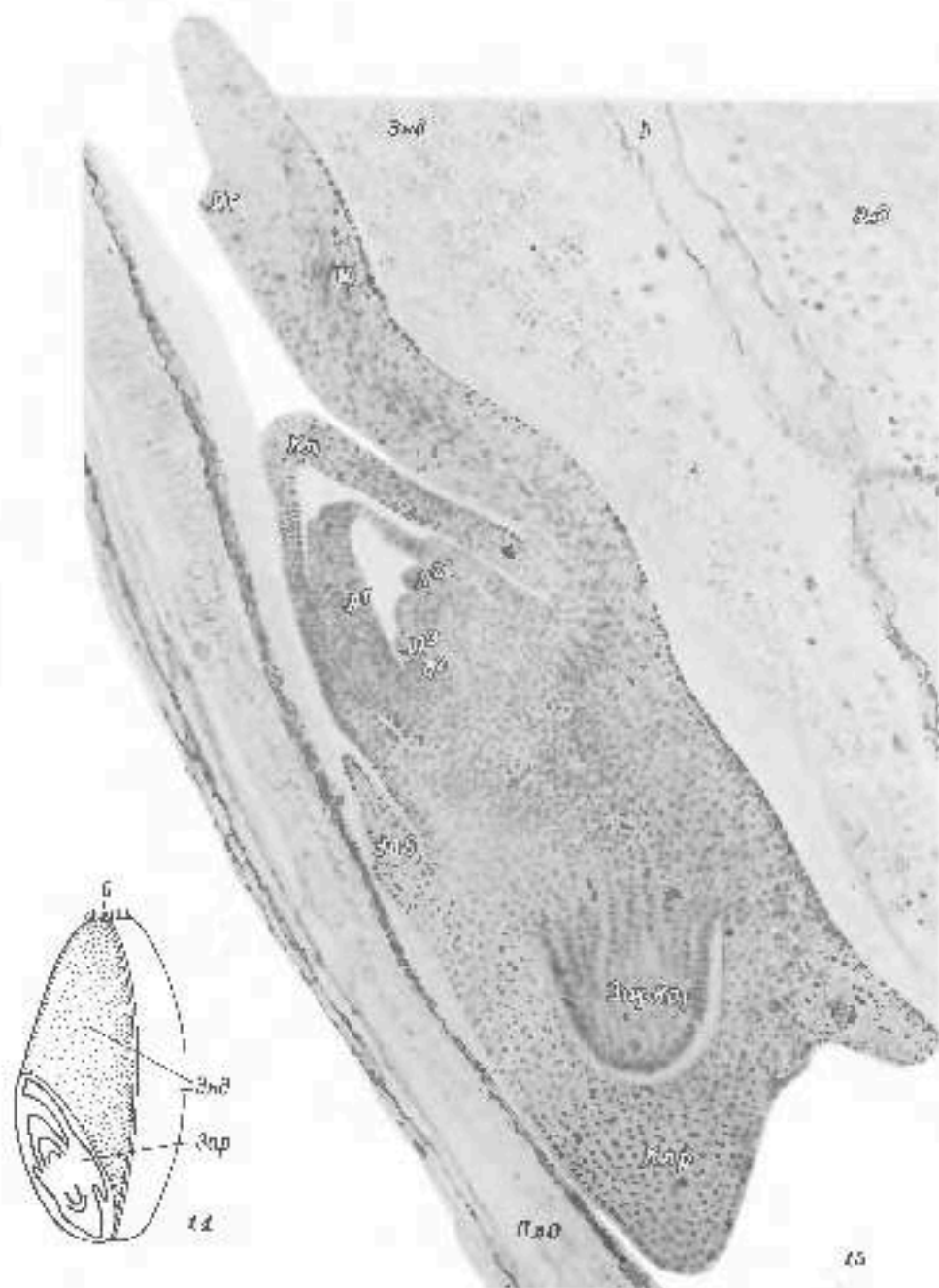


Рис. 62 (продолжение).

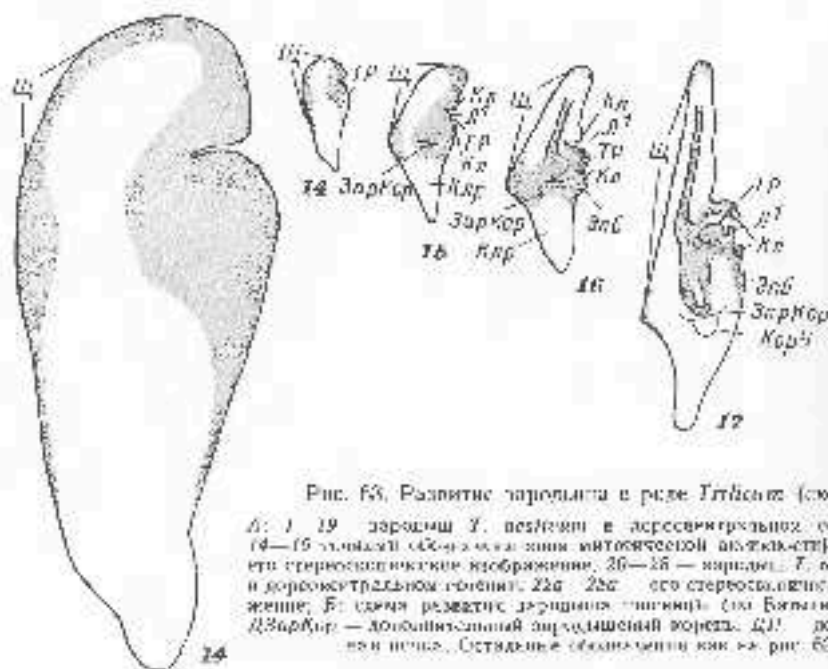
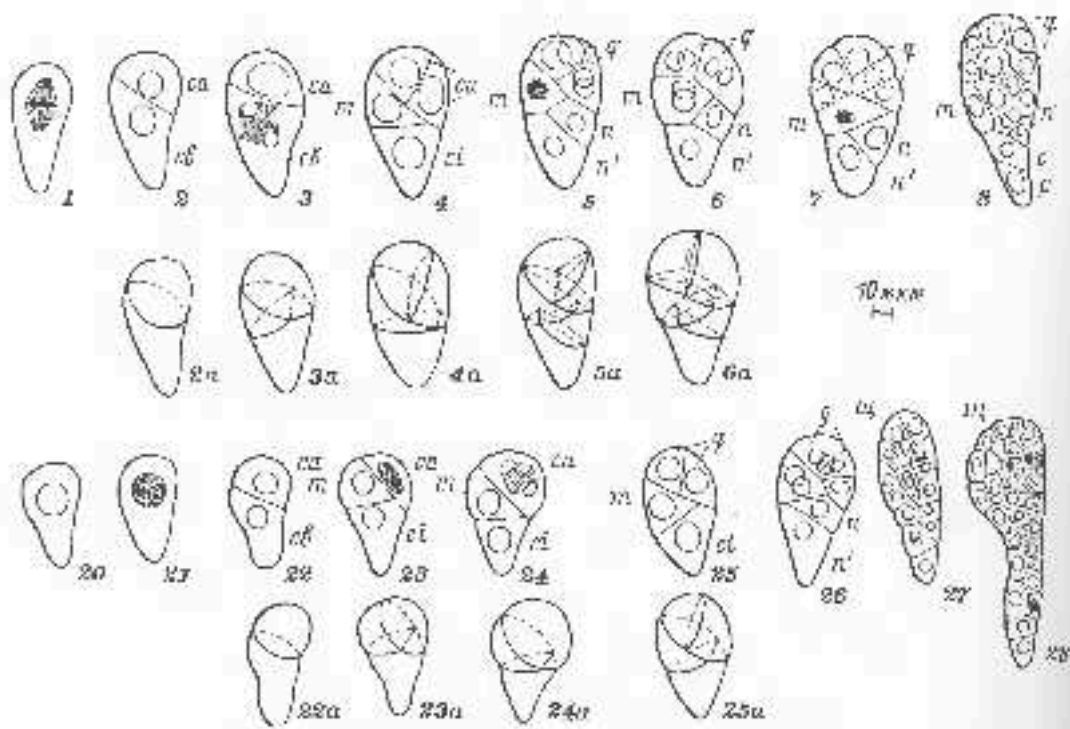


Рис. 63. Развитие зародка в разе *Tigridae* (жен.).

А: 1-19 зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях (14-15 — латеральное сечение, 16-18 — медиальное сечение), 20-25 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 26-28 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 29-31 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 32-34 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 35-37 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 38-40 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 41-43 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 44-46 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 47-49 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 50-52 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 53-55 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 56-58 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 59-61 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 62-64 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 65-67 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 68-70 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 71-73 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 74-76 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 77-79 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 80-82 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 83-85 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 86-88 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 89-91 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 92-94 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 95-97 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях, 98-100 — зародки *T. vestitus* в акросентричных сечениях.

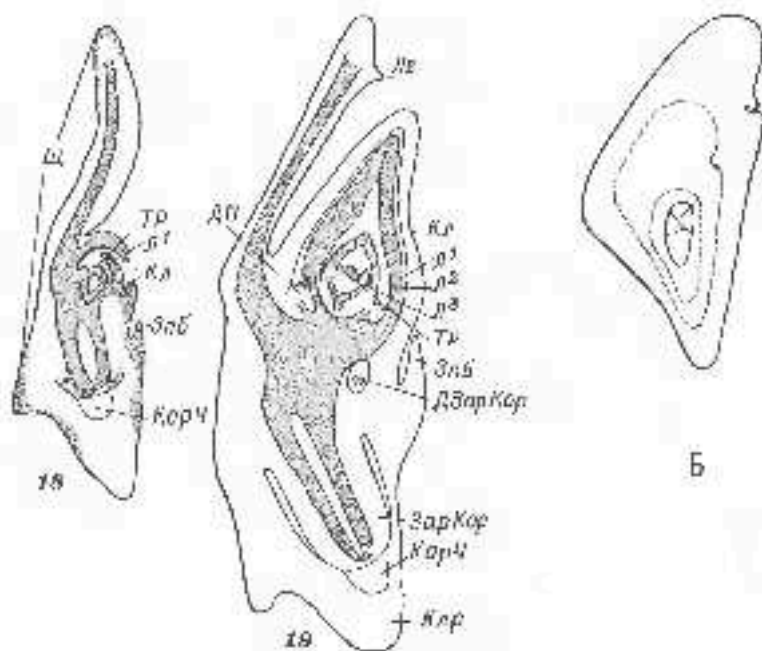
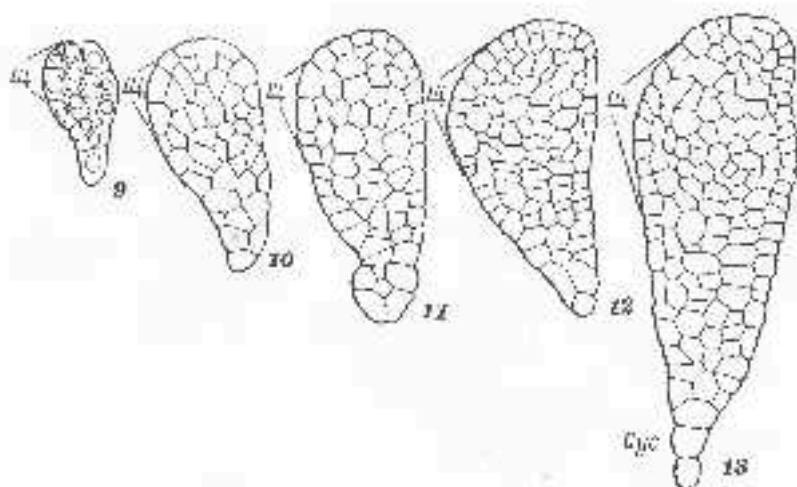


Рис. 65 (продолжение)

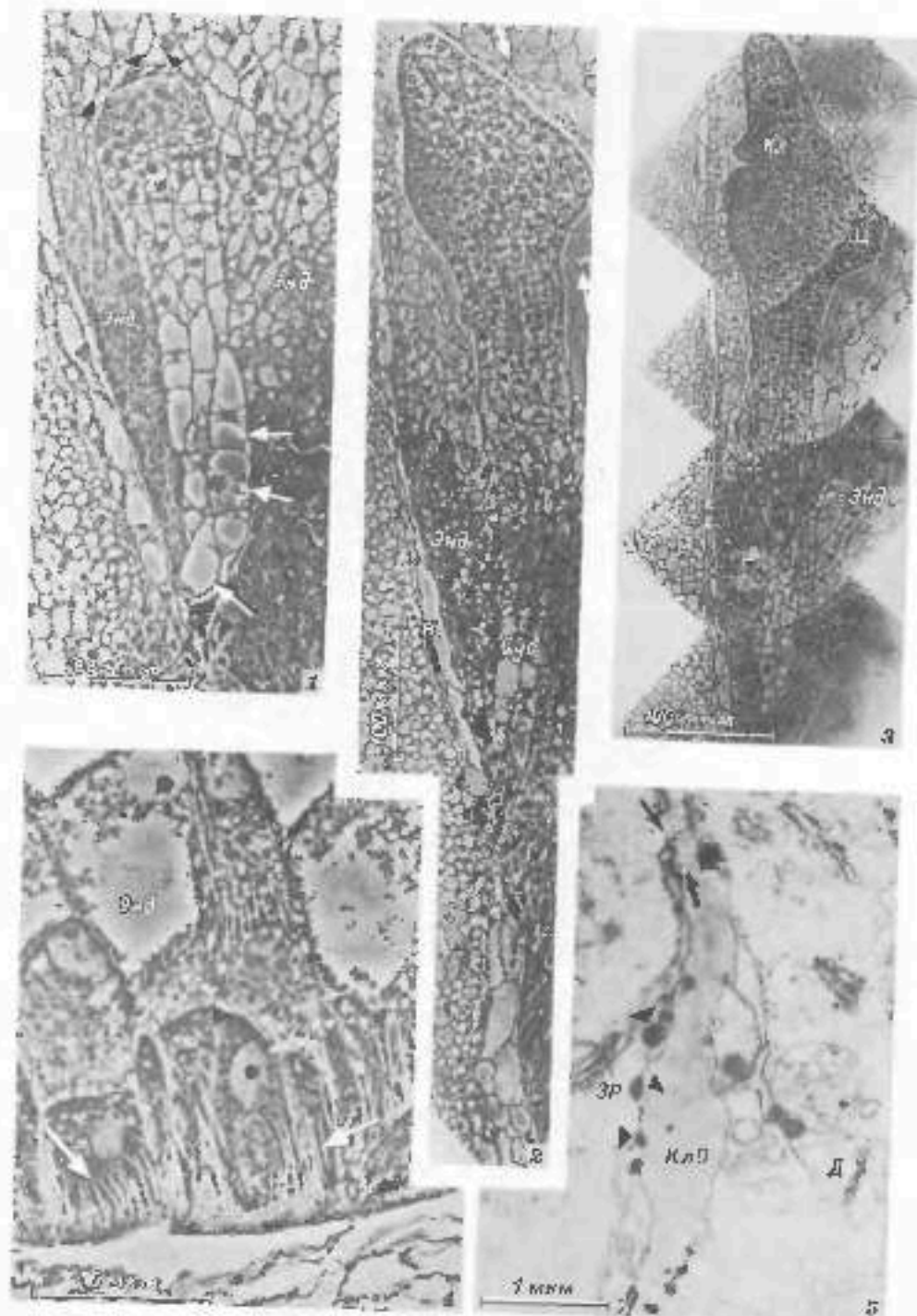


Рис. 64 (продолжение).

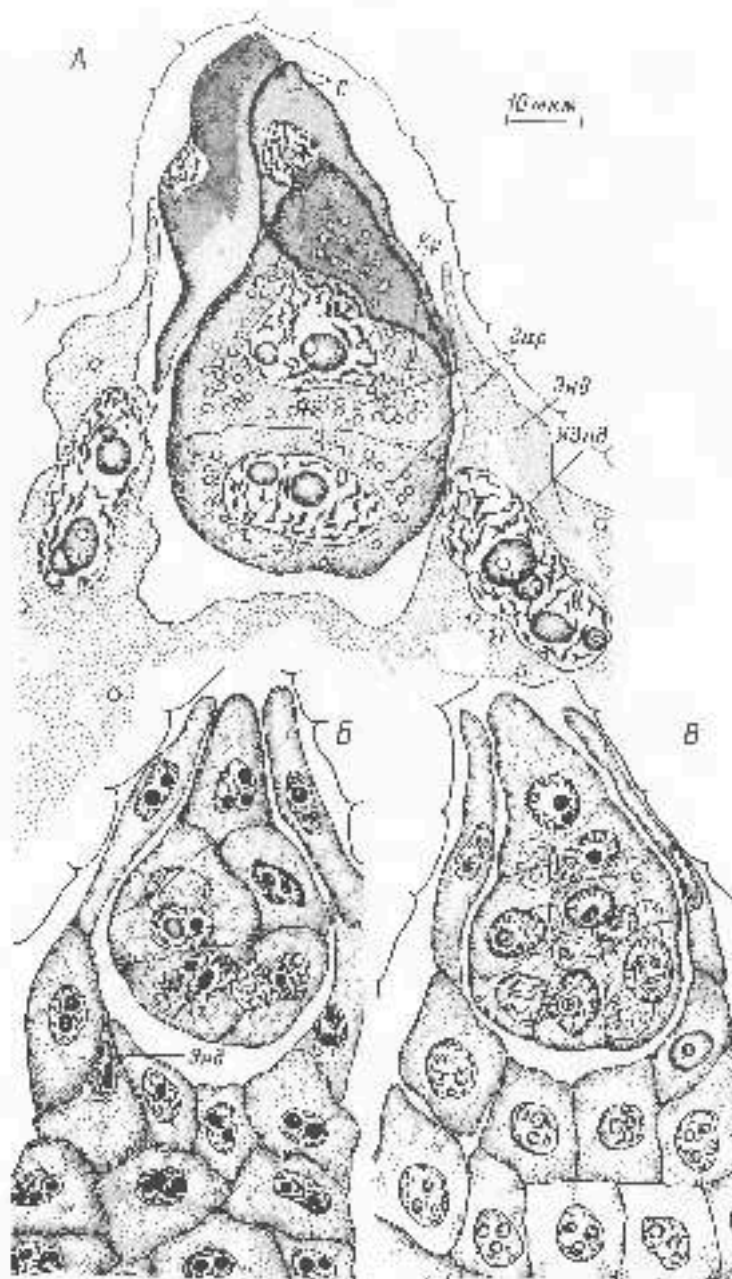


Рис. 65. Развитие зародка и эндосперма пшеницы на разных этапах развития. (По Базылиной, 1974).

А - 2-клеточный зародок (ларва), Б - 4-клеточный и Д - 15-клеточный зародки. Обозначения как на рис. 62, 64.

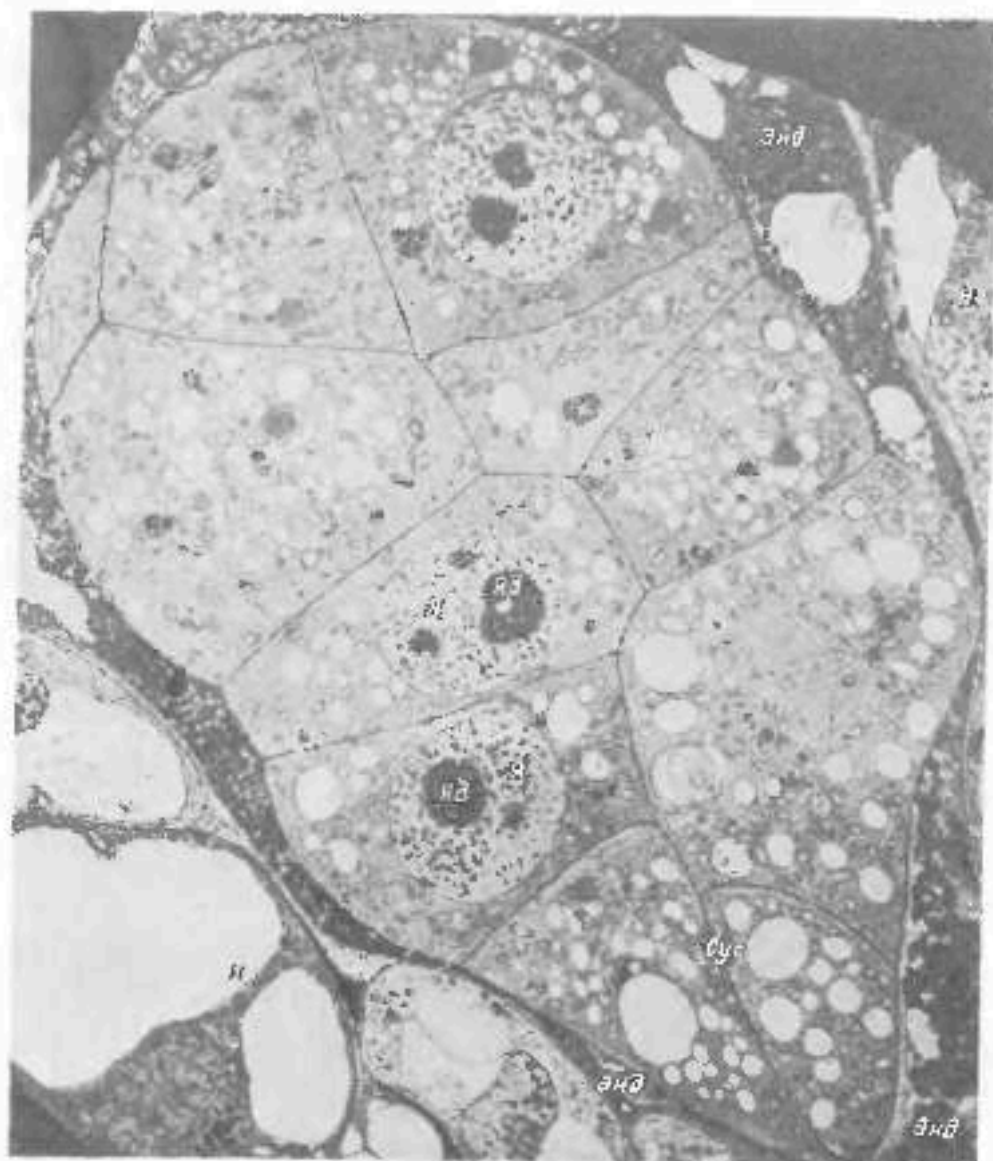
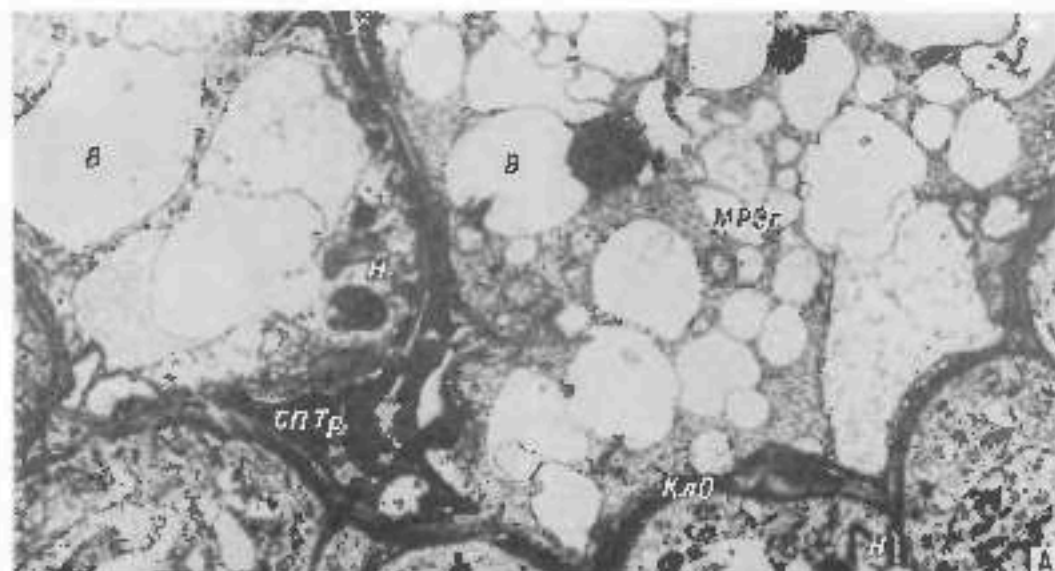


Рис. 67. Зародыш мха. (По Norstog, 1972, с. 126). ТЭМ.

20-клеточный зародыш, на рис. 11 — вынос; распределение вакуолей и клеточных ядер весьма различно, но ближе к полюсу зародка в субэпимеральном районе, андрогенит окружает зародок; андрогенитный контакт зародка с субэпимеральным (X 2600). Н — гиподерма, ЭД — эндодерма. Остальные обозначения как на рис. 62.

Рис. 68. Микротега и уровень андрогенита и зародка (А—Ж). (По Norstog, 1972, с. 126). ТЭМ.

А — микротега; ранний андрогенит; андрогенитный контакт вынос с субэпимеральным (андрогенитным субэпимеральным); андрогенитный контакт между микротегой и клетками субэпимера; андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000); Б — микротега; ранний андрогенит; андрогенитный контакт вынос с субэпимеральными клетками (X 4000); В — субэпимеральное поле 20-клеточного зародка, андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000); Г — субэпимеральное поле 20-клеточного зародка, андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000); Д — субэпимеральное поле 20-клеточного зародка, андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000); Е — субэпимеральное поле 20-клеточного зародка, андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000); Ж — субэпимеральное поле 20-клеточного зародка, андрогенитный контакт с субэпимеральными клетками (X 4000).



