

В 21

Н. А. ВЛАСОВА

Дифференциация
и развитие
волоконца
хлопчатника

„ФАН“

Тс-904

АКАДЕМИЯ НАУК УЗБЕКСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Н. А. ВЛАСОВА

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
И РАЗВИТИЕ
ВОЛОКОНЕЦ
ХЛОПЧАТНИКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО „ФАН“ УЗБЕКСКОЙ ССР
Ташкент—1974

УДК 581.3:576,31:633,51

В монографии освещены развитие семени и семенной кожуры; морфологические особенности развития клеток волоконца различных видов хлопчатника; коррелятивная связь между митотической активностью клеток эпидермиса и числом клеток дифференцирующихся в волокноца; взаимодействие ядра и цитоплазмы в онтогенезе эпидермиса и волоконца; эндомитотическая полиплоидизация волоконца и их биологическая роль.

Книга рассчитана на работников научно-исследовательских биологических институтов, аспирантов и студентов.

Ответственный редактор

доктор биол. наук В. А. Руми

Власова Н. А.

Дифференциация и развитие волоконца хлопчатника (Отв. ред. В. А. Руми). Т., «Фан», 1974.

150 с. с рис. (АН УзССР. Ин-т экспериментальной биологии растений). Список литературы: с. 145.

633.51 (С52)

ВВЕДЕНИЕ

Пути повышения урожайности хлопчатника различны: создание новых форм путем гибридизации, воздействие на растения различными факторами, подбор соответствующих условий для их выращивания и т. д. Однако конечная цель каждого из этих методов заключается в увеличении числа коробочек на одно растение, числа волоконца и их длины на одно семя.

Волоконца развиваются из отдельных клеток наружного эпидермиса. Они появляются в различное время на поверхности семяпочки и обладают различной интенсивностью роста. Семена различных форм хлопчатника различаются по густоте волоконца, их длине, толщине и другим технологическим показателям (Канаш, 1960).

Большой интерес представляет изучение дифференциации клеток эпидермиса и волоконца различных форм хлопчатника и развития их в онто- и филогенезе. Необходимо выявить, почему только отдельные клетки эпидермиса дифференцируются в волокноца, чем они отличаются от остальных клеток эпидермиса, почему клетки волоконца появляются на семяпочке в различное время, чем обусловлены число заложившихся волоконца и их длина? Эти вопросы освещены в данной монографии. Так как темп развития волоконца и их морфологические особенности непосредственно связаны с развитием семени и его покровов, необходимо было установить особенности развития семени и волоконца у различных форм хлопчатника. Однако при изучении морфологических особенностей развития волоконца, отделенных от семени, невозможно установить, каким образом происходит дифференциация волоконца. Для этого нужно изучить орган, несущий волокноца, т. е. семяпочку в целом и, в частности, наружный эпидермис семяпочки, так как процессы, протекающие в волокноцах, зависят от общего состояния семяпочки.

Известно, что растительные ткани во многих случаях представляют собой популяции клеток, связанных общим происхождением, но разнородных по структуре и функции. Возникновение внутритка-

В 0431—210
355(06) — 74 54—74



Издательство «Фан» Узбекской ССР, 1974 г.

невых различий—одна из важных проблем дифференциации. Примером дифференциации клеток, происходящих из одного слоя меристемы, является эпидермис корня, включающий два типа клеток — основные эпидермальные клетки и корневые волоски, имеющие морфологические и физиологические различия (Sinnot, Bloch, 1939; Bünning, 1958; Эсау, 1969; Данилова, Бармичева, 1972 и другие). Другим примером дифференциации клеточных популяций, происходящих из одного и того же слоя меристемы, может служить наружный эпидермис семянки некоторых представителей покрытосемянных растений. Так, различной длины выросты наружного эпидермиса в виде сосочков и волоконца наблюдали у *Asclepias syriaca*, *Tamarix ericoides*, *Caralluma attenuata*, (Pearson, 1948; Johri, Dulari, 1954; V. Rao, K. Rao, 1954; Kapil, Vasil, 1963; Савченко, 1973).

Как известно, род *Gossypium* характеризуется наличием волосного покрова на семенах, волоконец развиваются на поверхности семянки из отдельных клеток наружного эпидермиса. Некоторые формы хлопчатника имеют два типа волоконца — длинные и короткие, которые различаются не только по длине, но и по времени появления и расположению на семяпочке (Balls, 1915; Gulati, 1930; Fagg, 1932; Райкова и Канаш, 1937; Канаш, 1960).

Мы исследовали митотическую активность клеток эпидермиса, которая оказалась различной в период развития семянки. Образование волоконца (процент их от общего числа подсчитанных клеток) непосредственно связано с митотической активностью клеток эпидермиса.

В волоконец одной семянки превращаются клетки эпидермиса, находящиеся в различной степени дифференциации, что определяется уже с момента заложения интегументов и образования их эпидермисов. Процесс оплодотворения в одних случаях стимулирует рост волоконца, в других — способствует их появлению. Провести глубокий анализ полученных нами данных оказалось возможным только при знании развития женского гаметофита и процесса оплодотворения хлопчатника. Этому способствовали как собственные результаты исследований по развитию женской генеративной сферы и процессу оплодотворения хлопчатника (Власова, 1966в; 1967; 1968в, Власова и др., 1960—1972), так и обширная литература по эмбриологии хлопчатника (Goe, 1932; Журбин, 1934; Романов, 1936—1960; Руми, 1948—1973; Пашенко, 1949—1960; Омельченко, 1961; Беляева, 1963; Серебрякова, 1968; Марцинковская, 1968; Усанов, 1969; Белова, 1970; и др.).

Изучение дифференциации клеток и тканей — одна из главных задач биологии. Исследования проводятся различными биохимическими методами, выясняются изменения метаболизма клеток и тканей, а также действие отдельных факторов, оказывающих влияние на митотический цикл клеток и переход их в дифференцированное состояние, что гипотетически определяется сменой активации разных групп генов. Изменения метаболических процессов в

этих случаях приводят к морфологическому изменению клетки, в частности, к изменению соотношений объемов клетки, ядра, ядрышка. Зная изменения этих параметров, цитологическими методами можно установить существенно важные сдвиги в жизненном цикле клетки. Так, на основании объемов клеток, ядер и величины цитоядерного отношения эпидермиса семянки мы установили определенные закономерности в дифференциации клеток эпидермиса и волоконца. Эти данные, кроме того, натолкнули нас на мысль о полиплоидизации волоконца хлопчатника, в связи с чем были проведены специальные исследования, подтвердившие полиплоидность ядер волоконца. Особый интерес представляло изучение изменения структуры экстрахромосомальной части ядрышка полиплоидных ядер волоконца. На основании этих исследований были выявлены факторы, обуславливающие длину волоконца в различных частях одной семянки и у различных форм хлопчатника, а также сделано заключение о биологическом значении волоконца.

В данной работе приведены результаты исследований по развитию и строению клеточной стенки развивающихся волоконца. Строению клеточной стенки волоконца хлопчатника посвящены многие работы (Balls, 1919, 1923; Barrit, 1929; Fagg, 1932—1948; Kegg, 1937; Фрей-Висслинг, 1950; Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968; Усманов, Никонович, 1962; и др.). В своих исследованиях мы обратили особое внимание на направление пучков микрофибрилл и их упорядоченность для отдельных видов хлопчатника. Изучение дифференциации клеток эпидермиса семянки, развития волоконца и строения их клеточной стенки позволило нам подойти не только к онтогенезу волоконца, но и к некоторым вопросам филогенетического характера.

У большинства высших растений некоторые из клеток эпидермиса различных органов образуют волоски (трихомы). Некоторые из этих выростов напоминают формой волоски, иные же имеют вид сосочков, бугорков, крючков, чешуек и т. д., и в этих случаях за ними сохраняется наименование «волосок» в качестве специального термина анатомии растений (Раздорский, 1949). Длинные одноклеточные волоски на семенах хлопчатника именуются в технике «волоконцами», а короткие волоски по технической терминологии называют «подпушек» или «линтер». Необходимо оговориться, что в некоторых работах (Райкова и Канаш, 1937; Канаш, 1960; и др.) слово «волоконце» хлопчатника используется как ботанический термин, заменяя слово волосок, а как технический термин — используется слово волокно для длинных волоконца и подпушек — для коротких. В ранее опубликованных работах мы также применяли термин «волоконце», причем длинные волоски называли «волоконца волокна», короткие волоски — «волоконца подпушка». Эту же терминологию мы применили в настоящей работе.

Глава I

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ СЕМЕНИ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У РАЗНЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ СОРТА 108-Ф
(*G. HIRSUTUM* L.)

Развитию и строению покровов семени различных представителей покрытосемянных растений посвящено много работ (Lohde, 1874; Holfert, 1890; Soueges, 1907—1937; Мальцев, 1925; Netolitzky, 1926, 1932, 1935; Linsbauer, 1930; Ridley, 1930; Бородин, 1937; Schnarf, 1937; Cochran, 1938; Цингер, 1944, 1947, 1951, 1958; Stiles, 1948, 1949). Чтобы разобраться в строении зрелой семенной кожуры, необходимо проследить историю ее онтогенеза от развития семени до его созревания (Lohde, 1894 — по Цингер, 1958; Holfert, 1890). Чтобы получить общую картину развития покрова семени, нельзя ограничиваться изучением его развития только в средней части семени. Необходимо изучить развитие покрова на халазе и микропиле, где они отличаются от средней части семени. Покровы семени хлопчатника образуют в основном дифференцированные клетки эпидермиса, в этом принимает участие и паренхима интегументов, основная часть которой поглощается зародышем как питательная ткань.

Семяпочки хлопчатника характеризуются как анатропные, двупокровные, краcсинуцелятные. В день цветения в средней части семяпочки *G. hirsutum* паренхима наружного интегумента состоит из трех слоев клеток, внутреннего — из 6—8 слоев. Число рядов клеток паренхимы может варьировать у различных видов хлопчатника. Кроме того, у всех видов оно увеличивается ближе к халазе. Хорошо развитый нуцеллус семяпочки и интегументы покрыты эпидермисом, который является единым по своему происхождению с эпидермисом плаценты, т. е. настоящей покровной тканью по отношению к покрываемым органам — нуцеллусу и интегументам (Netolitzky, 1926; Цингер, 1958; Романов, 1960).

Эпидермис плаценты переходит в кроющий эпидермис дифференцирующейся семяпочки (рис. 1, а). По мере развития наружного и внутреннего интегументов (рис. 1, б, в) эпидермис оказывается в глубине меристематической ткани, которая в виде складок образует интегументы. Наружные стенки внутреннего эпидермиса интегументов расположены по отношению к нуцеллусу про-

ксимально, а внутренние — дистально. Хотя эпидермис интегументов и нуцеллуса един по происхождению, различают наружный и внутренний эпидермис наружного и внутреннего интегументов.

В процессе формирования семени хлопчатника наблюдается определенная связь в развитии отдельных его тканей. После опыления и оплодотворения повышается физиологическая активность тканей семяпочки, активность деления клеток наружного и внутреннего интегументов. К 10-дневному возрасту у сорта 108-Ф на-

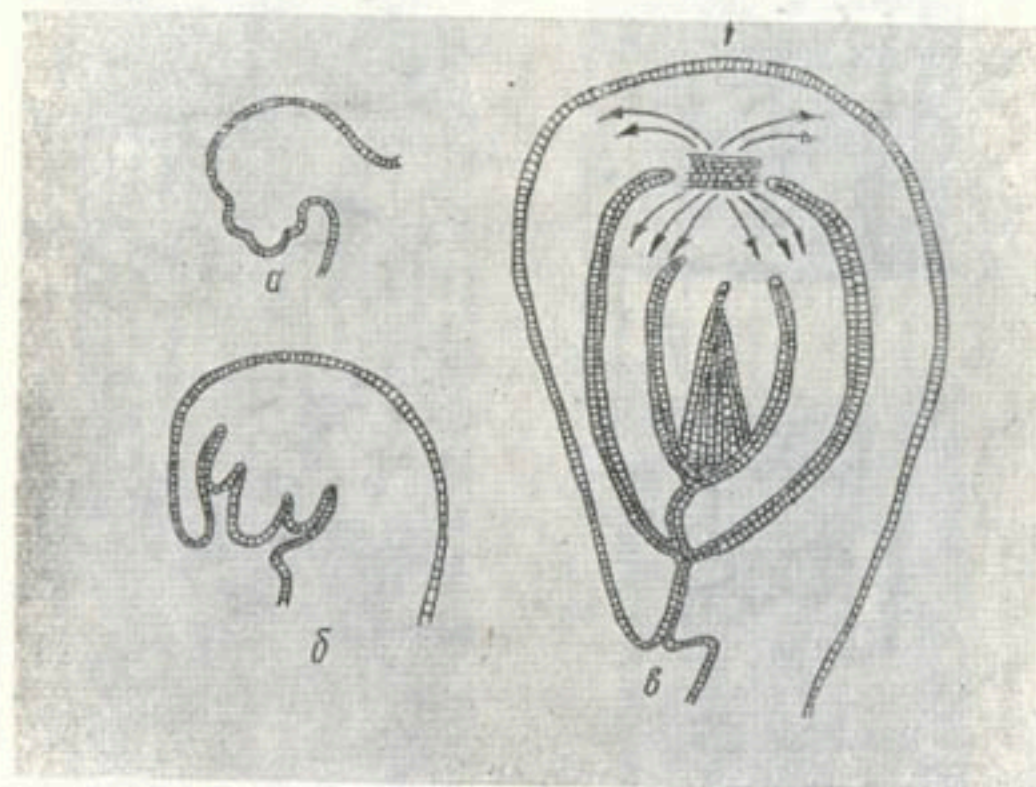


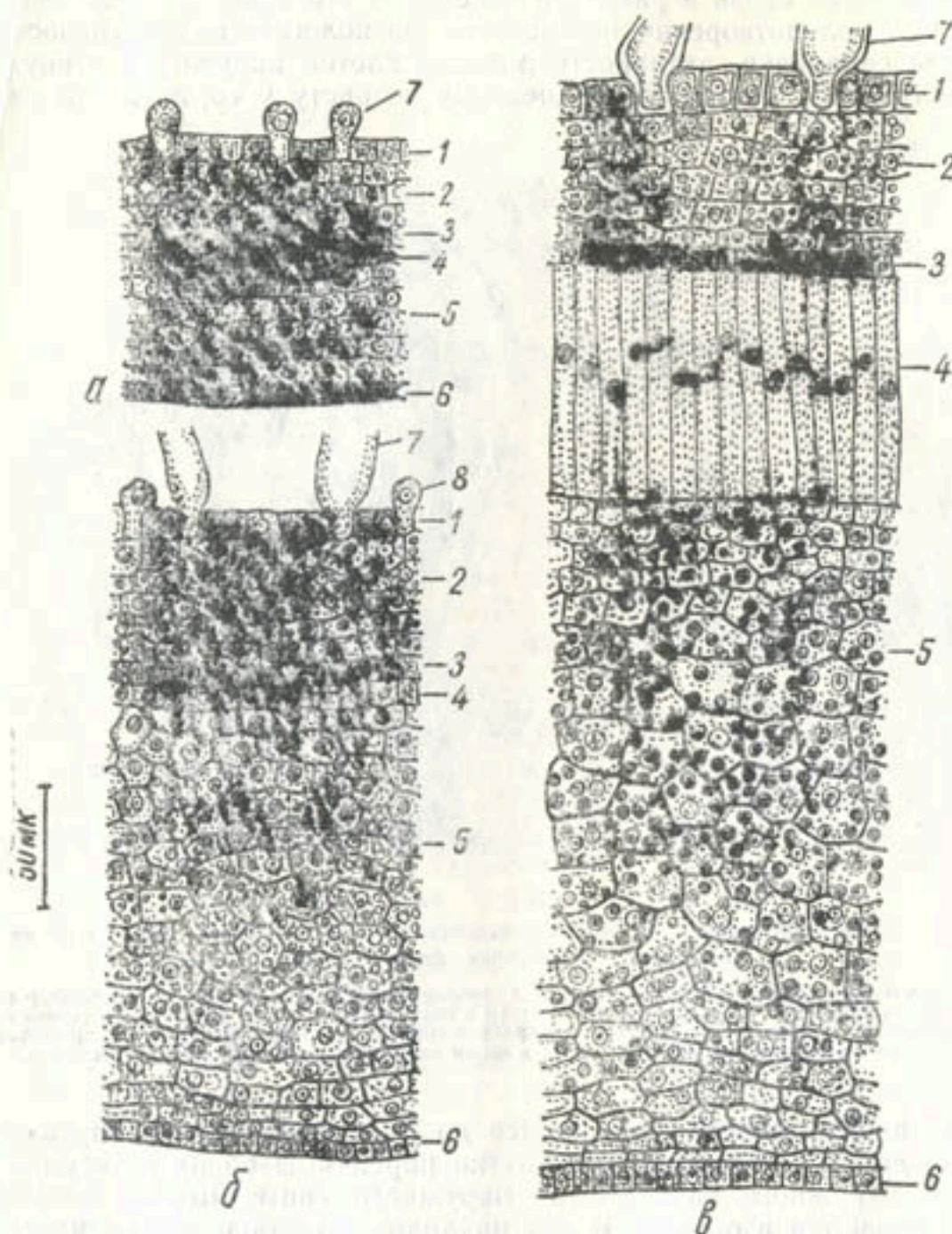
Рис. 1. Схема расположения эпидермальных и кутикулярных слоев в развивающейся семяпочке хлопчатника.

а — изогнувшийся меристематический буторок с закладывающимся наружным интегументом, б — развивающиеся наружный и внутренний интегументы в виде складок ткани (видна непрерывность эпидермиса и кутикулярных слоев), в — сформировавшаяся семяпочка, меристема сохраняется в основании семяпочки (стрелками показано, в каком направлении делятся клетки меристемы).

ружный интегумент увеличивается до 7—9 слоев клеток, внутренний — до 15—17 (рис. 2, б). Клетки паренхимы обоих интегументов и наружного эпидермиса наружного интегумента сильно увеличиваются в объеме. В них накапливается большое количество крахмала.

Интегументы достигают максимальной толщины к 20-дневному возрасту; наружный интегумент увеличивается до 10 слоев клеток, внутренний — до 20—22 (рис. 2, в). Объем клеток паренхи-

мы также достигает максимального увеличения с обильным накоплением крахмала. К 20-дневному возрасту завершается дифференциация всех покровных тканей семени и четырех эпидермисов,



каждый из которых имеет особую дифференциацию. В день цветения некоторые клетки наружного эпидермиса образуют волоконца (рис. 2, а).

Образование различного рода выростов и волосков в отогнезе цветка — явление, широко распространенное в растительном

мире. Обильно покрыты волосками бутоны мальвовых (Александров, Добротворская, 1957), сложноцветных (Александров, Савченко, 1951), зонтичных (Александров, Первухина, 1952) и других

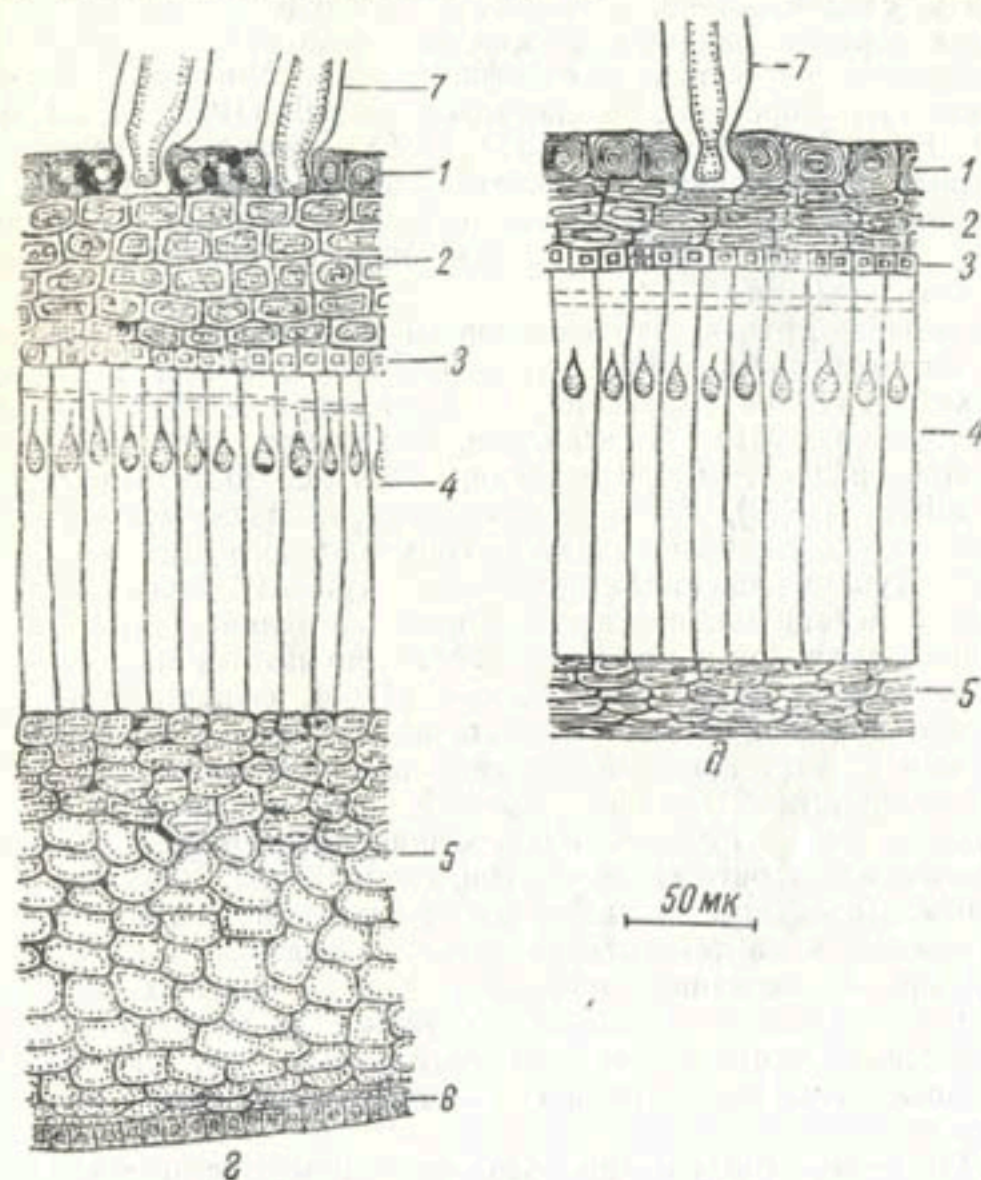


Рис. 2. Кожура развивающегося семени сорта 108-Ф (поперечный срез).

а — день цветения, б — 10-й день после цветения, в — 20-й, г — 40-й, д — кожура созревшего семени. 7×40.

1 — наружный эпидермис наружного интегумента, 2 — паренхима наружного интегумента, 3 — внутренний эпидермис наружного интегумента, 4 — наружный эпидермис внутреннего интегумента — столбчатый слой, 5 — паренхима внутреннего интегумента, 6 — внутренний эпидермис внутреннего интегумента, 7 — волоконца, 8 — волоконца подпушка.

растений. Образующиеся различного рода трихомы разделяют на специализированные волоски, свойственные исключительно частям цветка, и неспециализированные, которые располагаются на частях цветка и на всех остальных надземных органах растения. Такое разделение возможно и оправдано, т. е. образующие волоски

различаются по функциям, однако термин неспециализированные волоски мало подходящий, ибо эти волоски также выполняют определенную функцию в процессе жизнедеятельности несущего их органа и, следовательно, обладают определенной специализацией. Функция образовавшихся волосков не всегда ясна и чрезвычайно многообразна, ее нельзя идентифицировать. Мнения о функции волосков противоречивы. По данным I. Oberth (1925), З. Штругер (1953), Е. А. Мирославова (1959, 1965), физиологическая роль трихонных образований заключается во взаимодействии передвижения воды, солей и питательных веществ по тканям несущего их органа. На связь волосков с проводящей системой указала Е. А. Мокеева (1957).

По мнению других авторов, волоски принимают активное участие в физиологических процессах, протекающих при формировании половых клеток (Александров, Александрова, 1940; Александров, Савченко, 1951; Александров, Первухина, 1952; Савченко, 1952; Александров, Добротворская, 1965). G. Haberland (1928), F. Netalitzky (1932), F. Lieg (1955) связывают деятельность клеток трихом с выделением веществ гормонального характера. Кроме того, функция специализированных трихом рассматривается как часть механизма, обеспечивающего опыление цветка; они же защищают андроцей и гинецей от неблагоприятных внешних условий. По данным Е. А. Мирославова (1965), функция трихом до и после отмирания их клеток различна. Волоски с отмершим содержанием служат защитой растения или отдельных его органов от неблагоприятных внешних условий, что относится и к густо опушенным семенам хлопчатника. Однако функциональное значение волоконца в онтогенезе семени хлопчатника остается невыясненным. Волоконца начинают расти перпендикулярно к поверхности семени, и на тангентальном срезе эпидермиса видны поперечные срезы основания волоконца в виде круглых отверстий (рис. 3, а). Каждое волоконце окружает не менее 5—7 клеток эпидермиса, которые поставляют питательные вещества волоконцам, кроме тех, которые они способны поглотить из клеток паренхимы.

К. Linsbauer (1930) предполагал, что эпидермис растений является не только органом, предохраняющим растения от высыхания и других неблагоприятных факторов, но и выполняет активную роль в физиологии растительного организма. Судя по накоплению в клетках эпидермиса физиологически активных веществ — ферментов, стимуляторов, витаминов, эти данные подтвердились исследованиями Н. В. Цингер (1958). Она отмечала, что эпидермис богаче окислительными ферментами, сульфгидральными соединениями, а иногда и аскорбиновой кислотой. По мере приближения семени к созреванию активность окислительных ферментов в его покровах падает. Таким образом, наличие в эпидермисе семенных покровов большого количества физиологически активных веществ и окислительных ферментов свидетельствует о высоком

жизненном уровне эпидермальной ткани (Цингер, 1958, 1958а; Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959; Поддубная-Арнольди, 1964). По нашему мнению, это имеет прямое отношение и к эпидермису семян хлопчатника. В связи с этим возникает вопрос, имеют ли волокна на семени хлопчатника только защитную функцию,

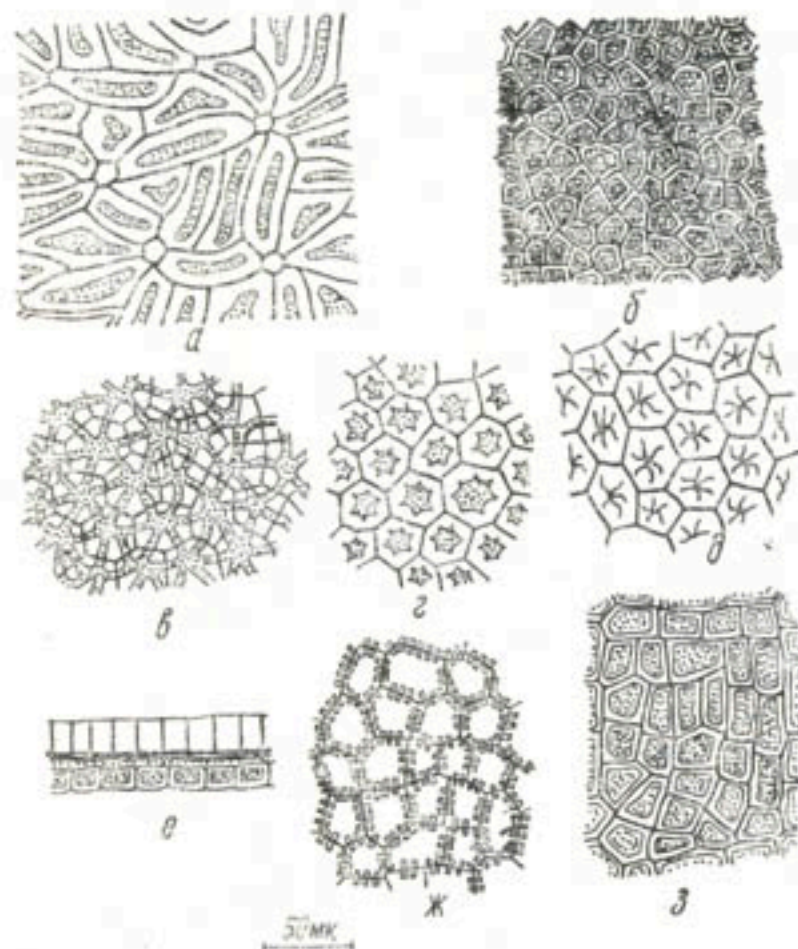


Рис. 3. Строение отдельных слоев семенной кожуры в тангентальном сечении, 7×40.

а — наружный эпидермис наружного интегумента, б — кристаллоносный слой — внутренний эпидермис наружного интегумента, в — наружный эпидермис внутреннего интегумента выше содержимого, г — то же, на уровне содержимого, д — ниже содержимого, е — пленочка, покрывающая зародыш зрелого семени, ж — верхний слой пленочки, образованный эпидермисом внутреннего интегумента, з — нижний слой пленочки, образованный клетками эндосперма.

которая способствует распространению и лучшему прорастанию семени.

Клетки внутреннего эпидермиса наружного интегумента в процессе развития семени остаются мелкими, сохраняют изодиаметрическую форму. Местами эти клетки тангентально делятся и образуют двухрядный эпидермис. Стенки клеток незначительно утолщаются, а в полости их откладываются кристаллы щавелевокис-

лого кальция, поэтому этот слой носит название кристаллоносный (рис. 2, *г* и 3, *б*). Наличие кристаллоносного слоя характерно и для других семейств: *Resedaceae*, *Primulaceae*, *Vitaceae*, *Paravegetaceae* (Цингер, 1959), *Grossulariaceae* (Савченко, 1973).

Клетки наружного эпидермиса внутреннего интегумента сильно вытягиваются в длину, имеют крупные ядра (рис. 2, *г*, *д* 3, *в* и 3, *д*). Эти клетки образуют столбчатый слой семенной кожуры. Клетки внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента к 20-дневному возрасту мало увеличиваются в объеме по сравнению с другими клетками; они имеют очень густое содержимое и крупные ядра. Н. В. Цингер (1958) считает, что внутренний эпидермис внутреннего интегумента секретирует ферменты, вызывающие распад разнохарактерных веществ, содержащихся в интегументальной паренхиме.

Питательные вещества семяпочки получает от материнского растения через сосудистый пучок, который входит из плаценты в семяножку семяпочки. В день цветения проводящий пучок семяножки в халазальной части семяпочки пальчато разветвлен. Ответвления проводящего пучка проходят только в наружном интегументе. Некоторые из них доходят до средней части, однако в большинстве случаев они покрывают одну треть или четверть семяпочки. Ксилема проводящих пучков состоит из трахенд со спиральным утолщением, а флоэма представляет собой продолговатые клетки с нежными целлюлозными стенками, густым содержимым и крупными ядрами.

С 22-дневного возраста из клеток паренхимы интегументов исчезает крахмал, который вначале в виде простых, а затем в виде двух- и трехслойных зерен равномерно накапливается в паренхиме наружного интегумента и больше всего в средних слоях паренхимы внутреннего интегумента. К 40-дневному возрасту крахмал полностью исчезает из паренхимы интегументов (рис. 2, *г*). Опустошенные клетки паренхимы внутреннего интегумента с тонкими целлюлозными стенками сдавливаются под напором разрастающегося эндосперма, стенки их также сдавливаются, а затем облитерируются. Такое явление характерно и для ряда других растений, описанных J. Holfert (1890), F. Netolitzky (1935), Н. В. Цингер (1958).

В день цветения в клетках наружного интегумента содержатся дубильные вещества, принадлежащие к группе флавоноидов. Во внутреннем интегументе дубильные вещества содержатся в клетках наружного эпидермиса и двух-трех слоях клеток паренхимы, расположенных непосредственно под ним. К созреванию семени в полости клеток интегументов, за исключением их внутренних эпидермисов, появляется пигмент коричневого цвета. Появление пигмента непосредственно связано с наличием дубильных веществ в клетках, ибо, как показали наши исследования, в клетках, не содержащих дубильных веществ, пигмент не появляется. А. В. Попцов (1928, 1953) и К. Raech (1953) отмечают, что пигментация

содержимого клетки происходит при окислении дубильных веществ и превращении их в недействительные флавофены. Окисление дубиль-

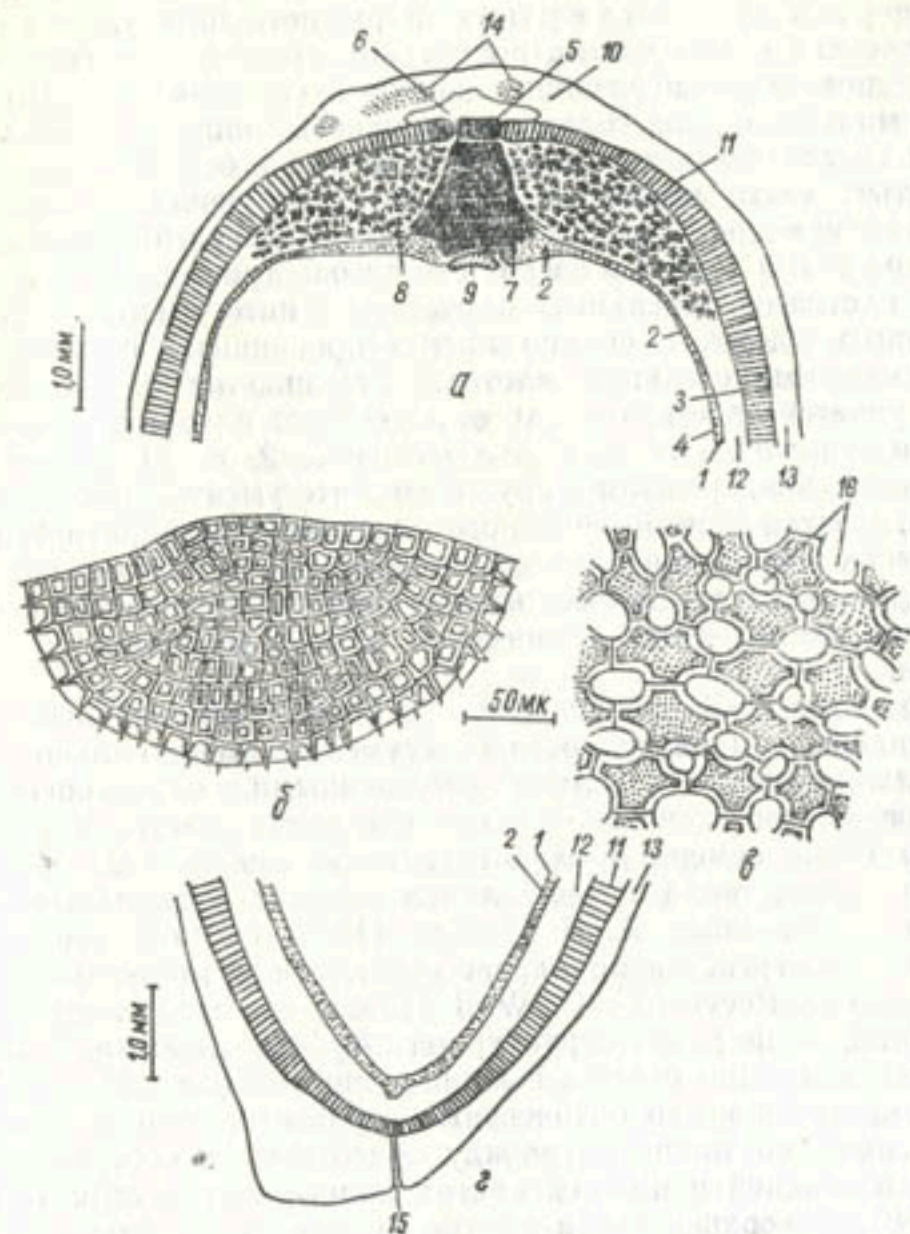


Рис. 4. Строение семенной кожуры в халазальной и микропиллярной частях.

а — халазальная часть семени, продольный срез, 2×2 , *б* — клетки гиподермы, *в* — астеронидные клетки, 7×40 , *г* — продольный срез микропиллярной части семени, 7×2 .

1 — пленочка, 2 — эндосперм, 3 — кутикула, 4 — внутренний эпидермис внутреннего интегумента, 5 — основание наружного интегумента, 6 — щель, 7 — основание внутреннего интегумента, 8 — астеронидные клетки, 9 — гипостаза, 10 — место расположения астеронидных клеток основания наружного интегумента, 11 — столбчатый слой, 12 — внутренний интегумент, 13 — наружный интегумент, 14 — проводящий пучок, 15 — экзостом, 16 — воздухоносные полости (межклетники).

ных веществ происходит при сильной потере воды клетками, вследствие чего они становятся очень плотными.

Семенная кожура в средней части созревшего семени (рис. 2, д) состоит из следующих слоев.

Наружный эпидермис наружного интегумента с крупными клетками, которые на поперечном срезе имеют сильно утолщенные целлюлозные стенки с видимой слоистостью. Плотность клеток маленькая, они содержат коричневый пигмент (рис. 2, д, 1). На тангентальном срезе клетки эпидермиса в большинстве случаев вытянутые, часто изогнутые. Клетки, образующие волокна на тангентальном срезе, имеют вид круглых отверстий (рис. 3, а).

Наружный пигментный слой (рис. 2, д, 2), образующийся клетками паренхимы наружного интегумента, состоит из сдавленных клеток с сильно пигментированным содержимым и одревесневшими стенками клеток. Реакцию на одревеснение не всегда удается видеть, так как ее затемняют пигментные вещества.

Кристаллоносный слой (рис. 2, д, 3), образуемый внутренним эпидермисом наружного интегумента, местами двухрядный. Клетки кристаллоносного слоя имеют квадратную форму, стенки их слегка утолщенные и одревесневшие. На тангентальном срезе (рис. 3, б) эти клетки имеют четырех-шестигранную форму, в полости их находятся единичные кристаллы щавелевокислого кальция.

Столбчатый слой (рис. 2, д, 4), образованный наружным эпидермисом внутреннего интегумента, имеет сильно вытянутые в длину клетки с сильно утолщенными, одревесневшими и опробковевшими стенками. В верхней части клеток столбчатого слоя по всему семени проходит световая линия. Значение ее до сих пор неизвестно. Световая линия не дает реакции на лигнин, суберин и целлюлозу. А. В. Попцов (1953) считает, что световая линия не подвергается ни одревеснению, ни кутинизации. Однако по мнению R. Reeves, C. C. Wall (1932), световая линия состоит из лигнина, но не имеет структурной дифференцировки. У Leguminales возникновение световой линии, по мнению D. P. Watson (1848), является чисто оптическим результатом определенных количественных соотношений между содержанием суберина и целлюлозы в верхней и нижней частях палисадных клеток (по Цингер, 1958). В верхней трети клетки находится маленькая полость колбообразной формы, содержимое которой пигментировано. На тангентальном срезе столбчатые клетки имеют шестигранную форму. На срезе, сделанном выше полости (рис. 3, в), видны, по всей вероятности, каналы пор, имеющие вид расходящихся от центра капилляров, которые совпадают с порами этих клеток. На срезе, сделанном на уровне полости, видно, что она звездчатой формы (рис. 3, г); на срезе ниже полости (рис. 3, д) от центра расходятся лучи, не достигающие границ соседних клеток. Это, по-видимому, остатки каналов пор.

Внутренний пигментный слой (рис. 2, д, 5), образованный клетками паренхимы внутреннего интегумента, состоит из

2—4 сжатых слоев клеток с тонкими целлюлозными стенками и пигментированным содержимым.

Внутренний эпидермис внутреннего интегумента в 20-дневном возрасте имеет мелкие клетки с густым содержимым и крупными ядрами (рис. 2, в, б). Клетки эпидермиса почти не увеличиваются в объеме, радиальные стенки их утолщаются и одревесневают. Клетки эпидермиса вместе с одним слоем клеток эндосперма образуют пленочку, покрывающую зародыш. Эта пленочка (рис. 3, е) состоит из внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента и одного слоя эндосперма; их разделяет толстый слой кутикулы (рис. 3, е, ж, з).

Строение и микрохимию семенной кожуры средней части зрелого семени видов хлопчатника *G. hirsutum*, *G. barbadense*, *G. herbaceum*, *G. arboreum*, *G. panking* и др. изучал R. Reeves (1932, 1936а, б). О развитии семени и его покровов у хлопчатника писали S. Nawaz (1949), J. Leachy (1948), C. V. Rao (1959). И. А. Райкова и М. С. Канаш (1936, 1937) исследовали микрохимию средней части развивающегося семени сорта Навроцкий (*G. hirsutum*), а З. М. Пашенко (1957, 1960) — микрохимию различных по степени зрелости форм хлопчатника. Мы изучали развитие покровов семени и их микрохимию у различных видов хлопчатника не только в поперечном сечении, но и в продольном, что позволило проследить за дифференциацией и изменением химизма тканей в различных его частях (Власова, 1959а; Власова, Пашенко, 1960). В халазальной части молодого семени в основании нуцеллуса расположена гипостаза — группа клеток блюдцевидной формы, которая закрывает антиподальную часть зародышевого мешка. По мере развития семени количество клеток гипостазы не возрастает, они лишь незначительно увеличиваются в объеме. В день цветения клетки гипостазы мелкие, прямоугольной формы, имеют слегка утолщенные и одревесневшие стенки (рис. 4, а, б).

Под гипостазой расположена ткань основания внутреннего интегумента в виде срезанного купола, обращенного широким концом в сторону нуцеллуса (рис. 4, а). В клетках основания внутреннего интегумента в процессе развития семени не образуется крахмала и масла, а только идет интенсивное накопление дубильных веществ.

Клетки, расположенные в основании столбчатого слоя в районе наружного интегумента, являются основанием наружного интегумента. Эти клетки долгое время остаются с нежными целлюлозными стенками, густым содержимым и крупными ядрами (рис. 4, а). К моменту созревания семени стенки клеток, расположенных в основании столбчатого слоя, сильно опробковевшие и слегка одревесневшие. Эта группа клеток в созревшем семени плотно прилегает к клеткам основания внутреннего интегумента, завершая их купол, и выполняет функцию отсутствующего здесь столбчатого слоя. В период заложения семязачатка в виде меристематического бугорка все ее клетки меристематические. По мере

развития и формирования семязпочки ее клетки приобретают черты паренхимы.

Группа клеток, расположенная в основании семязпочки, названная нами основанием наружного интегумента, остается в процессе развития семязпочки и начального периода развития семени меристематической. Клетки меристемы интенсивно делятся, они способствуют росту интегументов и халазы семязпочки и семени. На рис. 1, в приведено расположение этой группы клеток меристемы и направление (показано стрелками) делящихся клеток.

В основании наружного интегумента делящиеся клетки меристемы в виде цепочек расходятся в стороны к интегументам. Расположенная непосредственно над ними часть халазы не пополняется этими клетками. Поэтому здесь остаются клетки, сходные по дифференциации с клетками микропиллярного конца (рис. 1, в — стрелка сверху). Эта небольшая часть семязпочки также отличается по дифференциации клеток эпидермиса и волоконца. Называется она центром халазы.

Клетки, расположенные над меристемой в районе наружного интегумента, также являются его основанием (рис. 4, а); они в виде цепочек подходят к пальчаторазветвленному проводящему пучку семязпочки. К моменту созревания семени эти клетки увеличиваются в объеме, стенки их остаются целлюлозными, они не содержат дубильных веществ. В созревшем семени эти клетки частично разрушаются и образуют щель в халазальной части семени (рис. 4, а, б).

Клетки паренхимы внутреннего интегумента, расположенные вокруг клеток основания внутреннего интегумента, имеют большие тупые выросты, которые образуют большие межклетники почти круглой формы; это астероидные клетки внутреннего интегумента (рис. 4, а, 8). Возможно, что воздух в межклетниках астероидной ткани семени хлопчатника необходим для жизни зародыша во время прохождения им стадии покоя, когда кожура зрелого семени, как отмечают И. В. Мичурин (1948), А. В. Попцов (1953) и др., остается воздухо- и водонепроницаемой. Крахмала и масла в период развития семени в этих клетках не образуется. В астероидных клетках отмечены дубильные вещества, количество которых увеличивается к созреванию семени. В созревшем семени содержимое их очень сильно пигментировано (рис. 4, в). В области паренхимы наружного интегумента также отмечены астероидные клетки, но количество их невелико, иногда они трудно отличимы от остальных клеток паренхимы.