Page 48 (page 49 of 100)

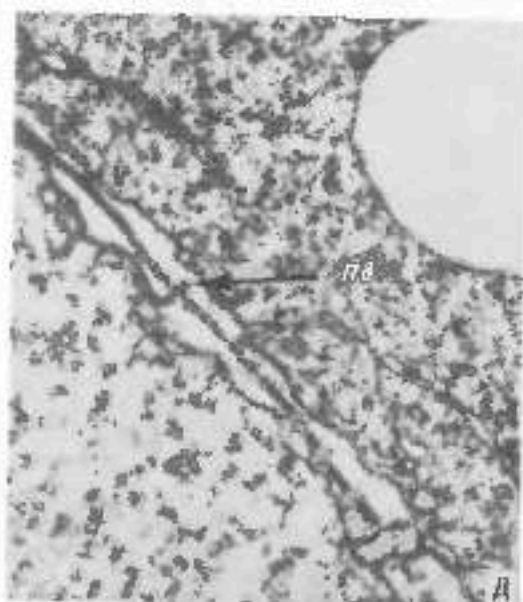
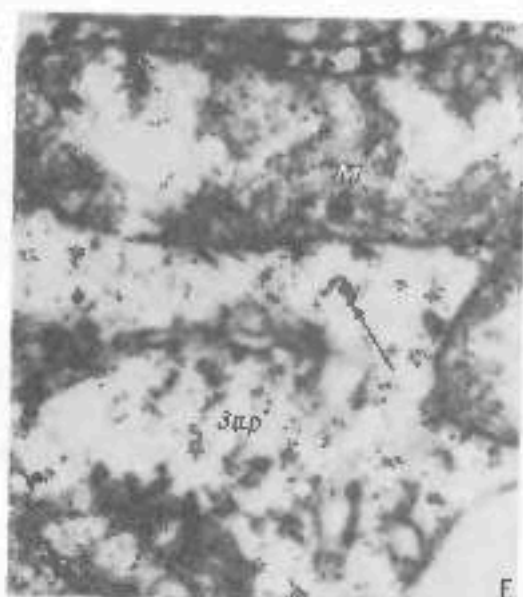
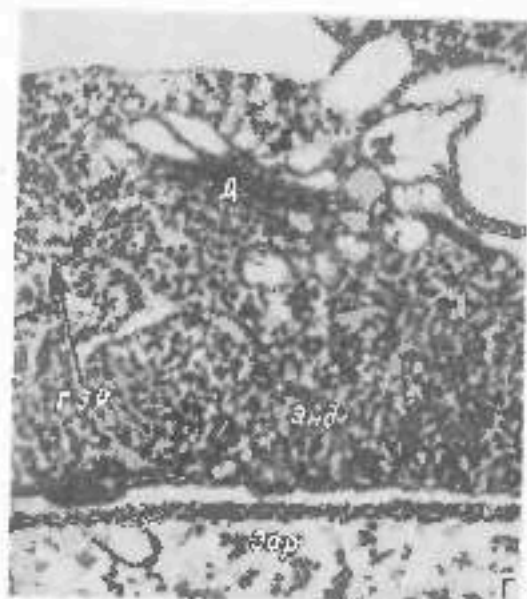


Рис. 68 (продолжение)

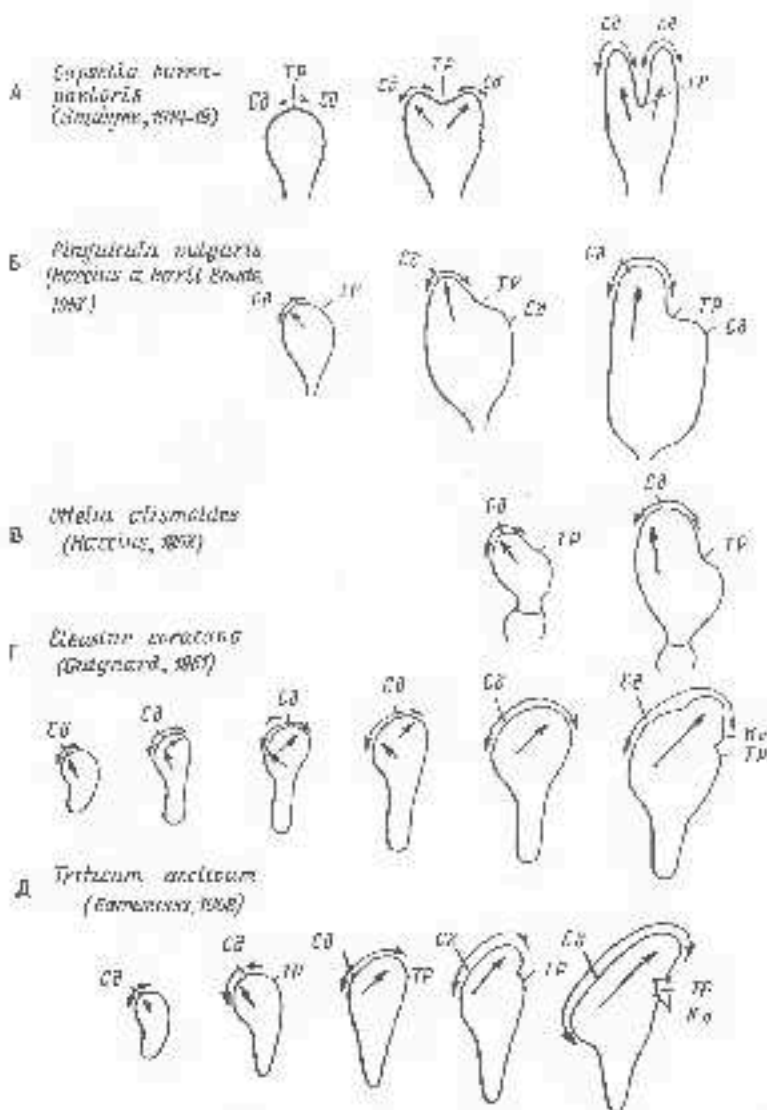
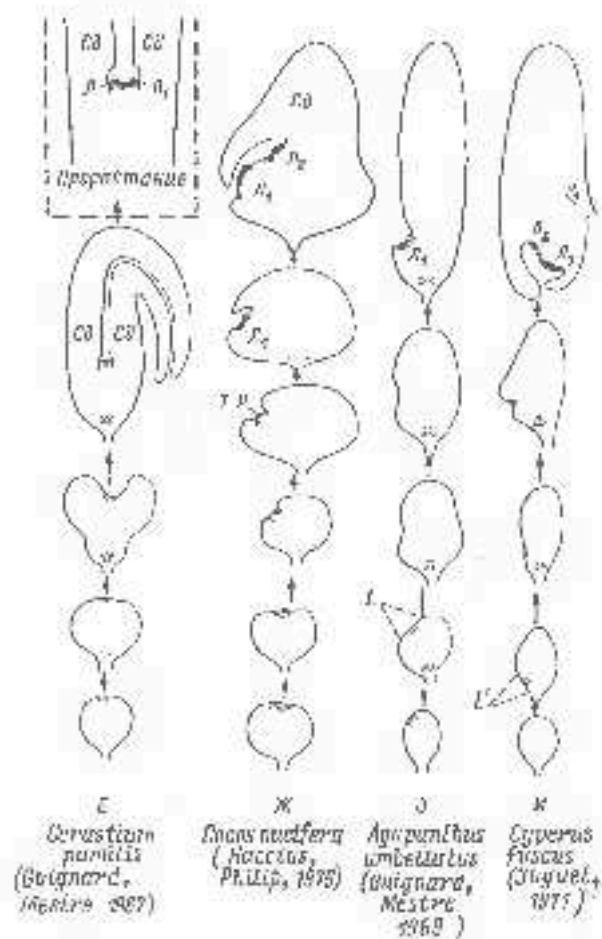


Рис. 71. Эволюционное становление овоцеллю-эти (А—Н) и основные типы развития зародка прикрупнейших растений (К). 1А, Д, К — по Вильямсу, 1974, с гл. 9; В, Н — по Smigajew, 1984, с 174.

А — развитие овулярии у двудомного *Caragana heterophylla*; В — прорастание зародка одной из семязачек у однодомного *Pinus vulgaris*; В, Д — разрастание семязачки и смещение дороса побега в латеральное положение у одноклеточных *Melia glaberrima* (В), *Eleusine coracana* (Д); Трехклеточный зародок (Е); Е — развитие семязачки у двудомного *Caragana vulgaris*; Ж — разрастание семязачки и смещение дороса побега в латеральное положение у *Eleusine coracana*; З, И — латеральное смещение дороса побега у двудомного *Caragana heterophylla* (З) и *Caragana vulgaris* (И); Часть зародка из К, прорастание которого в дальнейшем дало зародок, зашифрованную, выше овулярии (обозначенная КЗ); на К—Н хитизированная КЗ — хитизированная, Д, Е — дороса побега, ЗД — семязачка, ТР — точка роста (дальше побега).



Cerastium pumilum
(= *Cerastium*
= *Cerastium*
= *Cerastium*)



Cnys nautifera
(= *Cnys*
= *Cnys*
= *Cnys*)



Agavepunctus umbellatus



Cyperus fuscus
(= *Cyperus*
= *Cyperus*
= *Cyperus*)



Cerastium pumilum
(= *Cerastium*
= *Cerastium*
= *Cerastium*)



Cerastium pumilum
(= *Cerastium*
= *Cerastium*
= *Cerastium*)



Cerastium pumilum
(= *Cerastium*
= *Cerastium*
= *Cerastium*)



Cerastium pumilum



K

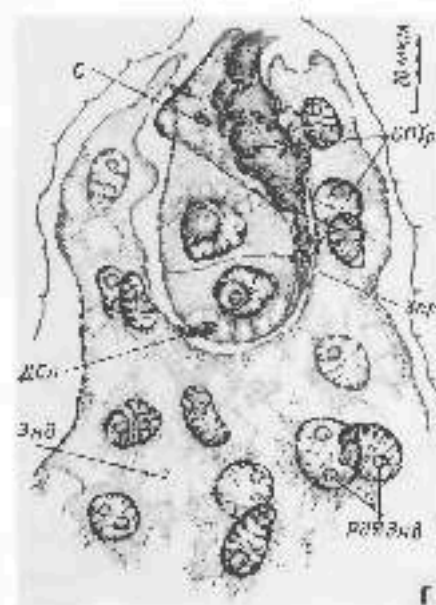
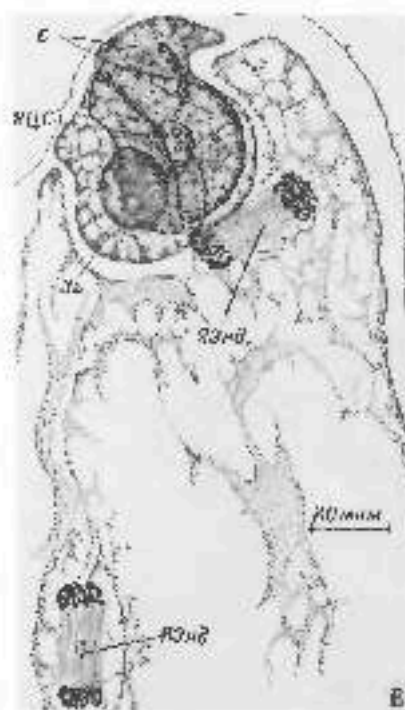
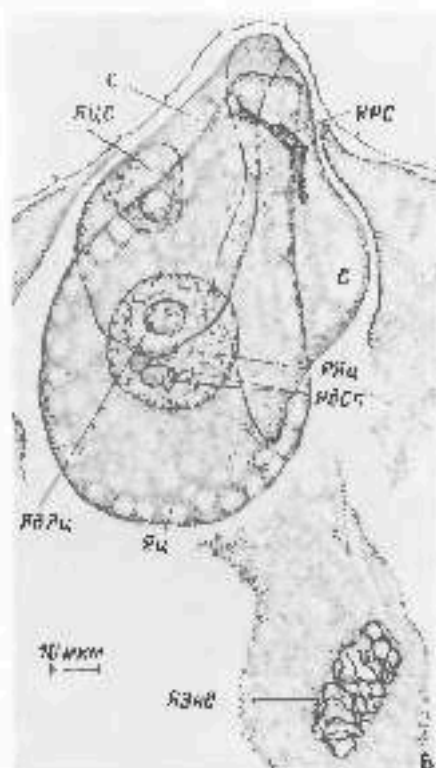
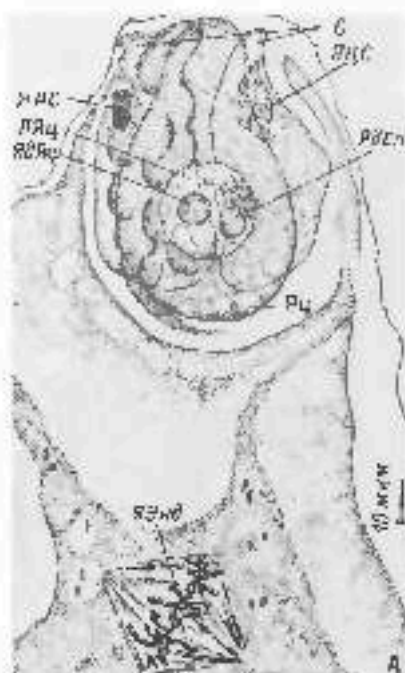


Рис. 72. Верхняя часть зародышевого мешка *Yucca macrocarpa* (A—F — по Бачинской, 1974) и *Yucca elata* (B — по Коробовой, 1982)

[illegible]

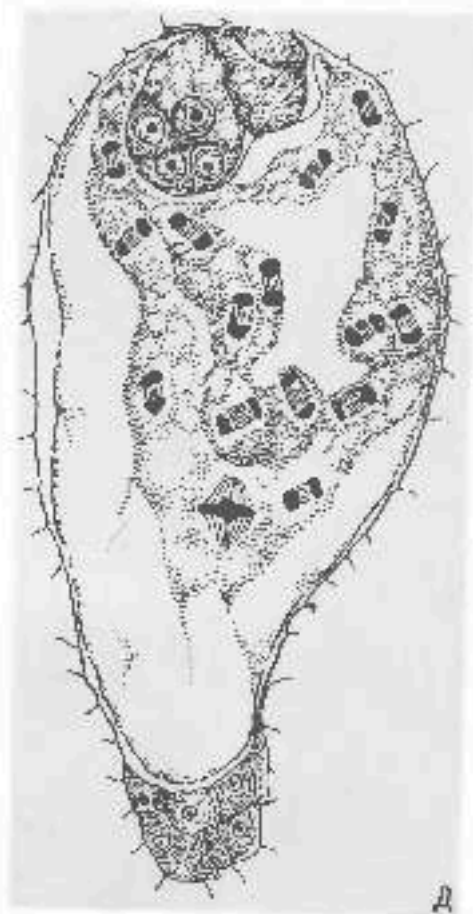


Рис. 72 (эритрококка).

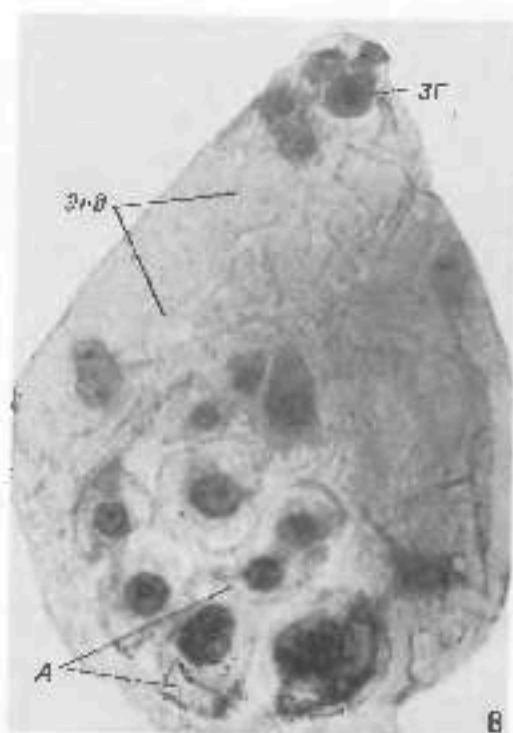
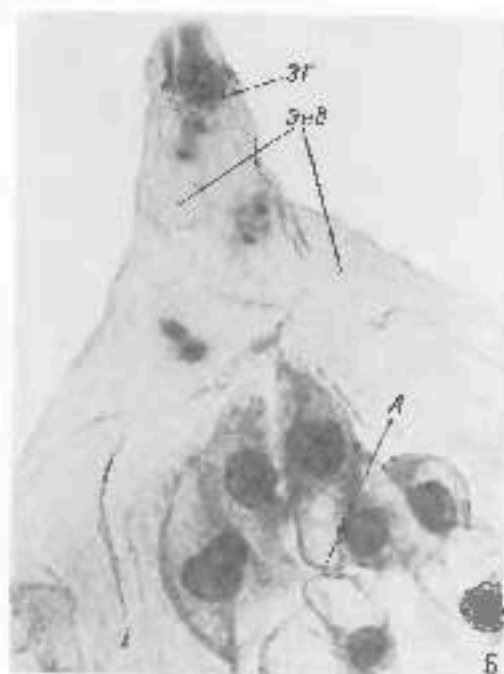
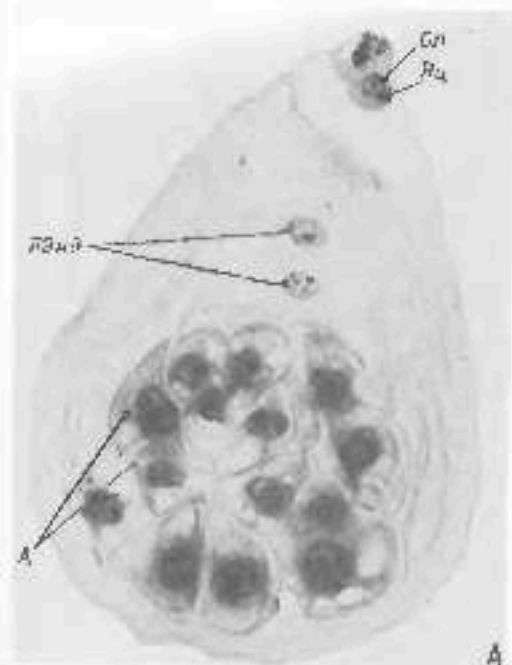


Рис. 73. Изометоплантальный зародковый моток ишеницы *Tritium darczewi* на различных стадиях развития эндостерна. (По Орловой, Авакянский, 1983).

А — на стадии первого деления и закладки; Б, В — на стадии постэмбрионального последующих делений; А — митозид, Сп — спираль. (Далее обозначения как на рис. 72).

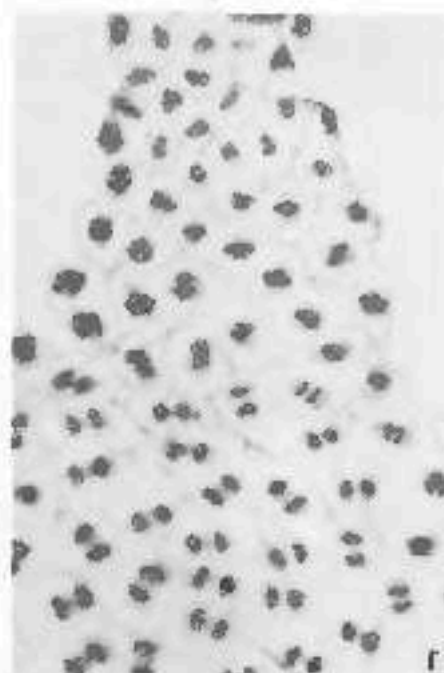
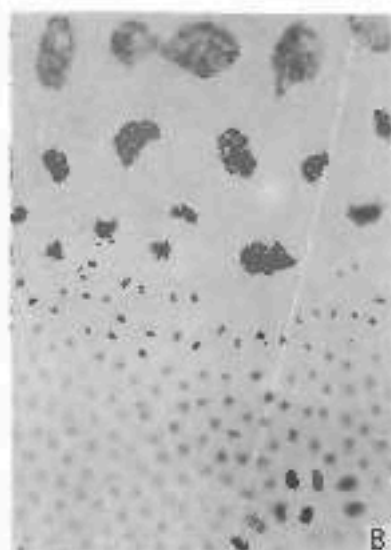
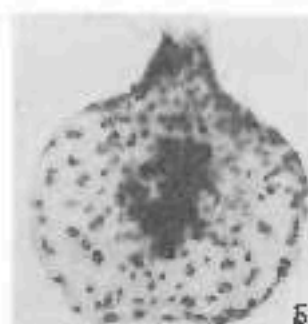


Рис. 74. Развитие эмбриона *Эндокерат*. (По Петровой, 1970, тотальные препараты). СМ.
 А — целая, недифференцированная личинка, Б — многочисленные эмбрионы с волнистыми краями,
 В, Г — эмбрионы в эндокерате.

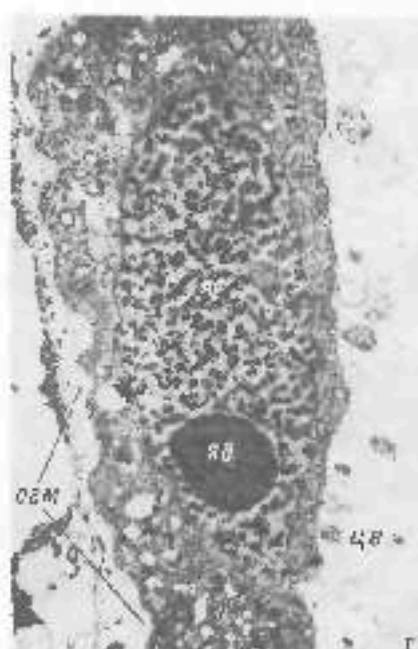
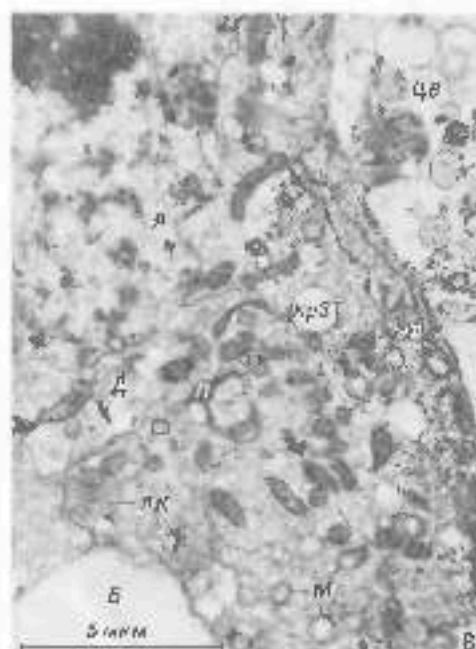
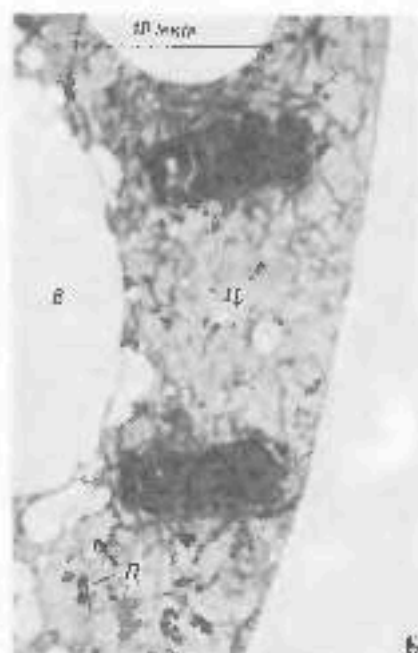
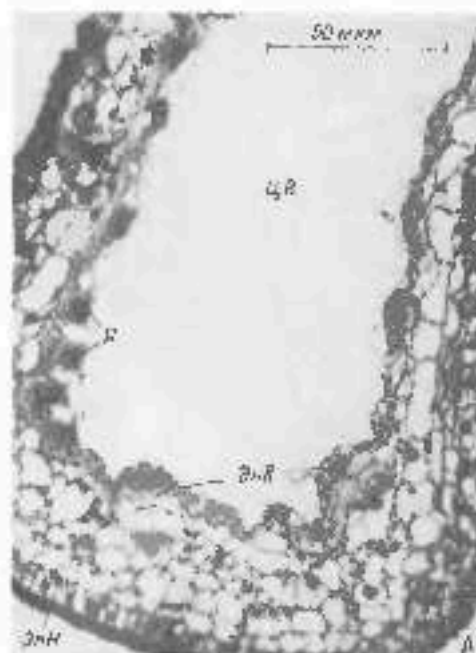


Рис. 75. Промышленные образцы элоспоров, выделенные из ядерной стадии развития в первые сутки после облучения. (По Шклярскому, Неонид, Вагилер). (А, В — СМ, Г — ТЭМ)

[illegible]

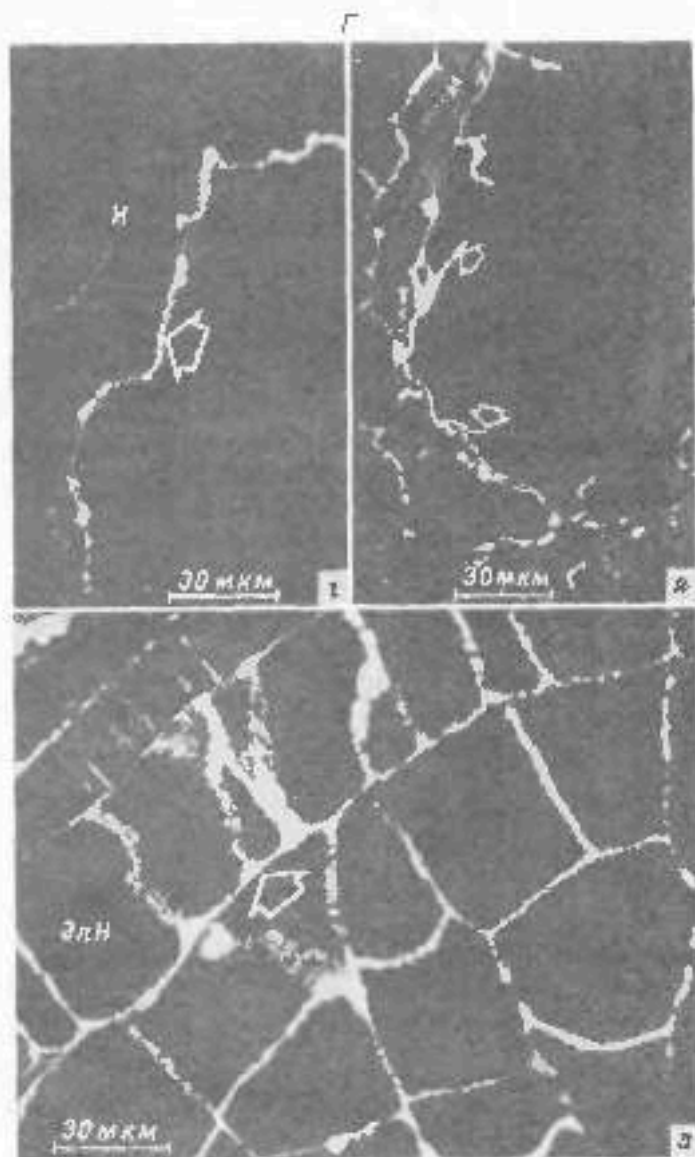


Рис. 77 (продолжение).

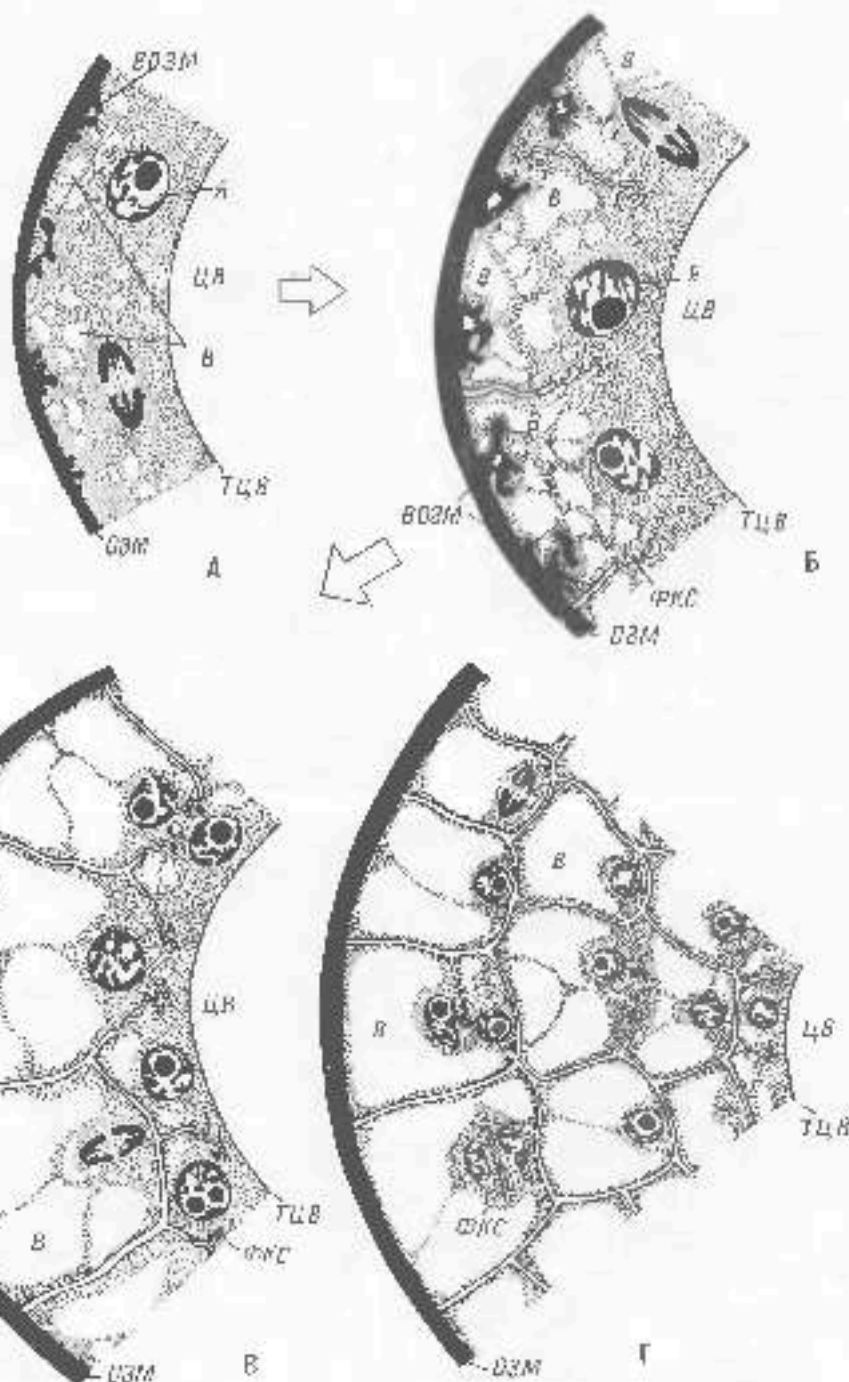


Рис. 78 Схемы процесса камбиобразования и роста побега шиповника (А-Г). (По Шенгелову, 1963). ТЗМ.

ФКС — формирующаяся листовая пластинка. Остальные обозначения как на рис. 76, 77.