В микропиллярной части созревшего семени наружный и внутренний пигментные слои примерно в два раза толще, чем в средней части семени. Экзостом в созревшем семени остается открытым (рис. 4, г), эндостом закрывается сильно разросшимися клетками столбчатого слоя. Пленочка, покрывающая зародыш в микропиллярной части, как и непосредственно у гипостазы, в два раза

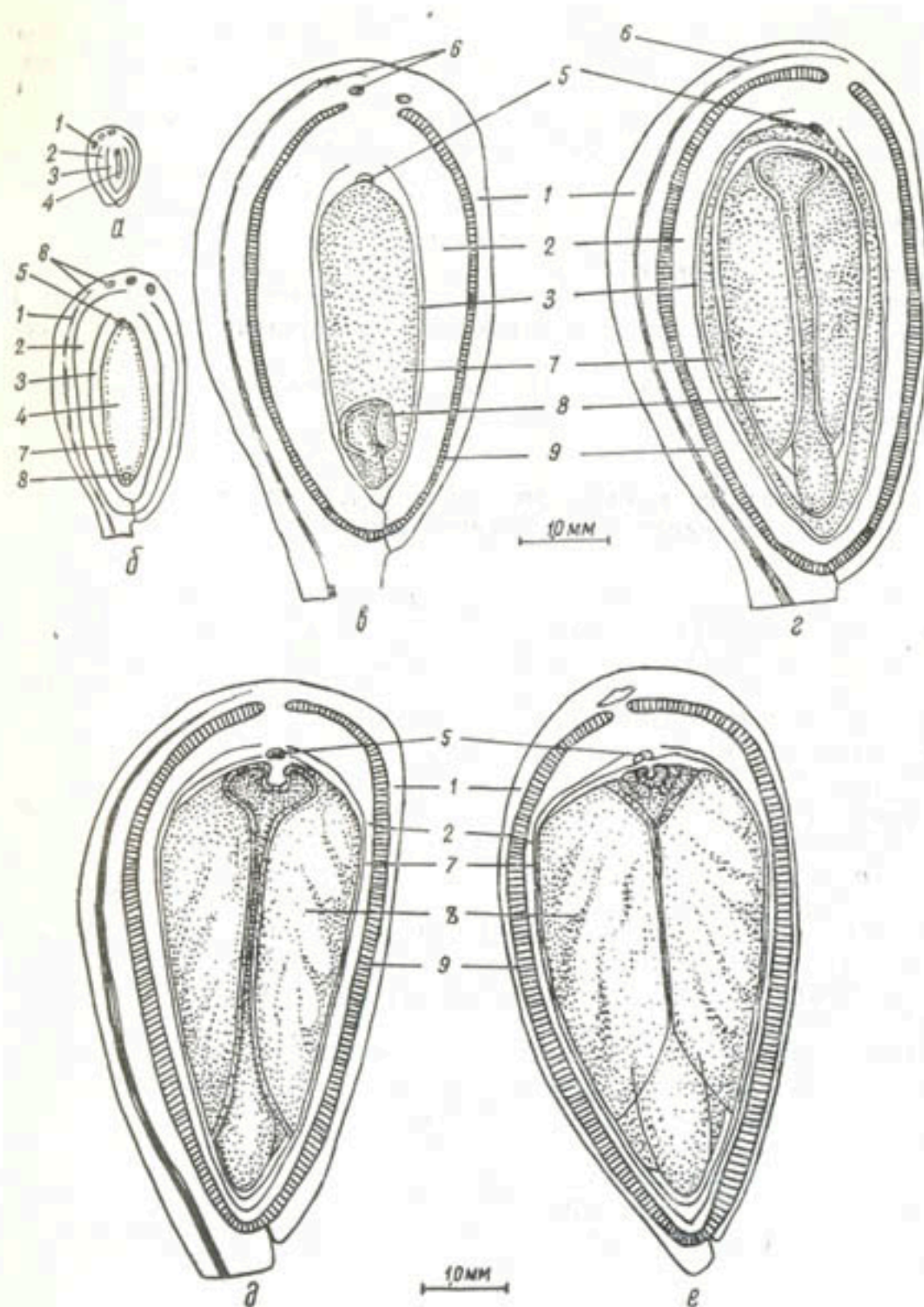


Рис. 5. Схема развития семени хлопчатника сорта 108-Ф.

а — семязпочка в день цветения, б — продольный срез семени в 10-дневном возрасте, в — в 20-дневном возрасте, г — в 30-дневном возрасте, д — в 40-дневном возрасте, е — продольный срез созревшего семени, 2x.

1 — наружный интегумент, 2 — внутренний интегумент, 3 — нуцеллус, 4 — зародышевый мешок, 5 — гипостаза, 6 — проводящий пучок, 7 — эндосперм, 8 — зародыш, 9 — столбчатый слой.

толще, чем в средней части семени. Это объясняется наличием между двумя слоями, образующими пленочку, сдавленных клеток нуцеллуса.

Крахмал, идущий на питание зародыша, начинает исчезать из клеток паренхимы внутреннего интегумента с микропилярного конца семени. В этой же зоне начинают облитерироваться клетки внутренней паренхимы. Накопление запасных питательных веществ в слое, оставшемся от эндосперма, в виде крахмала и масла начинается также с микропилярной части семени. По-видимому, поступление питательных веществ из интегументов в зародышевый мешок происходит преимущественно в микропилярной части семяпочки.

Развитие семенной кожуры и семени хлопчатника в целом представлено на рис. 5, а—е.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

Кроме сорта 108-Ф *G. hirsutum*, мы изучали развитие и строение семенной кожуры следующих видов и сортов хлопчатника: *G. hirsutum*, Болгарка-1; двух форм голосемянных безволоконистых (одна из них со слипшимися семенами, А-720, другая — с отдельными, А-719¹); *G. barbadense* L., сорт 2-И-3, линия Аз-512, 2525; *G. davidsonii* Kell; *G. trilobum* Skovsted; *G. herbaceum*; формы А-448, А-251¹; гузы хивинской; *G. arboreum* L. ssp. *obtusifolium* (Roxb.) Mauer; *G. anomalum* Wavra et Peyser; *G. sturtii* Müll.

По развитию семени исследованные формы А-719, А-720 и сорт Болгарка-1 (*G. hirsutum*) не отличаются от сорта 108-Ф. Семенная кожура сорта Болгарка-1 в средней части созревшего семени немного тоньше, чем у сорта 108-Ф; а форма 720-А превышает сорт 108-Ф (табл. 1). Как особенность в строении наружного интегумента необходимо отметить формы хлопчатника, которые не образуют никаких волоконцев на поверхности семени. Это голосемянные безволоконистые формы А-720, со слипшимися семенами, полученные Ф. М. Мауером (1954) путем индивидуального отбора из местной популяции «Кара-Чигит», и форма А-719 с неслипшимися семенами из этой же популяции — путем искусственной гибридизации. Клетки эпидермиса формы А-720 по форме и величине на поверхности семени неодинаковы. На халазальном конце они очень вытянуты и иногда образуют двухслойный эпидермис. Создается такое впечатление, что начинают одновременно интенсивно расти в длину все клетки эпидермиса халазального конца семени. Рост их различен. Наиболее интенсивно растут и

делятся клетки, не соприкасающиеся с клетками устьиц. Поэтому поверхность халазального конца семени очень бугристая.

У голосемянной формы А-719 на халазе одновременно начинают расти в длину все клетки эпидермиса, но рост их идет менее интенсивно, чем у формы А-720, и поперечно они делятся в очень редких случаях. Поэтому бугристость поверхности этой формы

Таблица 1

Толщина семенной кожуры и ее отдельных слоев в средней части семени хлопчатника (мкм)

Вид	Сорт	Наружный эпидермис на рисе наружного интегумента	Наружный пигментный слой	Кристаллоносный слой	Столбчатый слой	Внутренний пигментный слой	Толщина всей кожуры
<i>G. hirsutum</i>	Болгарка-1	23,4	10,4	10,4	176,8	31,2	252,2
	Голосемянная безволоконистая форма (семена неслипшиеся)	28,6	10,4	23,4	176,8	31,2	270,4
	108-Ф	28,6	10,4	10,4	182,0	41,6	273,0
<i>G. barbadense</i>	Голосемянная безволоконистая форма (семена слипшиеся)	28,6	15,6	15,6	187,0	41,8	288,6
	Аз-512	31,2	15,2	20,8	187,6	46,8	301,6
	2-И-3	46,8	15,6	26,0	182,0	41,6	312,0
	2525	46,8	15,6	18,0	187,2	54,6	322,4
	—	31,2	13,0	7,8	130,0	52,0	234,0
<i>G. davidsonii</i>	—	22,0	15,6	15,6	114,4	41,6	209,0
<i>G. trilobum</i>	—	31,2	13,0	18,2	187,2	52,0	301,6
<i>G. herbaceum</i>	Гуза хивинская	46,8	26,0	15,6	187,2	57,2	332,8
	Форма А-251	41,6	26,0	20,8	197,6	57,2	343,2
	Форма А-448	20,8	18,2	13,0	244,4	52,0	348,4
<i>G. obtusifolium</i>	—	41,6	26,0	10,4	197,6	36,4	312,0
<i>G. anomalum</i>	—	10,4	10,4	10,4	83,2	20,8	135,2
<i>G. sturtii</i>	—						

выражена слабее (рис. 6, а). На тангентальном срезе халазального конца семени клетки эпидермиса мелкие (рис. 6, б, в), т. е. они имеют меньший диаметр по сравнению с клетками средней части семени (рис. 6, г). Таким образом, клетки эпидермиса голосемянных безволоконистых форм отличаются по дифференциации от эпидермиса тех форм хлопчатника, который образует волоконца.

Эпидермис семяпочки всех исследованных нами форм хлопчатника имеет устьица. Больше число их расположено на халазальной части семени, постепенно уменьшаясь к средней части; на микропилярном конце семени отсутствуют. Так как у формы А-719 клетки эпидермиса на халазе имеют маленький диаметр в

¹ А-719, А-720, А-251, А-448 — номера каталога Института экспериментальной биологии растений АН УзССР.

ширину, то на тангентальном срезе эпидермиса клетки устьиц выглядят довольно крупными (рис. 6, б). В созревшем семени устьица постоянно остаются открытыми (рис. 6, в), под ними находится воздухоносная полость (рис. 6, а). По литературным данным, устьица на поверхности семян большинства растений отсутствуют (Цингер, 1958). Они обнаружены примерно у 0,5% семян различных свойств, исследованных F. Netolitzky (1926), где они не являются постоянным признаком, а составляют особенность отдельных родов или отдельных представителей семейства. Устьица в большинстве случаев недоразвиты, по мере фор-

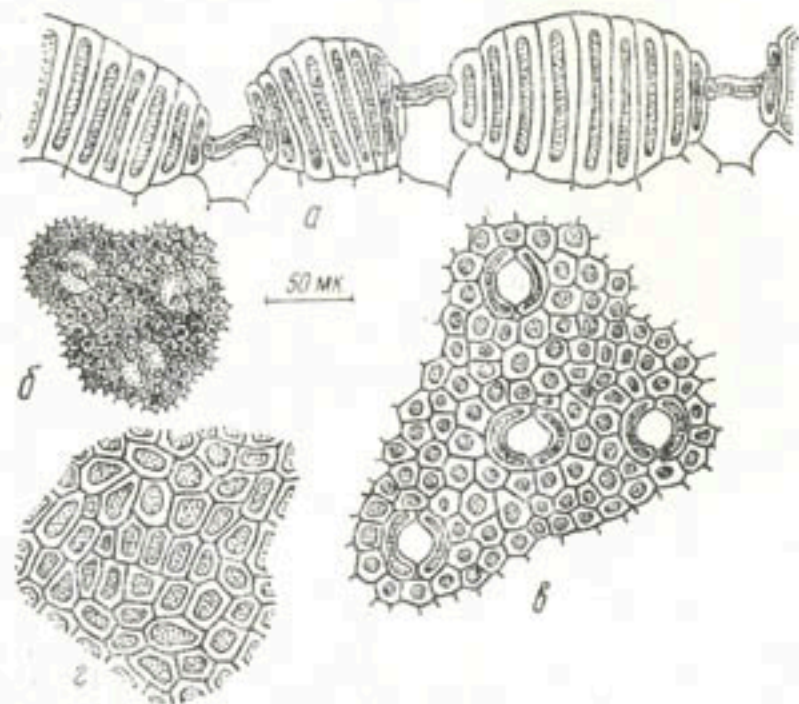


Рис. 6. Строение наружного эпидермиса наружного интегумента, форма А-719.

а—клетки эпидермиса на халазе продольного среза семени, б—клетки эпидермиса на тангентальном срезе (7-й день), в—эпидермис на тангентальном срезе халазы семени, з—то же, в средней части семени (50-й день).

мирования семени закупориваются клетками нижележащих тканей.

У хлопчатника воздухоносная полость под устьицами сообщается с астероидными клетками наружного интегумента. Вероятно, в созревшем семени через открытые устьица, затем через межклетники астероидных клеток наружного и внутреннего интегументов и пленочку, покрывающую зародыш, он связан с внешним миром. В период отделения семени от материнского растения до начала прорастания его этим путем воздух поступает к зародышу при хранении семян и влага — при их прорастании. В литературе имеются в основном сведения о развитии семенной кожуры в

средней части семени, где устьица в большинстве случаев действительно отсутствуют. Не исключено отсутствие их и на халазе; тогда их функцию, очевидно, выполняют другие клетки кожуры. По данным Н. В. Цингер (1958), у семян *Sapotaceae*, *Proteaceae*, *Polemoniaceae* обнаружены просветы между клетками наружного эпидермиса, причем иногда эти клетки отодвинуты друг от друга на значительные расстояния.

Таблица 2

Продолжительность отдельных фаз развития семени различных форм хлопчатника, дни

Фаза развития семени от цветения	<i>G. hirsutum</i> 108-Ф	Ботрапа-1	А-719	А-720	<i>G. barbadense</i> 2525	Аз-512	2-Н-3	<i>G. davidsonii</i>	<i>G. trilobum</i>	<i>G. herbaceum</i> Гупа хлопчатник	А-451	А-448	<i>G. obtusifolium</i>	<i>G. anomalum</i>	<i>G. sturtii</i>
В микропиларной части образовались первые клетки эндосперма, зародыш шаровидный	8	7	8	8	11	10	11	6	7	7	8	8	8	6	5
Интегументы достигают максимальной толщины, эндосперм выстилает всю полость зарод. мешка, зародыш дифференцируется на осевые органы	20	18	20	20	25	25	27	13	15	15	17	17	20	15	10
Крахмал из паренхимы полностью поглощается зародышем, который занимает всю полость семени, внутренняя паренхима сдавливается	40	35	40	40	45	45	50	25	30	35	35	35	35	30	25
Зрелое семя	60	50	55	55	75	75	80	35	45	45	50	50	50	38	35

Сорта *G. barbadense* L. имеют более медленный темп развития семени и семенной кожуры по сравнению с *G. hirsutum* (табл. 2) и отличаются по толщине отдельных слоев (табл. 1).

G. davidsonii Kell. По развитию семени и семенной кожуры не отличается от видов *G. hirsutum* и *G. barbadense*, но темп развития его более интенсивный (табл. 2). Семенная кожура в средней части созревшего семени *G. davidsonii* тоньше, чем у вышеотмеченных видов (табл. 1), в основном за счет того, что она имеет тонкий столбчатый слой (рис. 7, а). Основное отличие в строении семенной кожуры *G. davidsonii* от других видов хлопчатника заключается в строении клеток образующихся волокон.

В день цветения некоторые клетки наружного эпидермиса увеличиваются в длину и образуют волоконца. Рост клеток волоконца направлен не перпендикулярно к поверхности семени, как это характерно для всех остальных исследованных нами форм хлопчат-

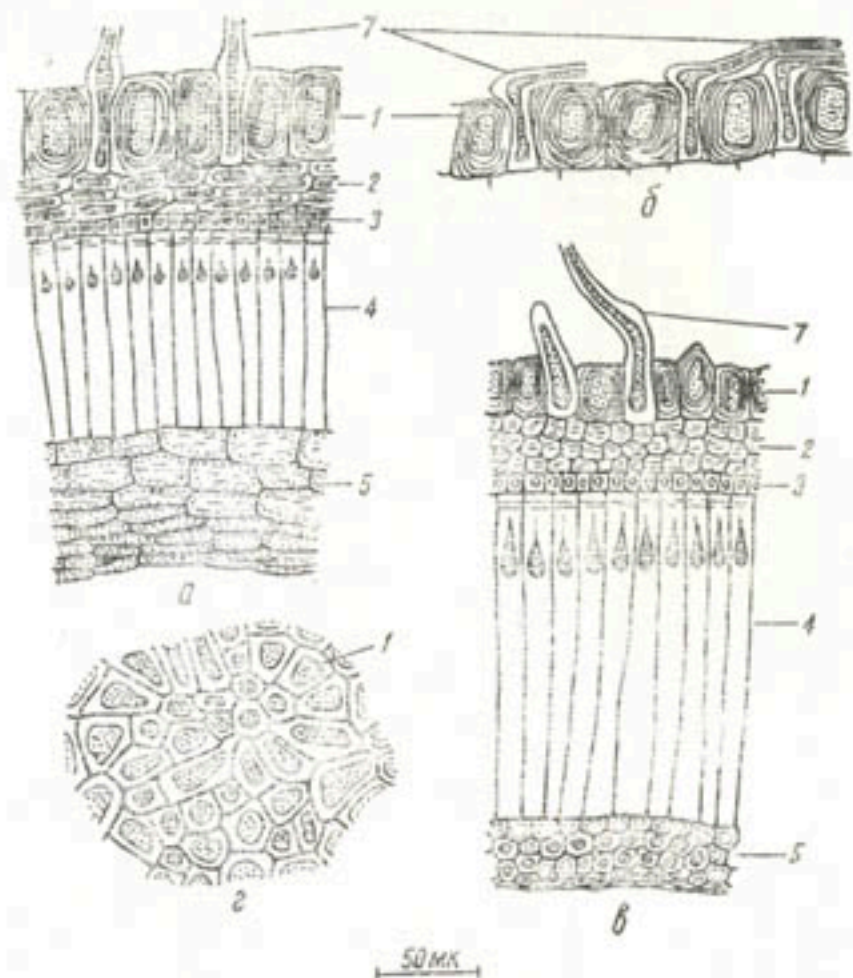


Рис. 7. Особенности строения семени видов *G. davidsonii* и *G. anomalum*, 7×40 .

а — поперечный срез кожуры *G. davidsonii*, б — продольный срез эпидермиса *G. davidsonii*, в — поперечный срез кожуры *G. anomalum*, г — наружный эпидермис *G. anomalum*, тангентальный срез (возраст 38 дней). Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

ника, а параллельно продольной оси семени. На поверхности клеток эпидермиса клетки волоконца образуют прямой угол и направляются своим кончиком к микропилярной части семяпочки; к халазальной части семени волоконце образует выступ в виде колени (рис. 7, б). Поэтому волокноца при развитии семени плотно прилегают к его поверхности. Направляясь к микропилярной части, волокноца, слегка приподнимаясь, обходят выступы нижележащих клеток. Поэтому сверху семени получается гладкая волнообразная укладка, которая сохраняется и в созревших се-

менах. Прямой угол, под которым волокноца направлены к поверхности семени, к микропилярному концу постепенно увеличивается, а колени волоконца постепенно уменьшается и становится мало заметным. Таким образом, волокноца на микропилярном конце семени гораздо короче, чем в средней части, и направлены почти перпендикулярно к поверхности семени. Самые длинные волокноца в средней части семени вырастают к 15-дневному возрасту до 4 мм и прекращают свой рост.

G. trilobum Skovsted. Темп развития семени продолжительнее, чем у *G. davidsonii* (табл. 2). Семенная кожура в средней части созревшего семени отличается от кожуры *G. trilobum* более мелкими клетками, поэтому толщина семенной кожуры меньше (табл. 1).

G. herbaceum L. У всех рассмотренных нами форм *G. herbaceum* по сравнению с *G. hirsutum*, *G. davidsonii*, *G. trilobum* больше накапливается дубильных веществ в клетках паренхимы семенной кожуры и их пигментация резче выражена. Формы *G. herbaceum* имеют большой диаметр основания клеток волоконца.

G. arboreum L., ssp. *obtusifolium* (Poxb) Maier. Пигментация клеток интегументов сильно выражена и вместе со столбчатым слоем придает семени особую твердость. Семенная кожура наиболее толстая (табл. 1).

G. anomalum Wavra et. Peyer. Темп развития семени одинаков с *G. davidsonii* и *G. trilobum* (табл. 2). В целом семенная кожура немного тоньше, чем у *G. herbaceum* и *G. obtusifolium* (табл. 1). Основное отличие *G. anomalum* от других форм хлопчатника заключается в строении клеток, образующих волокноца. Кроме клеток наружного эпидермиса, образующих волокноца, начинают расти еще некоторые клетки эпидермиса, но рост их идет очень медленно и неравномерно. В результате этого на поверхности семени образуются в виде сосочков выросты (рис. 7, в) различной длины. На халазальном конце они длиннее и мало заметны у микропилярного конца семени. Если посмотреть на поверхность семени *G. anomalum* через лупу, предварительно удалив волокноца, то вся поверхность семени кажется бугристой или шероховатой. Клетки эпидермиса, образующие волокноца, и выросты у основания имеют утолщенные стенки, они равны по диаметру, поэтому на тангентальном срезе (рис. 7, г) их невозможно различить.

G. sturtii F. Müll. Темп развития семени идет очень быстро (табл. 2). По строению наружного эпидермиса *G. sturtii* отличается от других видов хлопчатника. Некоторые клетки наружного эпидермиса образуют волокноца. Клетки эпидермиса, окружающие каждое волокноце, образуют выросты с той стороны клетки, которая непосредственно соприкасается с волокном (рис. 8, а). Образующиеся выросты поддерживают волокноца в вертикальном положении к поверхности семени. Если тангентальный срез проходит через основание волокноца, как показано на

рис. 8, б стрелками, то мы видим поперечный срез основания волоконца с окружающими его выростами (рис. 8, в). Если рассматривать тангентальный срез с внутренней стороны его стенок, расположенных в сторону клеток паренхимы, то видны довольно крупные, извилистые клетки и волоконец в виде круглых отверстий (рис. 8, г), т. е. с этой стороны клетки эпидермиса сходны по строению с эпидермисом многих других форм хлопчатника. Выросты эпидермальных клеток, окружающие волоконец, длиннее у халазального конца и почти незаметны у микропилярного.

Темпы развития семени и семенной кожуры хлопчатника, а также темпы морфологических изменений кожуры семени в про-

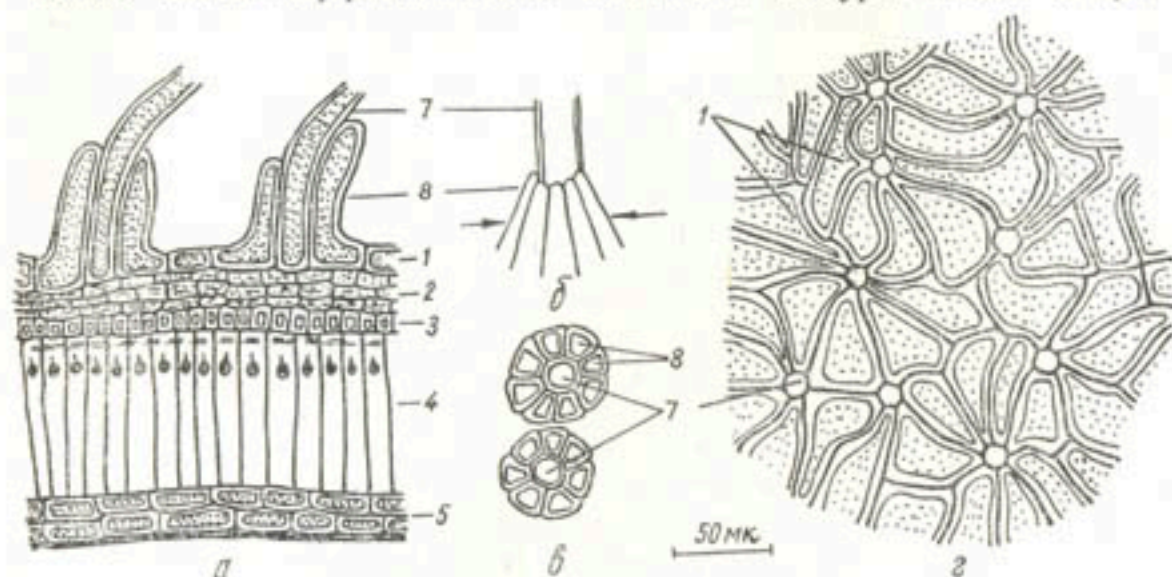


Рис. 8. Строение семенной кожуры и волоконец *G. sturtii*.

а — строение семенной кожуры созревшего семени, б — вид волокнца сверху семени, в — волоконец с окружающими выростами клеток эпидермиса на поперечном срезе (как показано стрелками на рис. б), г — клетки эпидермиса на тангентальном срезе с внутренней их стороны, д — выросты клеток (остальные обозначения те же, что и на рис. 2).

цессе его созревания различаются в меньшей степени у отдельных сортов одного вида и в большей степени у различных видов; наиболее интенсивный темп оказался у скороспелых форм.

Полученные нами данные согласуются с отмеченной З. М. Пашенко (1949, 1954, 1957) зависимостью темпов развития зародыша в связи со скороспелостью сорта. При исследовании роста и дифференциации зародыша З. М. Пашенко установила, что зародыш достигает максимальных размеров раньше всего у *G. herbaceum*, у турфанской гузы — к 22-му дню после опыления; у *G. hirsutum*, сорт 1306-ДВ, — к 24-му, а у позднеспелого сорта 2850 *G. barbadense* — после 30-го.

Величина созревшего семени, имеющего чаще всего яйцевидную форму, расширенную на халазе и суженную у микропиле, а также вес семян различных форм хлопчатника сильно варьируют (табл. 3).

Формы хлопчатника, семена которых не имеют подпушка, принято называть голосемянными, а формы А-719, А-720, семена которых не образуют волоконца волокна и подпушка, называют голосемянными, безволокнистыми. Когда подпушек развивается только на микропилярном конце семени или на обоих концах его, принято называть семена с опушением на микропилярном конце, или с опушением на концах семени.

Длина волоконца и его диаметр у различных форм хлопчатника сильно варьируют. У культурных форм *G. hirsutum*, сорта 108-Ф, длина волоконца до 34 мм, у *G. barbadense*, сорта 2525 — 40 мм, у *G. herbaceum*, гуза формы А-448, — 25 мм. Дикие формы

Таблица 3

Характеристика семян диких видов *Gossypium* (по Константинову, 1967)

Вид	Длина семени, мм	Ширина семени, мм	Вес семени, мг
<i>G. anomalum</i> Wavra et Peyer	10	5	34
<i>G. davidsonii</i> Kellog	6	4	26
<i>G. harknessii</i> Brandg	10	6	82
<i>G. hirsutum</i> L.	13	6	120
<i>G. mexicanum</i> L.	9	5	48
<i>G. peruvianum</i> Cav.	13	7	143
<i>G. purpurascens</i> Poir.	8	5	60
<i>G. stocksii</i> M. 'last.	7	4	10
<i>G. sturtii</i> F. Müll.	4	3	1
<i>G. trilobum</i> Skovsted.	5	4	26

хлопчатника часто имеют очень короткие волокнца: у *G. davidsonii* 4 мм, *G. trilobum* 0,4 мм, *G. anomalum* 10 мм, *G. sturtii* 1 мм.

Диаметр волокнца в средней части его для культурных форм колеблется от 15 до 25 мкм, например, у *G. hirsutum*, сорта 108-Ф — 20,4 мкм; у *G. barbadense*, сорта 2525, — 15,6 мкм; у *G. herbaceum*, формы А-448, — 22,8 мкм. Диаметр волоконца диких форм хлопчатника примерно в два раза меньше: у *G. davidsonii* 8,3 мкм, у *G. trilobum* 5,9 мкм, у *G. anomalum* 9,4 мкм, у *G. sturtii* 10,4 мкм. Ближе к основанию волоконца разница в диаметре их выражена меньше: для *G. hirsutum* 20,8 мкм, *G. barbadense* 16,4 мкм, *G. herbaceum* 23,1 мкм (сорта те же), *G. davidsonii* 15,1 мкм, *G. trilobum* 10,9 мкм; *G. anomalum* 13 мкм; *G. sturtii* 14,4 мкм. По J. H. Moog (1939), диаметр волоконца хлопчатника колеблется от 17 до 23 мкм.

P. Fryxell (1963, 1964), изучая морфологическое строение основания волоконца зрелых семян 33 таксономических единиц рода *Gossypium*, показал большое разнообразие в общей морфологии основания волоконца, которые он систематизирует по генетическим группам рода *Gossypium* и подтверждает установленные таксономические единицы (Beasley, 1942; Hutchinson, 1947; Saunders,

1961). Р. Fryxell предполагает, что возникновение тетраплоидных форм генома А, Д, произошедших посредством амфидиплоидии от представителей генома А и Д (Hutchinson, 1947, 1959), очевидно, связано с увеличением всего волокна, но основание волокна не увеличивалось. По нашему мнению, строение клеток эпидермиса, не образующих волокна, находится в определенной корреляции со структурой основания клеток волокна, поэтому последние в эволюции рода *Gossypium* остаются более стабильным признаком. В связи с этим наблюдаемые различия в размере и морфологии клетки основания волокна, по Fryxell

Таблица 4

Количество оснований волокон на 1 мм ²		
Вид	Сорт	Кол-во оснований на 1 мм ²
<i>G. hirsutum</i>	108-Ф	225
	C-460	212
	Болгарка-1	102
	Барака-1	87
<i>G. barbadense</i>	2525	287
	2-И-3	103
<i>G. davidsonii</i>	—	200
<i>G. trilobum</i>	—	150
<i>G. herbaceum</i>	Гуза хивинская	237
	Форма А-251	137
<i>G. obtusifolium</i>	—	312
<i>G. sturtii</i>	—	375

(1964), определяются в большей степени генотипическими эффектами, чем уровнем плоидности.

На тангентальных срезах эпидермиса, т. е. с поверхности семени, основания клеток, образующих волокна и волокна подпушка, отмечены в виде круглых отверстий (рис. 3, а). Найти отличие оснований волокна и волокна подпушка по этим круглым отверстиям нам не удалось, так как они не различаются по величине. Мы подсчитали количество оснований волокна на 1 мм² различных видов и сортов, семена которых с подпушкой и без подпушки (табл. 4). Дикie виды *G. obtusifolium*, *G. davidsonii*, *G. sturtii*, имеющие короткие и тонкие волокна, образуют большее число их на единицу поверхности.

Густота оснований на 1 мм² у сортов 108-Ф и C-460 *G. hirsutum*, семена которых с подпушкой, в 2—2,5 раза больше, чем у сортов Болгарка-1 и Барака-1 *G. hirsutum*, семена которых не имеют подпушки. Такая же картина наблюдается у сортов 2525 и 2-И-3 *G. barbadense*, у гузы хивинской и гузы формы А-251 *G. herbaceum*. Следовательно, подпушка увеличивает общее число оснований на поверхности семени примерно вдвое.

Таким образом, семенная кожура у хлопчатника развивается из покровов семечки, т. е. наружного и внутреннего интегументов и остатков нуцеллуса и эндосперма. Изученные особенности развития тканей семенной кожуры в халазальном и микропиллярном концах семени отличаются от средней части как по морфологической структуре клеток, так и по выполняемой ими функции.

Питательные вещества из сильно разветвленного пучка на халазе поступают в ткань халазы, а из нее во внутренний интегумент и нуцеллус. Основным источником питания гаметофита является нуцеллус (Яковлев, 1951 а). Взаимодействие между нуцеллусом и зародышевым мешком осуществляется по всей поверхности их соприкосновения. Однако интенсивность обмена между ними в различных зонах соприкосновения неодинакова, у злаков доминирующим в этом процессе является халазальная зона нуцеллуса (Александров, Александрова, 1951), у хлопчатника — микропиллярная. В развивающемся семени функцию нуцеллуса выполняет эндосперм и образующаяся пленочка, покрывающая зародыш.

Семенная кожура различных видов и сортов хлопчатника имеет довольно сходную дифференцировку на поверхности всего семени. Следовательно, структура семенного покрова является типичной для рода *Gossypium* и может быть использована в качестве надежного систематического признака этого рода. В некоторых случаях наблюдаются отличия в форме клеток, в частности, клеток, образующих волокна и волокна подпушки. Этот морфологический показатель может быть использован как систематический признак в системе рода *Gossypium*.

До сих пор нет ясности о поступлении воды внутрь семени при его прорастании. Одни исследователи полагают, что семенная кожура пропускает воду равномерно по всей поверхности семени (Королев, 1953); другие (Simpson a. al, 1940; Константинов, 1967) считают, что вода в семя хлопчатника поступает через халазу и микропиле; третьи (Reeves, 1936; Вердеревский, 1940; Попцов, 1953) пришли к заключению, что проникновение воды внутрь семени возможно только со стороны халазы. Наши наблюдения на примере сорта 108-Ф подтвердили мнение последних авторов.

Вначале нами было прослежено поступление красящих веществ внутрь семени. Для этого семена помещали в толуол, подкрашенный в одном случае основным фуксином, растворенным предварительно в бутиловом спирте, в другом случае — суданом III. Толуол очень поверхностно активен, он не вызывает набухания семени, но очень быстро проникает в него. Через 15 мин. на продольных срезах семени были видны окрашенные края устьиц, через 30 мин. отмечено окрашивание по краям щели семени и под столбчатыми клетками и через 45 мин. наблюдались окрашенные клетки внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента, т. е. верхнего слоя пленочки, причем интенсивность окраски снижалась от халазы к микропиле. Через 2 часа и через сутки окрашивание не изменялось.

При помещении семян в воду, подкрашенную фуксином, мы наблюдали следующую картину. Вода поступает через открытые устья в межклетники астероидных клеток наружного интегумента. Далее вода проходит между столбчатыми клетками и ткань основания наружного интегумента, расположенной в основании столбчатого слоя, заходит под столбчатые клетки и по межклетникам астероидной ткани внутреннего интегумента поступает в верхний слой пленочки. Нижний слой пленочки, т. е. слой клеток, оставшийся от эндосперма, начинает набухать. Набухают также сдавленные клетки нуцеллуса, сохранившиеся в микропилярной части семени, и непигментированные клетки внутреннего интегумента. В силу различного давления клеток происходит разрыв столбчатого слоя в микропилярной части семени, выход для растущего корешка становится свободным, все ткани кожуры становятся мягкими. Таким образом, семенная кожура хлопчатника является водонепроницаемой, за исключением халазальной части семени; непроницаема кожура также для различных красителей и даже для концентрированной серной кислоты.

Основным условием для прорастания семян является наличие влаги и соответствующей температуры. Н. В. Цингер (1958) считает, что ведущим фактором в процессе набухания семени является сосущая сила зародыша. По нашему мнению, сосущая сила зародыша усиливается с момента деления клеток корешка зародыша, т. е. с момента его роста, следовательно, она определяется как вторичный фактор.

Так как вода в семя поступает на халазе через устья, то ввиду необходимости их для семени они сохранились в этой зоне; на остальной поверхности семени произошла их редукция. Учитывая сходство в строении семенной кожуры различных видов хлопчатника, можно полагать, что у этих видов имеется сходство и в поступлении воды в семя. Мы полагаем, что большую роль в прорастании семян имеет пленочка, покрывающая зародыш, точнее физиологическая активность сохранившегося слоя эндосперма, клетки которого при определенных условиях выделяют вещества (ферменты), окисляющие ингибитор и активизирующие рост зародыша. Следовательно, если первым, определяющим фактором для прорастания семян является поступление воды в семя и соответствующая температура, то вторым, не менее важным, — является физиологическая активность пленочки, покрывающей зародыш. Из этого следует, что основным препятствием для прорастания форм, с «каменистыми» семенами, является низкая физиологическая активность пленочки, покрывающей зародыш; клетки эндосперма не способны быстро синтезировать вещества или синтезировать их в достаточном количестве, для подавления ингибирующего действия веществ, содержащихся в пигментных слоях кожуры (поэтому они не размягчаются), для интенсивного прорастания корешка зародыша и повышения его сосущей силы.

Некоторые из фенольных соединений (кумарины, халконы, гидрохалконы, флаваноны, ряд фенолкарбоновых кислот) относят к группе эндогенных ингибиторов роста. Последние могут накапливаться в растительных тканях в период торможения ростовых процессов, подавлять рост растягивающихся клеток и процессы, связанные с распусканием почек или прорастанием семян (Magazanik, 1958; Кефели, Турецкая, 1965, 1967; Кефели, 1970). Можно предположить, что фенольные ингибиторы, в противоположность абсцизину, подавляют ростовые процессы за счет накопления больших количеств их в клетках, в результате чего они ингибируют общий метаболизм клетки, действуя на его отдельные участки — синтез РНК, АТФ (Кефели, 1970). По данным В. И. Кефели и Р. Х. Турецкой (1965), в осенних почках древесных растений накопление ингибитора связано с резким замедлением процессов распада этих ингибиторов. Пигмент в семенах ячменя имеет значение не только в их жизнедеятельности, но, как считают Н. В. Новотельнов и И. С. Ежов (1967), связан и с их прорастанием.

Глава II

РАННЯЯ ФАЗА РАЗВИТИЯ ВОЛОКОНЕЦ И КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СВЯЗЬ ИХ С МИТОТИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ КЛЕТКАМИ ЭПИДЕРМИСА

По литературным данным, в день цветения некоторые клетки эпидермиса начинают усиленно расти и образуют волоконец на поверхности семени (Bowman, 1882; Balls, 1915; Joungman, Pande, 1927, 1929; Barrit, 1929, 1932, 1933; Hawkins, Servis, 1931, Turner, 1929; Joungman, 1930; Farr, 1931—1937; Farr, Klark, 1932; Singh, 1931; Kisser, 1932; Koshal, Nazir 1932; Armstrong, Bennet, 1933; Ayygar, Ayyangar, 1933, Gulati, 1934; Afzal, 1936; Scheffield, 1936; Lang, 1938; Wergin, 1940; Jacob, 1942; Hutchinson a. all, 1945; Flint, 1950; Rocuro, 1951 a, b; Person, 1955; Moris, 1962; Райкова, Канаш, 1936, 1937; Канаш, 1960; Власова, 1959 a, б, 1960, 1966 a, б, 1968 a).

Что же это за «некоторые» клетки? Чем объяснить усиленный рост отдельных клеток эпидермиса и чем они отличаются от других клеток? Изучение природы волоконообразующихся клеток может привести нас к управлению количеством клеток, образующих волоконца, и интенсивностью их роста, т. е. исследователи должны стремиться к тому, чтобы научиться управлять ростом и развитием волоконца. Необходимо изучить природу этих клеток, т. е. установить, какие клетки эпидермиса образуют волоконца, чем они отличаются от остальных клеток эпидермиса и выявить, какие же факторы стимулируют или тормозят развитие и рост волоконца.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА И ВОЛОКОНЕЦ СЕМЯПОЧКИ ХЛОПЧАТНИКА

Каждое волоконец хлопчатника представляет собой сильно разросшуюся клетку эпидермиса. С применением цитохимических методов мы изучали морфологическое различие клеток эпидермиса, образующих волоконца и не образующих их. Семяпочки трех видов хлопчатника (*G. herbaceum*, форма турфанская гуза, *G. hirsutum*, сорт 108-Ф и *G. barbadense*, сорт 5476-И) фиксировали начиная за сутки до цветения и до 10-дневного возраста после цветения ежедневно в 9 час. утра в смеси Карнуа. Постоян-

ные препараты продольных срезов семяпочек окрашивали по Унна и использовали реакцию Фельгена. Результаты исследований показали очень большое сходство в морфологии клеток эпидермиса и образовавшихся волоконца у трех исследованных форм.

За 24 часа до цветения и в день цветения клетки эпидермиса митотически делятся. Ядра большинства клеток, находящихся в интеркинезе, мелкие, уплотненные, с неправильными очертаниями, интенсивно красятся метилгрюном и дают интенсивную реакцию по Фельгену. В этих ядрах с трудом различается ядрышко с мелкими включениями в виде капелек, которые имеют вид вакуолей. Перед началом деления клеток наблюдается уменьшение вакуолизации цитоплазмы, которая становится более зернистой. Ядра этих клеток увеличиваются в объеме, соответственно увеличиваются и их ядрышки (рис. 9, а). Вокруг некоторых ядрышек отчетливо видна светлая зона, или «дворик», однако у некоторых ядер эта зона выражена не отчетливо, а у некоторых ее не видно вообще. Ядрышко со светлой зоной принадлежит обычно растущему ядру, которое должно приступить к митотическому делению. Митоз клеток эпидермиса протекает в нескольких последовательных фазах или стадиях, что характерно для митотических клеток других тканей (Wilson, 1925; Mazia, 1956; Brachet, 1957; и др.).

При делении клеток эпидермиса семяпочки хлопчатника ось веретена ориентируется не по длинной оси клетки, что характерно для большинства растительных клеток, а по короткой (рис. 9, б), что характерно и для эпидермиса других тканей. В анафазе сестринские хромосомы перемещаются к полюсам веретена, движение хромосом происходит синхронно, поэтому они располагаются в одной плоскости, образуя анафазную пластинку. В телофазе происходит восстановление интерфазного ядра. Образуется ядерная оболочка, формируется ядрышко, хромосомы деспирализуются. Вслед за телофазой происходит цитокинез, т. е. деление всей клетки.

За сутки до цветения и в день цветения все ядра сходны по строению и не выявляются никаких признаков, указывающих на образование волоконца. И только через 24 часа после цветения в этом опыте видны растущие волоконца (рис. 9, б). Они сильно увеличены по сравнению с остальными клетками эпидермиса (табл. 5). Ядра клеток волоконца также увеличены по сравнению с ядрами остальных клеток эпидермиса и имеют большое ядрышко, в котором содержится по несколько крупных «вакуолек» (2—5) или включений. Вокруг ядрышек хорошо видна светлая зона. Нами впервые отмечено, что волоконца появляются на халазальной части, но не в центре халазы. Центр халазы — место, где разветвляется центральный проводящий пучок семяножки, под которым расположена ткань основания наружного интегумента. Волоконца начинают расти на халазе, но отступая от ее центра.

Митотическая активность клеток эпидермиса продолжается до 10-дневного возраста, хотя в 8—10-дневном возрасте клетки, на-

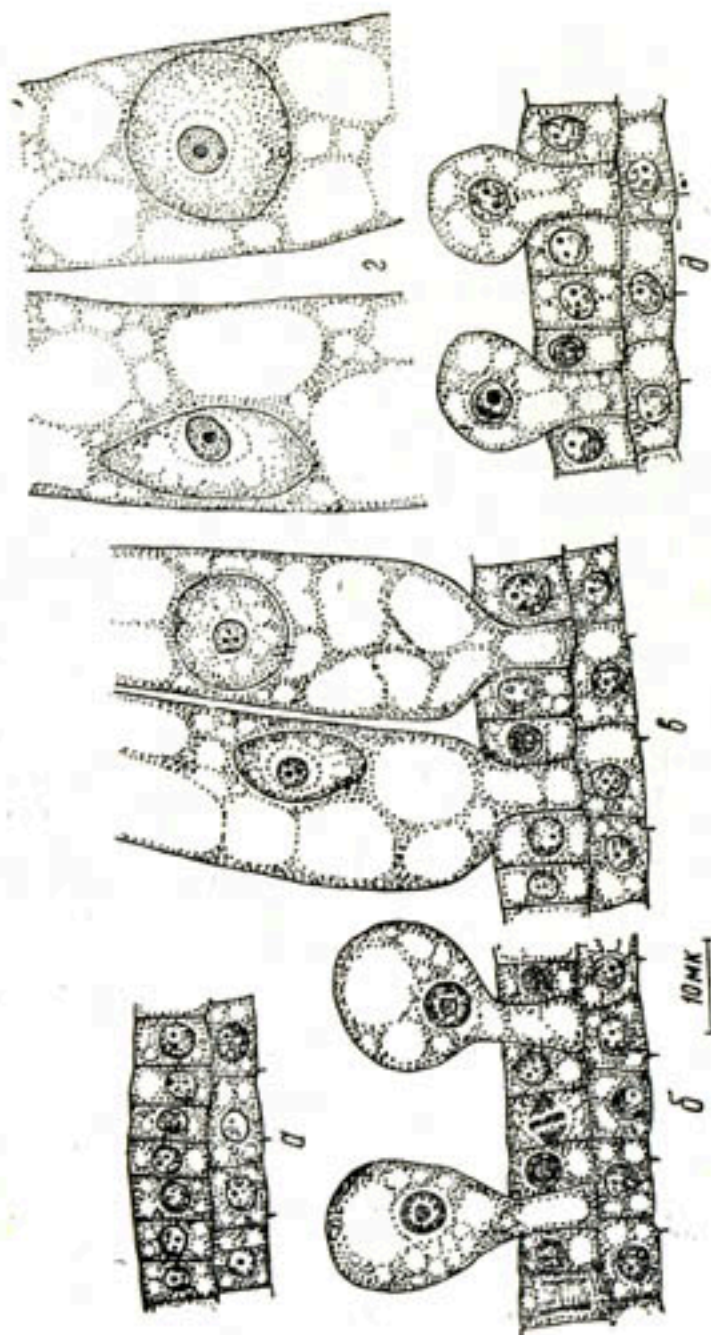


Рис. 9. Строение клеток эпидермиса и образовавшихся волоконцев сорта 108-Ф, 7×90.
а — клетки эпидермиса семечки за сутки до цветения, б — эпидермис семечки и образовавшиеся волоконец через 24 часа после цветения, в — то же, через двое суток после цветения, г — строение ядер волоконцев через 7 дней после цветения, д — клетки эпидермиса и подпушка через 7 дней после цветения.