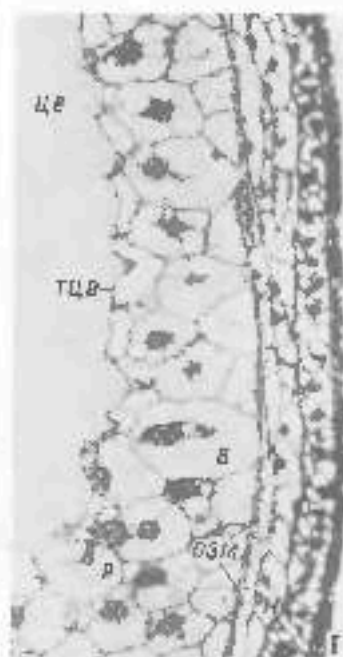
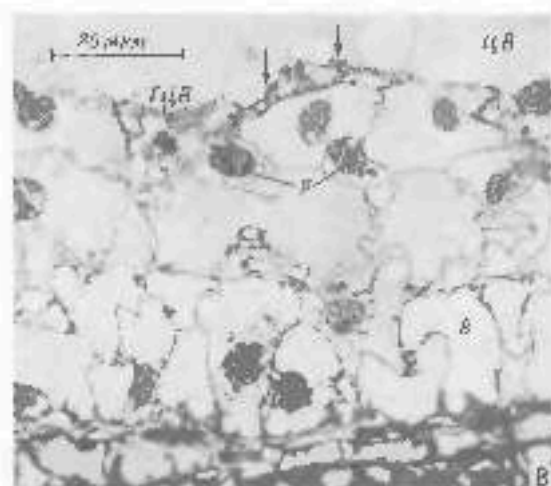
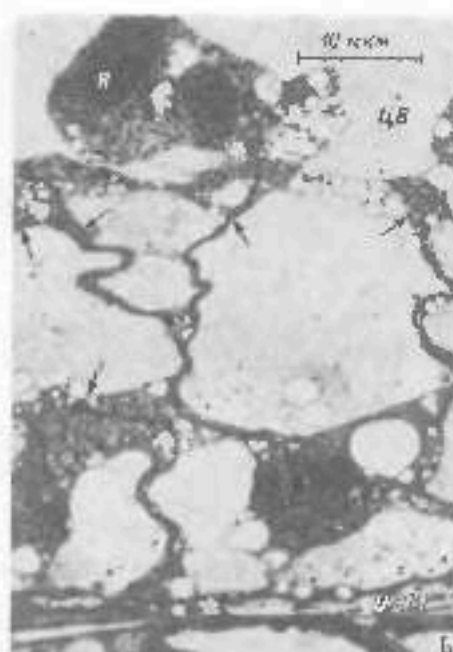
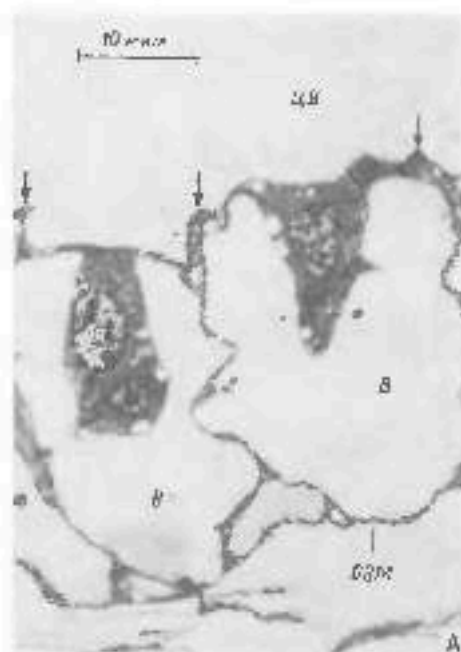
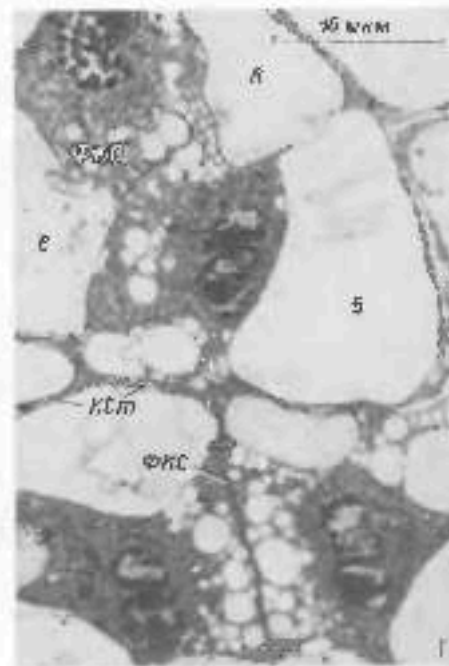
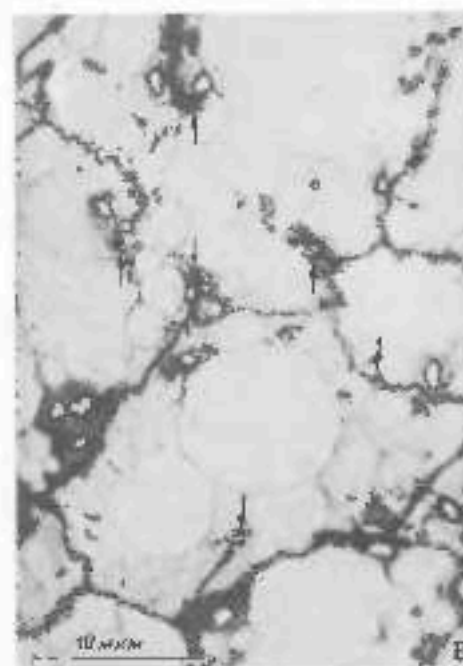
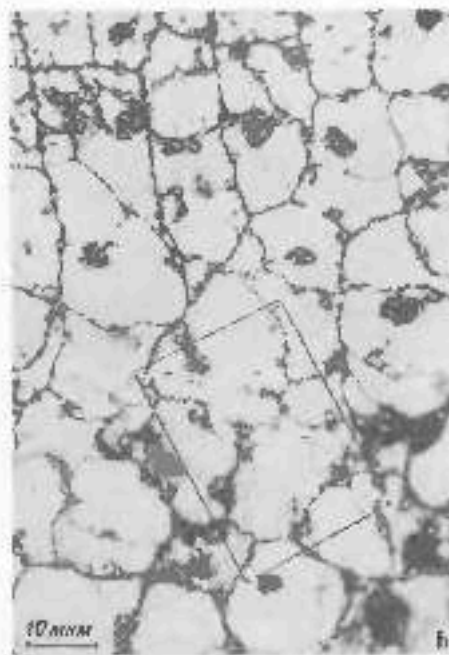
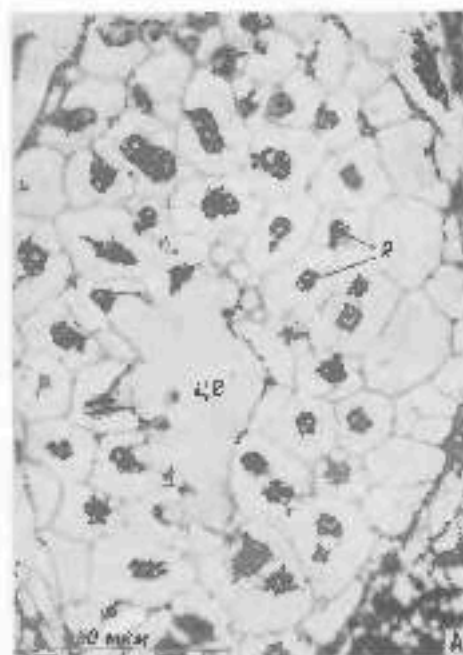


Рис. 60. Угловые продольные срезы задосперия пилидии на различных этапах его развития (световая оптика): 1) 0; 2) Шварцман, В. — 1983 г. А, Б, Г — Пескуби, данные)

А, Б — (формирование скелета и широкого слоя эндоспермальных клеток 12—13 в ряду после оплодотворения);
В, Г — формирование 8—9-го слоев клеток (3—4-е сутки после оплодотворения) (Стрелка — направление
хлоропластов (устьица). Обозначения как в рис. 76, 77)

[illegible]

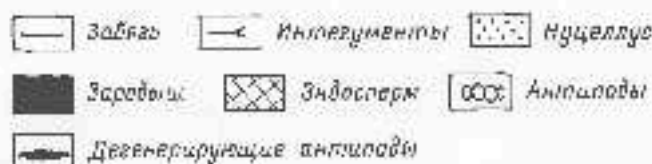
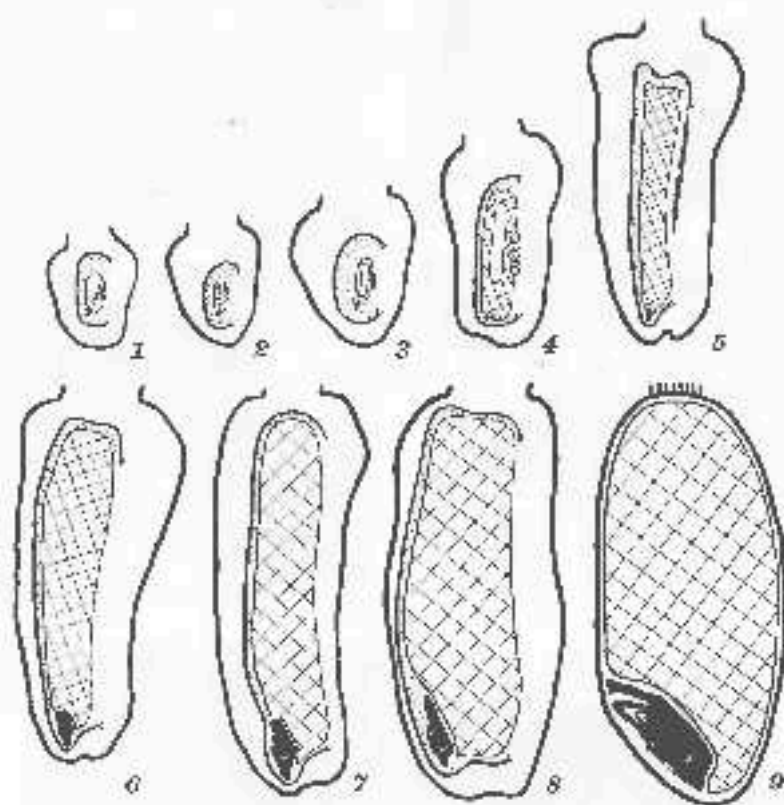
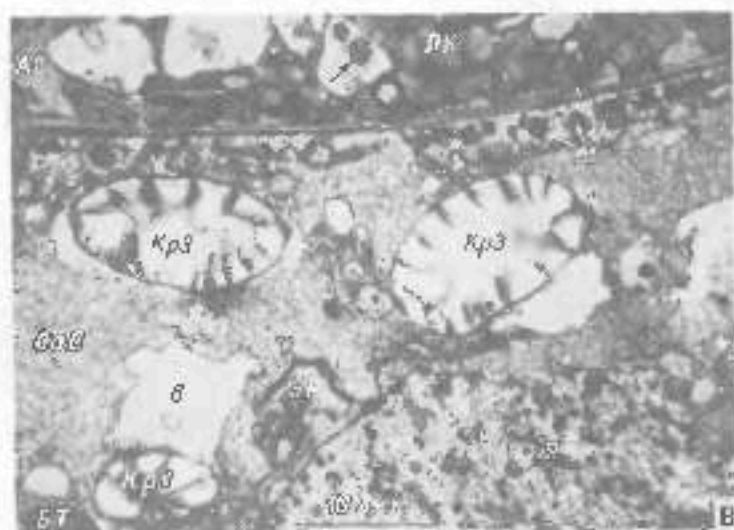
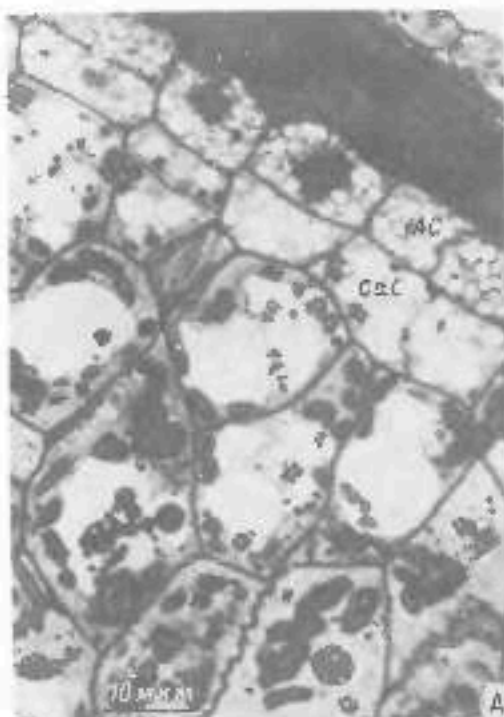


Рис. 82. Постопылательные фазы развития зародка и эндосперма в зерновке пшеницы (сорт Днязжыны) после опыления.

1 — через 5—6 ч, 2 — 1 сут, 3 — 2, 4 — 3—4, 5 — 7—8, 6 — 9—10, 7 — 11—12, 8 — 13—15, 9 — 25—30 сут.

[illegible]

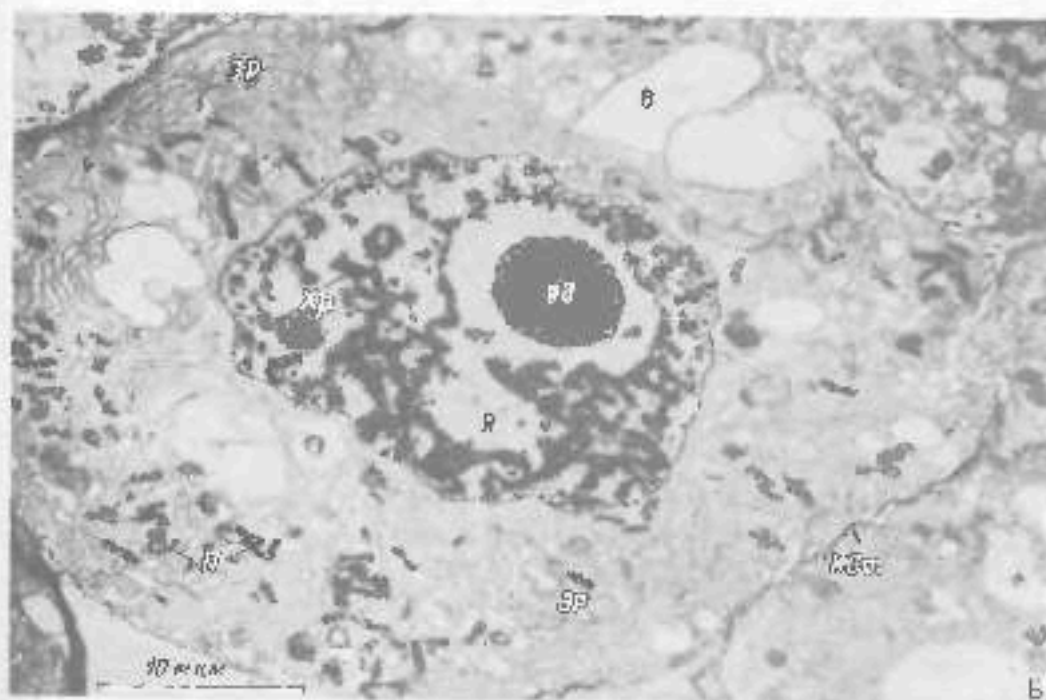
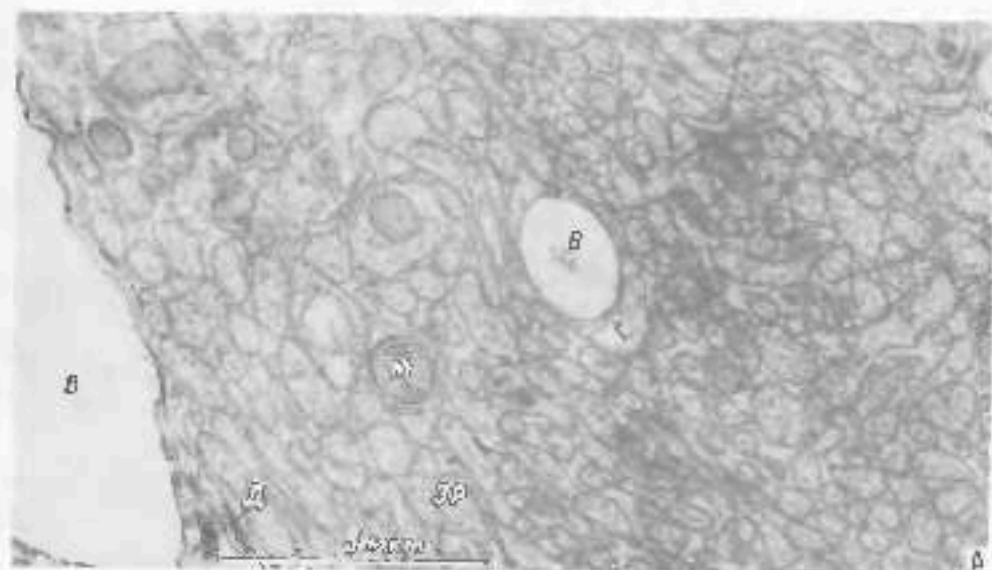


Рис. 86. Клетка эндосперма пшеницы на 10-е сутки после опыления (А, Б). (По Шмарову, неопубл. данные). ТЭМ.

Бригадисты, кисты, митохондрии, стороны эндосперма в зоне складки торсион, видны также разрывы плазматического SP. Характеризуются различной формой Xp — кристаллы. Ослабление области клетки (А, Б, В, Г, Д).

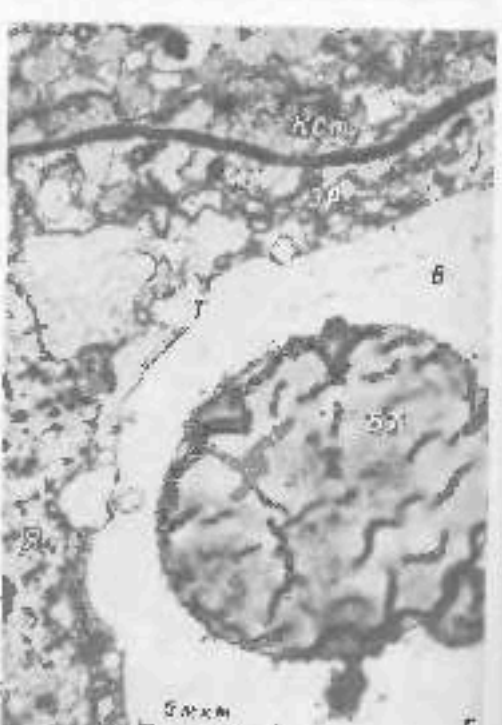
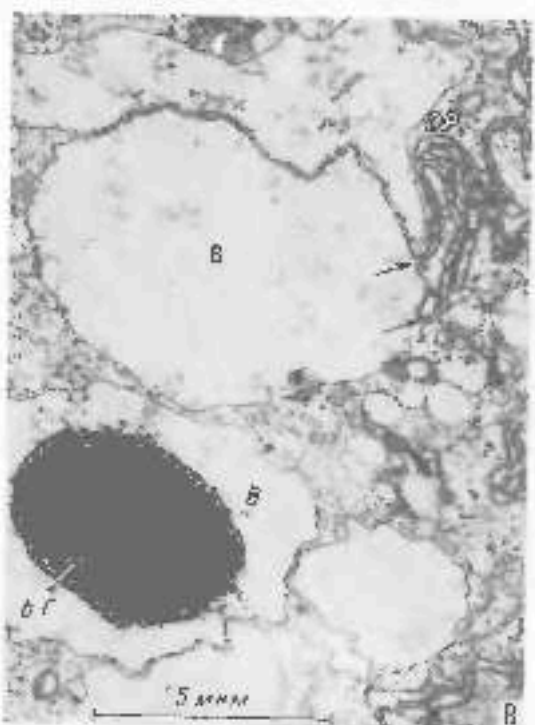
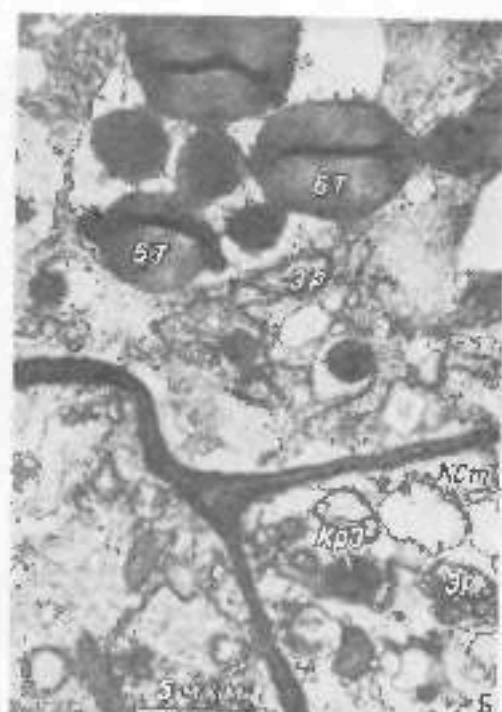
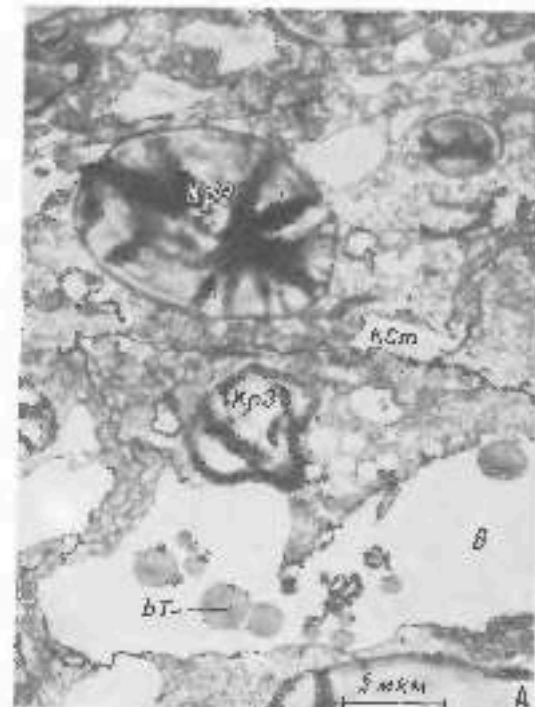


Рис. 85. Участки крахмального эндосперма пшеницы. (По Шмарову, не опубликовано) ТЭМ.
 А — образующие белковые тела (на 11-е сутки после цветения). В — белковые тела в стадии формирования.
 Б — формирующийся крахмал (стрелка) и мембрана BT — мест синтеза запасных белков — и тонкая сетка из вакуолей —
 ина и образующий белковые тела; внизу сформировались белковые тела (11-е сутки после цветения).
 Г — сформированные белковые тела в вакуолях (10-е сутки после цветения). BT — белковые тела, Т — тонкая
 сетка. Ориентация совпадает с той, что на рис. 75, 77, 79.

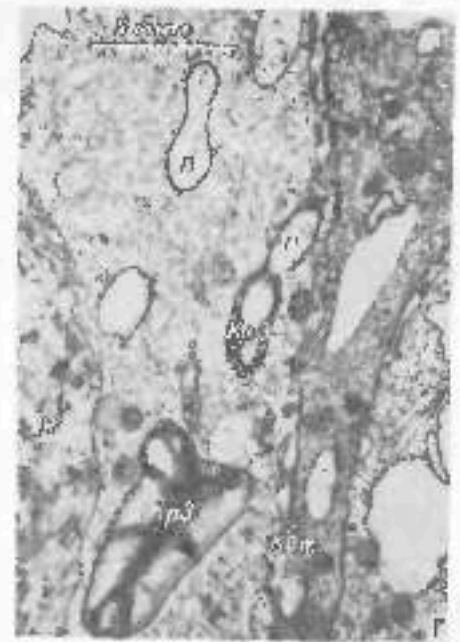
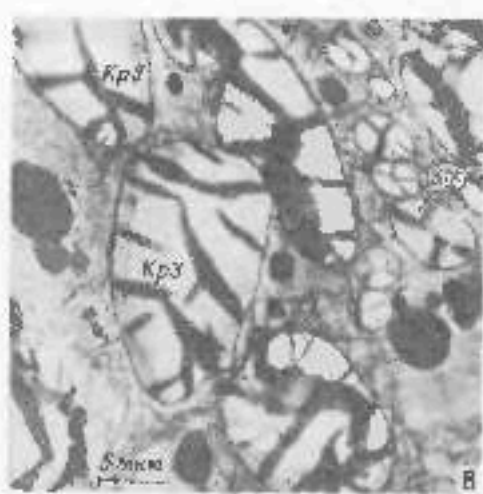
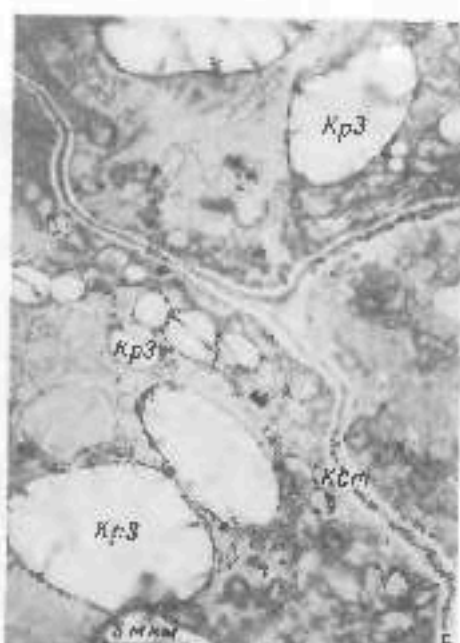
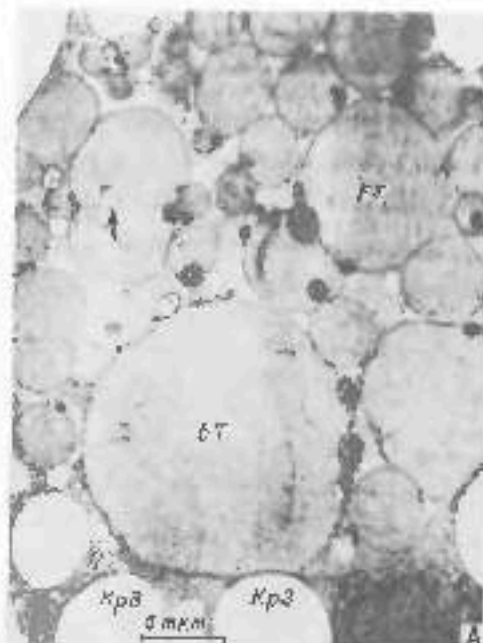


Рис. 86. Участки крахмального эндосперма пшеницы. (По Гикареву, жетисулб. дачнику, ТЗМ)

[illegible]

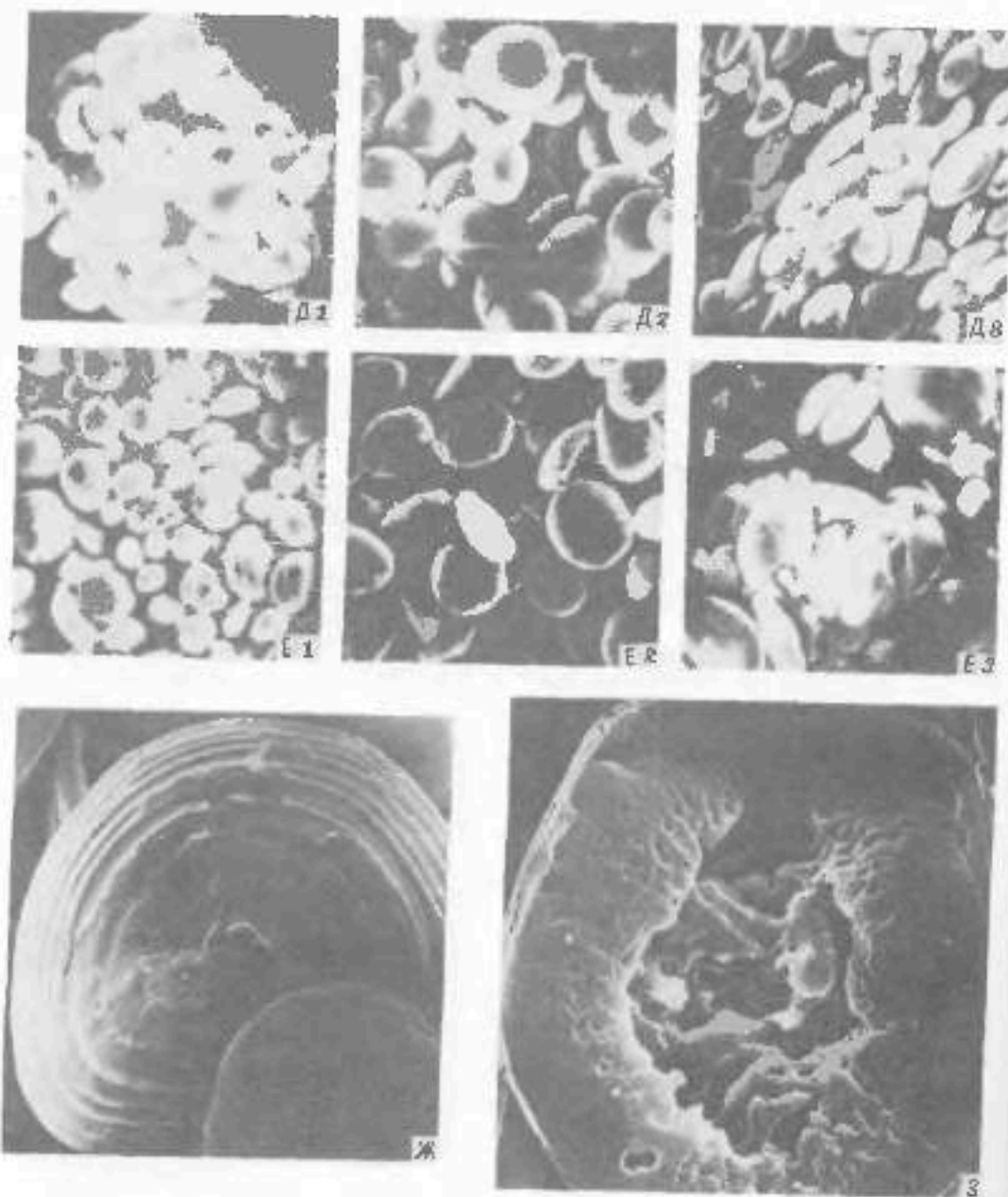
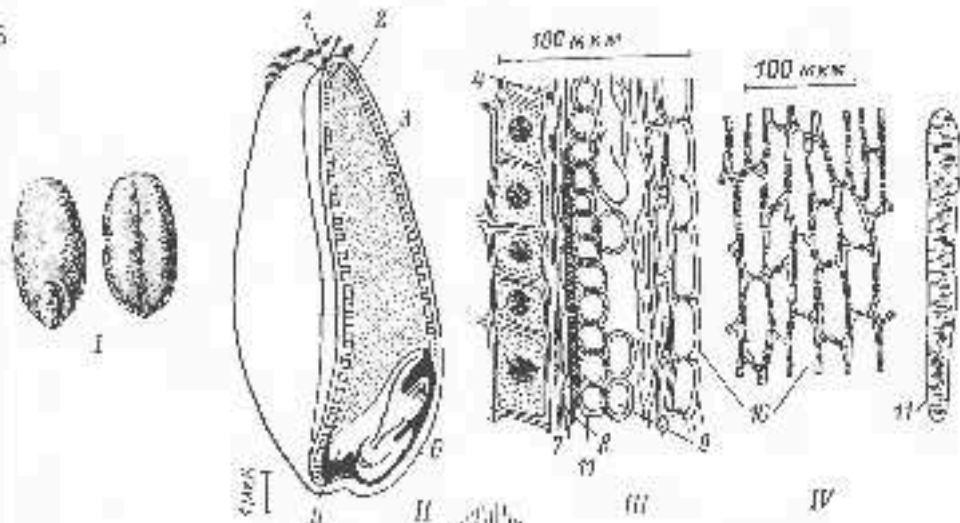


Рис. 88. (*Opisthorchis*).

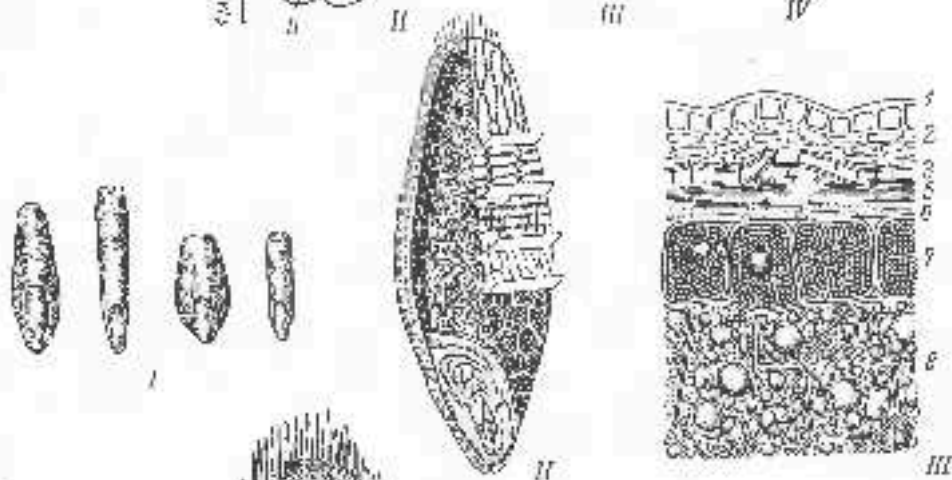


Рис. 67 (продолжение)

6



B



Г

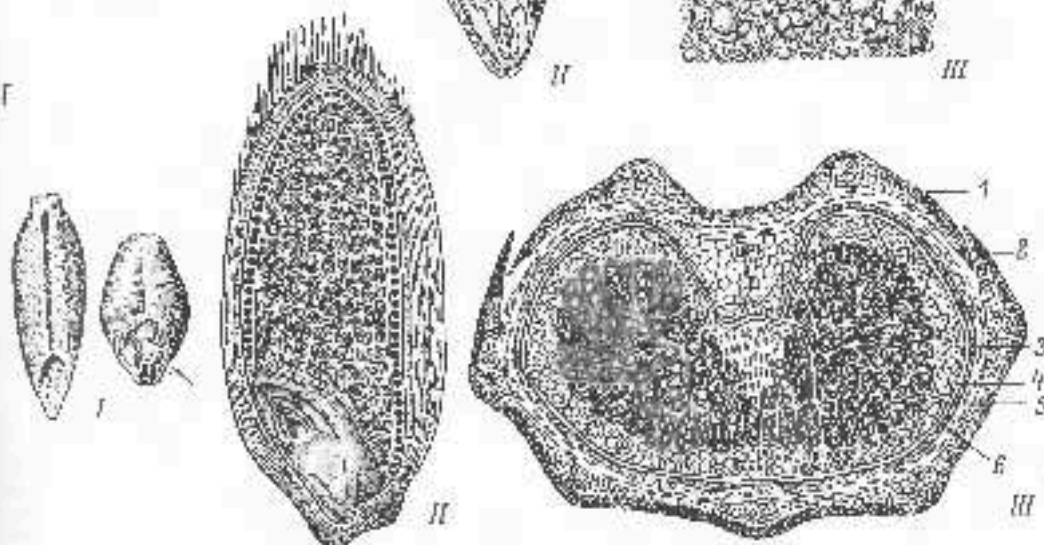


Рис. 10 (продолжение).

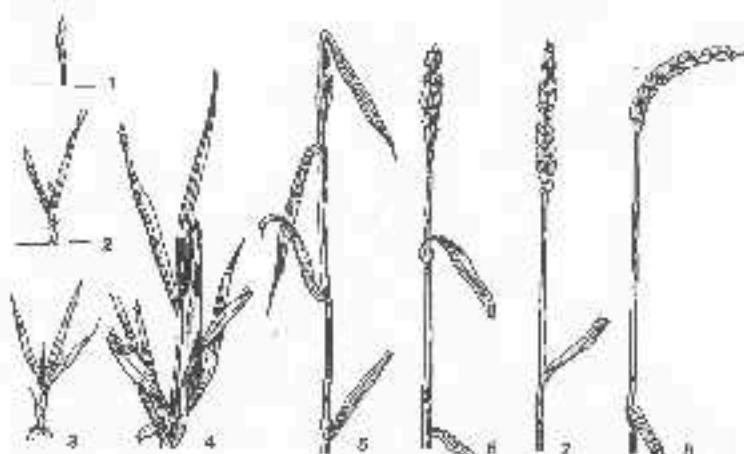


Рис. 88. Стадии развития и роста пшеницы. (По Руденко, 1969).

1 — всходы, 2 — третий лист, 3 — всходы, 4 — узел и трубку, 5 — колосовая, 6 — цветение, 7 — формирование колосов, 8 — зрелый колос.

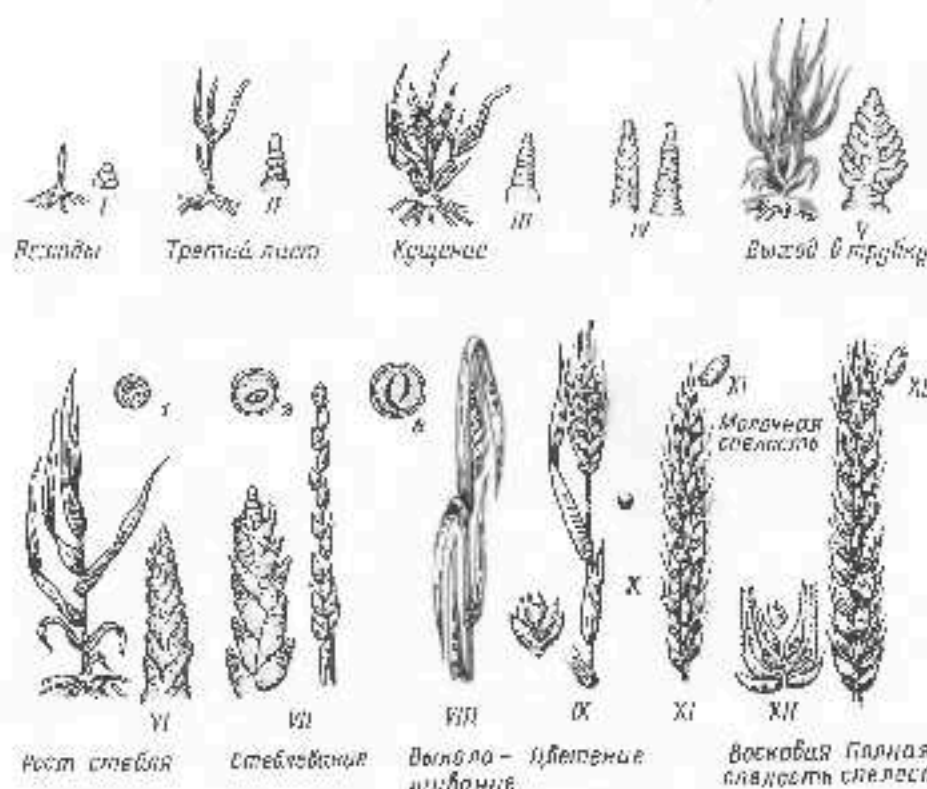


Рис. 89. Фазы развития и этапы органогенеза (I—XII) озимой пшеницы. (По Куперман, 1977).

I — недифференцированный конус нарастания, II — дифференцированный зачаточный стебель на узле и междоузлии (начало формирования узла и междоузлий, зачаточных листьев), III — формирование узла и междоузлий (начало формирования узла и междоузлий), IV — формирование зачаточных листьев (фрагмент), V — формирование зачаточных листьев и узла, VI — формирование зачаточных листьев (фрагмент), VII — формирование зачаточных листьев (фрагмент), VIII — формирование зачаточных листьев (фрагмент), IX — формирование зачаточных листьев (фрагмент), X — формирование зачаточных листьев (фрагмент), XI — формирование зачаточных листьев (фрагмент), XII — формирование зачаточных листьев (фрагмент).

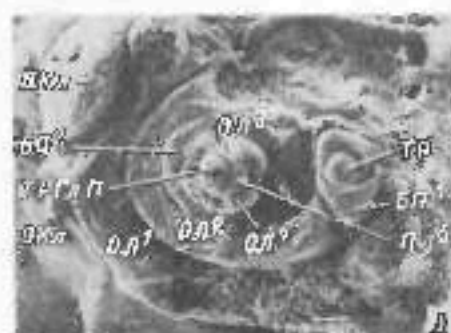
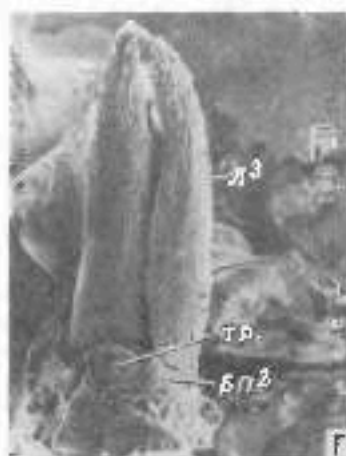
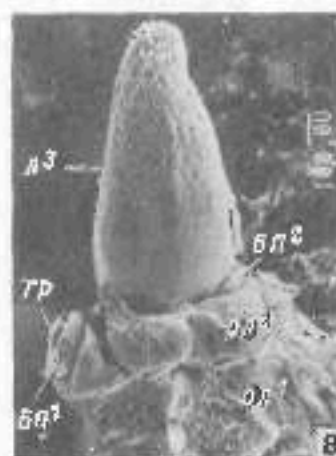
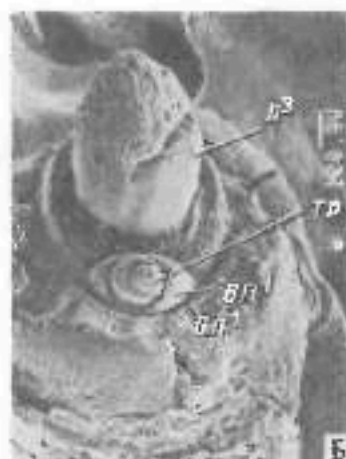


Рис. 90. Проростки пшеницы сорта Ленинградка (А—Д). (По Ратнов, неопубл. данные). СЭМ

А — боковые почки в пазухе 3-го листа; растущий 1-й лист и виденный удлиненный; Б — то же (вид сверху), удлинен 1-й и 2-й листья; В — почки в пазухах 1-го и 2-го листьев; видны узкие пространства между 3-м листом и побегом 2-го листа, в котором формируется боковая почка; Г — почки в пазухе 2-го листа; Д — верхушка проростка с удлиненными листьями, видны боковые почки разного возраста и точки роста главных и боковых побегов. БЛ¹ — боковая почка и околум 1-го листа проростка, БЛ² — боковая почка в пазухе 2-го листа проростка, Л², Л³ — 2-й и 3-й растущие листья проростка пшеницы, ОЛ¹ — остатки разделившегося палеотипа, БЛ¹—БЛ³ — боковые удлиненные 1—3-го растущих листьев, ЛЛ¹ — боковые почки и околум 1-го листа, ЛЛ² — боковые почки и околум 2-го листа, ЛЛ³ — боковые почки и околум 3-го листа, ТР — точка роста главного побега.

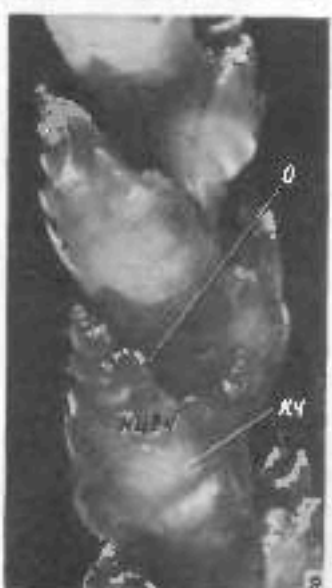
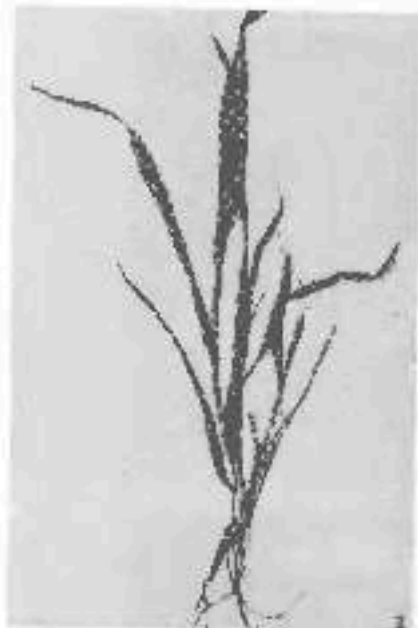
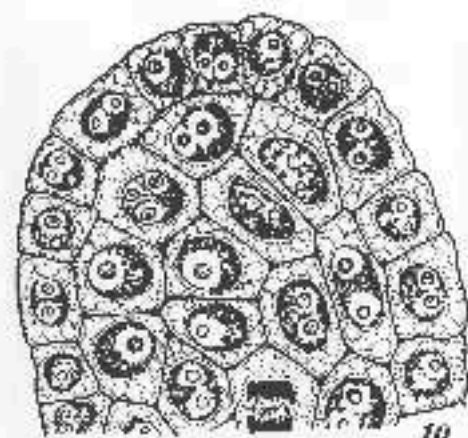
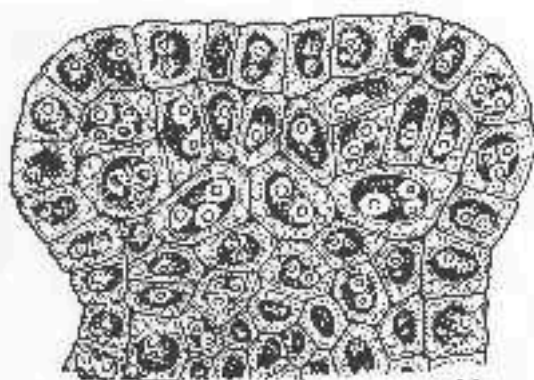


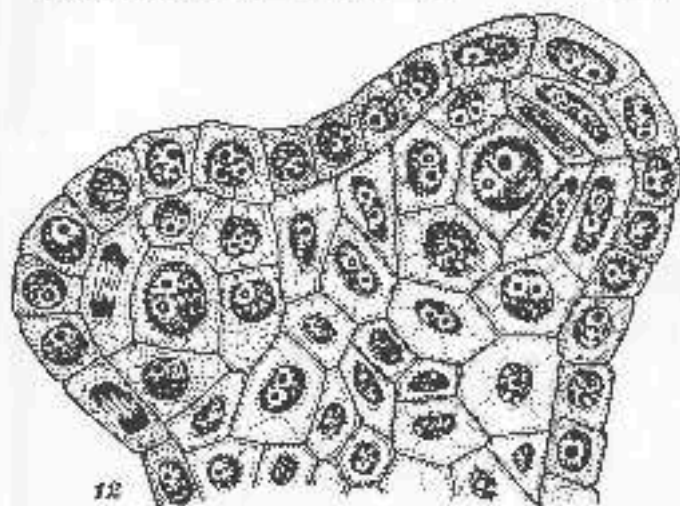
Рис. 9). Формирование колоса пшеницы сорта Динкват в фазах цветения (1), колода и трубку (2), на разных этапах его развития (3—5) и анатомические процессы, происходящие в это время в репродуктивных органах (6—16). (Из Баттисноб, 1974)



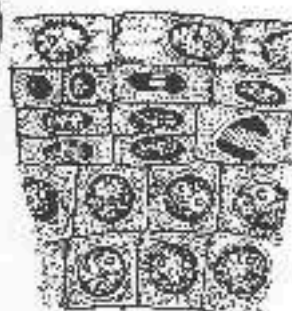
10



11



12



13



14



15



16

Рис. 91 (продолжение).

КВ — холмовый холмик, НЦВ — парубкии шестидесяти чешуй, О — ость, ТР — точка роста, ЦВБ — цветочный бутончик.

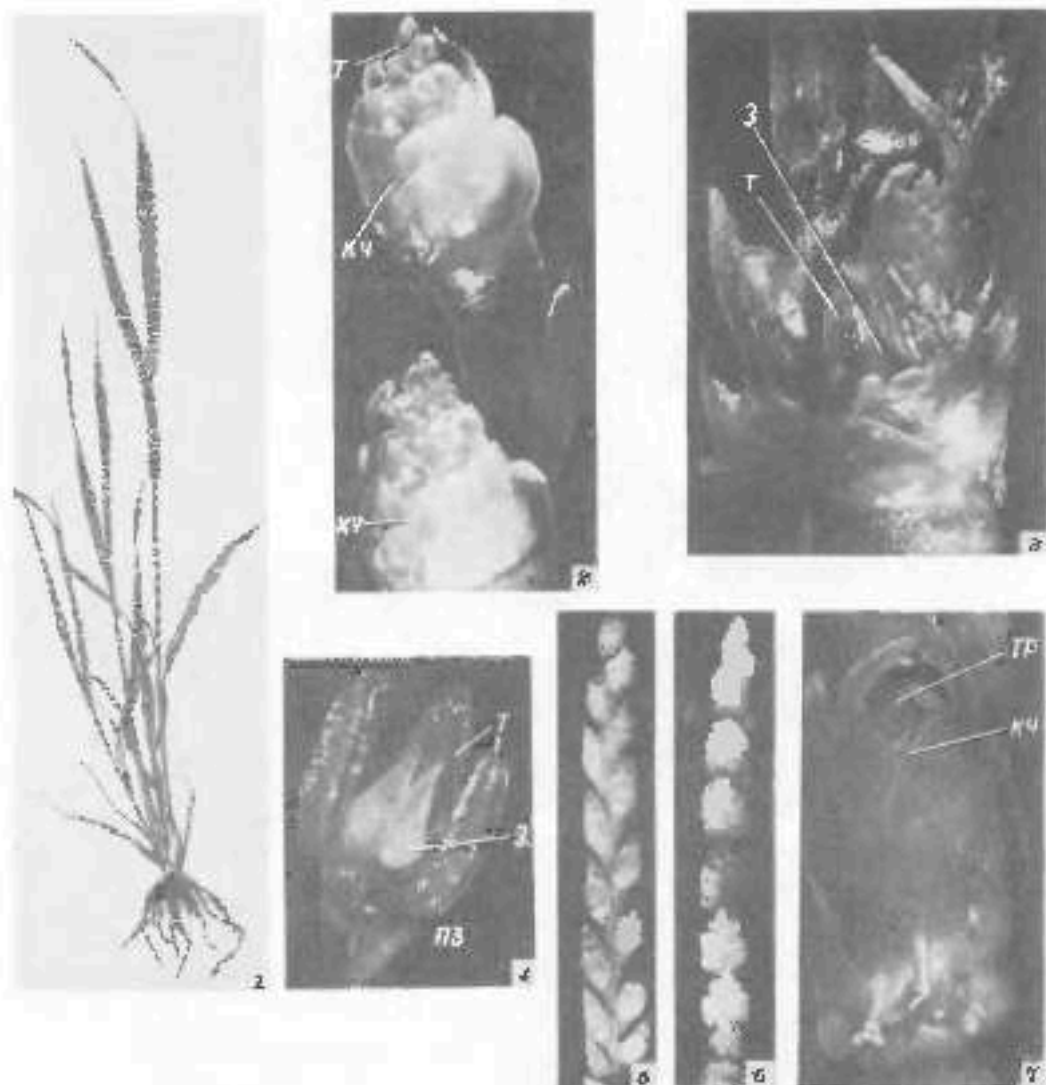


Рис. 92. Цветущая форма Лисимачия. (По Батальнико, 1974)

1 — форма стебельчатая, 2—7 — формирование цветка и его элементов, 8 — продольный срез чашечки образованной из 8 чашечек, на различных стадиях развития, 9—10 — эмбриональные периоды, приходящие к этому времени к генеративной стадии, 11—16 — эмбриональные периоды, 17 — пыльца, 18 — пыльцевая трубка, 19 — пылевая трубка. Остальные обозначения см. на рис. 91.

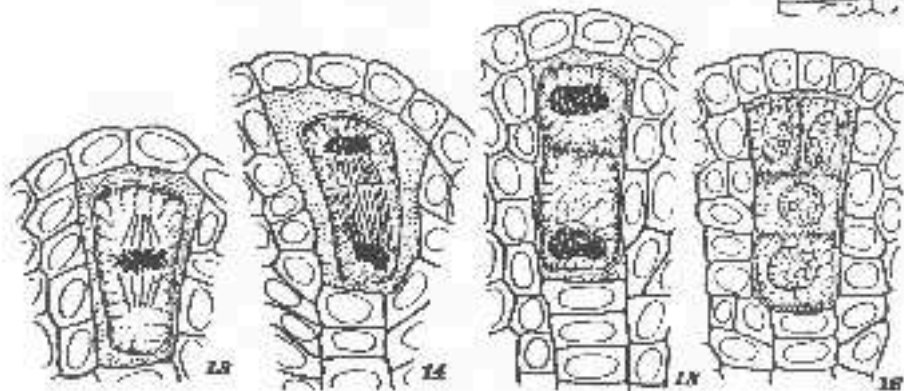
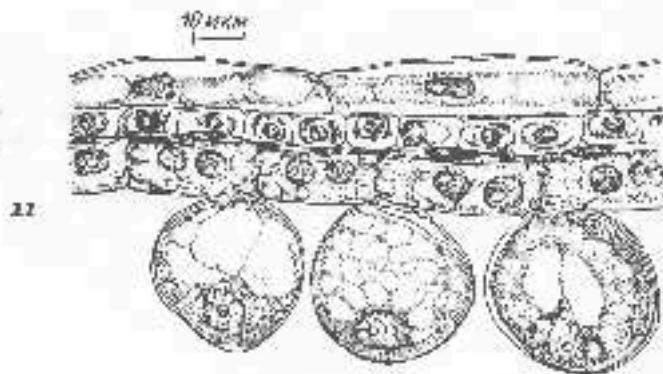
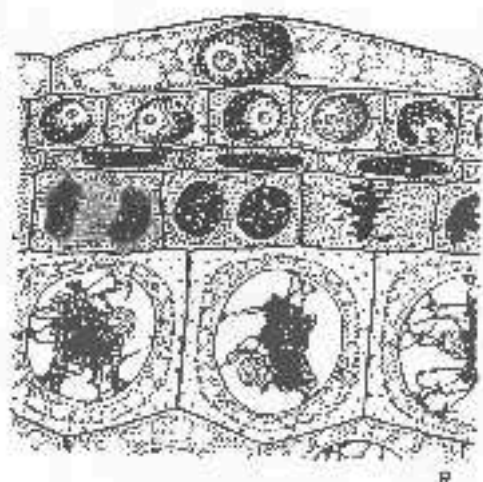
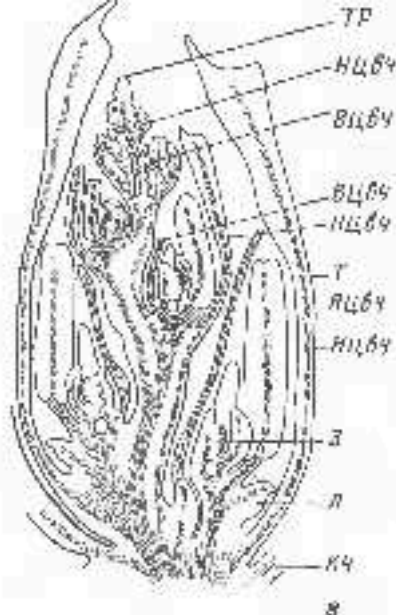


Рис. 98 (продолжение).