ходящиеся в одной из фаз митотического цикла, встречаются очень редко. Величина клеток эпидермиса к 10-дневному возрасту возрастает (табл. 5), а величина ядер за весь период исследования колеблется от 3,12 до 6,25 мкм. Они представляют собой крайние величины интерфазных ядер. Волна митотического деления клеток начинается на халазе, распространяется на среднюю часть и постепенно затухает к микропиларной части семечки.

Образовавшиеся клетки волоконца в день цветения продолжают интенсивно увеличиваться, увеличиваются и их ядра (рис. 9, в). Клетки волоконца сильно вакуолизируются, а ядро оттесняется

Таблица 5

Размеры клеток эпидермиса, волоконца волокна, подпушка и их ядер на ранних фазах развития, мкм. Сорт 108-Ф*

Время фиксации семечек	Эпидермис			Волокно			Подпушка		
	клетка	ядро	ядрышко	клетка	ядро	ядрышко	клетка	ядро	ядрышко
Один день до цветения	10,05	3,12	1,00	—	—	—	—	—	—
В день цветения	12,75	5,67	1,25	—	—	—	—	—	—
Один день после цветения	13,67	5,45	1,25	32,50	6,35	3,25	—	—	—
Три дня после цветения	14,85	4,37	1,00	118,75	8,75	3,75	—	—	—
Пять дней после цветения	16,05	5,33	1,25	389,4	16,05	5,05	—	—	—
Семь дней после цветения	19,75	6,25	1,37	486,25	22,00	7,00	42,65	7,70	3,25
Десять дней после цветения	22,25	5,87	1,25	787,5	20,75	7,50	86,25	12,0	5,05

* Измерения сделаны по длине клеток и наибольшему диаметру ядра в средней части семечки.

огромной центральной вакуолью к стенке клетки. По литературным данным (Райкова, Канаш, 1936, 1937), а также по нашим исследованиям (Власова, 1966, 1969), ядро располагается в средней части волоконца. Как показали более поздние исследования, ядро не имеет постоянного места в клетке, оно постоянно движется, причем в волокнах, взятых с определенного места одного семени, ядра находятся ближе к апикальной части волоконца или базальной, но не на одном уровне.

На 7-й день начали расти еще некоторые клетки эпидермиса, образующие волоконца подпушка. Первые волокна подпушка появились также сбоку халазы и превышали примерно в 2—2,5 раза длину клеток эпидермиса (табл. 5). Ядра вновь образовавшихся волоконца подпушка сходны по строению с ядрами образовавшихся волоконца, отличаются они по величине и имеют положительную реакцию на ДНК по Фельгену (рис. 9, д).

рует те гены, которые до этого функционировали, т. е. цитоплазма, получившая определенную информацию, репрессирует весь остальной геном или же действует как индуктор, вызывая функцию определенных генов, которые дальше уже выступают как их репрессоры (Жинкин, 1966). Изменение внешних условий в первую очередь действует на цитоплазму, которая, реагируя на них, может изменять свое действие на ядро в пределах генетической возможности.

Таким образом, волокна представляют собой клетки эпидермиса, утратившие митотическую активность и приступившие к интенсивному росту. Они начинают дифференцироваться из клеток эпидермиса, находящихся в премитотическом периоде интерфазы.

СУТОЧНАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ МИТОТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЭПИДЕРМИСА СЕМЯПОЧКИ

Суточная периодичность митотической активности, как и других физиологических процессов, представляет собой одно из проявлений многочисленных приспособительных функций организма, направленных на поддержание его устойчивости (Епифанова, 1965). В литературе имеются сведения о периодичности клеточного деления у растений в меристеме кончиков корней и конусов нарастания стеблей (Мовсесян, 1951; Lance, 1952; Rotta, 1949; Hageman, 1956; Jensen, Kavaljani, 1958; Гриф, 1959; Бюннинг, 1961; и др.). Большинство исследователей считают, что для различных растений имеется свой ритм деления клеток, и указывают на прямую зависимость периодичности митотической деятельности от изменения внешних условий. Другие пытаются, кроме того, найти объяснение этим закономерностям в регуляторных возможностях самого организма.

Митотическую активность устанавливают по количеству клеток, делящихся в данный момент. Митотическая активность при этом выражается отношением клеток, находящихся в митозе, к общему количеству клеток данной ткани или органа, выраженным в процентах. У различных форм растений суточные ритмы могут не совпадать, кроме того, они не имеют строгого повторения в одни и те же часы суток и в следующие сутки смещаются во времени. Это явление было отмечено при изучении суточных ритмов деления клеток эпидермиса семечки хлопчатника (Власова, 1969а), а также в меристеме корневых окончаний лука (Jensen, Kavaljani, 1958), корневой меристеме пшеницы (Мовсесян, 1951) и в меристеме побега бобов (Lance, 1952) и других растений. Д. Мэзия (1964) отмечал, что периодичность частоты митозов в растительных и животных тканях не является редким явлением; ритмы обычно бывают суточными и на них оказывают влияние свет и температура. В литературе данные по митотической активности ткани семечки и ее эпидермиса отсутствуют.

Мы попытались выяснить, существует ли суточная периодичность митотического деления клеток эпидермиса семечки и как это связано с образованием клеток волоконца. В 1963 г. на поле у хлопчатника сорта 108-Ф G. hirsutum на первых и вторых местах 2—3-го симподиев отметили 300 бутонов, которые должны были раскрыться через 24 часа. Семечки фиксировали в жидкости Карнуа, через каждые 3 часа в течение трех суток. Таким образом, были зафиксированы семечки начиная за 24 часа до цветения и 48 час. после раскрытия цветка. Затем были заэтикетированы цветки на этом же участке и зафиксированы семечки из завязей на 5, 6, 7 и 8-е сутки после раскрытия цветков, с интервалом 3 часа. Материал обрабатывали по общепринятой эмбриологической методике. Постоянные препараты продольных срезов семечек окрашивали по Унна и использовали реакцию Фельгена. На препаратах проводили подсчет общего количества клеток эпидермиса и количества делящихся клеток. Учитывали клетки в поздней профазе, метафазе, анафазе и дочерние клетки с только что образовавшимся фрагмопластом. Подсчет клеток проводили в центре халазы, сбоку халазы, в средней и микропиллярной частях семечки. Для каждой пробы подсчитывалось по 10 полей зрения для каждой части семечки. Результаты суммировали.

Результаты исследования суточной митотической периодичности эпидермиса семечки за первые трое суток приведены на рис. 10, где по оси ординат приводится процент делящихся клеток от общего числа подсчитанных клеток, а по оси абсцисс — часы фиксации проб. Кривая *a* изображает интенсивность деления клеток. Можно отметить максимумы и минимумы деления, однако строго определенной повторяемости их не наблюдается. За сутки до цветения с 9 час. утра (с 18 на 19. VII) отмечено три максимума и три минимума. Максимумы наблюдались в 12 час. дня, в 18 час. вечера и в 3 часа ночи. На следующие сутки (с 19 на 20. VII) отмечено четыре максимума (один из них, в 24 часа, небольшой) и три минимума. За эти сутки первые два максимума, как и в первые сутки, отмечены в 12 час. дня и 18 час. вечера, затем слабо выраженный максимум в 12 час. ночи и в 6 час. утра. Первые два минимума наблюдались в 15 час. дня и 9 час. вечера. Однако на вторые сутки митотическая активность клеток настолько поднимается, что первый минимум в 15 час. превышает самый большой максимум первых суток. На третьи сутки (с 20 на 21. VII) отмечено всего два максимума и два минимума, причем первый максимум не в 12, а в 3 часа дня, второй, менее высокий, — в 6 час. утра, а минимумы — в 9 час. утра и в 24 часа ночи.

Таким образом, строго определенной суточной периодичности митотической активности эпидермиса не наблюдается. В среднем она выражается двумя-тремя максимумами и двумя-тремя минимумами за сутки. Клетки волоконца образовались за 8—10 час. до раскрытия цветков. В пробе, зафиксированной в 12 час. ночи (с 18

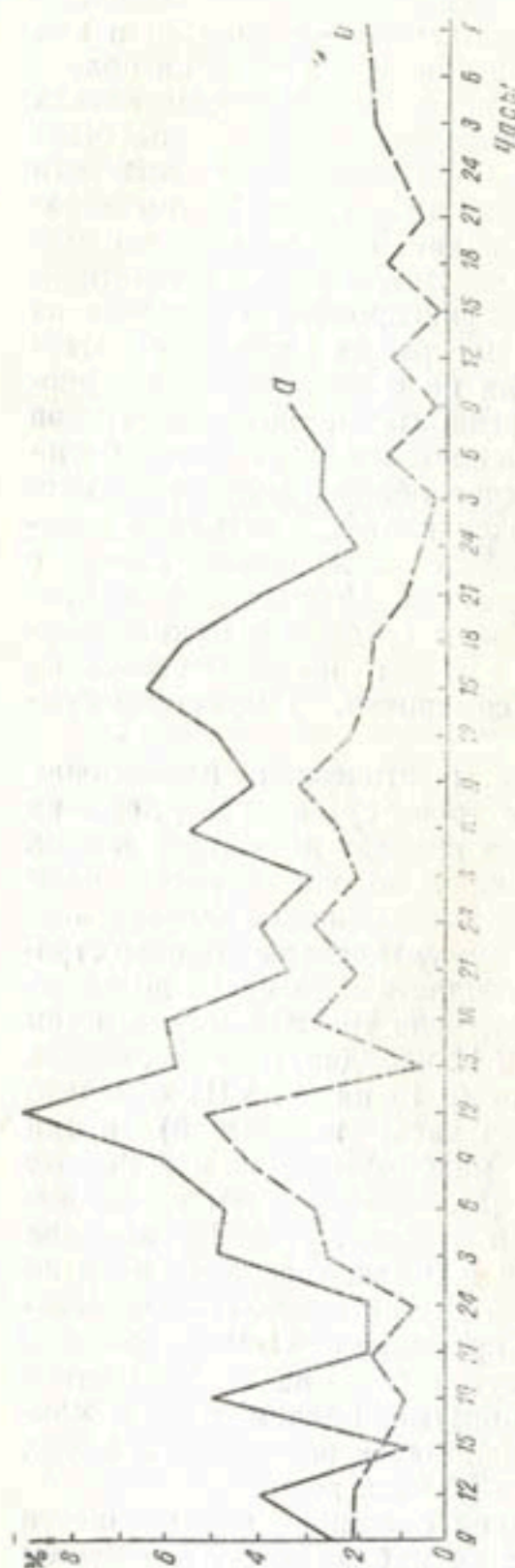


Рис. 10. Митотическая активность клеток эпидермиса семязачатка. Здесь и на рис. 12, 14, 19 по оси абсцисс — часы фиксации семязачатка, по оси ординат — процент делящихся клеток.

а — за сутки до цветения и двое суток после цветения, б — на 5–8-е сут. п.

на 19. VII), клетки волоконца становятся заметными, в этот период отмечена как бы задержка минимума или подъема максимума деления клеток (на графике это выглядит в виде прямой с 21 до 24 час.). Вероятно, в это время некоторые интерфазные клетки, которые должны поделиться, теряют свою митотическую активность и приступают к усиленному росту. Поэтому и происходит «задержка» подъема максимума.

Наибольший процент делящихся клеток отмечен в 12 час. дня (с 19 на 20. VII), т. е. в день цветения. Графически это выражено как наиболее высокая точка. Такой высокий подъем объясняется тем, что в эти часы начинают прорастать пыльцевые трубки в ткани столбика, а в завязи и семязачатках усиливаются процессы метаболизма. Все это является подготовкой к одному из сложнейших видов развития живого организма — процессу оплодотворения. Многочисленные данные указывают, что опыление и рост пыльцевых трубок являются стимулом к повышению физиологической активности всей женской генеративной сферы (Арутюнова, Губанов, 1950; Александров, 1951; Герасимова-Навашина, 1952; Кяхидзе, 1954; Устинова, 1954; Цингер, 1958; Беляева, 1963; Поддубная-Арнольди, 1964).

В период опыления и роста пыльцевых трубок происходит усиленное деление клеток эпидермиса, следовательно, активность де-

ления клеток эпидермиса зависит в данном случае от состояния семязачатка, т. е. метаболической активности ее тканей. Д. Мэзза (1963) отмечает, что размножение клеток подчиняется и организму как целому. И. А. Алов (1964) в связи с этим подчеркивает, что одним из узловых факторов суточной периодичности является ритм функциональной активности клеток. В качестве стимуляторов клеточного деления рассматривают различные ростовые вещества: ауксины, гибберелины, кинины (Went, 1928; Чайлахян, 1937, 1973). Направленность событий на протяжении митотического цикла определяется последовательной активацией одних генов и репрессией других. По данным О. И. Епифановой (1965 б), активаторами генов (индукторами) могут служить различные факторы, в том числе гормоны, которые влияют на интенсивность деления клеток и на периодичность их деления.

Кривая суточной периодичности митотической активности клеток эпидермиса на 5, 6, 7 и 8-е сутки представлена на рис. 10, б. Суточный ритм митозов на 5–8-е сутки характеризуется двумя, реже тремя максимумами и двумя-тремя минимумами. Появлению волоконца подпушка предшествует повышение митотической активности клеток эпидермиса. На рис. 10, б отражен высокий пик митотической активности в утренние часы 5-х суток. Это явление можно объяснить подъемом физиологического состояния тканей семязачатка, связанного с периодом интенсивного развития эндосперма, началом деления зиготы и образованием проэмбрио.

Следовательно, строгой суточной митотической периодичности деления клеток эпидермиса на 5–8-е сутки после цветения не отмечено, однако она не превышает в течение суток двух-трех минимумов и двух-трех максимумов. В целом же митотическая активность клеток эпидермиса на 6, 7, и 8-е сутки постепенно снижается. Снижение митотической активности клеток эпидермиса к 8-м суткам связано с возрастным изменением тканей семязачатка. Подъем и спад митотической активности деления клеток эпидермиса зависит от функционально-физиологического состояния семязачатка в целом.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МИТОТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА С ЧИСЛОМ КЛЕТОК, ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИХСЯ В ВОЛОКОНЦА

Чтобы выяснить взаимосвязь между митотической активностью клеток эпидермиса и числом клеток, дифференцирующихся в волоконца, мы провели исследования по определению митотической активности, с появлением клеток волоконца проводили их подсчет на тех же препаратах и вычисляли процент их к общему числу подсчитанных клеток. Семязачатки фиксировали за сутки до цветения, двое суток после цветения, затем на 5, 6, 7, 8-е сутки после цветения. С появлением клеток волоконца подсчет их проводился в центре и сбоку халазы, в средней и микропилярной частях семязачатка.

почки, в каждой пробе для каждой части семяпочки подсчитывали по десять полей зрения. Затем в одном случае суммировали общее количество подсчитанных клеток, число делящихся клеток и число волоконца на семяпочке в целом по часам фиксации, в другом — эти же показатели по отдельным частям семяпочки.

Деление клеток эпидермиса семяпочки хлопчатника отмечалось ранее другими исследователями. А. N. Gulati (1930) наблюдал деление клеток на 1, 4, 7 и 10-й день после опыления, W. Farr (1933) — до 12-го дня, А. Long (1938) — до 3—4-го дня, а появление подпушка наблюдалось с 4 до 11-го дня. G. Armstrong, C. Bennet (1933) наблюдали делящиеся клетки в течение 25 дней после цветения. F. Scheffield (1936) отмечал, что количество эпидермальных клеток, находящихся в активном делении, достигает максимума на 2-й день, но митоз в ослабленной степени в эпидермальных клетках продолжается до 10-го дня после цветения.

Результаты наших исследований показали, что наименьшая митотическая активность клеток эпидермиса отмечена за сутки до цветения (табл. 8): она составляет 2,59%. В следующие сутки, считая от момента раскрытия цветка, т. е. в 9 час. утра, митотическая активность клеток возрастает более чем в 2 раза и составляет за эти сутки 5,44%. На 2-е сутки, считая от момента раскрытия цветка, процент суммы митотически активных клеток падает до 4,20. Клетки волоконца становились видимыми для подсчета за 9 час. до открытия цветков. Они наблюдались 18. VII в собранной в 24 часа пробе, где на 565 клеток эпидермиса приходилось 41 волоконце, что составляло 7,29%. В последующие часы фиксации, т. е. в 3 часа ночи, 6 час. утра и 9 час. следующих суток (табл. 8) количество образовавшихся волоконца увеличивается соответственно до 8,10; 10,32 и 12,59%. В последующие часы фиксации 19 и 20. VII уже не наблюдалось увеличения количества образовавшихся волоконца.

Анализируя количество образовавшихся клеток волоконца от суммы подсчитанных клеток эпидермиса по суткам, видим, что за сутки до цветения оно равно 8,4%, на следующие сутки (19. VII) — 11,74%, т. е. возрастает в основном за счет увеличения числа волоконца в период с 6 час. утра первых суток до момента раскрытия цветка, до 9 час. утра. На 2-е сутки после раскрытия цветка (20. VII) количество образовавшихся волоконца не превышает количества образовавшихся волоконца в день цветения (19. VII). Это свидетельствует о том, что образования новых волоконца не происходит. Однако, если деление митотически активных клеток продолжается и число их увеличивается, а процентное отношение волоконца сохраняется, то в этот период появляются новые волоконца. Так как на 2-е сутки после цветения средний процент образовавшихся волоконца незначительно падает, то можно предполагать о прекращении образования новых волоконца. В день цветения (19. VII) митотическая активность клеток эпидермиса в средней части семяпочки и сбоку халазы равна 6,38 и 8,89% и в 2—

4 раза превышает митотическую активность клеток в центре халазы, равную 2,29%. Образовавшихся волоконца за эти сутки больше в средней части и на халазе сбоку (18,77 и 18,69%), а в

Таблица 8

Митотическая активность клеток эпидермиса, образование волоконца и коэффициент их корреляций в зависимости от времени фиксации

Дни фиксации	Часы фиксации	Общее число подсчитанных клеток	Число делящихся клеток	% делящихся клеток от общего числа	Число волоконца	% волоконца от общего числа клеток	r
18. VII—в течение суток до цветения	9	607	14	2,30			1
	12	643	25	3,88			
	15	779	6	0,77			
	18	466	23	4,93			
	21	750	12	1,60			
	24	565	9	1,59	41	7,29	
	3	580	28	4,82	47	8,10	
	6	427	29	4,68	44	10,32	
Σ		4807	125	2,59	132	8,40	
19. VII—в течение суток от раскрытия цветка	9	675	40	5,92	85	12,59	0,6
	12	831	75	9,02	93	11,19	
	15	759	43	5,66	90	11,85	
	18	739	44	5,95	91	12,30	
	21	511	17	3,32	59	11,54	
	24	596	23	3,86	68	11,41	
	3	586	20	2,92	86	12,53	
	6	727	39	5,36	77	10,60	
Σ		5524	301	5,44	649	11,74	
20. VII—вторые сутки после раскрытия цветка	9	821	33	4,06	103	12,68	0,14
	12	704	34	4,82	89	12,64	
	15	729	47	6,44	72	9,87	
	18	708	40	5,65	69	9,74	
	21	388	15	3,86	40	10,30	
	24	723	14	1,93	103	14,24	
	3	546	14	2,56	65	11,90	
	6	580	21	3,44	84	9,31	
Σ		5190	218	4,20	635	11,71	

Примечание.
$$r = \frac{\sum (x_1^2 \times x_2^2)}{\sqrt{\sum x_1^2 \times \sum x_2^2}}$$

центре халазы и на микропиллярной части волоконца меньше (3,48 и 0,87%).

Такая же закономерность митотической активности клеток эпидермиса наблюдается на 2-е сутки после цветения (20. VII), хотя она незначительно снижается в средней части и сбоку халазы, но остается в 2 раза выше, чем в центре халазы и микропилярной части семяпочки. Количество волоконцев увеличивается в центре халазы и микропилярной части семяпочки. В средней части и сбоку халазы новые волокна в эти сутки не дифференцируют-

Таблица 9

Митотическая активность клеток эпидермиса, образование волоконцев, и коэффициент их корреляции по частям семяпочки

Дни фиксации	Часть семяпочки	Общее число подсчитанных клеток	Число делившихся клеток	% делившихся клеток от общего числа	Число волоконцев	% волоконцев от общего числа клеток	r**	m_r***
18. VII—в течение суток до цветения	Центр халазы	1248	11	0,88	4	0,88*	0,67	0,28
	Халаза сбоку	1254	17	1,35	55	12,41*		
	Средняя часть	1363	68	4,91	67	14,85*		
	Микроп. часть	952	32	3,37	Не появились	—		
19. VII—в течение суток после раскрытия цветка	Центр халазы	1091	25	2,29	38	3,48	0,99	0,01
	Халаза сбоку	1583	101	6,38	269	18,69		
	Средняя часть	1691	144	8,89	304	18,77		
	Микроп. часть	1234	30	2,51	12	0,87		
20. VII—вторые сутки после раскрытия цветка	Центр халазы	1045	22	2,10	85	8,14	0,91	0,08
	Халаза сбоку	1374	73	5,32	230	16,73		
	Средняя часть	1570	88	5,60	249	15,85		
	Микроп. часть	1210	35	2,89	31	2,56		

* Процент волоконцев за 18. VII из числа последних трех проб.

$$** r = \frac{\sum (\sigma_1^2 \times \sigma_2^2)}{\sqrt{\sum \sigma_1^2 \times \sigma_2^2}}$$

$$*** m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$$

ся, процент их снижается. Это объясняется тем, что деление клеток эпидермиса продолжается, а новые волокна не образовались, поэтому процент их снизился. В микропилярной и халазальной частях семяпочки митотическая активность почти не изменилась, а процент образовавшихся волоконцев увеличился более чем в 2 раза (табл. 9), что свидетельствует о более позднем появлении волоконцев на микропилярной части и центре халазы, кроме того, период появления их более растянут, чем в средней части и сбоку халазы. В данном опыте образование волоконцев на

халазе сбоку и в средней части семяпочки происходило за 9 час. до цветения и в течение суток после цветения.

В микропилярной части волоконца появились в день цветения, образование новых волоконцев происходило и на 2-е сутки после цветения. В общей сложности количество волоконцев в средней части и сбоку халазы остается большим, чем в центре халазы и микропилярной части семяпочки. Меньшее количество клеток эпидермиса дифференцируется в волокна в центре халазы и микропилярной части, где ниже выражена их митотическая активность. В первые сутки (18. VII) наблюдается такая же закономерность для дифференцирующихся клеток волоконцев: количество их больше в средней части семяпочки и сбоку халазы, а на микропиле они еще не появились. Такой закономерности не наблюдается для митотической активности, это объясняется тем, что процент волоконцев подсчитан из числа суммы последних трех проб, а процент митотической активности из числа суммы восьми проб, т. е. за сутки, хотя митотическая активность выше в средней части семяпочки, чем в остальных ее частях.