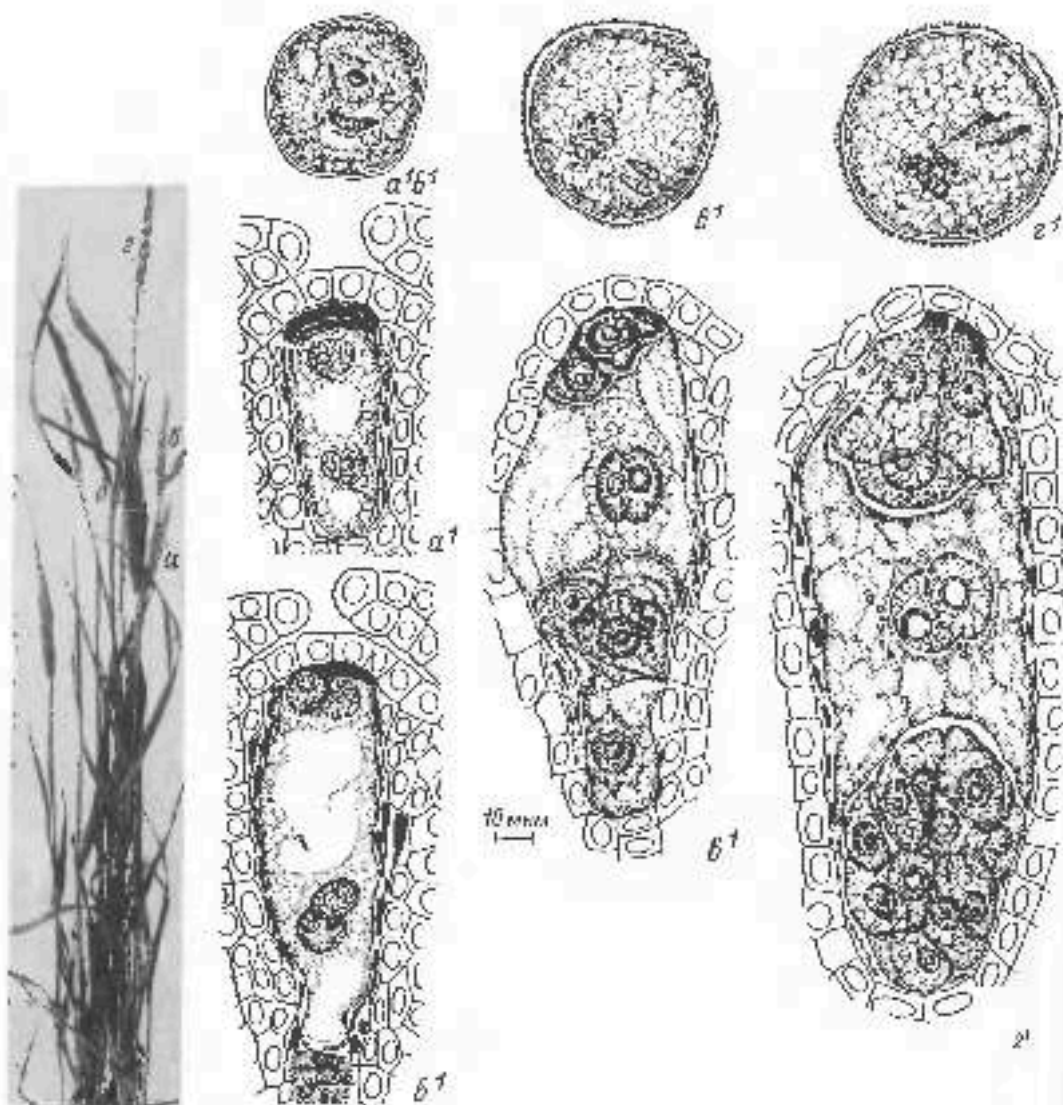


Рис. 16. Развитие молодых вегетативных и зародков Диаманта в фазе колосения и цветения. (По Батыгной, 1974).

a—к — ранние фазы развития зародка, а1—к1 — вегетативные зародки, прорастающие и цвет.

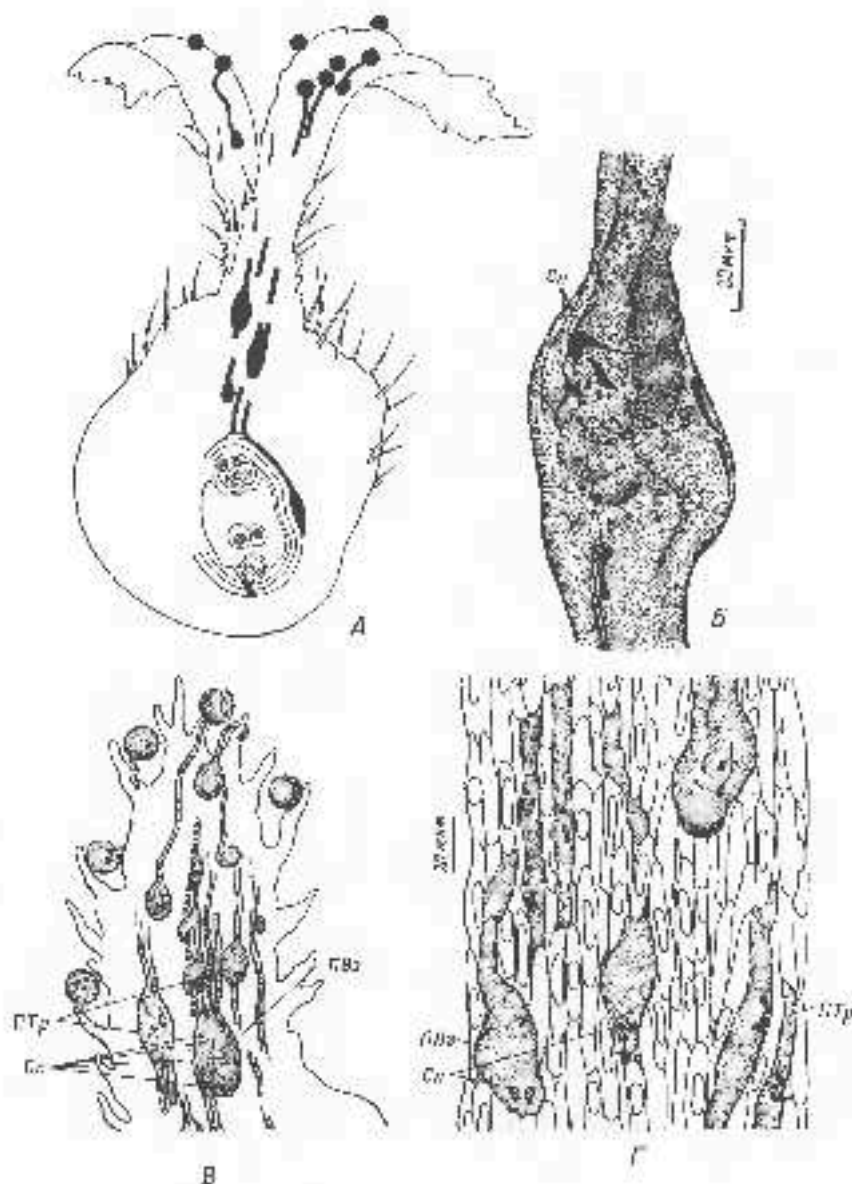


Рис. 94. Анатомический рост выделительных трубок при отдалении скрепляющих пластинок. (По Батт-гисей, 1979)

А — вид изнутри под кожей растения с формирующейся выделительной трубкой, Б — выделительная трубка, образованная несколькими выделительными трубками, В, Г — выделительная трубка, образованная при слиянии нескольких выделительных трубок, Д — выделительная трубка к рыльцу, ПЛ — выделительная пластинка, ПТ — выделительная трубка, продолжающая рост после образования выделителя, С — стержень.

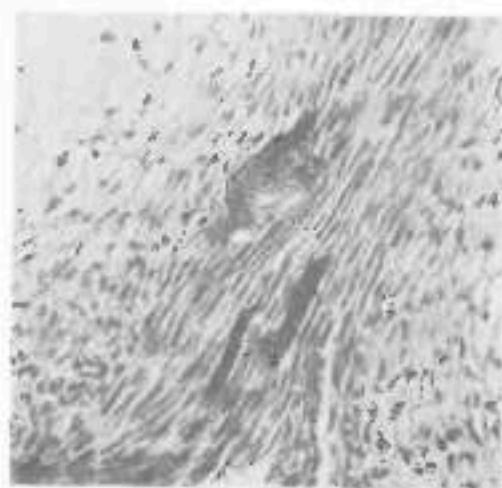
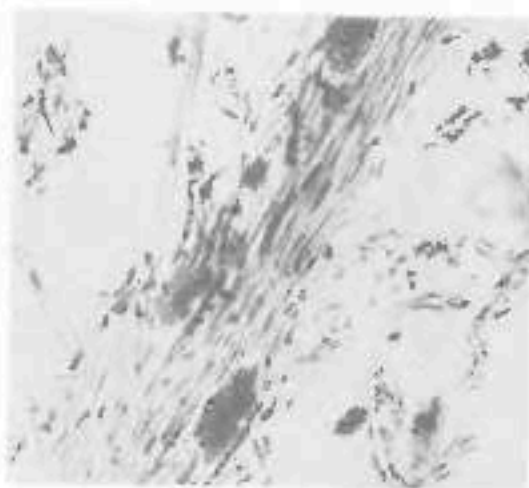


Рис. 94 (мезенхим).

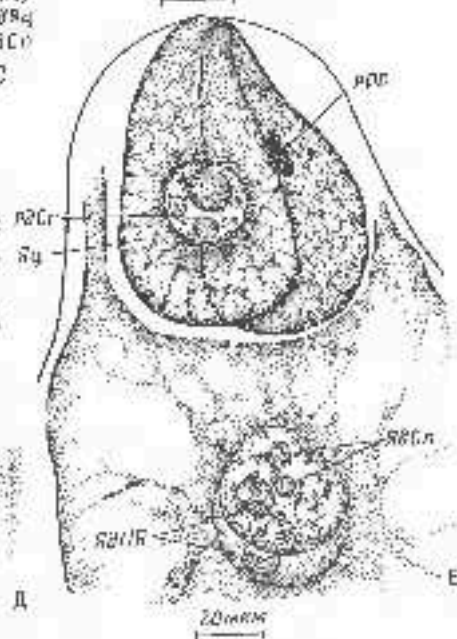
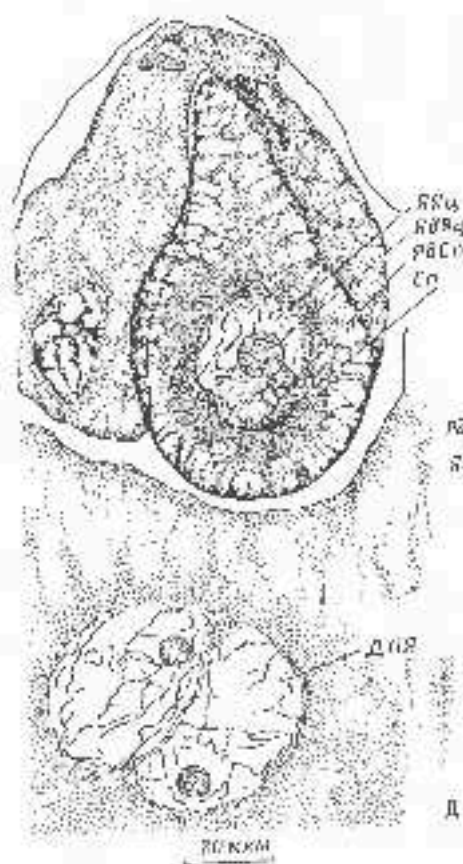
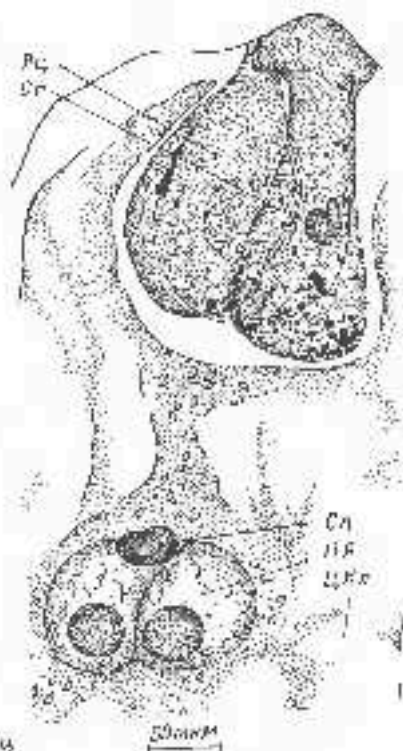
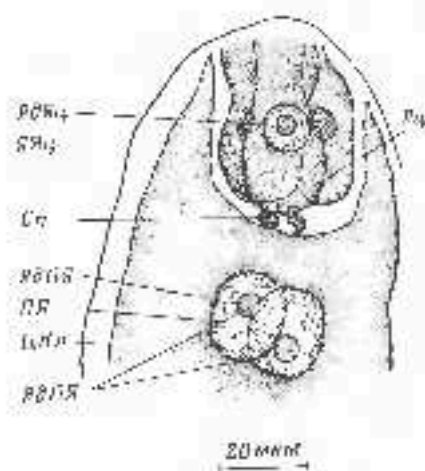


Рис. 96. (продолжение).

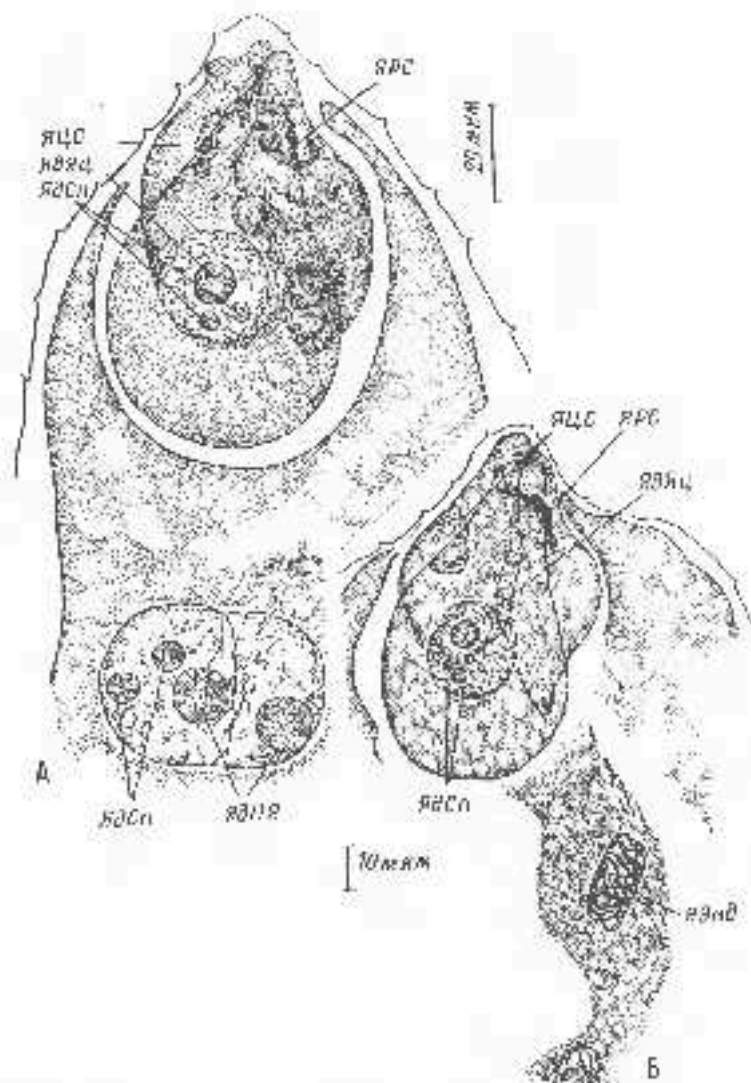


Рис. 97. Верхние части зародышевого мешка *Trifinium vestitum* серия 7 в начале оплодотворения пиллией *T. tenuissimum* (А), явота и латеральная клетка в интерфазе (опроска генкальвиновской) и часть зародышевого мешка *T. vestitum* серия 7 в начале оплодотворения пиллией того же вида (Б), явота и полюс, в эндосперме несколько ядер (из Фельгену, с подкраской анитрином). (По Потемной, 1974)

ЯВЯЦ — ядро вегетативной. Остальные обозначения как на рис. 95, 96.

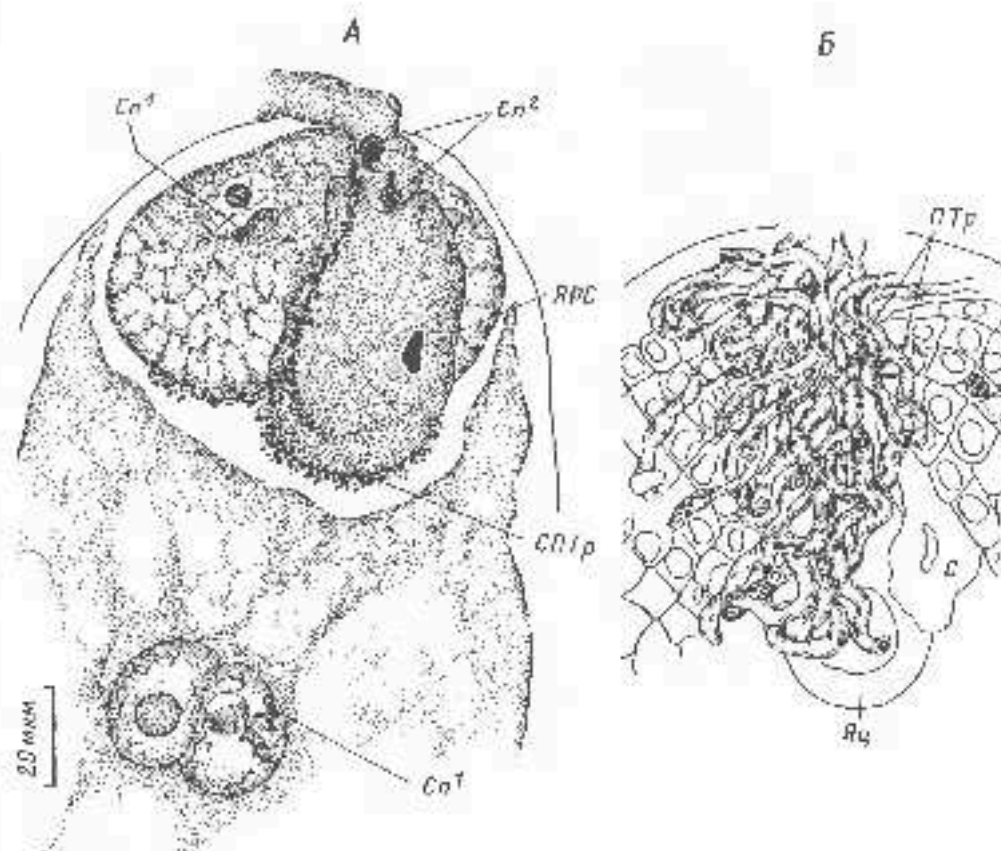
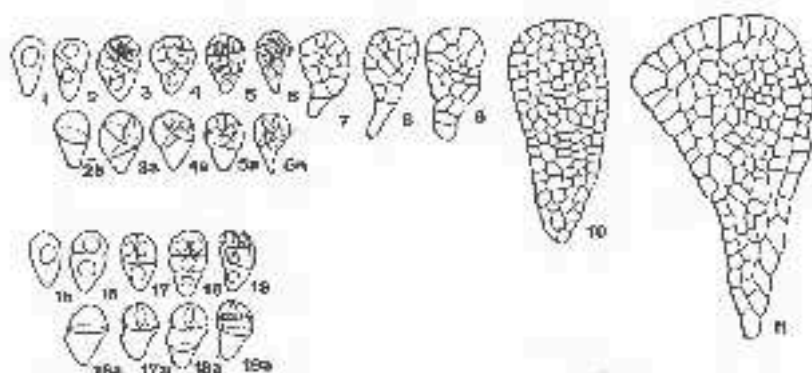


Рис. 98. Первая часть зародышевого мешка *Trifolium pratense* через 60 мин после опыления пылью *T. alexandrin*, в зародышевый мешок попали 2 пылящие трубки (А), и большое число пылевых трубок с деградировавшими сперматозоидами в некальцифицированном зародышевом мешке через 8 ч после опыления *T. pratense* пылью *T. alexandrin* (Б). (По Батыгиной, 1974)

Сп¹ — спермий первой пыляющей трубки, Сп² — спермий второй пыляющей трубки, СПР — содержимое пылевой трубки, ЯРС — ядро разрушенной гинетиды, Яц — яйцеклетка. Остальные обозначения как на рис. 95, 96.

А



Б



Рис. 95. Развитие зародка *T. tolusensis* × *T. nebulosa* (А), *T. nebulosa* × *T. tolusensis* (Б) и эмбриональные гибридные зародки, полученные от скрещивания *T. nebulosa* с *T. tolusensis*, через 20 сут после оплодотворения (В) (По Батагисаф, 1974).

1–19 — зародки в дорезонансальном сечении (20–60 — его трансверсальное изображение), 11–19 — зародки в билатеральном сечении (16а–16б — его трансверсальное изображение), 20–29 — срезы в радиальном сечении. На Б. а — полнокровный зародок в зародке, б — он же при большем увеличении. Зар — зародок, ЗарКор — зародковый корень, КЛ — плацентель, КЛр — желточник, СЗр — сусловик, ГР — точка роста, Ш — шток, Зед — эндостер, Зиб — энтоблест.

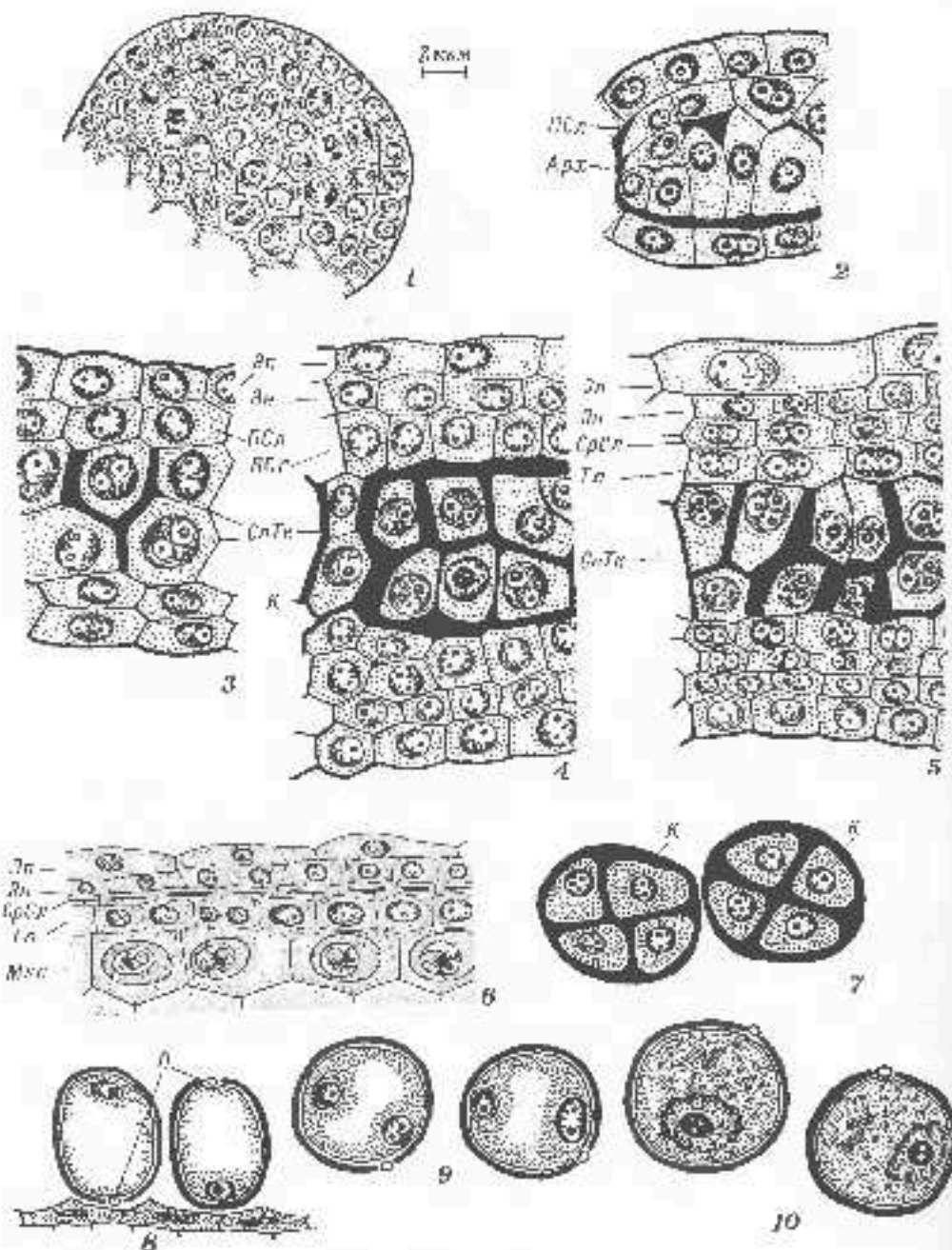


Рис. 100. Развитие завязки и пыльцевого зерна у *Trifolium* А.Д. 537. (По Петрову, Ватышкину, 1985).
 1 — выделенный бутон; 2 — поперечный срез завязки; 3 — продольный срез завязки; 4 — продольный срез завязки; 5 — продольный срез завязки; 6 — микроспорангий и пыльник в профиле завязки в фазе созревания; 7 — микроспорангий и пыльник в фазе созревания; 8 — микроспорангий и пыльник в фазе созревания; 9 — микроспорангий и пыльник в фазе созревания; 10 — микроспорангий и пыльник в фазе созревания.
 Арг — архисперм, ВСЛ — внутренний слой, К — каллоза, МСР — микроспорангий, П — пера, ПСЛ — парие слой, ПЛС — пыльцевый слой, СРЛ — средний слой, Тн — тычинка, Ан — антеридий, Эп — эпидермис.

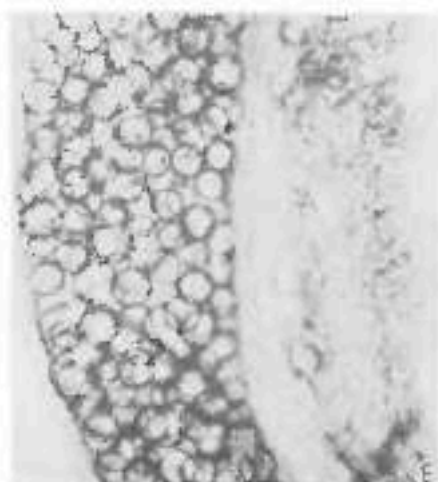
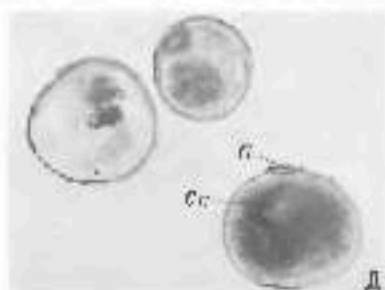
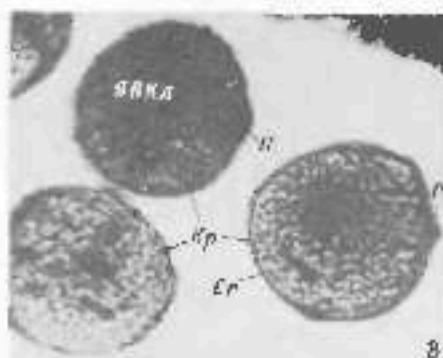
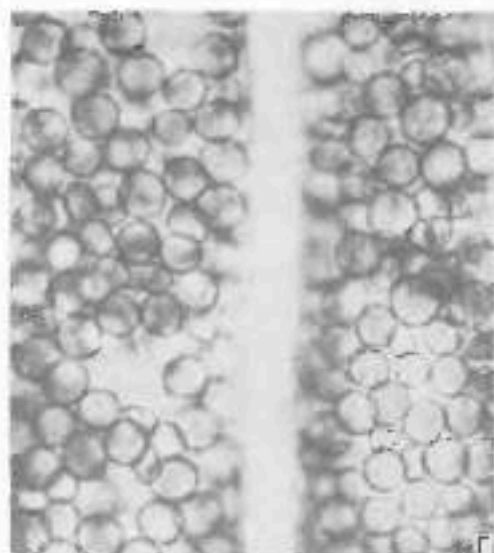
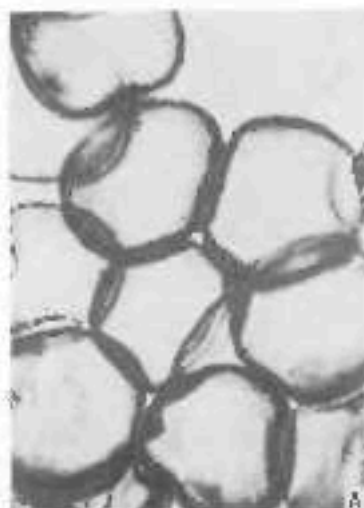


Рис. 102. Различные типы пыльцы и пыльники некоторых видов *Trifolium* (А - В — по Пескову, Батагирей, 1984; Г - Е — по Орлову, Ригину, 1977)

А — стерильная пыльца и пыльники *Trifolium* АД 537 в фазе цветения. Б — микроспора в пыльнике *Trifolium* АД 537 в фазе цветения. В — фертилизированные пыльники *Trifolium* АД 537 в фазе цветения. Г — прижатые к КМД пыльники *Trifolium discolorides* × *Sesale sesale*. Д — пыльники *Trifolium discolorides* × *S. sesale*. Е — пыльники *Trifolium discolorides* × *S. sesale*. Ж — пыльники *Trifolium discolorides* × *S. sesale*. Кр — крахмал. П — поры. Сп — стерильный, разрушенный спороцитом дощечкой. H — ферт. клетка. HМ — ядро вегетативной клетки. ЯМ — ядро микроспоры.