Дальнейшие исследования показали, что у сорта 108-Ф в данном опыте на 3-и и 4-е сутки после цветения новые клетки эпидермиса не дифференцируются в волокна, они продолжают интенсивно делиться. Поэтому клетки волоконца на продольном срезе семяпочки в каждой ее части имеют почти одинаковую длину (рис. 11). Для установления коррелятивной связи между митотической активностью и процентом образовавшихся волоконцев по часам фиксации (табл. 8) получен коэффициент их прямой полной корреляции за сутки до цветения (18. VII). Мы полагали, что здесь, по-видимому, должен иметь место коэффициент обратной полной или частичной корреляции, ибо в часы, когда большая доля клеток дифференцируется в волокна, меньшая доля их делится.

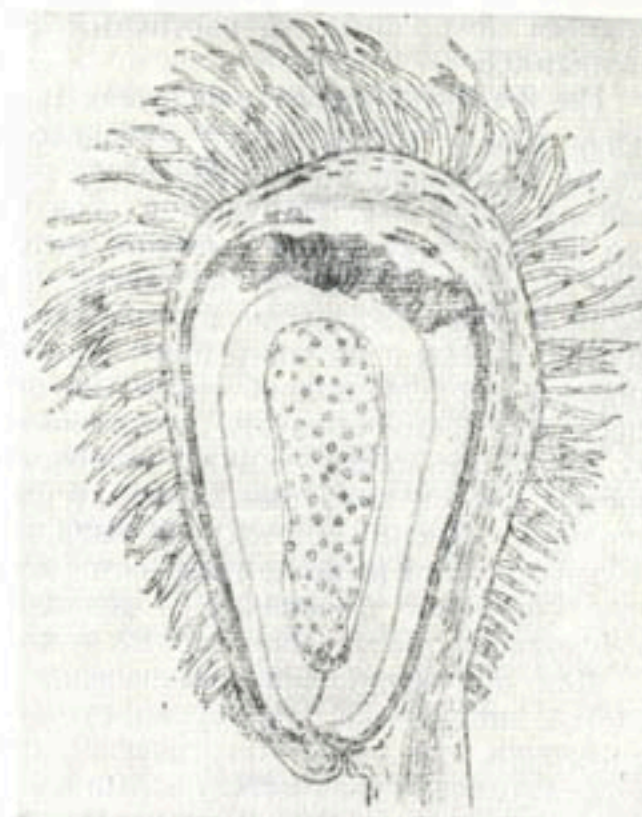


Рис. 11. Продольный разрез семяпочки через 3 суток после цветения. Волоконца каждой части семяпочки имеют относительно одинаковую длину (по Райковой, Канаш, 1937).

Очевидно, дифференцирующиеся клетки волоконца становятся видимыми для подсчета в часы подъема митотической активности клеток эпидермиса.

В течение суток после раскрытия цветка митотическая активность клеток повышается, средний процент делящихся клеток по часам за сутки вдвое больше, чем за сутки до цветения, а образование новых волоконца идет медленнее (табл. 8), волоконца увеличиваются в 1,35 раза. Поэтому их взаимосвязь выражается прямым не полным, а частичным коэффициентом корреляции, равным 0,6.

На 2-е сутки после раскрытия цветка (20. VII) определенной связи между митотической активностью и процентом образовавшихся волоконца не наблюдается, так как коэффициент корреляции их равен 0,1. Нарушение этой связи можно объяснить тем, что на 2-е сутки после цветения митотическая активность в среднем по всей семяпочке снижается, а новые волокна в средней части и сбоку халазы не появляются, но они образуются еще в центре халазы и на микропиле. На 3-и и 4-е сутки после цветения никакой корреляционной связи между этими показателями не существует. Таким образом, выявленная корреляционная связь между процентом образующихся волоконца и митотической активностью клеток эпидермиса характерна только для определенного периода — максимального появления клеток волоконца. Продолжительность этого периода колеблется в зависимости от функционального состояния семяпочки у различных форм хлопчатника, она обусловлена генетически и зависит от факторов внешней среды.

Для подтверждения заключения о том, что большее число клеток эпидермиса дифференцируется в волокна в тех частях семяпочки, где выше митотическая активность, была установлена коррелятивная связь между этими показателями по отдельным частям семяпочки. За сутки до цветения (табл. 9) полученный коэффициент выражался прямой частичной корреляцией. В последующие двое суток этот коэффициент равен почти 1. Высокий коэффициент свидетельствует о прямой полной взаимосвязи указанных показателей и о том, что клетки эпидермиса в данный период все митотически активны или дифференцируются в волокна, т. е. они не имеют нигде не участвующего третьего класса клеток. Коэффициент частичной прямой корреляции за сутки до цветения ($r=0,07$) объясняется тем, что волокна появились и, следовательно, были учтены только в последних трех пробах, а митотическая активность учитывалась за сутки — в восьми пробах, поэтому здесь и больше ошибка коэффициента корреляции ($m_r=0,28$). Таким образом, установленная корреляционная взаимосвязь между митотической активностью и процентом клеток, дифференцирующихся в волокна, подтверждает наш вывод о том, что в той части семяпочки, где выше пролиферация клеток, большее число клеток эпидермиса дифференцируется в волокна.

На 5-е сутки после раскрытия цветка у сорта 108-Ф некоторые клетки эпидермиса теряют митотическую активность и дифференцируются в волокна подпушка. В табл. 10 приведены результаты исследований митотической активности клеток эпидермиса и дифференциации клеток волоконца подпушка на 5, 6, 7 и 8-е сутки после цветения по часам фиксации. Митотическая активность от суммы делящихся клеток за 5-е сутки равна 4,5%, на 6, 7 и 8-е — соответственно 3,7—3,1—2,0%. Таким образом, средняя суточная митотическая активность клеток эпидермиса в течение четырех суток снижается более чем в 2 раза. Подсчет образовавшихся клеток волоконца подпушка показал, что дифференциация их начинается на 5-е сутки и увеличивается в последующие трое суток. Средний процент волоконца по часам фиксации за 5-е сутки (табл. 10) равен 0,3%, а на 6, 7, 8-е — соответственно 1,4—2,7—3,8%. Количество волоконца подпушка ежедневно возрастает, о чем свидетельствует и различная длина этих волоконца в средней части семяпочки. Следовательно, по мере снижения митотической активности клеток эпидермиса, начиная с 5 по 8-е сутки, количество образующихся волоконца подпушка постепенно увеличивается. При установлении взаимосвязи между митотической активностью и процентом клеток, дифференцирующихся в волокна подпушка по часам фиксации, в течение 4 суток получен коэффициент частичной обратной корреляции, равный —0,49. Такой коэффициент мы ожидали получить при образовании волоконца волокна. Но так как процесс оплодотворения повышает митотическую активность клеток эпидермиса и способствует росту клеток волоконца, вышедших из митотического цикла еще до оплодотворения, то период появления этих волоконца в основной массе оказался очень кратковременным.

Определение периода появления волоконца на семени очень важно, так как в литературе нет единого мнения исследователей по этому вопросу. W. Balls (1919) считал, что число волоконца должно оставаться на семени постоянным, поэтому при увеличении объема семени, число волоконца должно уменьшаться на единицу площади поверхности. На наш взгляд, мнение автора было справедливым, учитывая продолжительное деление клеток эпидермиса, а затем сильное их увеличение в тангентальном направлении. A. Turner (1929) опроверг, однако, это мнение, он предположил, что наибольшее число волоконца на семени появляется к 3-4-й неделе после открытия цветка. Его мнение поддерживали другие исследователи (Singh, 1931; Barrit, 1932; Armstrong, Bennet, 1933; Gulati, 1931; Канаш, 1960).

Разногласия литературных данных относительно периода появления волоконца на семени объясняются тем, что подсчет волоконца исследователи проводили на семенах разных форм хлопчатника, имеющих подпушек и не имеющих его. Одни подсчитывали только волокна волокна (Balls, 1919), другие — волокна волокна и подпушка (Канаш, 1960). Поэтому, по данным М. С. Ка-

Таблица 10

Митотическая активность клеток эпидермиса, образование волоконца подпушка и их коэффициент корреляции в зависимости от времени фиксации

Дни фиксации	Часы фиксации	Общее число подсчитанных клеток	Число делавшихся клеток	% делавшихся клеток от общего числа	Число волоконца подпушка	% волоконца от общего числа клеток	r*
На 5-е сутки после цветения	9	1192	63	5,2	—	—	
	12	915	78	8,5	—	—	
	15	892	37	4,1	2	0,2	
	18	1208	53	4,3	2	0,1	
	21	1397	48	3,4	6	0,4	
	24	1263	26	2,0	5	0,3	
	3	1284	67	5,2	4	0,3	
	6	999	44	4,4	7	0,7	
	Σ	9150	415	4,5	26	0,3	
На 6-е сутки после цветения	9	1350	59	4,3	12	0,8	-0,49
	12	1335	75	5,6	11	0,8	
	15	1453	40	2,7	15	1,03	
	18	1377	29	2,1	27	1,9	
	21	1359	45	3,3	33	2,4	
	24	1457	58	4,0	25	1,7	
	3	1399	50	3,5	22	1,6	
	6	1359	57	4,1	21	1,5	
	Σ	11083	413	3,7	166	1,4	
На 7-е сутки после цветения	9	1282	85	6,8	37	2,8	
	12	1004	20	2,0	22	2,2	
	15	1397	48	3,4	37	2,6	
	18	1145	74	6,4	43	3,7	
	21	1616	29	1,7	41	2,5	
	24	1148	35	3,0	28	2,4	
	3	1037	15	1,4	32	3,1	
	6	1253	7	0,5	34	2,7	
	Σ	9882	313	3,1	274	2,7	
На 8-е сутки после цветения	9	1228	24	1,9	53	4,4	
	12	1135	30	2,6	43	3,7	
	15	1375	43	3,1	51	3,7	
	18	1279	30	2,3	40	3,1	
	21	1440	17	1,2	50	3,5	
	24	1422	13	0,9	48	3,4	
	3	1302	10	0,7	50	3,8	
	6	683	21	3,1	44	6,4	
	9	1499	35	2,0	51	3,4	
	Σ	13333	223	2,05	432	3,81	

* r-величина—0,49 для четырех суток.

наш, для сорта Навроцкий в день открытия цветка процент волоконца составлял 9,5%, на 3-й день — 13,6, а на 20-й день — 23,5%. Процент образовавшихся волоконца в день цветения и на 3-и сутки после цветения, полученный нами для сорта 108-Ф, почти полностью совпадает с данными М. С. Канаши (1960), указанными для сорта Навроцкий. На 20-й день процент волоконца для сорта Навроцкий увеличился почти вдвое за счет образовавшихся волоконца подпушка. По нашим данным, опушенные формы *G. hirsutum* имели в два раза больше волоконца на единицу поверхности семени (табл. 4), чем неопушенные. Результаты исследования по подсчету числа образовавшихся волоконца к общему числу клеток эпидермиса показали, что период появления новых волоконца волоконца оказался очень кратковременным, и по мере роста семени число их снижается по отношению к общему числу клеток эпидермиса, следовательно, на единицу поверхности.

Взаимосвязь между процентом образовавшихся волоконца волоконца и митотической активностью по часам фиксации выразилась за сутки до цветения полной прямой корреляцией (табл. 9), а на 2-е сутки после цветения коэффициент корреляции был в пределах ошибки. Период образования волоконца подпушка растянут, они постепенно появляются в течение 5—8 суток, процент их постепенно возрастает, а митотическая активность падает, поэтому коэффициент их корреляции и выразился частичной обратной величиной (табл. 10). Частичный обратный коэффициент корреляции в данном случае свидетельствует о том, что не все клетки эпидермиса либо митотически активны, либо дифференцируются в волоконца подпушка, имеется еще класс ядер, вышедших из митотического цикла. Клетки, содержащие ядра этого класса, дифференцируются в клетки, не образующие волоконца.

Анализ образования волоконца подпушка по частям семяпочки показал ту же закономерность, что и для волоконца волоконца, бо́льший процент их дифференцируется в средней части и сбоку халазы; более высокая митотическая активность наблюдалась также в этих частях семяпочки (табл. 11). Данные подтверждаются полученным коэффициентом прямой корреляции между количеством образовавшихся волоконца подпушка и митотической активностью клеток эпидермиса на 6, 7 и 8-е сутки по различным частям семяпочки, равному 1. Небольшая величина коэффициента корреляции на 5-е сутки объясняется тем, что за эти сутки дифференцируется небольшое количество волоконца подпушка и не во всех пробах, а общее число клеток суммировано за все пробы в течение суток.

Таким образом, наибольшая митотическая активность клеток отмечена сбоку халазы и в средней части, которая постепенно снижается к микропиллярной части семяпочки. Клетки волоконца начинают расти сбоку халазы, в этой части семяпочки они первыми становятся заметными для подсчета и имеют более интенсивный рост в период их развития. От халазальной к микропиллярной час-

ти семязпочки интенсивность роста волоконца постепенно снижается. Очевидно, существует взаимосвязь между активностью митотического деления клеток и интенсивностью роста клеток волоконца, заключающаяся в том, что чем активнее митотическое деление соседних клеток, окружающих волоконца, тем интенсивнее рост этих волоконца.

В той части семязпочки, где выше митотическая активность клеток эпидермиса и большее число клеток дифференцируется в

Таблица 11

Митотическая активность клеток эпидермиса, образование волоконца подпушка и коэффициент их корреляции по частям семязпочек

Дни фиксации	Семязпочка	Общее число подсчитанных клеток	Число делившихся клеток	% делившихся клеток от общего числа	Число волоконца подпушка	% волоконца подпушка от общего числа клеток	r	m _r
На 5-е сутки после цветения	Центр халазы	1556	16	1,02	—	—	0,34	0,44
	Халаза сбоку	2860	140	4,8	4	0,1		
	Средняя часть	2741	166	6,1	20	0,7		
	Микроп. часть	1994	95	4,6	2	0,1		
На 6-е сутки после цветения	Центр халазы	1969	19	0,9	5	0,2	0,98	0,02
	Халаза сбоку	3317	135	4,1	50	1,5		
	Средняя часть	3249	163	5,01	74	2,2		
	Микроп. часть	2554	96	3,7	37	1,4		
На 7-е сутки после цветения	Центр халазы	1595	8	0,51	8	0,51	0,92	0,07
	Халаза сбоку	3041	95	3,1	89	2,92		
	Средняя часть	2980	145	4,89	113	3,82		
	Микроп. часть	2266	59	2,6	64	2,82		
На 8-е сутки после цветения	Центр халазы	2204	2	0,09	26	1,18	0,89	0,10
	Халаза сбоку	2301	59	1,78	146	4,42		
	Средняя часть	3262	113	3,46	187	5,73		
	Микроп. часть	2566	29	1,1	73	2,84		

волоконца, отмечен более интенсивный рост волоконца. Очевидно, этим объясняется увеличение количества образовавшихся волоконца в микропилярной части и в центре халазы на 2-е сутки после цветения (табл. 9). Эти клетки теряют свою активность накануне цветения, но меньшая митотическая активность соседних клеток не способствует их быстрому росту и они не входят в подсчет, с увеличением митотической активности на 2-е сутки увеличивается и процент волоконца. Вероятно, этим же объясняется медленный рост клеток волоконца подпушка. Различная длина волоконца подпушка в определенной части семязпочки свидетельствует о разновременной их дифференциации. Полученный коэффициент полной прямой корреляции между митотической активностью клеток эпидермиса и числом дифференцирующихся волоконца по определенным частям семязпочки (табл. 9 и 11) свидетельствует о влиянии

митотической активности соседних клеток на рост волоконца. Клетки, потерявшие митотическую активность, но не вырастающие в волоконца, морфологически не отличаются от других интерфазных клеток эпидермиса и, следовательно, не могли быть учтены в наших исследованиях. Клетки, вышедшие из митотического цикла, дифференцируются в клетки наружного слоя семенной кожуры, не образующие волоконца. Следовательно, интенсивность роста волоконца постепенно снижается от халазального к микропилярному концу семязпочки, что подтверждает данные F. Scheffield (1936) и М. С. Канаш (1960). В. А. Поддубная-Арнольди указывает на тот факт, что рост пылевых трубок в пестике происходит под влиянием специальных ростовых гормонов, образующихся в тканях рыльца, завязи и семязпочки; гормоны обладают наивысшей активностью к моменту оплодотворения.

В связи с этим мы предполагаем, что гормоны, накапливающиеся в тканях семязпочки, стимулируют активность деления клеток эпидермиса, интенсивность роста клеток, вышедших из митотического цикла и способных образовать волоконца, а также рост образовавшихся волоконца. Различная митотическая активность и интенсивность роста волоконца в отдельных частях семязпочки, вероятно, зависит от темпа и количества накопления соответствующего гормона, чем можно объяснить и различное время появления волоконца на семязпочке.

ДЕЙСТВИЕ ПРЕПОСЕВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ СЕМЯН ГАММА-ЛУЧАМИ НА МИТОТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА СЕМЯЗПОЧКИ И ОБРАЗОВАНИЕ ВОЛОКОНЦА

Перед цветением, когда семязпочка готова к оплодотворению, митотическая активность клеток эпидермиса падает, часть клеток теряет митотическую активность и дифференцируется в волоконца. Процесс оплодотворения повышает митотическую активность клеток эпидермиса и они прекращают дифференцироваться в волоконца. Какие же факторы могут повлиять на митотическую активность клеток эпидермиса и на дифференциацию клеток волоконца? Для этого были проведены исследования совместно с Д. Х. Раджабовой (Власова, Раджабова, 1972) по действию предпосевного облучения семян хлопчатника гамма-лучами на митотическую активность клеток эпидермиса семязпочки, на количество и период образования волоконца. Воздушно-сухие семена сорта 108-Ф G. hirsutum облучали дозой 3 кр и 10 кр, мощностью 20 p/сек. Контролем служили необлученные семена. Семязпочки фиксировали по Карнуа за сутки до раскрытия цветка и трое суток после раскрытия цветка, через каждые 3 часа. При окраске постоянных препаратов продольных срезов семязпочек использовали реакцию Фельгена с подкраской лихтгрюном. В средней части семязпочки проводили подсчет общего количе-

ства клеток эпидермиса, количество делящихся клеток, а с появлением клеток волоконца подсчитывали их.

Митотическая активность клеток эпидермиса за сутки до раскрытия цветка в контроле ниже, чем в течение суток после раскрытия цветка (рис. 12, а), на 2-е и 3-и сутки митотическая активность снижается. Об этом свидетельствует и средний процент делящихся клеток за сутки по часам фиксаций, который

Таблица 12

Митотическая активность клеток эпидермиса и образование волоконца сорта 108-Ф (средний процент за сутки по часам фиксаций)

Вариант	% делящихся клеток	t	% образовавшихся волоконца	t
Сутки до раскрытия цветка (21.VII)				
Контроль	6,29±0,11		7,62±0,12	
3 кр	11,5 ±0,25	18,1	Не образовались	
10 кр	7,81±0,20	6,7	3,46±0,20	17,8
Сутки после раскрытия цветка (22.VII)				
Контроль	9,30±0,12		13,96±0,12	
3 кр	9,54±0,14	1,3	14,88±0,17	3,8
10 кр	7,53±0,17	8,3	12,62±0,19	5,9
Вторые сутки после раскрытия цветка (23.VII)				
Контроль	6,06±0,09		9,03±0,11	
3 кр	4,30±0,10	13,1	13,0 ±0,13	23,3
10 кр	5,96±0,09	0,7	10,27±0,11	8,0
Третьи сутки после раскрытия цветка (24.VII)				
Контроль	4,17±0,11		7,70±0,14	
3 кр	4,94±0,11	4,9	8,28±0,13	3,0
10 кр	6,42±0,11	14,5	8,87±0,16	6,8

составлял за сутки до цветения 6,29%; в день цветения — 9,3, а на 2-е и 3-и сутки соответственно 6,0 и 4,17% (табл. 12). Первые волокна в контроле появились за 15 час. до открытия цветка (рис. 13, а), процент их возрастал в течение суток после раскрытия цветка, а затем снижался. Средний процент клеток волоконца по суткам (табл. 12) распределялся следующим образом: за сутки до цветения 7,62, в течение суток после раскрытия цветка 13,96, а на 2-е и 3-и сутки — 9,03 и 7,7. В контроле данного опыта сохранилась установленная нами ранее закономерность.

В опытном варианте с облучением семян дозой 3 кр за сутки до цветения митотическая активность клеток эпидермиса выше, чем в контроле (рис. 12, б), средний процент делящихся клеток (табл. 12) равен 11,5 с достоверностью $t=18,1$. Клетки волоконца за сутки до цветения еще не появились. Следовательно, в

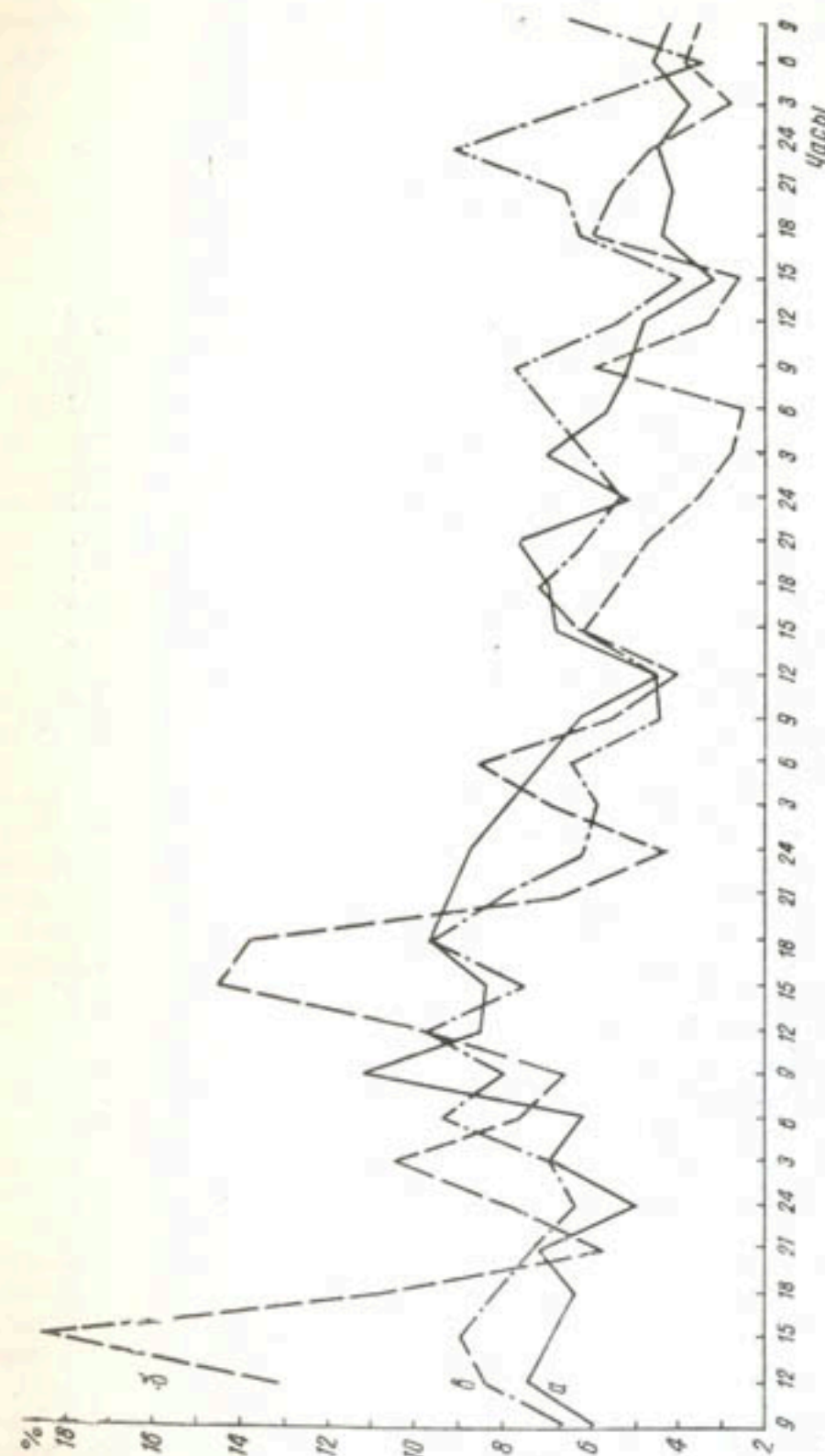


Рис. 12. Митотическая активность клеток эпидермиса средней части семязачатка хлопчатника сорта 108-Ф. а — контроль, б — доза 3 кр, в — доза 10 кр.