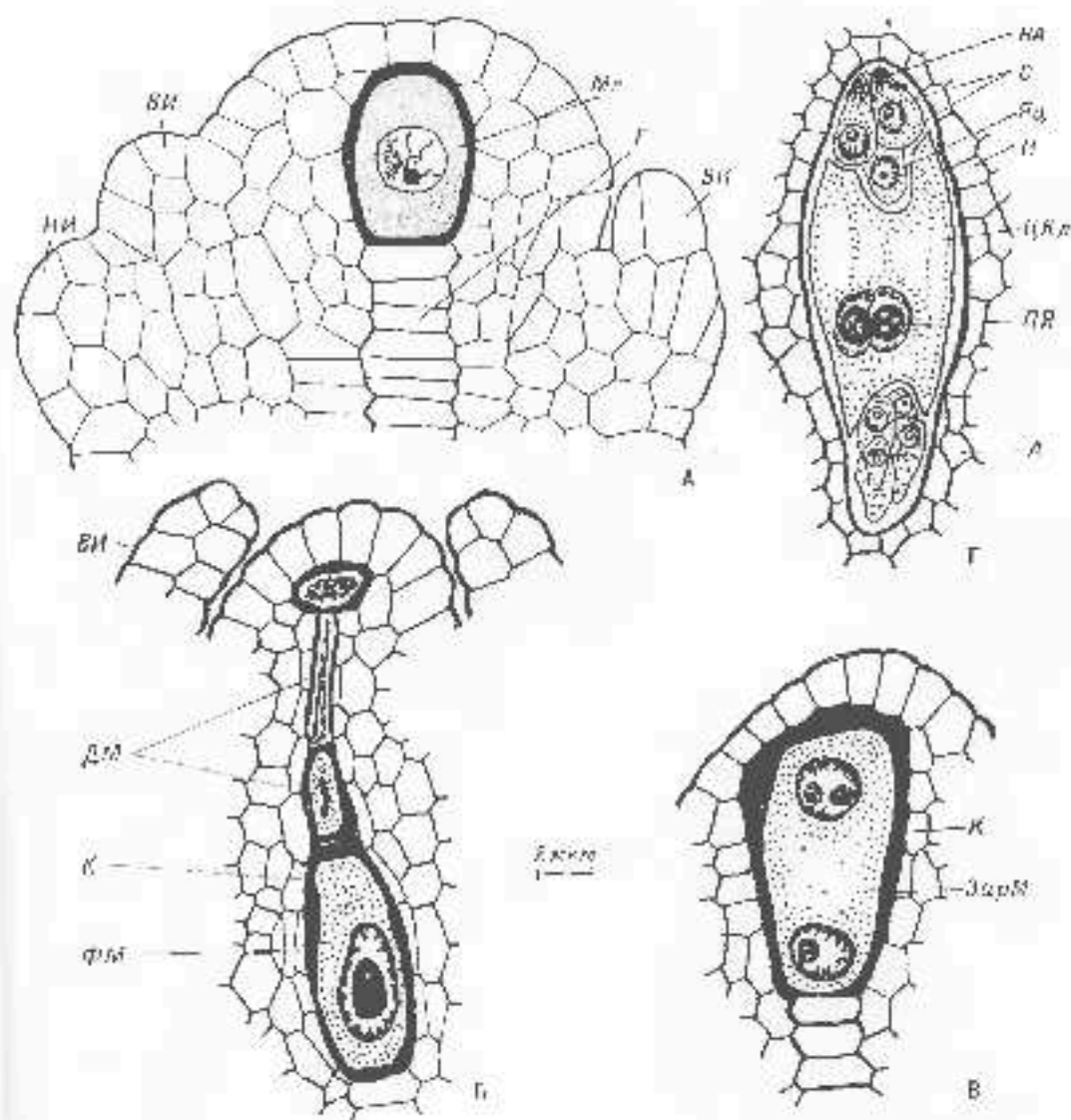


Рис. 103. Формирование зрелого женского у *Trifolium AD 537*. (По Петрову, 1950, с. 121, табл. 1)

А — зародок в центре в процессе мейоза (фаза созревания), В — развитие халлазальной митозы (фаза митоза), Д — 2 ядерный зародок, находящийся в стадии митоза, Г — развитие АД к фазе созревания, З — сформированный зрелый женский в фазе созревания, А — антеридия, ДМ — внутренний митоз, Г — интегумент, ММ — митотический митоз, ЯО — яичные клетки, К — клетка, ФМ — функциональный митоз, П — пучок, ПР — пучок, СИ — саккул, ЦКР — центральная клетка, ЯО — яичные клетки, Д — митоз, ФМ — функциональный митоз, ПР — пучок, ЯО — яичные клетки.

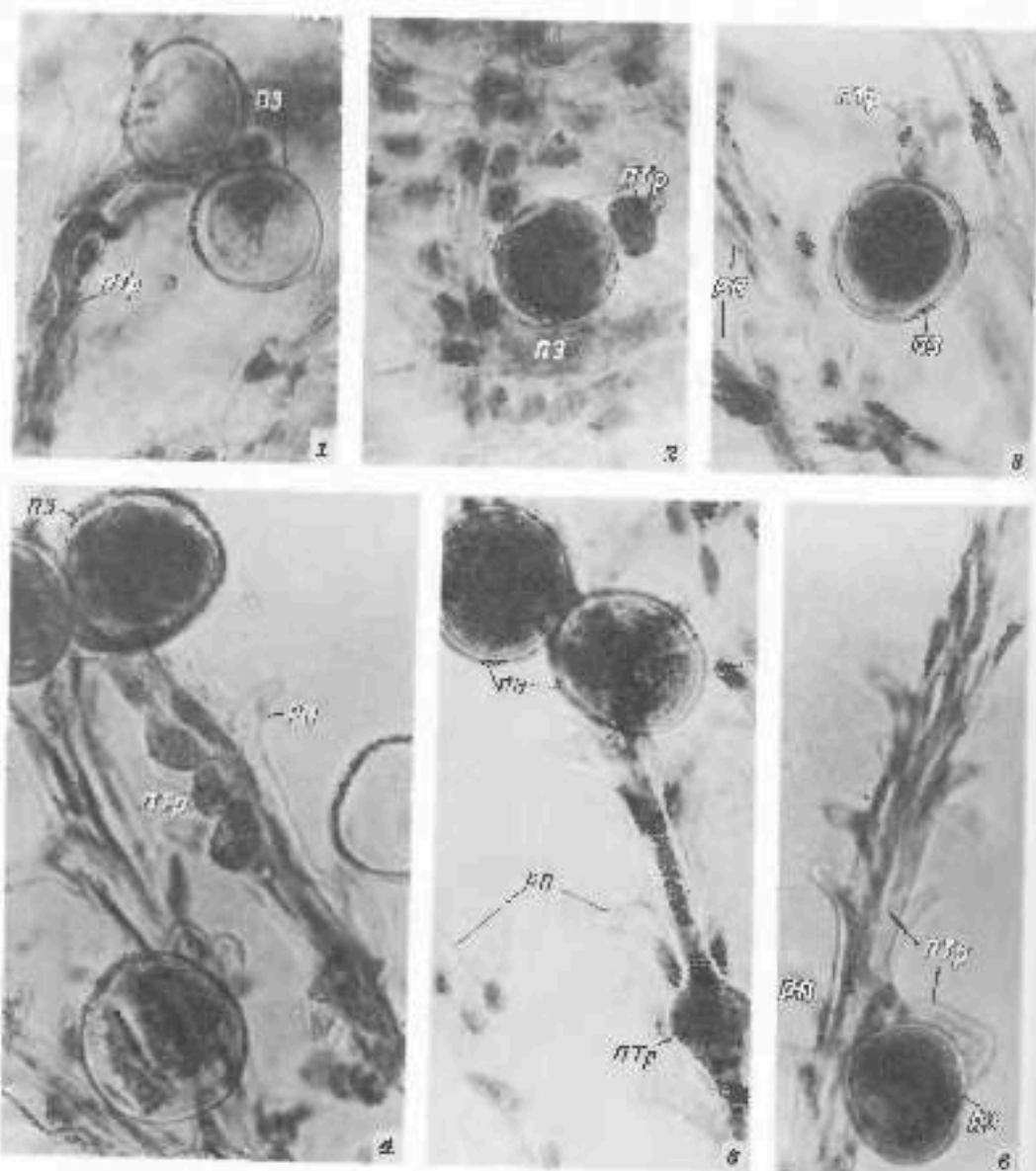


Рис. 104. Особенности роста гифицелов трубка в колониях растений различных форм *Trichia* (X550). (По Тименко, издана, дарены).

1 — нормальная структура (А.Д. Никитинский); 2 — развивающаяся коническая индиферентная трубка (А.Д. 206); 3 — спирально скрученная, не индиферентная в талии эмбриональная (А.Д. 322); 4 — спирально скрученная клетчатка растения (А.Д. 206); 5 — образованная булавовидная структура (А.Д. Никитинский); 6 — коническая индиферентная трубка, прикрепленная к основанию (А.Д. 206). ПР — педикел, ПТР — педикеловая трубка, ПС — педикеловая структура.

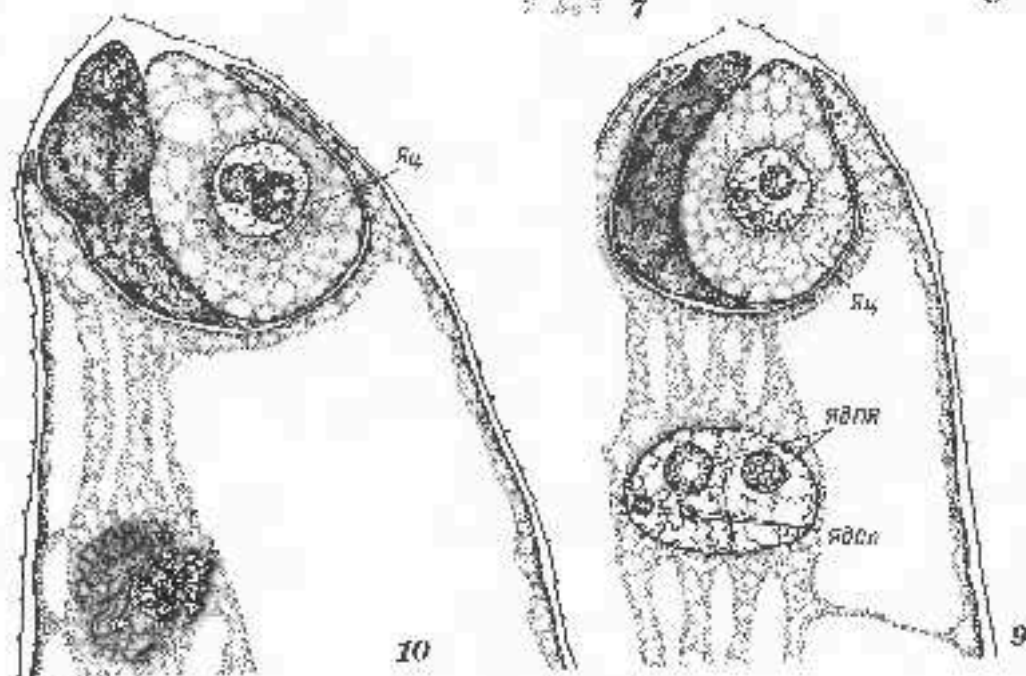
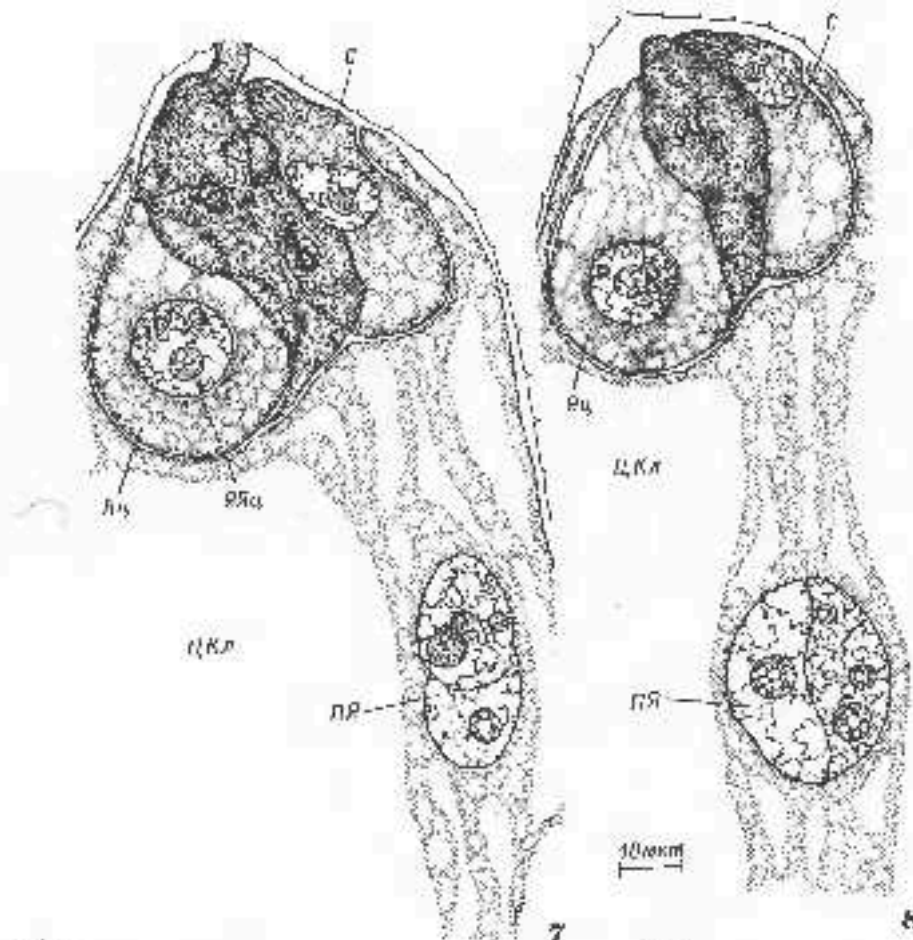
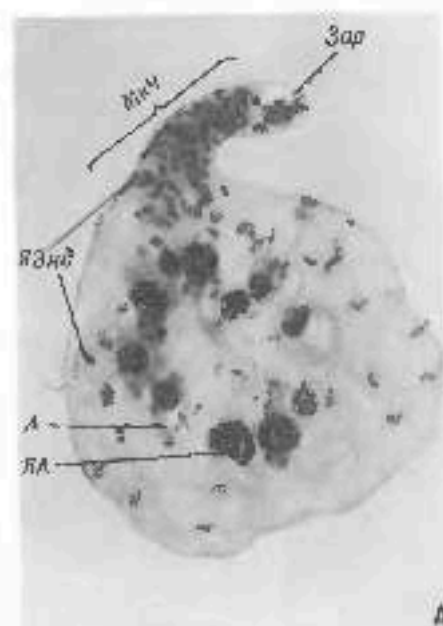
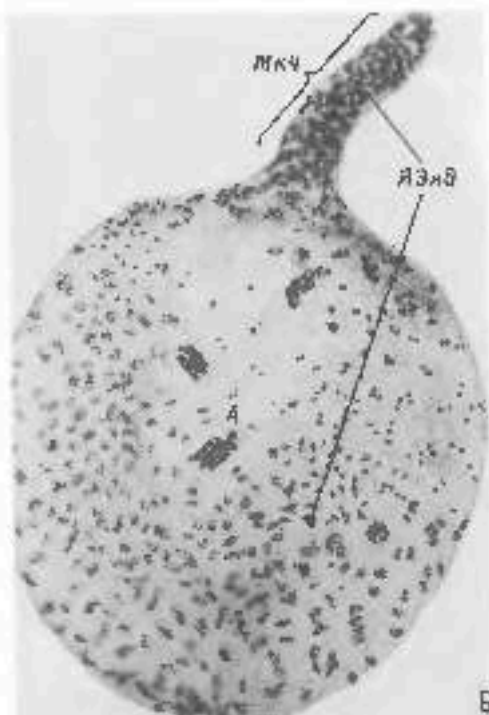


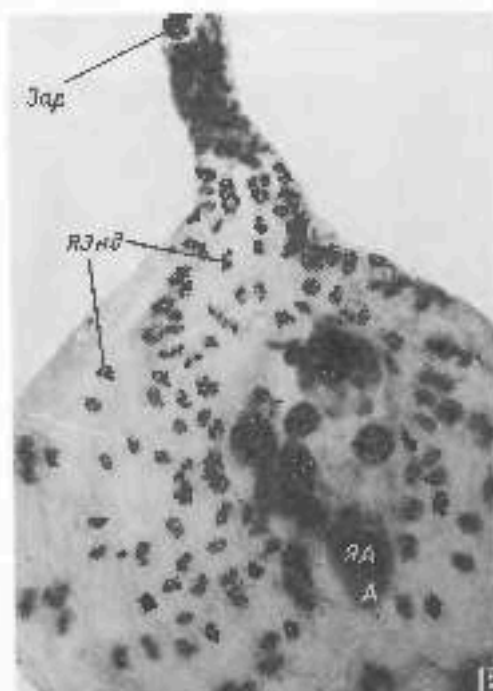
Рис. 105 (продолжение).



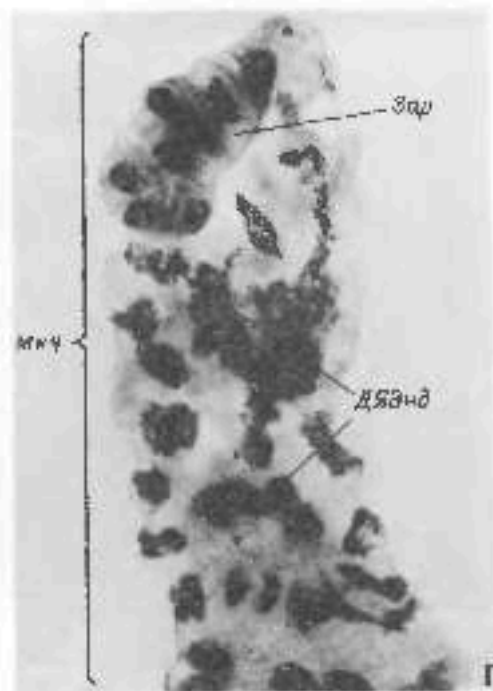
А



Б



В



Г

Рис. 107. Измененные зародковые массы тритона (*Triturus cristatus* × *S. cerealis*) на стадиях ядерного (А, В) и клеточного (Б) андростомии и анимального митоза в микроплазматической части эндоспермального цитоплазма (Г).

А — амфитела, ДЯЭнд — развивающийся желток эндосперма, Зар — зародок, ММЧ — микроплазматическая часть, ПА — пространство перивителла, ЯЭнд — ядро эндосперма.

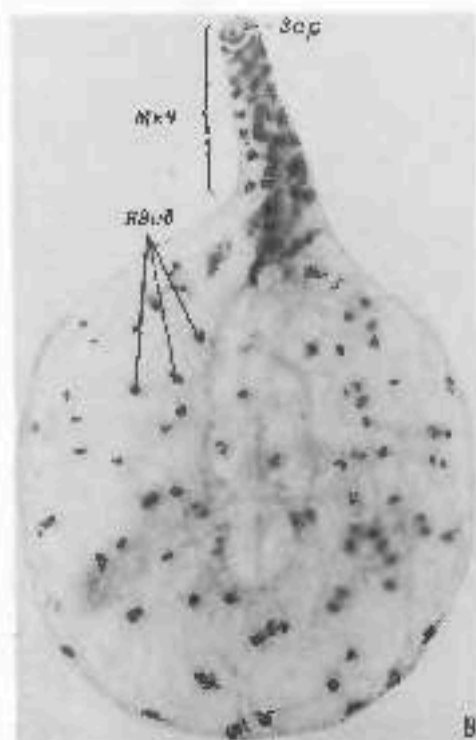
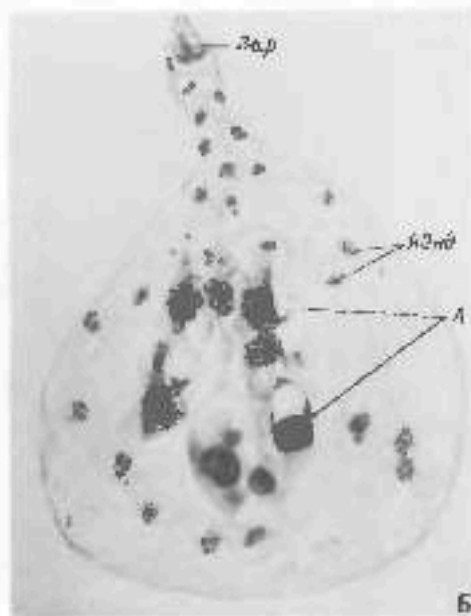
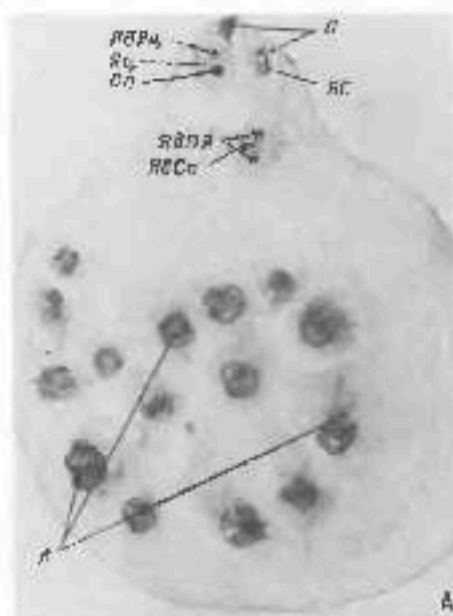


Рис. 109. Пилоэрохальные зародышковые клетки *Trifolium* АД 206 на стадии двойного овулоцитирования (А), ядерного (Б) и на начальной стадии развития клеточного эндосперма; зародышковая клетка (В) (впервые развитая). (По Орлиной, Адаманской, 1985).

ЯС — ядро сакриона. Остальное обозначения как на рис. 102, 106, 108, 107.

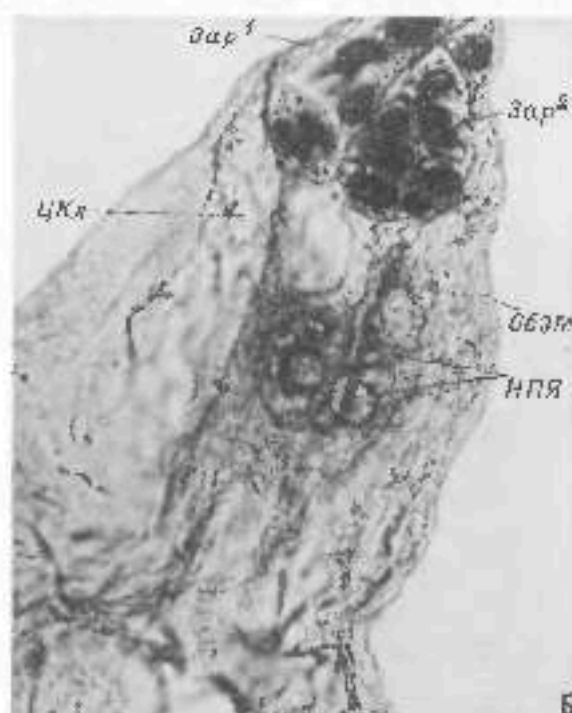
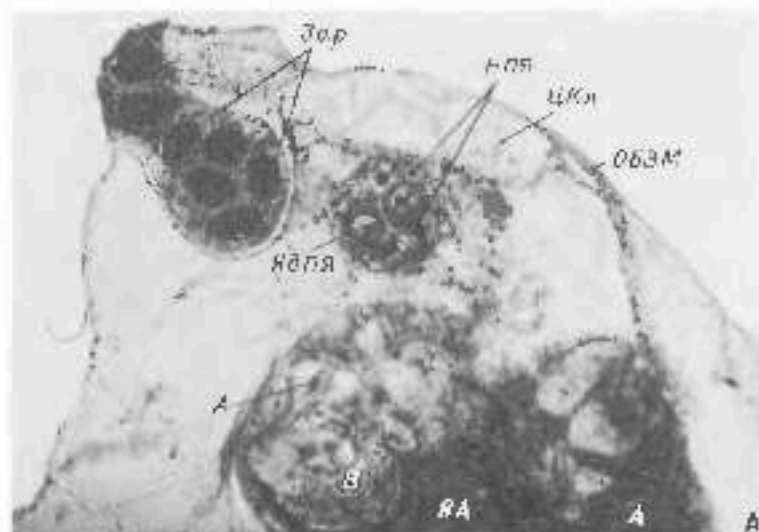


Рис. 110. Аномалии в процессе гаметогенеза у *Tribolium*. (По Орлову, Анялину, 1985).

А — отсутствие трофного питания; зародок развивается нормально, В — 2 сформированных яйцеклетки и 2 зародка, оплодотворение поларизованных пар из оплодотворенных. В — яйцеклетка, Зар¹, Зар² — зародки, НРЯ — трофотомический полиархический центр, ОБЗМ — обильная яйцеклеточная масса. Остальные обозначения как на рис. 90, 96, 102, 107.