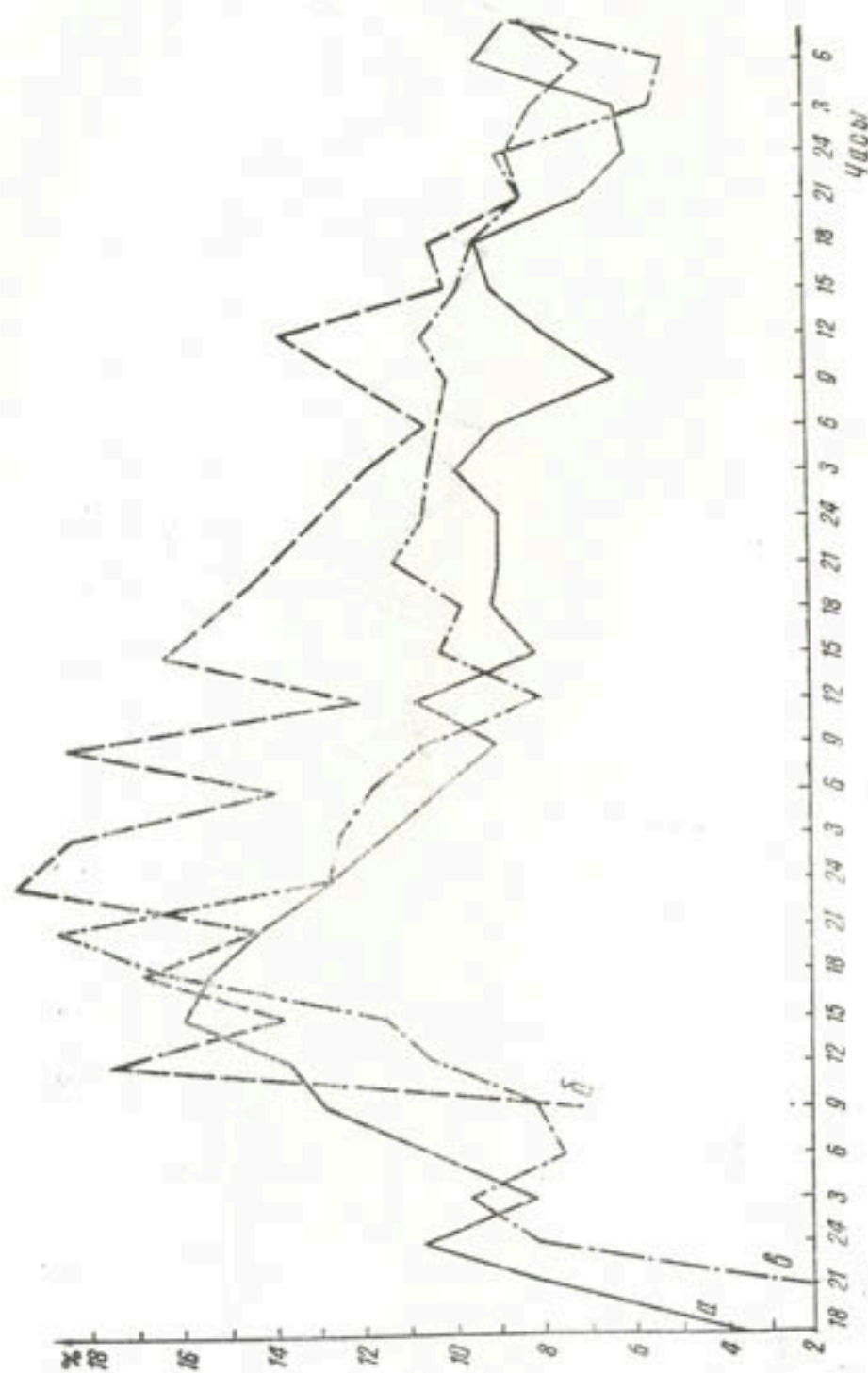


Рис. 13. Образование клеток волоконца по часам фиксации семян. По оси абсцисс — часы фиксации семян, по оси ординат — процент волоконца (остальные обозначения те же, что и на рис. 12).

контрольных семяпочках клетки эпидермиса раньше приступают к дифференциации, поэтому доля делящихся клеток уменьшается. Средний процент митотически активных клеток за сутки до цветения в контроле ниже, чем при дозе облучения 3 кр (табл. 12). Снижение процента делящихся клеток эпидермиса в момент появления волоконца у этого сорта было отмечено нами ранее (Власова, 1969а, 1971а). Эти данные аналогичны данным, приведенным для различных тканей корешков кукурузы, лука и пшеницы, свидетельствующих о том, что уменьшение митотического индекса в зоне перехода клеток от деления к растяжению вызвано уменьшением доли делящихся клеток (Балодис, Иванов, 1970).

Первые клетки волоконца в опытном варианте появились в 9 час. утра следующих суток — в момент раскрытия цветка, а в контроле за 15 час. до раскрытия цветка (рис. 13), но средний процент волоконца в опытном варианте был выше, чем в контроле (табл. 12). По-видимому, в опытном варианте клетки эпидермиса позже приступают к дифференциации, но большее число клеток одновременно теряет способность к делению. Поэтому митотическая активность клеток эпидермиса в течение суток после раскрытия цветка в контроле по сравнению с сутками до раскрытия цветка возрастает, а в опытном варианте снижается (табл. 12). В утренние часы в опытном варианте больший процент клеток одновременно дифференцируется в волоконца, и, следовательно, большая доля клеток выпадает из митотического цикла, доля клеток, сохранивших митотическую активность, возрастает в течение суток после раскрытия цветка, но не достигает прежнего процента (11,5), она равна контролю.

Вариант опыта с дозой облучения 10 кр занял промежуточное положение, т. е. митотическая активность клеток за сутки до цветения выше, чем в контроле, но значительно ниже, чем при дозе 3 кр (рис. 12, в). Первые клетки волоконца появились на 3 часа позже, чем в контроле (рис. 13, в) и соответственно процент их ниже, чем в контроле (табл. 12). В течение суток после раскрытия цветка процент волоконца увеличился, но в меньшей степени, чем в контроле и при дозе 3 кр. Если считать, что определенная доля клеток начала дифференцироваться и, следовательно, выпала из общего числа митотически активных клеток, то процент делящихся клеток должен снизиться в большей степени, чем мы наблюдаем (7,81% и 7,57%). Следовательно, относительное увеличение процента делящихся клеток произошло, но он достоверно ниже, чем в контроле (табл. 12).

Процент волоконца на 2-е и 3-и сутки снизился как в контроле, так и в опытных вариантах, что свидетельствует о проявлении общей закономерности — прекращения образования новых волоконца с одновременным увеличением общего числа клеток эпидермиса. Большой процент образовавшихся волоконца на 3-и сутки отмечен в опытных вариантах. Однако, анализируя мито-

тическую активность клеток эпидермиса на 3-и сутки, видим, что процент делящихся клеток в опытных вариантах выше, чем в контроле, особенно при дозе 10 кр. Таким образом, если общее число клеток эпидермиса в опытных вариантах увеличивается в последующие сутки на большее число, чем в контроле, то и число волоконца упадет в большей степени от общего числа клеток эпидермиса. И тогда процент волоконца будет равен контролю или сохранится небольшое различие. По литературным данным (Ибрагимов, Попова, 1962, 1965; Кабулов и др., 1965; Власюк, Атаджанов, 1965; Гусейнов, Эюбов, 1961; Иванов, Пистопли, 1965), более низкие дозы облучения (0,5—2 кр) семян гамма-лучами повышают урожайность хлопчатника. Доза 3 кр является пороговой между стимулирующими и угнетающими, урожай в этом случае равен контролю, доза 10 кр не снижает технологических свойств волокна (Ибрагимов, Попова, 1965). По-видимому, изменение митотической активности клеток эпидермиса развивающейся семяпочки и увеличение процента волоконца при низкой дозе облучения семян выявляются в большей степени, чем при дозах 3 и 10 кр, что повышает урожайность хлопчатника. В опытном варианте увеличение митотической активности клеток эпидермиса и более позднее начало их дифференциации являются признаком проявления гетерозиса. При облучении семян оптимальными дозами проявление гетерозиса характерно для целого растения, а увеличение митотической активности клеток вообще характерно для гетерозисных растений (Андреев, 1963).

Предпосевное облучение семян хлопчатника гамма-лучами влияет на митотическую активность клеток эпидермиса семяпочки, оно может ускорять или задерживать деление клеток, а следовательно, влиять на период образования волоконца, темп их образования и число клеток эпидермиса, дифференцирующихся в волоконца. В данном опыте выявлена следующая закономерность: чем выше митотическая активность клеток эпидермиса перед цветением, тем позже некоторые из них теряют способность к делению и начинают дифференцироваться в волоконца (доза 3 кр), но количество образовавшихся волоконца выше, так как большая доля клеток одновременно теряет способность к делению.

По данным этого опыта провели статистическую обработку материала и вывели коэффициент корреляции по часам фиксаций между количеством митотически активных клеток и количеством клеток, дифференцирующихся в волоконца. Полученный коэффициент прямой корреляции по суткам находился в пределах: для контроля 0,73—0,77, для дозы 3 кр — 0,89—0,99 и для дозы 10 кр — 0,71—0,93. Полученный коэффициент прямой корреляции с дозой облучения 3 кр между количеством митотически активных клеток и количеством образовавшихся волоконца выше, чем в контроле. Этот показатель подтверждает, получен-

ные нами цифровые данные о том, что при дозе облучения 3 кр большее число клеток дифференцируется в волоконца и выше митотическая активность клеток, что свидетельствует о лучшем развитии семени, а следовательно, и волоконца. Этот показатель, т. е. более высокий коэффициент прямой корреляции, еще раз подтверждает стимулирующее действие предпосевного облучения семян дозой 3 кр. При дозе 10 кр коэффициент прямой корреляции имеет больший размах колебаний, но на третьи сутки после раскрытия цветка он выравнивается с контролем.

Изменение митотической активности клеток эпидермиса и образование волоконца при облучении семян гамма-лучами изучалось и в год последствия. Подобный анализ материала, как и в год воздействия, показал отсутствие стимулирующего влияния гамма-облучения семян на митотическую активность и число образовавшихся волоконца, хотя не было выявлено и угнетающего действия. Таким образом, стимулирующее действие предпосевного облучения семян дозой 3 кр на митотическую активность клеток эпидермиса и число образовавшихся волоконца не связано с действием на генотип, а сказывается на изменении фенотипа.

Глава III

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЯДРА И ЦИТОПЛАЗМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА И ВОЛОКОНЦА СЕМЯПОЧКИ ХЛОПЧАТНИКА

М. Alfert, (1950), Н. Swift (1950) и др. несколько скептически относятся к закону постоянства цитоядерного отношения, сформулированному R. Hertwig (1908), закону постоянства клеточных размеров Н. Driesch (1900) и Th. Boveri (1904), а также закону ритмичного изменения объемов ядер W. Jacobi (1926, 1931), что по существу приводит к отрицанию количественных зависимостей в цитоядерных взаимодействиях в целом. Очевидно, исследователи с различных точек зрения подходят к этому вопросу. Если действие определенных механизмов на вступление клетки в соответствующий период митотического цикла, на переход клетки в дифференцированное состояние или на ее рост является причиной, то ее следствие выражается в изменении величин клетки и соотношения объемов ядра и клетки, т. е. следствие является морфологическим выражением синтетических процессов во время интерфазы или в жизненном цикле клетки. S. Minot (1907, 1908) писал, что естественная смерть представляет собой результат клеточной дифференцировки, важным показателем, которой может служить изменение цитоядерного отношения. Таким образом, S. Minot отмечал, что изменение цитоядерного отношения дифференцированных клеток является не причиной старения их, а лишь морфологическим показателем его. Возможно, однако, изучить следствие того или другого процесса, чтобы добраться до предопределяющей или вызывающей его причины. Только правильный подход к изменению объема ядер, клеток и величины их цитоядерного отношения в онтогенезе, а также правильная интерпретация полученного фактического материала могут правильно решить вопросы, связанные с делением и дифференциацией клеток и, возможно, помогут выяснить некоторые вопросы их регуляции. В связи с этим в последнее время все больше привлекает внимание исследователей изучение соотношения между ядром и клеткой, ибо полученные морфологические данные свидетельствуют о существенном изменении клетки и определенных закономерностях в ее митотическом и жизненном

цикле (Вермель, 1940; Trombetta, 1939, 1942; Brabec 1958; Навашин, 1951; Прокофьева-Бельговская, 1959, 1960; Нейфах, 1962; Стрелер, 1964; Хесин, 1967; Polkovits, Fischer, 1968; Евгеньева, 1970; Турбин, Палилова, 1970; Франкфурт, 1970; Иванов, 1971; Юдин, 1972; и др.). Мы провели исследования объемов ядер, клеток и величины их цитоядерного отношения в онтогенезе эпидермиса и волоконец семяпочки хлопчатника в связи с их дифференциацией.

ИЗМЕНЕНИЕ ЦИТОЯДЕРНОГО ОТНОШЕНИЯ МИТОТИЧЕСКИ АКТИВНЫХ И ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИХСЯ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА СЕМЯПОЧКИ

Изучение митотической активности клеток эпидермиса и процента клеток дифференцирующихся в волокнца, а также морфологии делящихся клеток эпидермиса не позволило установить, почему только отдельные клетки эпидермиса и в определенное время дифференцируются в волокнца (Власова, 1966, а, б, 1968 а, 1969 а). Для решения этого вопроса было изучено взаимоотношение ядра и цитоплазмы клеток эпидермиса, определение их цитоядерного отношения в период развития семяпочки и дифференциации клеток волокнца. Работа проводилась на хлопчатнике вида *G. hirsutum*, сорт 108-Ф. Бутоны с развивающимися семяпочками фиксировали за 12 дней до цветения. Семяпочки, выделенные из завязей, фиксировали за сутки до цветения в течение 2 суток после раскрытия цветка, затем на 5, 6 и 8-е сутки через каждые три часа. Для окраски постоянных препаратов продольных срезов семяпочек толщиной 15 мкм использовали реакцию Фельгена с подкраской светло-зеленым. В средней части семяпочки окуляр-микрометром измеряли больший и меньший диаметр ядра, ширину и длину клетки. В каждой пробе измеряли по 100 клеток. Объем клеток эпидермиса, имеющих вытянутую, призматическую форму, близкую к цилиндрической, определяли по формуле: $V = \pi r^2 h$, где r — радиус основания клетки, h — высота клетки. Объем ядер клеток эпидермиса, имеющих форму, близкую к шару, или к вытянутому эллипсоиду, вычисляли по формуле: $V = \frac{4}{3} \pi abc$, где a, b, c — полуоси эллипсоида. Если мы имеем вытянутый эллипсоид вращения, то полуось $a = b$, тогда $V = \pi a^2 c$. В этой формуле a соответствует меньшему радиусу ядра, c — большему, приравненного по объему к вытянутому эллипсоиду. Цитоядерное отношение определяли делением объема клетки на объем ядра для каждой клетки в отдельности. Объем ядер и клеток (мкм³), а также величина цитоядерного отношения были прологарифмированы и разбиты на классы, затем получены вариационные кривые изменчивости объема ядер, клеток и величины цитоядерного отношения. Митотическая активность клеток эпидермиса и процент клеток, диф-

ференцирующихся в волоконец, в халазальной, средней и микропилярной частях семязпочки различны, в данном разделе представлены данные только для средней части семязпочки.

Развитие семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф от зачатка, т. е. от заложения прямых меристематических бугорков в гнезде завязи, до цветения происходит в течение 20—21 дня (Романов, Власова, 1961). Образование интегументов семязпочки и покрывающего их эпидермиса начинается за 18 дней до раскрытия цветка, а полное формирование семязпочки с образованием микропиле происходит за 10 дней до цветения. В течение последующих 10 суток до дня цветения происходит рост семязпочки, приводящий к увеличению их размеров почти в 2,5 раза и дифференцировке их тканей. Необходимо было сравнить состояние клеток эпидермиса семязпочки в период ее формирования и в период полного ее развития, когда клетки эпидермиса переходят в дифференцированное состояние.

В качестве характеристики митотической активности использовали величину митотического индекса (отношение числа делящихся клеток к общему числу подсчитанных клеток в %). Больше всего клеток делилось в день цветения (рис. 14). Средняя митотическая активность клеток эпидермиса за сутки до цветения составляла 3,3%, в течение суток после раскрытия цветка — 9,3, а на 2-е сутки — 5,2.

Клетки волоконца появились за 9 час. до открытия цветка и составляли 2,6%, к моменту раскрытия цветка они составляли 21,2% от всех клеток эпидермиса. В течение этих суток и на следующие процент волоконца снизился до 17,5, так как в эти часы за счет деления клеток общее число их увеличивалось на большую долю, чем число волоконца. На 3—4-е сутки после цветения новые клетки эпидермиса не дифференцируются в волоконец, поэтому клетки волоконца на продольном срезе семязпочки в каждой ее части имеют почти одинаковую длину. В течение 5, 6, 7 и 8 суток после раскрытия цветка митотическая активность клеток эпидермиса падает (рис. 14). На 5-е сутки появились волоконец подпушка (0,25%), в последующие сутки число их возрастало. Так, на 6, 7 и 8-е сутки волоконца подпушка составляли соответственно 1,5, 2,8, 4,0%.

Чтобы установить колебания объема ядер, клеток и цитоплазматического отношения у митотически активных клеток, исследовали эпидермис формирующейся семязпочки сорта 108-Ф за 12 дней до открытия цветка. В этот период наружный интегумент прикрыл внутренний, но микропиле еще не сформировалось, проходила ценоцитная стадия зародышевого мешка. Полученная вариационная кривая объема ядер (рис. 15, а) имеет одну вершину с одним основным классом, средняя величина которого равна 65 мкм^3 . За 9 час. до раскрытия цветка (в момент появления первых клеток волоконца) вариационная кривая объема ядер имеет две вершины (рис. 15, б) с двумя основными клас-

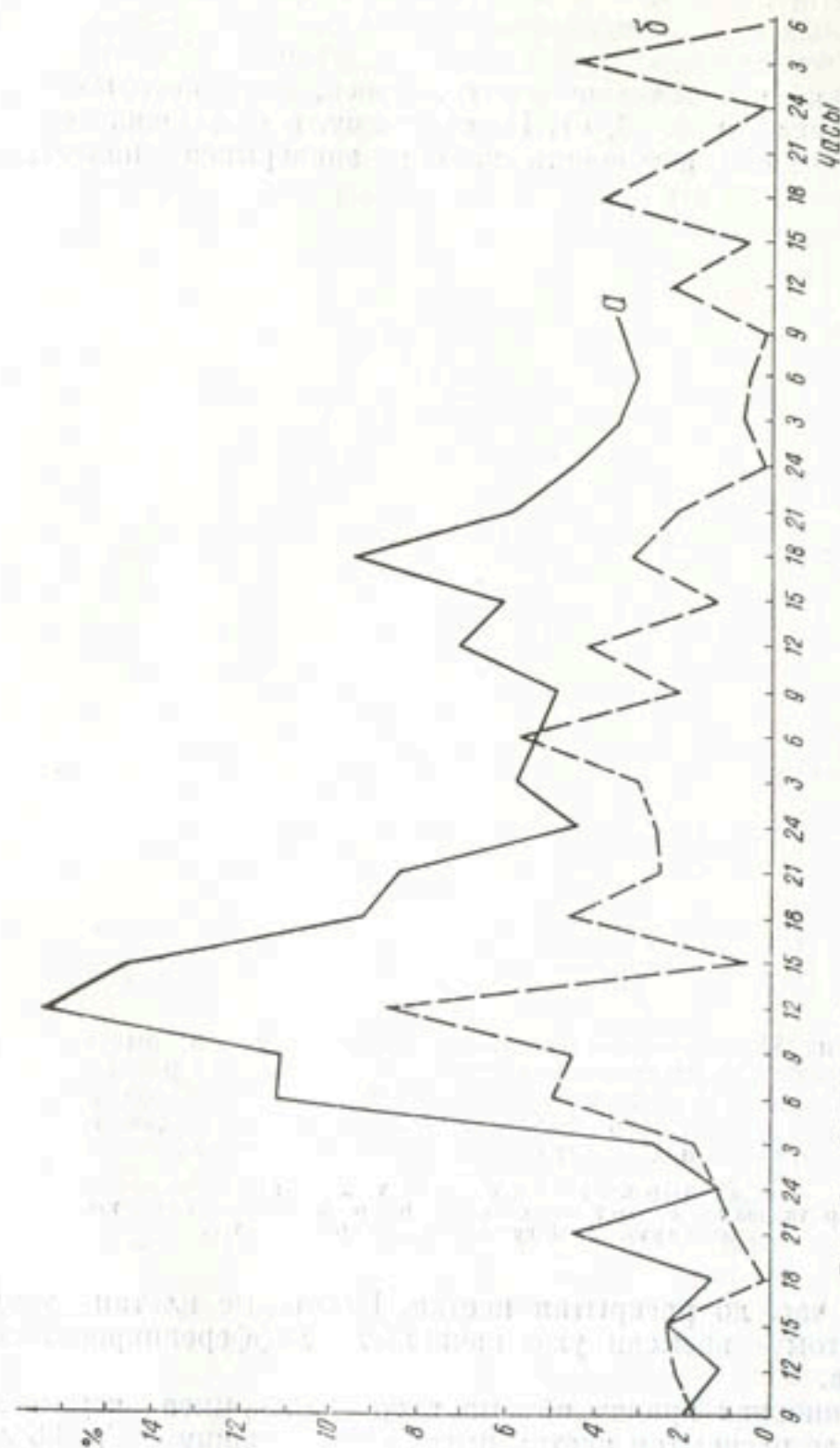


Рис. 14. Митотическая активность клеток эпидермиса средней части семязпочки.
а — за сутки до цветения и двое суток после цветения, б — на 5—8-е сутки.