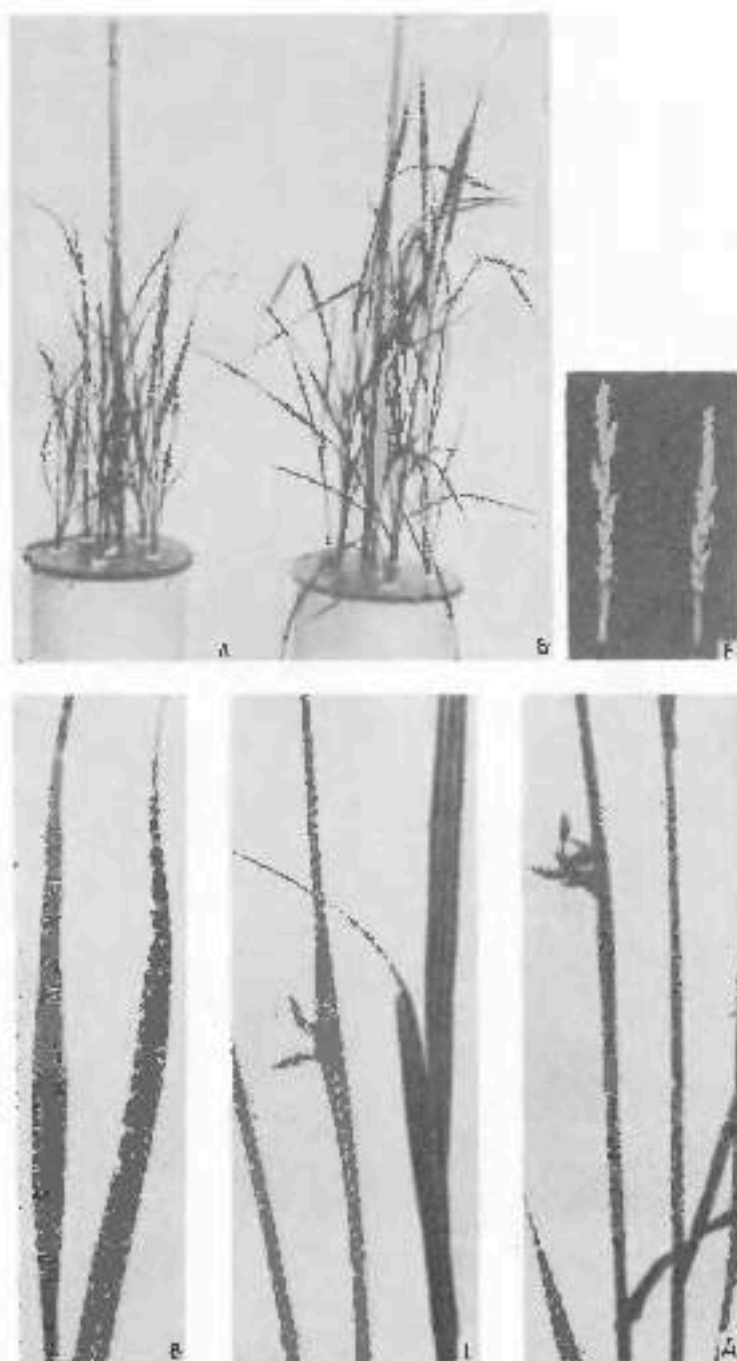


Рис. 111. Влияние бора на развитие пшеницы. (По Тропцкой, Блажиной, 1951)

А — растение в 22 суточном возрасте без бора, Б — то же с бором, В — морфологические особенности колоска, Г, Д — нарушения выношения зерна, Е — стоматоз в развитии колоска

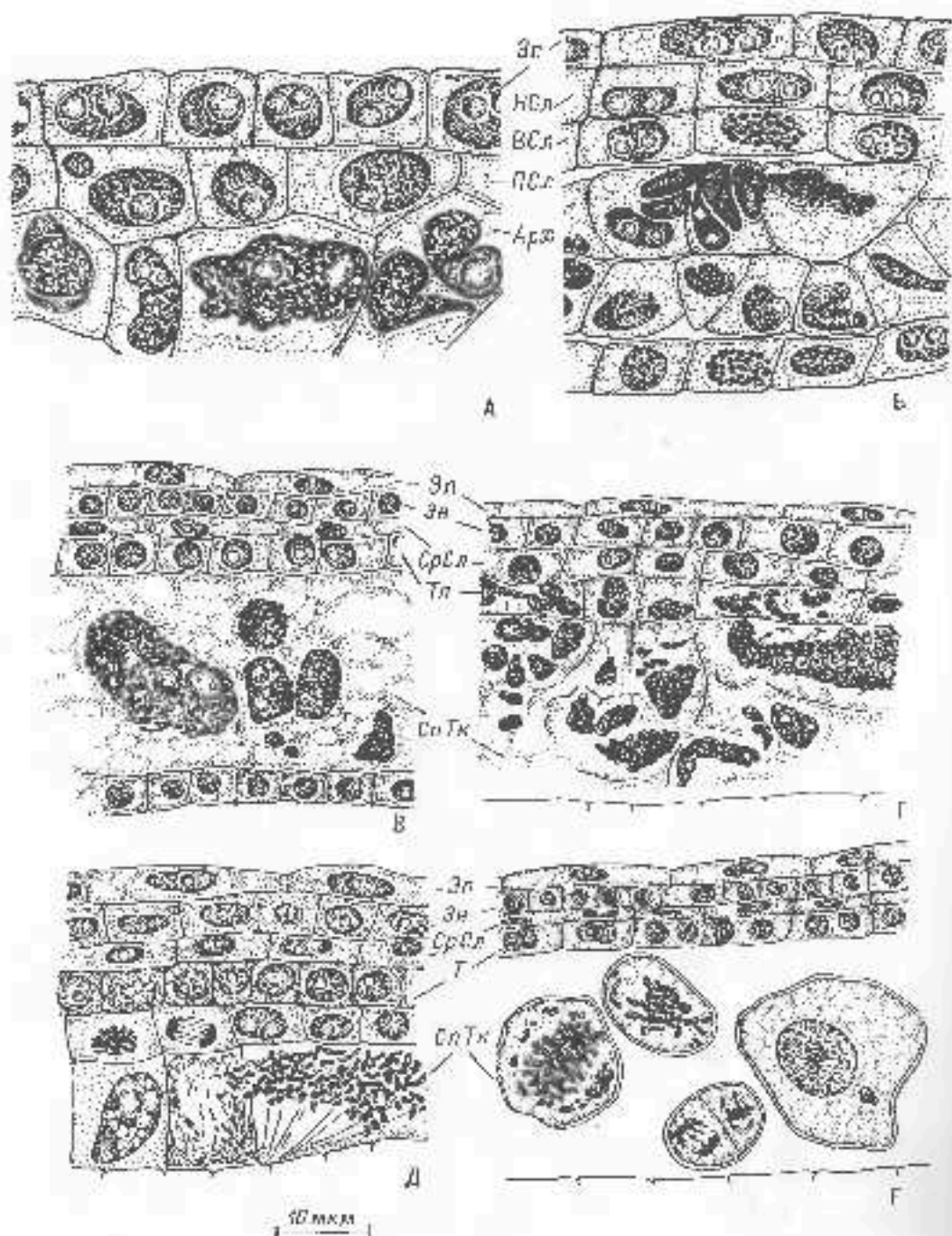


Рис. 112. Нарушения формирования пыльника при облучении борз. (А—Е). (По Вильям-ной и др., 1966). По Фельману, с индираской лизитроном.

Представлены срезы через пыльник. Зп — эпидермис, Зн — эндотехий, СрСл — средний слой, Тл — тапетум, СрТк — акросомный слой, Зн — эндотехий.

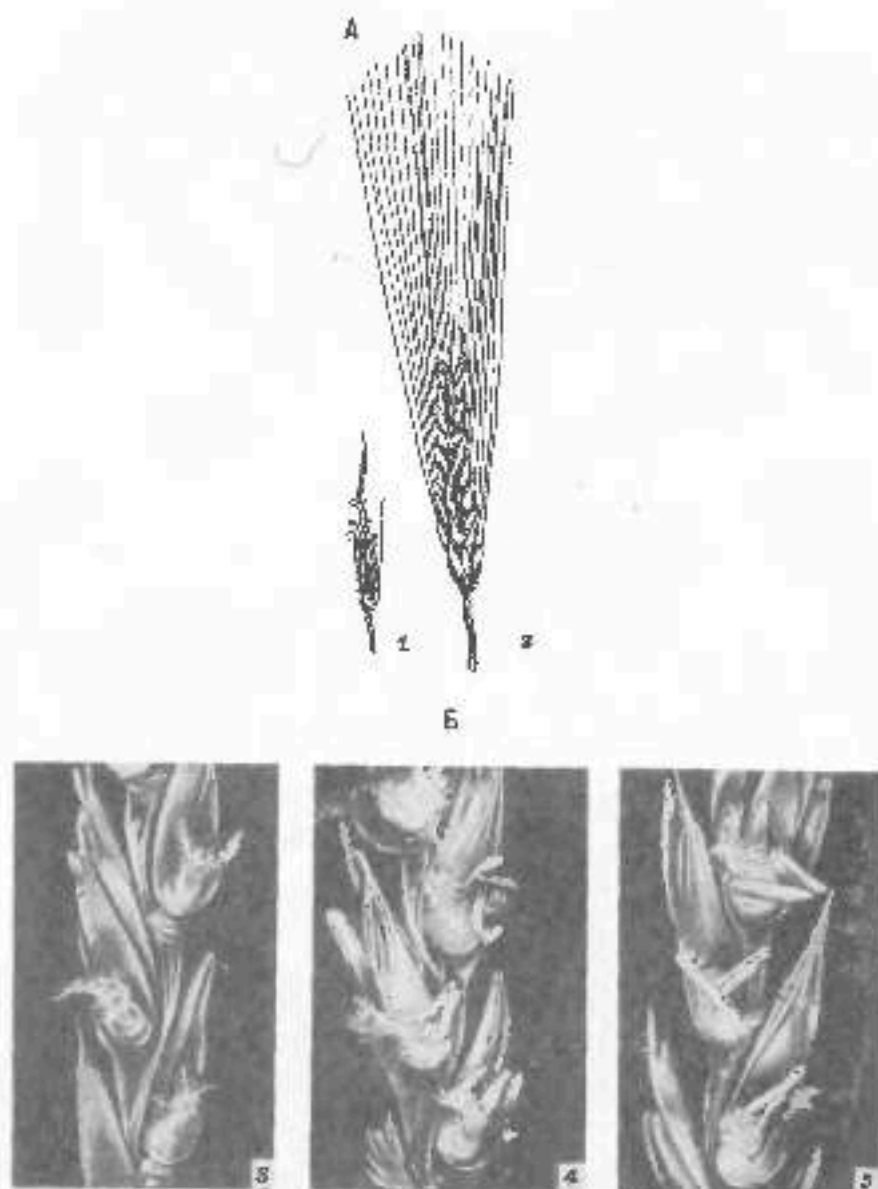


Рис. 113. Развитие бора на формирующиеся репродуктивные органы початка (А — по Школянику, Мажаровой, 1957) и початки (Б — по Школянику, Троицкий, 1962)

1 — развитие эндосперма без бора и 2 — с бором; 3 — початок в молодом состоянии, выжатый и отсутствие бора; початки с эмбриональной тканью отсутствуют; 4 — початки в молодом состоянии, выжатый и отсутствие бора при обработке ГНК в вегетативный период; початки початки с эмбрионами; 5 — початки в молодом состоянии, выжатый и отсутствие бора (контроль); початки початки.

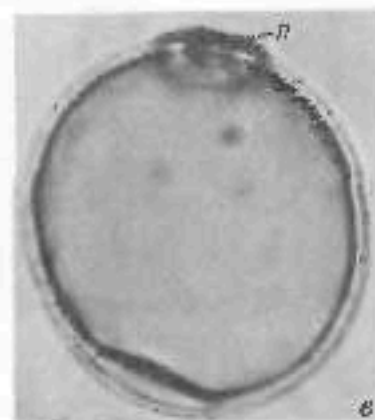
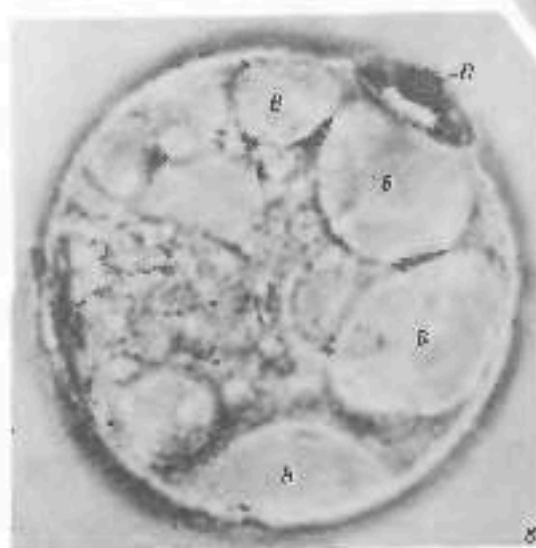
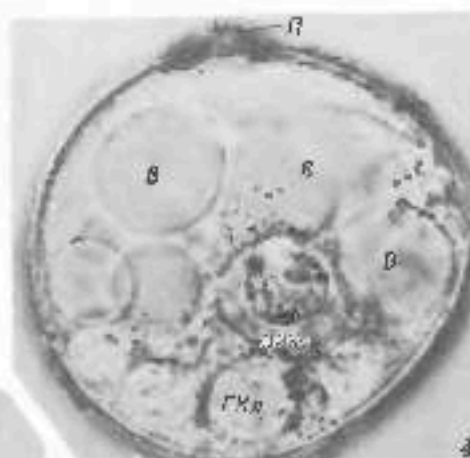
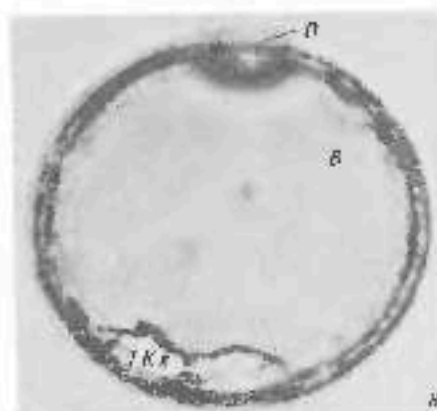
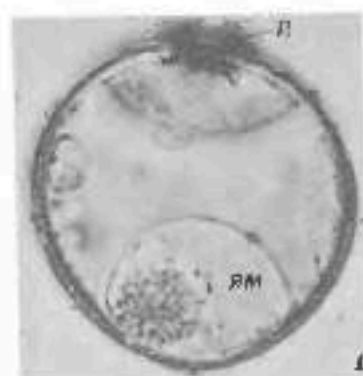


Рис. 114. Различные нарушения в развитии яйцевого зерна пшеницы при ЦМС. (По Орёл, 1962). ТЭМ

1 — микроскоп с вегетативной клеткой (ядро) (кернотекст), 2 — микроскоп с ядром вегетативной клетки и дегенерирующей генеративной клеткой, 3 — микроскоп с дегенерирующим ядром вегетативной клетки и генеративной клеткой (остатки генеративной клетки), 4, 5 — яйцесомы с сильно вакуолизированным цитоплазматическим пространством (остатки цитоплазмы), 6 — яйцесомы с остатками цитоплазмы и дегенерирующей янтеллазой. В — вакуоль, ГКЯ — генеративная клетка, П — ядро, НКЯ — ядро вегетативной клетки, ЯМ — ядро микроскопа.

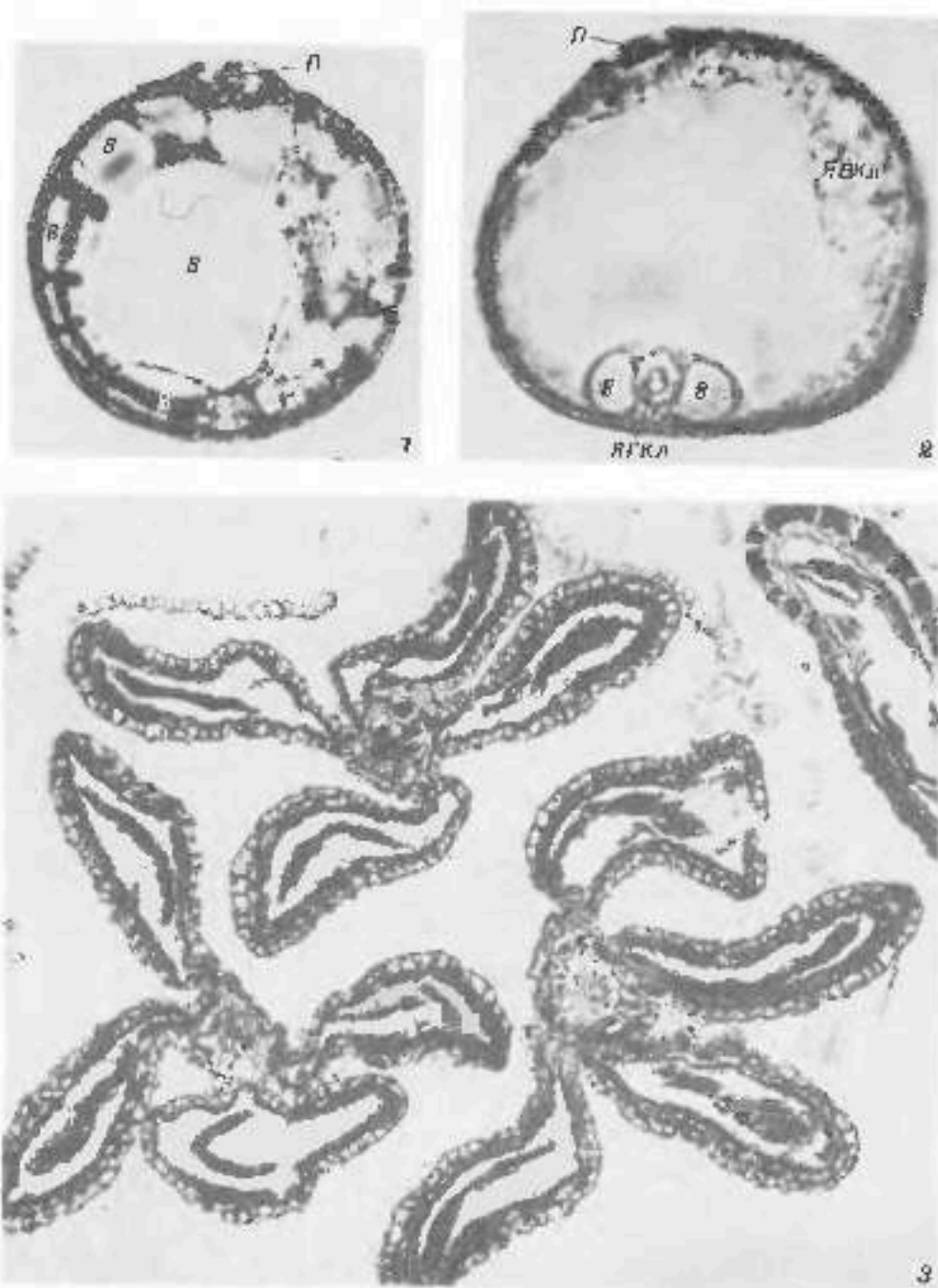


Рис. 115. Различные нарушения в развитии пшеничных зерен кукурузы при ЦМС. (1, 2 — по Орбу, 1972; 3 — по Скинелли, экзкульт. глянцы).

1, 2 — пшеничные зерна при молниеносном типе ЦМС с сильно вакуолизированной цитоплазмой интегументных клеток (1) и с гиазодискусомикрированной цитоплазмой эндоспермной ткани (2); 3 — пшеничный фенотип пшеницы при текасском типе стерильности за пазухами ланых доггериями только (Линкс А 357). В — пакула, П — перис, ЯГКЛ — зародышевый побег.

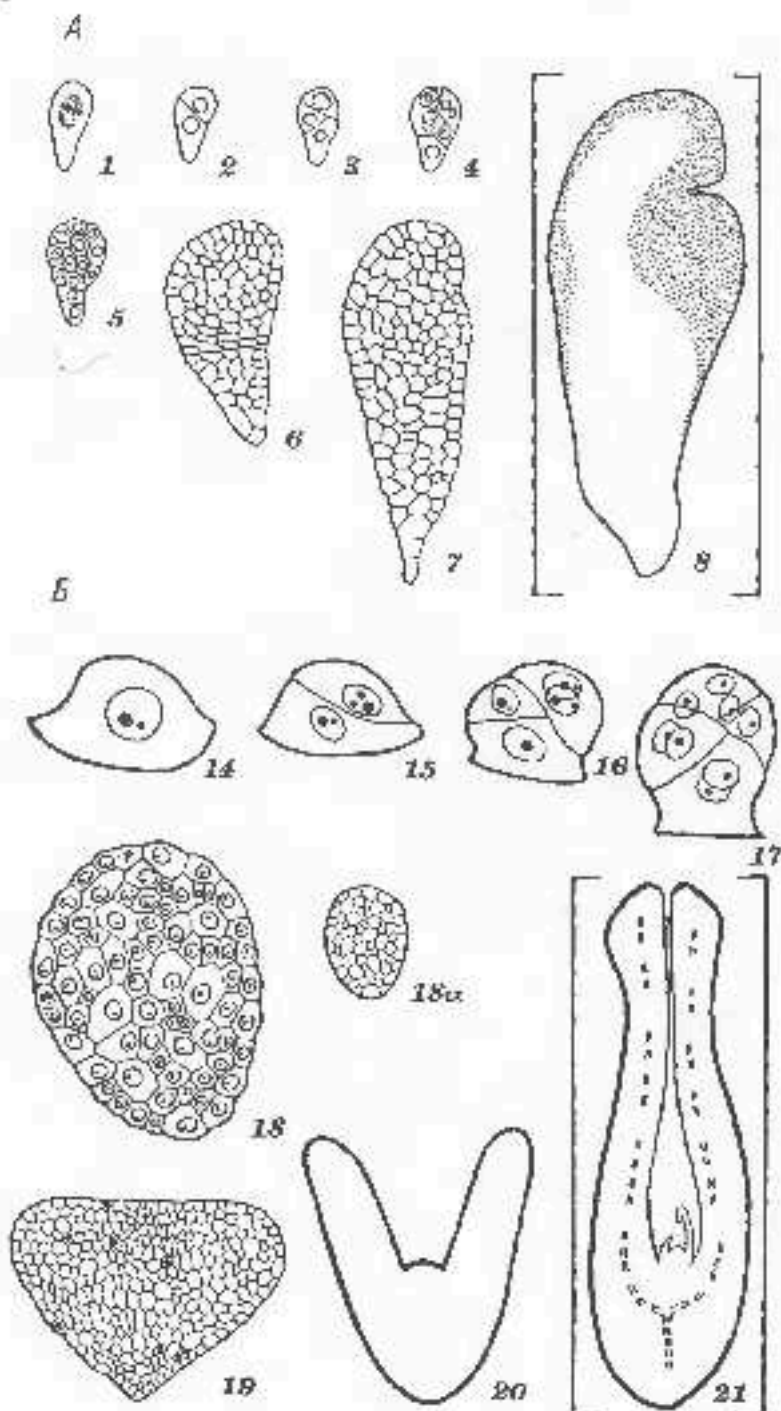


Рис. 116. Стадии автогамности яйродитов у различных политомических.

1-13 — яйродиты *Yotiscus*; 14-22 — яйродиты *Neolambrus* (B, 21 — стадия автогамности); 23 — схема, иллюстрирующая механизм автогамности карликов.

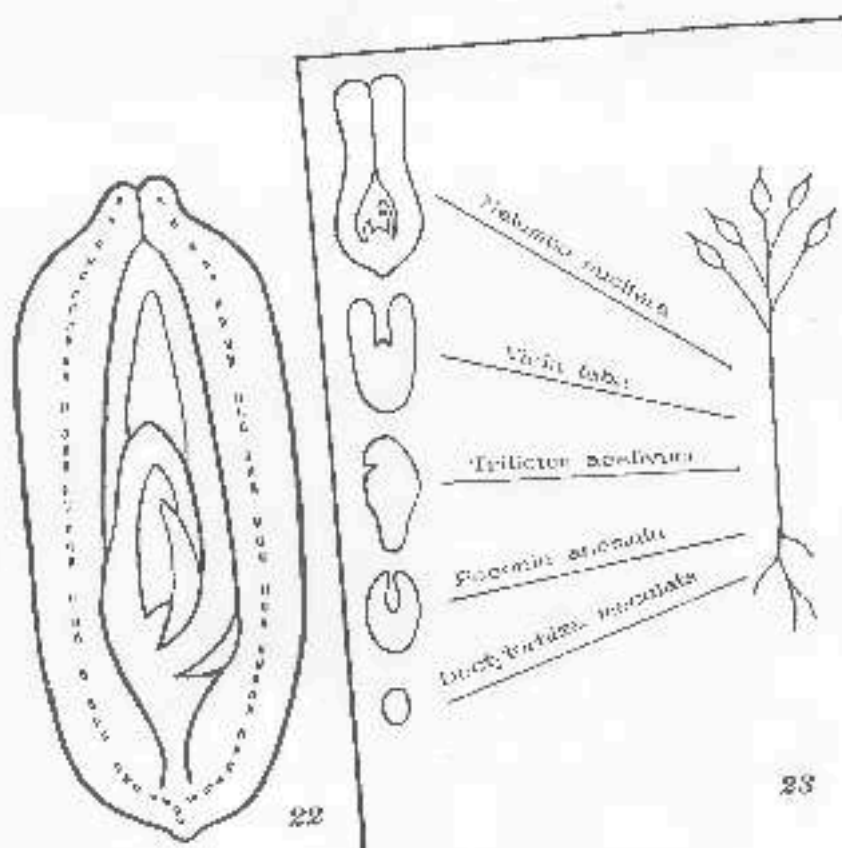
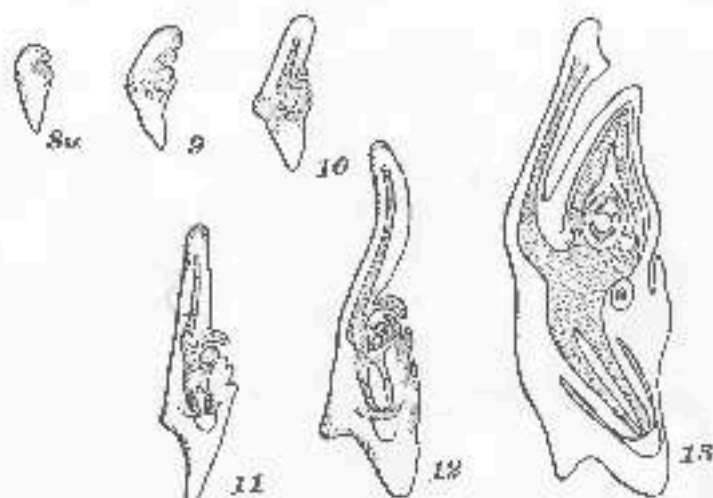


FIG. 116. (Lupinus albus).



Рис. 117. Конкурсное сортоиспытание дитя для двитя, полученное от скрещивания *H. vulgare* с *H. hybridum*. (По Луканину, Игнатовой, Яковлеву, данные).



Рис. 120. Различные этапы получения гибридной тритикалы в культуре дитя. (По Игнатовой, Луканину, Яковлеву, данные).

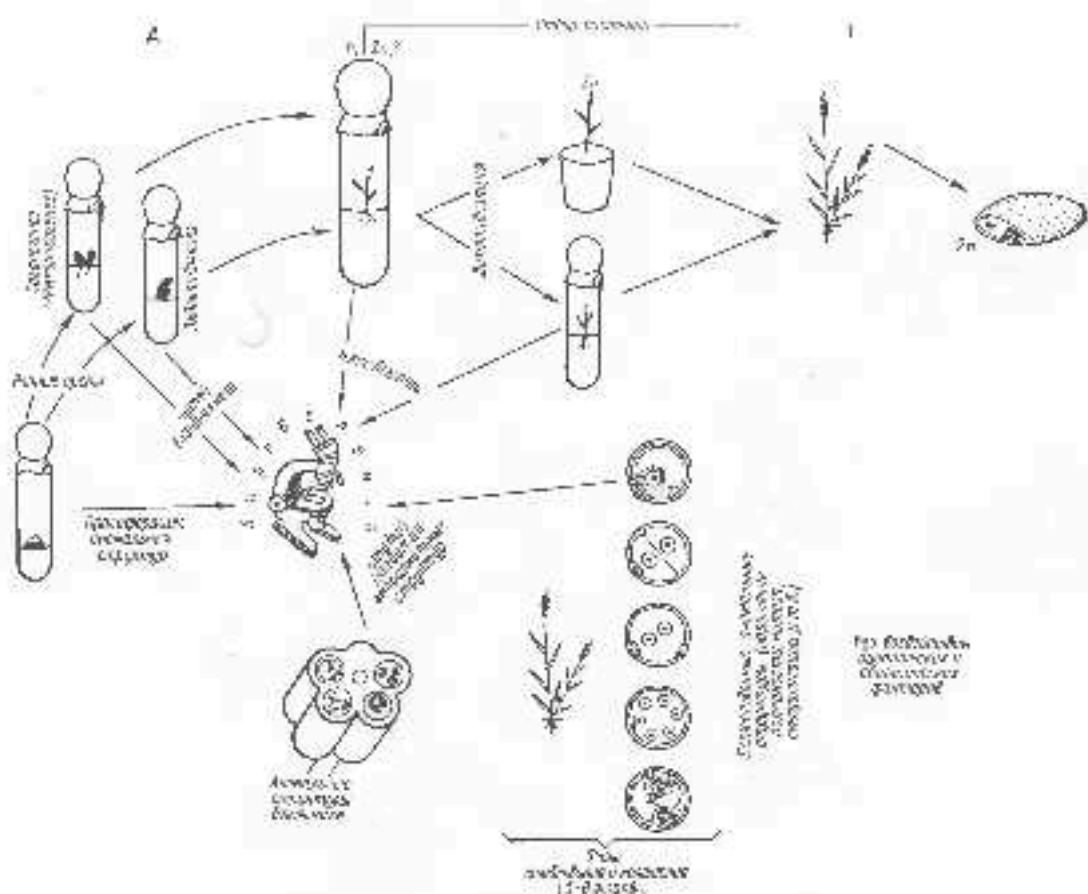


Рис. 116. Различные способы получения гаплоидов из естественных аномалий (микроспор и пыльцевых зерен) (А), из лабораторных структур, полученных путем слияния дегерминативной порции зрелого микроспора и пыльцевого зерна (В), из герминативных микроспор, 2 и 3-летних пыльцевых зерен (В).

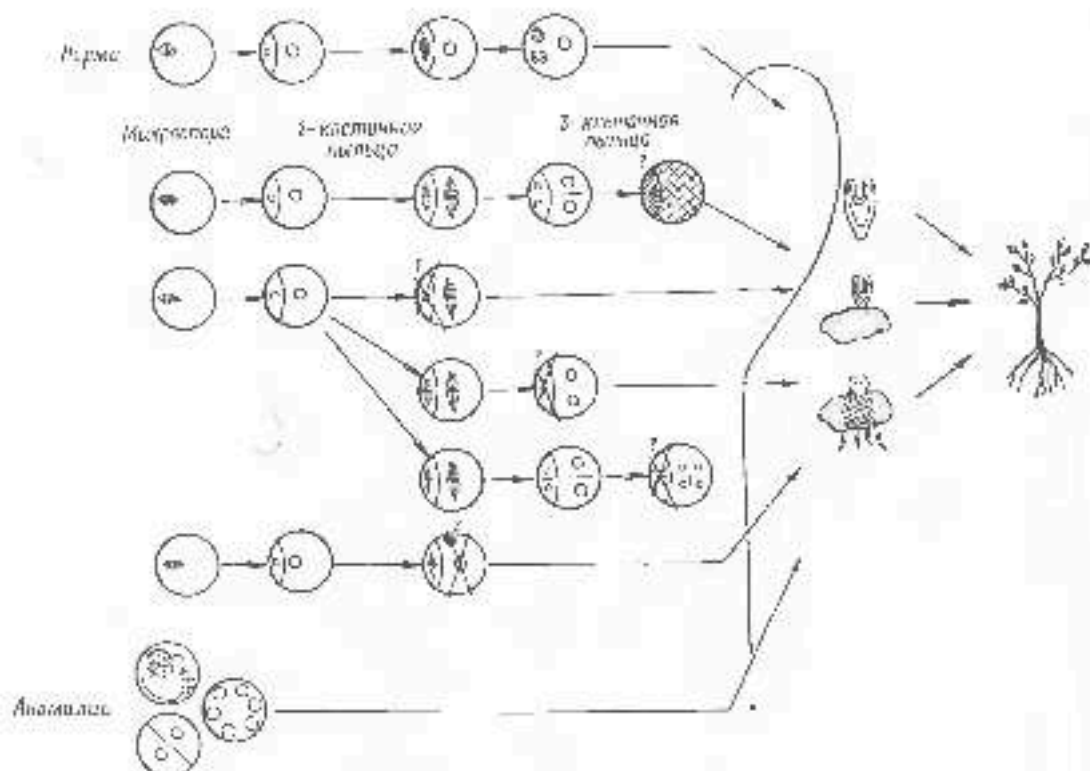


Рис. 110. Теоретические возможности развития и пути получения растений из пыльцы в культуре *in vitro*. (По Nilsch, 1969, 1972; Sunderland, Wicks, 1969, 1971; Bernard, 1971; Chapman, 1971; Iyer, Rao, 1972; Norrell, 1973; Peadar, 1973; Rashid, Street, 1973, 1974; Vasil, Nilsch, 1975; Sletten, 1977; Bogdanova, Lukin, 1980; Neelima, George, 1982, et al.)

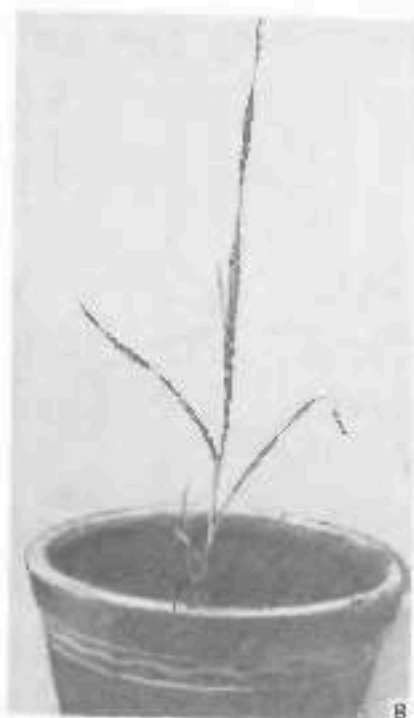
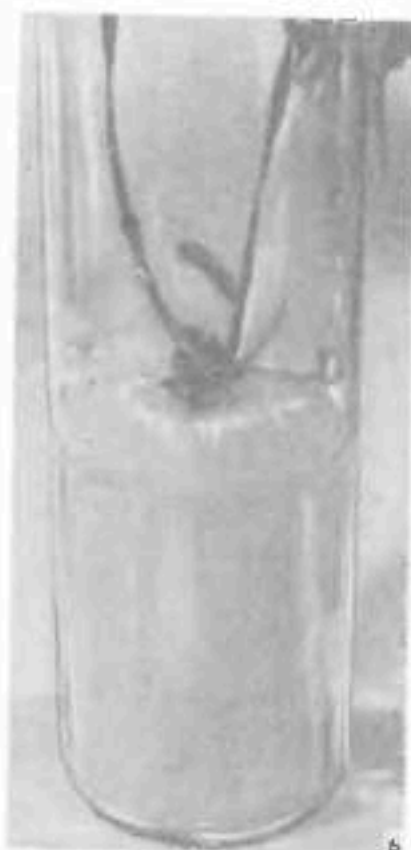
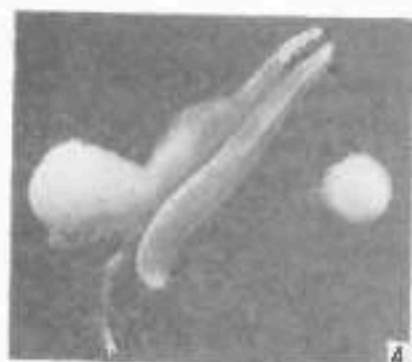


Рис. 121. Этапы размножения таплогидной растеньицы мясистой разновидности сорта Бизон-1 в культуре целлюлозы (По Приходько, 1980).

А — эмбрионы, образующиеся в пазухе листа 2Б (эт. культивирования), Б, В — развивающиеся растеньица, Г — метаболическая активность корней из лонжеронной системы.

TOTIPOTENT CELLS

1. EMBRYOLOGENESIS

2. ORGANOGENESIS

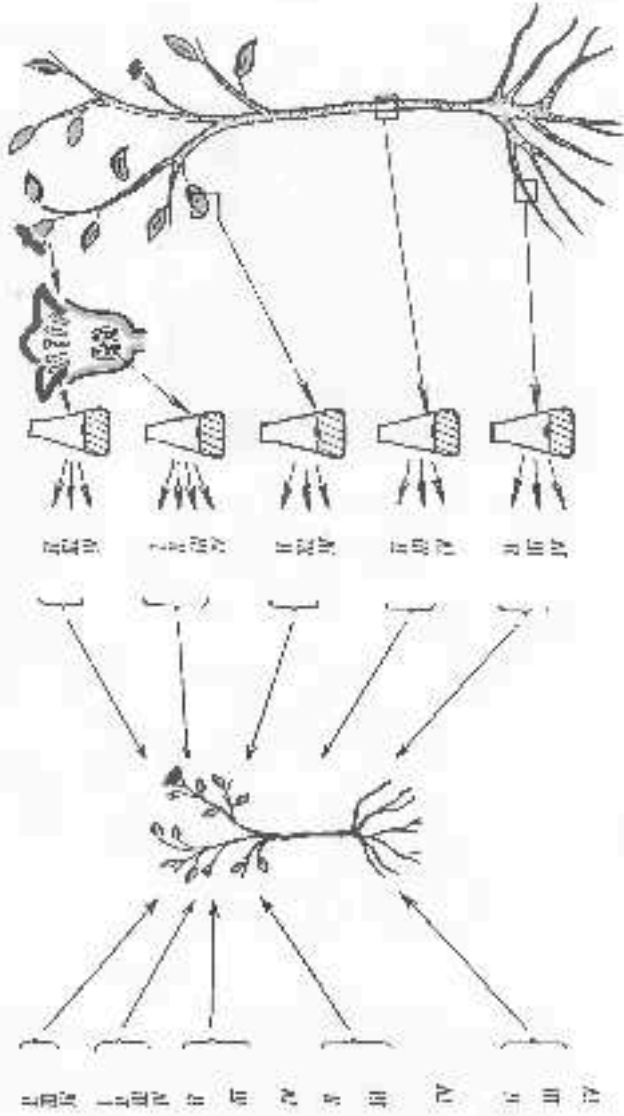
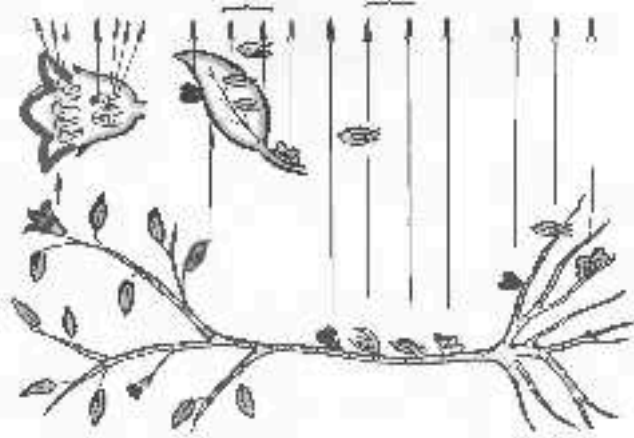
3. HISTOGENESIS

GEMMORPHOGENESIS, GEMMAGENESIS, ANYCOGENESIS

IN SITU, IN VIVO

IN VITRO

PLANT



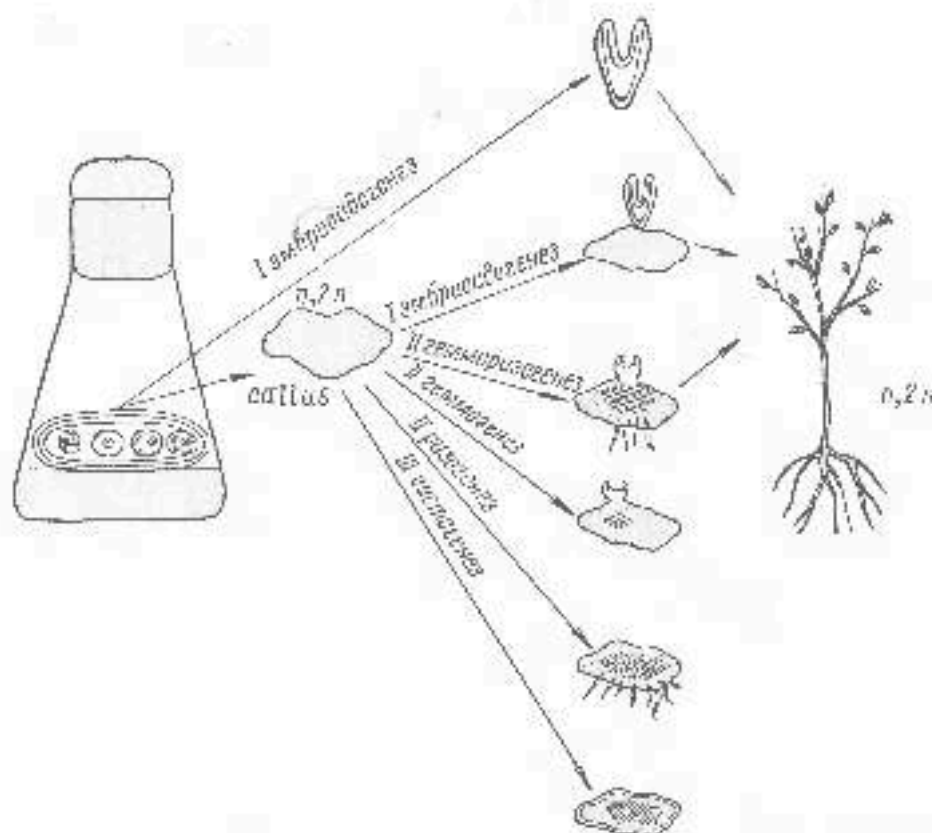


Рис. 123. Возможные пути дифференциации в культуре пылевых клеток растений (схема).
[Тж. Balogins, 1964].

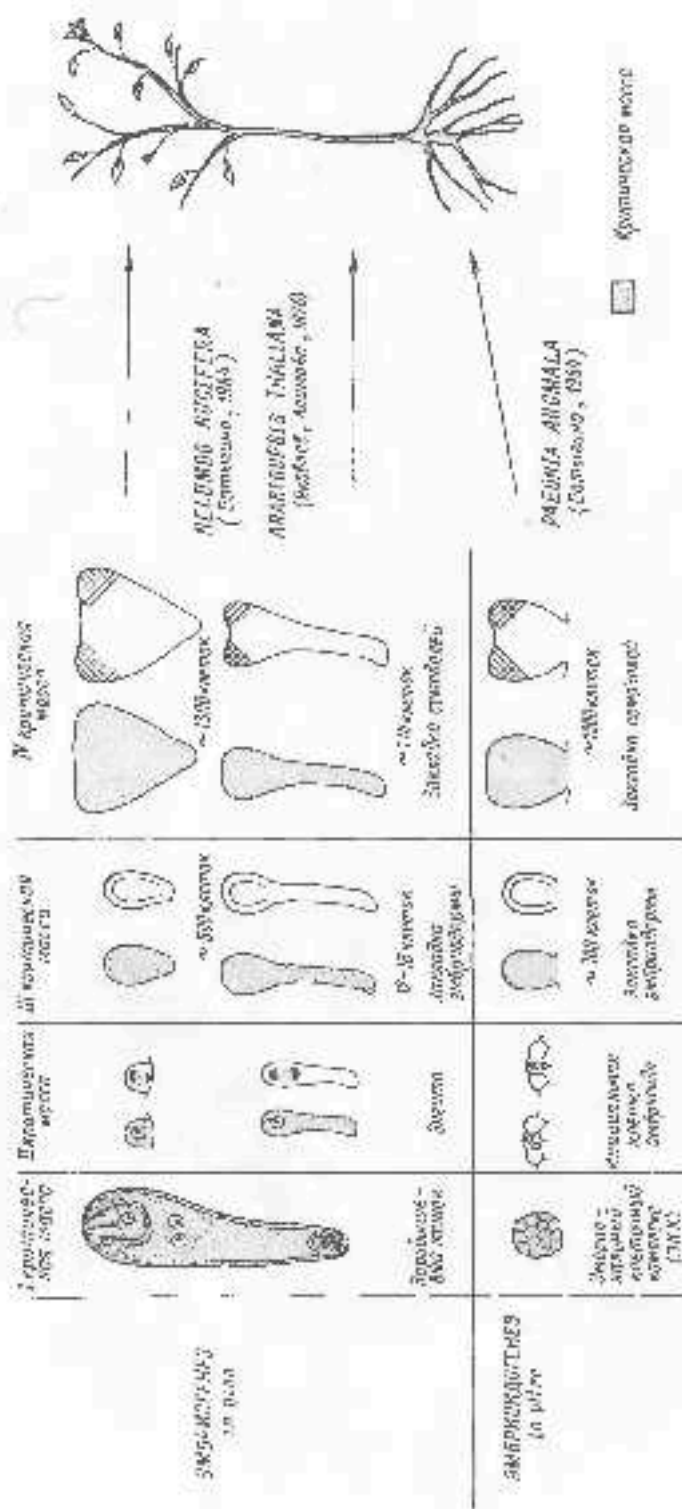


Рис. 124. Обработка критической массы с морфогенетическим анализом in vitro и in vivo. (По Бергеру, 1961).



Рис. 126. Зародышевый мешок птенца через 50 дней после оплодотворения. (Рис. В. Н. Давыдов).
 А — тинклинисел по Пытесу с поздравкой оражек Ж. Б. Фелител, с поздравкой оражек

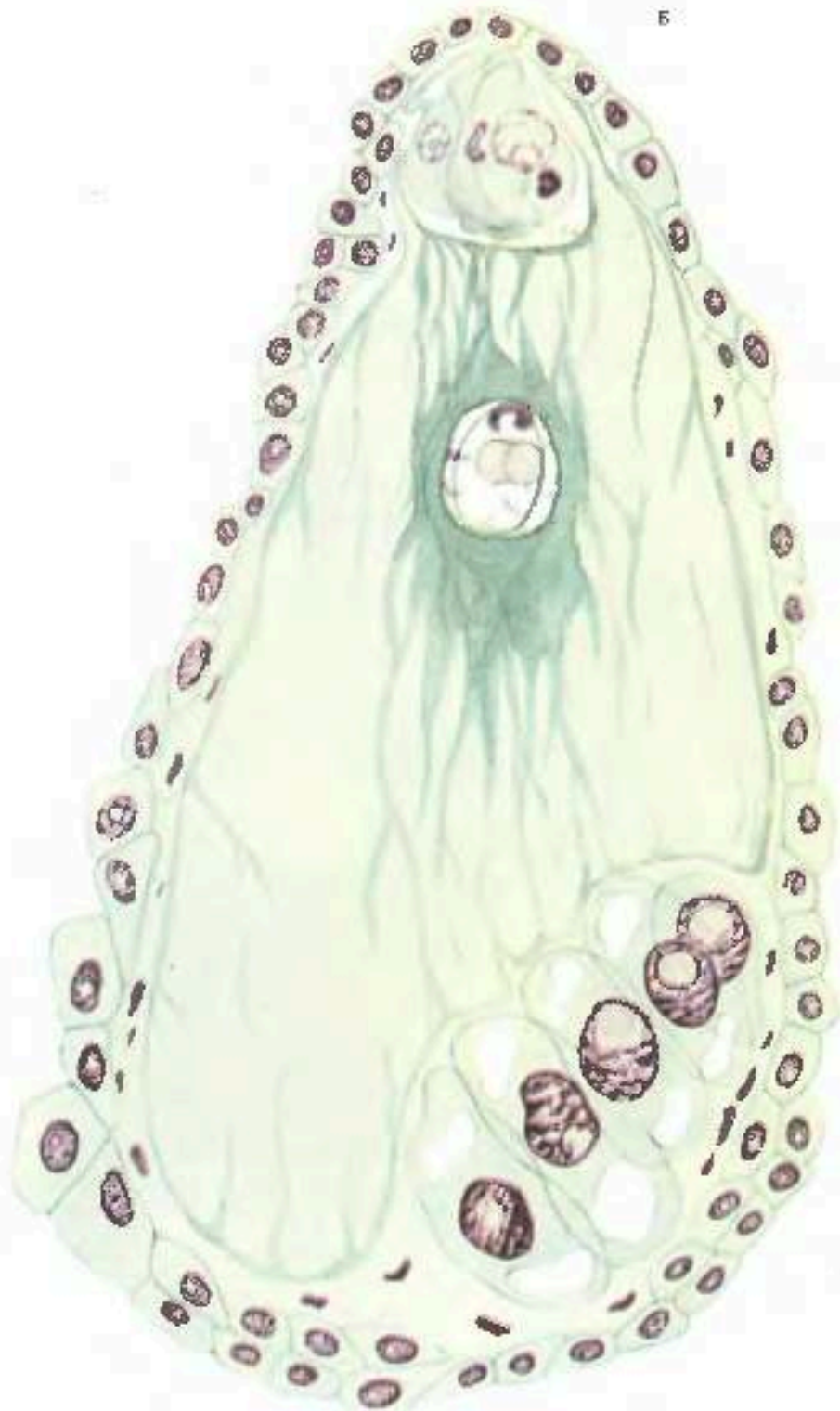


FIG. 125 (*Urophycis*).

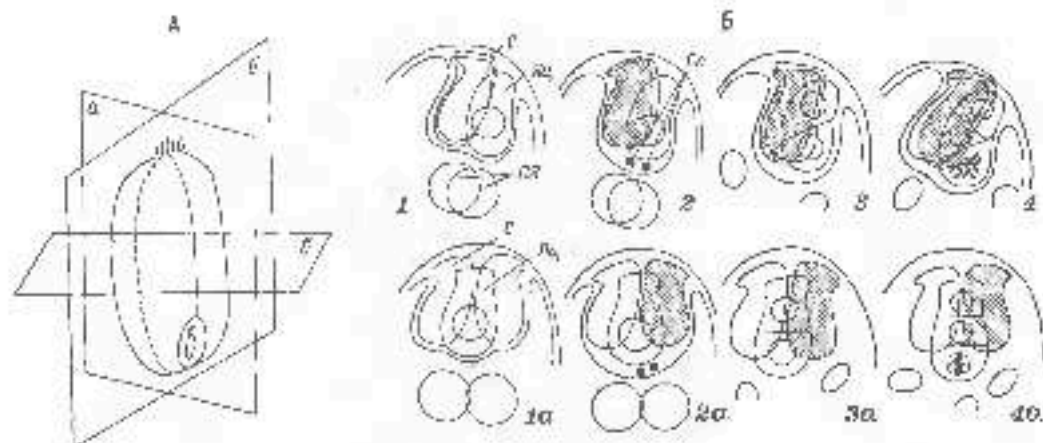


Рис. 126. Верхняя часть зародка (А) и зародышевый мешок (Б) *Triticum* и dorsовентральным (с, 1–4), латеральным (б, 1а–4а) и трансперзальным (е) срезами.

1, 1а — до фазового деления, 2, 2а — в момент осовоитерения, 3, 3а — 2-хитинный митоз, 4, 4а — 3-клеточный зародок. Творулярная клетка антирихоидна. ПВ — полярное ядро, С — синергиды, СВ — халазальный эндосперм, Г — нукеллус.

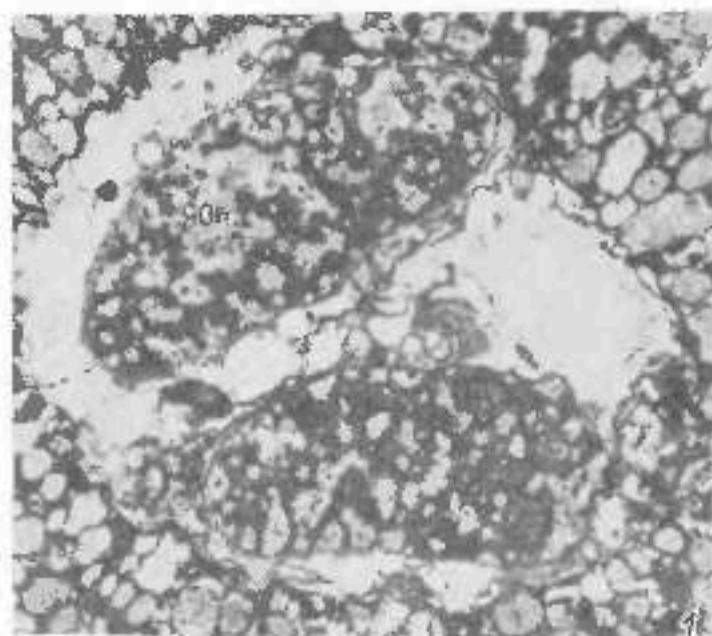


Рис. 127. Выявление различия в строении тонкой структуры сперматоклеток *Bardonia vulgaris* (1, 3, 5 — по Mørgensen, Rørdam, 1985, с 350) и *Triticum aestivum* (4 — по Chu, Hu, 1981). 1–4 — ТЭМ.

1 — нуклеообразование клетки сперматоклетки после деления температурной клетки (X 17700); 2 — зачатки сперматоклетки в пылевом зерне на промежуточной стадии развития; видны пушистые митохондрии (стрелки), характерный для митохондрий соединяющий клетки сперматоклетки (X 12000); 3 — зрелые клетки сперматоклетки, хромотиды в сперматоклетках более гомогенные, чем в более ранних стадиях; в пылевом зерне, сперматоклетки (антирихоидная клетка) (X 12000); 4 — ультраструктура удлиненной клетки-сперматоклетки в зрелом 3-клеточном пылевом зерне; большое эллиптическое ядро сперматоклетки занимает центральную часть, в то время как митохондрии, митохондриальные мембраны, рибосомы и фибриллярная структура — периферическая; в пылевом зерне, сперматоклетки (антирихоидная клетка) (X 12000); 5 — ультраструктура удлиненной клетки-сперматоклетки в зрелом 3-клеточном пылевом зерне; большое эллиптическое ядро сперматоклетки занимает центральную часть, в то время как митохондрии, митохондриальные мембраны, рибосомы и фибриллярная структура — периферическая; в пылевом зерне, сперматоклетки (антирихоидная клетка) (X 12000). Репродуктивная клетка: на кончике халазы, делится в 3-х направлениях (по Chu, Hu, 1981). Вспомогательная клетка — митохондриальная. СВ — халазальный эндосперм, Г — нукеллус.

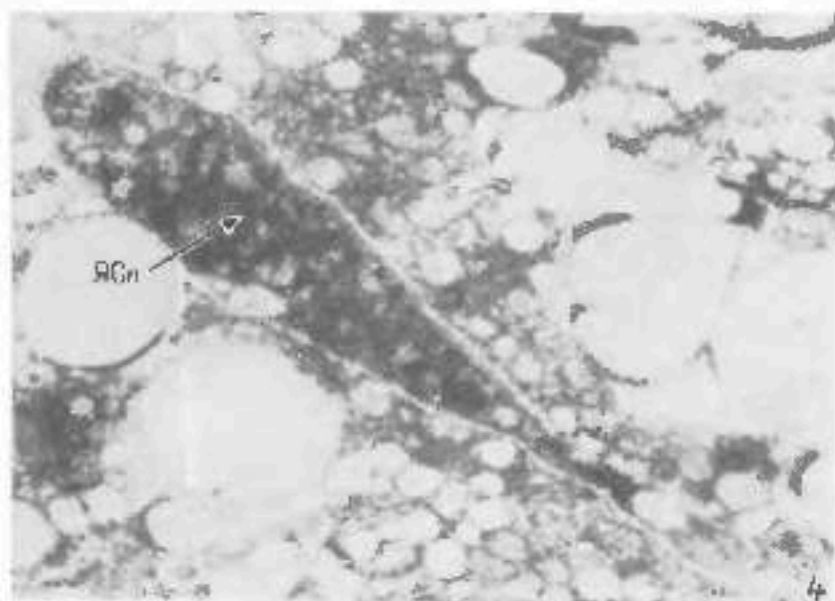
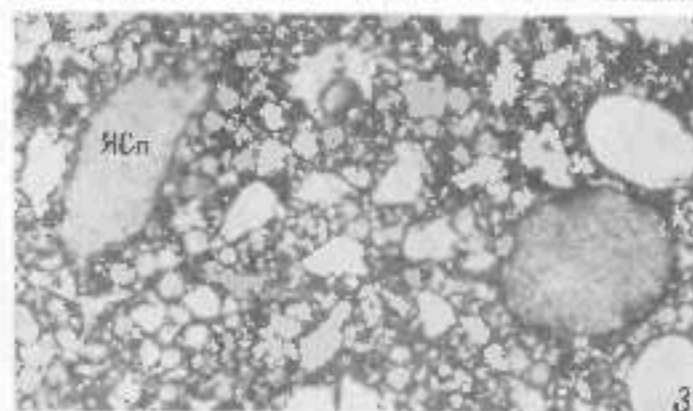
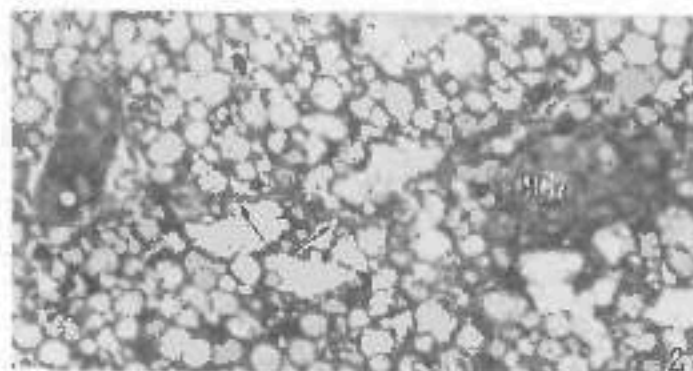


Рис. 127 (продолжение).

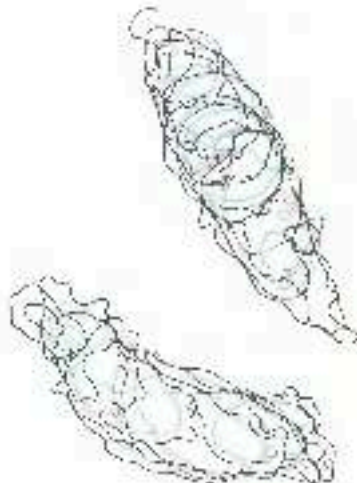
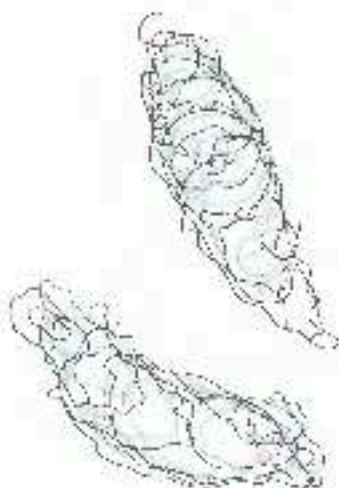
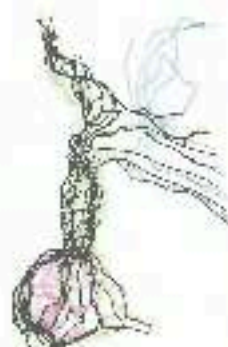


FIG. 127 (*Tridacna*).