сами. Первый класс $K_1=65 \text{ мкм}^3$ соответствует ядрам митотических активных клеток эпидермиса, наблюдающихся в период формирования семяпочки. Второй класс $K_2=150 \text{ мкм}^3$ соответствует ядрам только что появившихся волоконцев, ядра которых имеют объем 160 мкм^3 (рис. 16, а). По-видимому, в созревших семяпочках митотическая активность клеток эпидермиса падает, поскольку процент ядер K_1 за 12 дней до раскрытия цветка выше,

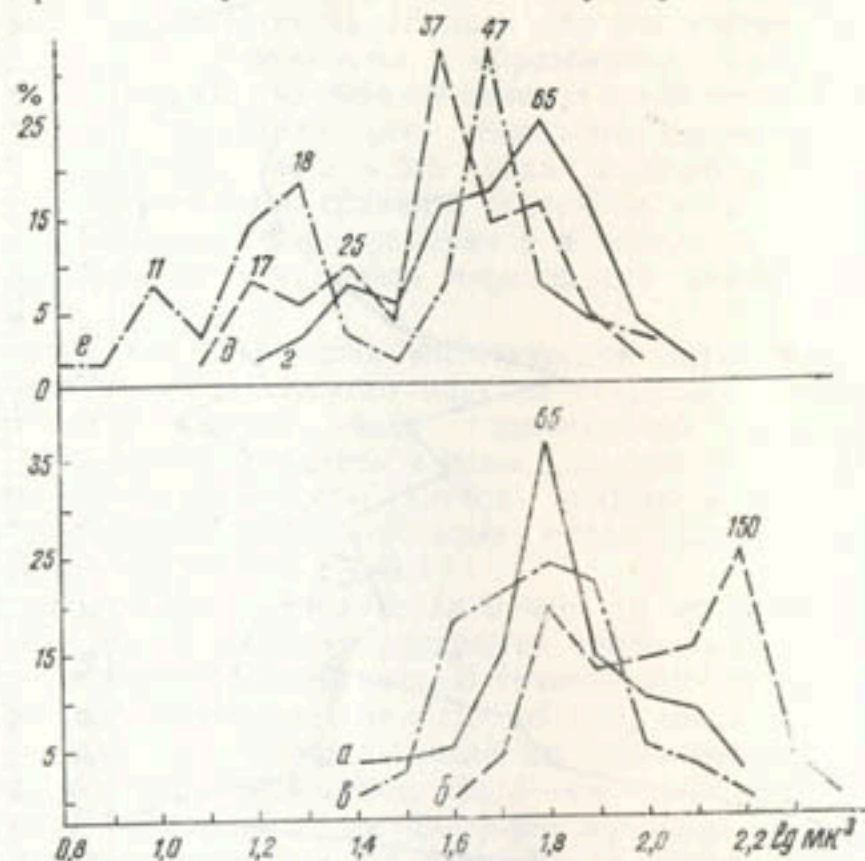


Рис. 15. Вариационные кривые объема ядер эпидермиса средней части семяпочки сорта 108-Ф. Здесь и на рис. 16, 20, 23, по оси абсцисс—классы объема ядер, по оси ординат—процент ядер каждого класса. Цифры над вершинами—средний объем ядер соответствующего класса.

а—ядра эпидермиса за 12 суток до цветения, б—за 9 часов до раскрытия цветка, в—через 48 час. после раскрытия цветка, г—4 суток, д—8 суток, е—10 суток после раскрытия цветка.

чем за 9 час. до раскрытия цветка. Некоторые клетки эпидермиса к этому времени уже начинают дифференцироваться в волоконца.

Вариационная кривая объема ядер эпидермиса через двое суток после раскрытия цветка имеет одну вершину с $K_1=65 \text{ мкм}^3$ (рис. 15, в); ее форма указывает на увеличение процента делящихся клеток по сравнению с рис. 15, б и на прекращение образования клеток волоконцев (отсутствие K_2). Вариационная кривая объема ядер самих волоконцев, полученная на этом же материале

(рис. 16, б), имеет три вершины с основными классами $K_1=250 \text{ мкм}^3$, $K_2=400 \text{ мкм}^3$ и $K_3=850 \text{ мкм}^3$. Ядра уже образовавшихся волоконцев через двое суток после раскрытия цветка значительно больше по объему. Эта вариационная кривая не имела класса ядер только что образовавшихся волоконцев (160 мкм^3) или класса ядер, соответствующего ядрам эпидермиса через двое суток после раскрытия цветка (рис. 15, в). Из этого следует, что через двое суток после раскрытия цветка новых волоконцев не

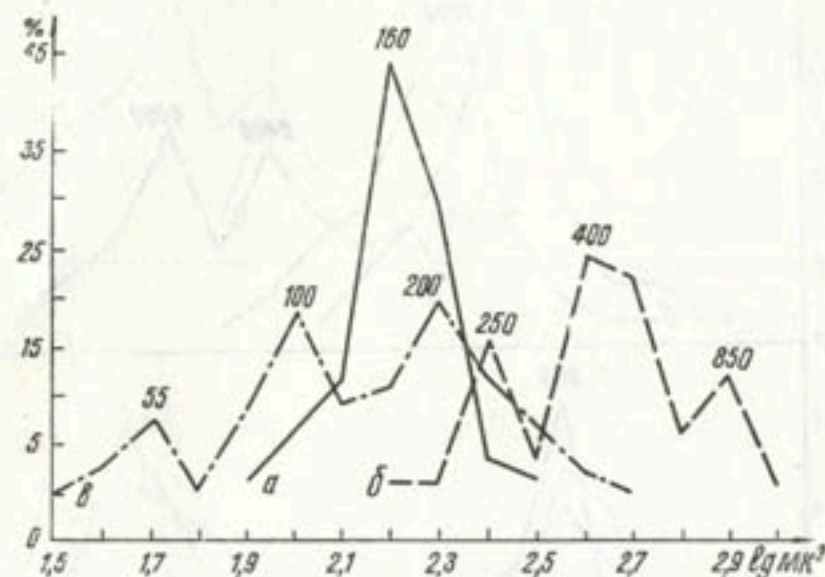


Рис. 16. Вариационные кривые объема ядер волоконцев волокна и волоконцев подпушка средней части семяпочки хлопчатника сорта 108-Ф.

а—ядра волоконцев за 9 час. до открытия цветка, б—ядра волоконцев через 48 час. после раскрытия цветка, в—ядра волоконцев подпушка через 8 суток после раскрытия цветка.

образовалось. Средний объем ядер эпидермиса через двое суток после цветения ниже, чем за 9 час. до цветения (табл. 13).

Вариационная кривая объема клеток эпидермиса формирующейся семяпочки имела одну вершину с одним основным классом $K_1=600 \text{ мкм}^3$ (рис. 17, а). За 9 час. до цветения (в период появления первых клеток волоконцев) вариационная кривая объема клеток эпидермиса имеет такую же форму (рис. 17, б). Через двое суток после цветения форма кривой сохранилась (рис. 17, в), но она несколько сдвинута влево, что свидетельствует о незначительном снижении среднего объема клетки (табл. 13). В течение 12 суток до цветения объем клеток эпидермиса почти не изменился, но через двое суток после раскрытия цветка средний объем клеток уменьшается (с достоверностью $t=4,7$). Возможно, что через двое суток клетки эпидермиса вступают в митоз, не достигнув своей максимальной величины.

Рассмотрим вариационные кривые цитоядерного отношения, полученные после логарифмирования вычисленных соотношений.

За 12 суток до цветения вариационная кривая для клеток эпидермиса имела одну вершину с основным классом 7,9 (рис. 18, а). За 9 час. до цветения эпидермис семечки характеризуется кривой с двумя вершинами, соответствующими классам $K_1=5,0$ и $K_2=7,9$ (рис. 18, б). Сравним вариационные кривые объема

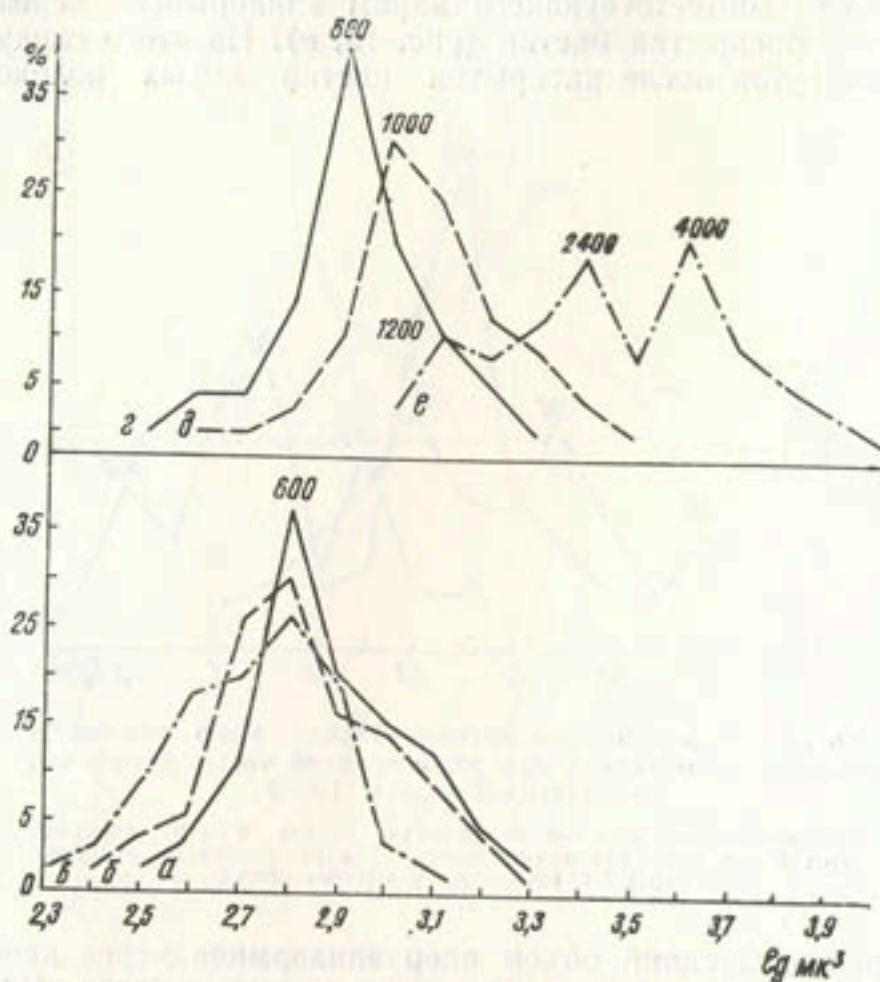


Рис. 17. Вариационные кривые объема клеток эпидермиса средней части семечки хлопчатника сорта 108-Ф. Здесь и на рис. 21 по оси абсцисс—классы объема клеток, по оси ординат—процент клеток каждого класса. Цифры над вершинами—средний объем клеток соответствующего класса. Значения кривых а, б, в, г, д, е те же, что и на рис. 1.

ядер и клеток эпидермиса с кривой цитоядерного отношения. Вариационная кривая объема клеток за 9 час. до цветения (рис. 17, б) не имела второго класса с большим объемом, чем за 12 суток до цветения, а вариационная кривая цитоядерного отношения за 9 час. до цветения сдвинулась влево по сравнению с такой же кривой за 12 суток до цветения (рис. 18, а, б). Вероятно, клетки эпидермиса с удвоенным объемом ядер (за 9 час. до цветения) не отличаются по объему от остальных клеток эпидермиса, что и приводит к снижению средней величины цито-

ядерного отношения за 9 час. до цветения (табл. 13) с приближенной достоверностью $t=2,5$. Следовательно, клетки эпидермиса с удвоенным объемом ядер не отличаются по величине от митотически активных клеток эпидермиса и имеют меньшую величину цитоядерного отношения, чем митотически активные клетки. Возможно, чтобы выровнять цитоядерное отношение, клетки с удвоенным объемом ядер начинают сильно увеличивать-

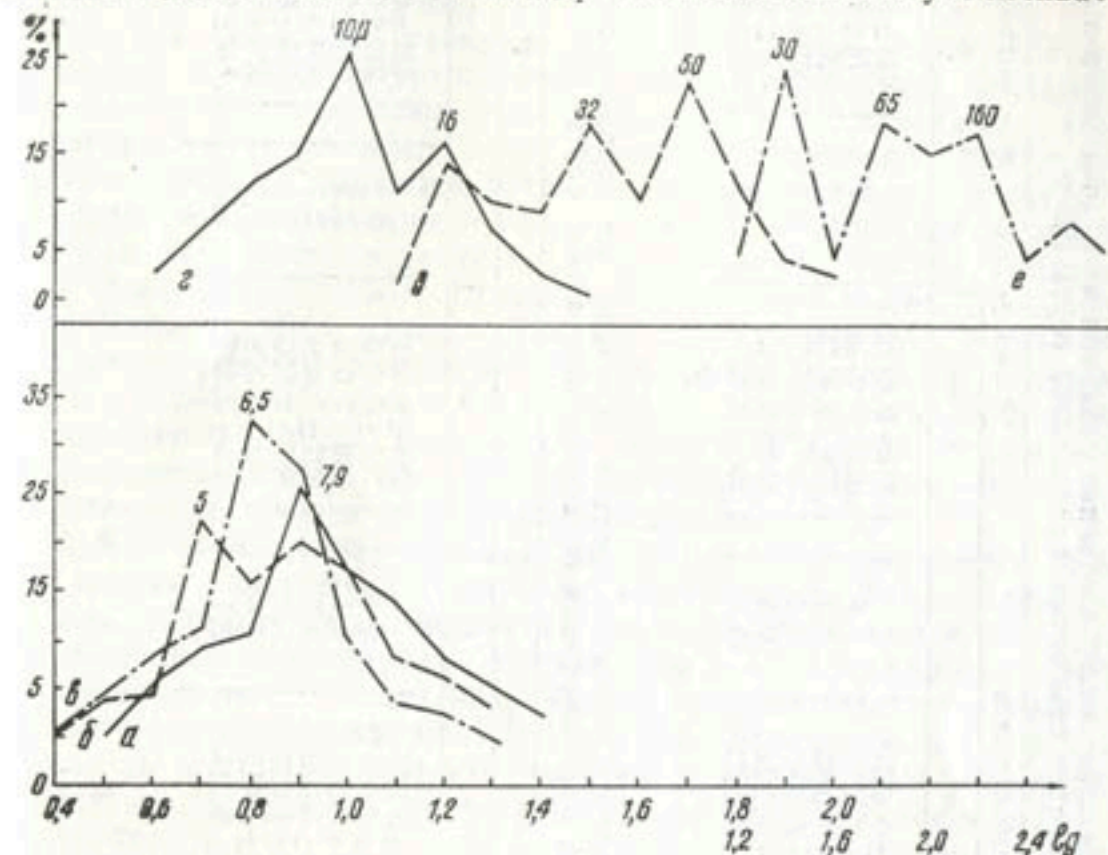


Рис. 18. Вариационные кривые цитоядерного отношения в эпидермисе средней части семечки хлопчатника сорта 108-Ф. Здесь и на рис. 21, 26 по оси абсцисс—классы величины цитоядерного отношения, по оси ординат—процент клеток с соответствующей величиной цитоядерного отношения. Цифры над вершинами—средняя величина цитоядерного отношения соответствующего класса. Значения кривых а, б, в, г, д, е те же, что и на рис. 15.

ся в объеме, образуя волокна. Например, усредненная величина цитоядерного отношения у волоконца за 9 час. до цветения равна 7,9, что приблизительно соответствует величине цитоядерного отношения в митотически активных клетках.

Через двое суток после раскрытия цветка вариационная кривая цитоядерного отношения имела одну вершину с основным классом $K_1=6,5$ (рис. 18, в). Небольшой сдвиг вершины этой кривой влево происходит, вероятно, вследствие незначительного уменьшения объема клеток (табл. 13). Так как эта кривая не образует нового класса, сдвинутого вправо или влево, можно считать, что все клетки здесь митотически активны. Величина

Средний объем ядер и клеток эпидермиса ($\lg \text{мкм}^3$) и средняя величина их цитодерного отношения ($\lg$) в процессе развития семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф

Срок взятия проб	Объем клетки		Объем ядра		Цитодерное отношение	
	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
12 суток до цветения	$2,880 \pm 0,0150$	1,8	$1,816 \pm 0,0172$	7,7	$0,946 \pm 0,0201$	2,5
9 час. до цветения	$2,837 \pm 0,0170$	4,7	$2,011 \pm 0,0184$	10,2	$0,878 \pm 0,0181$	2,1
48 час. после цветения	$2,729 \pm 0,0142$	4,5	$1,778 \pm 0,0134$	3,7	$0,826 \pm 0,0155$	7,6
4 суток после цветения	$2,821 \pm 0,0143$	10,0	$1,703 \pm 0,0150$	4,6	$1,002 \pm 0,0171$	18,4
8 суток после цветения	$3,033 \pm 0,0156$	15,5	$1,580 \pm 0,0218$	2,7	$1,530 \pm 0,0234$	13,1
10 суток после цветения	$3,454 \pm 0,0221$		$1,496 \pm 0,0276$		$1,941 \pm 0,0205$	

Таблица 14

Средний объем ядер и клеток эпидермиса ($\lg \text{мкм}^3$) и средняя величина их цитодерного отношения ($\lg$) микропильной части развивающейся семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф

Срок взятия проб	Объем клетки		Объем ядра		Цитодерное отношение	
	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
12 суток до цветения	$2,886 \pm 0,022$	3,2	$1,768 \pm 0,021$	0,3	$1,131 \pm 0,027$	2,7
9 час. до цветения	$2,976 \pm 0,018$	1,1	$1,761 \pm 0,016$	2,2	$1,222 \pm 0,020$	0,1
18 час. после цветения	$3,009 \pm 0,023$	3,8	$1,830 \pm 0,026$	2,7	$1,216 \pm 0,029$	6,5
48 час. после цветения	$3,130 \pm 0,022$	5,7	$1,727 \pm 0,029$	1,1	$1,464 \pm 0,022$	2,3
4 суток после цветения	$3,298 \pm 0,020$	2,6	$1,682 \pm 0,030$	3,7	$1,558 \pm 0,034$	2,3
8 суток после цветения	$3,226 \pm 0,019$	1,1	$1,564 \pm 0,028$	1,6	$1,639 \pm 0,032$	2,4
10 суток после цветения	$3,197 \pm 0,018$		$1,500 \pm 0,027$		$1,743 \pm 0,026$	

цитодерного отношения митотически активных клеток колеблется в пределах 0,4—1,4, причем большой разброс можно объяснить не только прохождением разных фаз митотического цикла, но и возможным колебанием объема ядер и клеток в связи с различной степенью их дифференциации, поскольку деления протекают в клетках, находящихся на разных ступенях дифференциации (Иванов, 1967).

Чем же объяснить прекращение образования новых клеток волоконца через двое суток после раскрытия цветка? Накануне цветения семязпочки полностью сформированы, достигают своих максимальных размеров, а их обменные процессы затухают (Цингер, 1958). С момента роста пыльцевых трубок, а затем и непосредственного слияния половых гамет повышается физиологическая активность всех тканей семязпочки (Арутюнова, Губанов, 1950; Александров, 1951; Бритиков, 1951; Герасимова-Навашина, 1952; Кахидзе, 1954; Цингер, 1958; и др.). Вследствие этого происходит повышение митотической активности клеток, что приводит к увеличению усредненного объема ядер, относящихся непосредственно к классу митотически активных клеток, снижению усредненного объема клеток и уменьшению величины цитодерного отношения через 48 час. после опыления.

T. Scheffield (1936) отмечал, что опыление стимулирует деление клеток эпидермиса семязпочки хлопчатника. Таким образом, процесс оплодотворения повышает митотическую активность клеток эпидермиса и приводит к тому, что они прекращают дифференцироваться в волокна. Клетки эпидермиса с удвоенным объемом ядер, потерявшие митотическую активность еще до цветения, не могут возобновить деления и продолжают дифференцироваться, вступая в фазу растяжения, образуя волокна на семязпочке.

Митотическая активность клеток эпидермиса падает через три дня после цветения (рис. 14). Мы получили вариационную кривую объема ядер эпидермиса накануне образования волоконца подпушка, т. е. через 4 суток после раскрытия цветка, которая имела две вершины с классами $K_1=65 \text{ мкм}^3$ и $K_2=27 \text{ мкм}^3$ (рис. 15, г). Класс K_1 соответствует ядрам митотически активных клеток (рис. 15, а). По-видимому, клетки волоконца подпушка начинают дифференцироваться из клеток эпидермиса с ядрами объемом 27 мкм^3 . На 8-е сутки (рис. 15, д), когда еще продолжается образование волоконца подпушка, вариационная кривая ядер клеток эпидермиса остается также двувёршинной, но еще больше сдвинута влево; первый класс $K_1=47 \text{ мкм}^3$ (митотически активные клетки) имеет уже меньшую среднюю величину класса; второй класс образует небольшое плато со средним объемом ядер $17-27 \text{ мкм}^3$. Через 10 дней после цветения (рис. 15, е) эта тенденция еще более заметна, причем не только объем ядер самих волоконца подпушка (рис. 16, в), но и средний объем ядер эпидермиса достоверно снижается (табл. 13).

Вариационная кривая объема клеток эпидермиса через 4 суток после цветения имеет одну вершину с одним основным классом $K_1=800 \text{ мкм}^3$ (рис. 17, *г*). В последующие дни она сдвигается вправо (рис. 17, *д*, *е*). Так как в эти сроки вариационная кривая объема ядер сдвинута влево (рис. 15, *г*, *д*, *е*), то цитоядерное отношение у клеток эпидермиса возрастает к 4 суткам (табл. 13). Поэтому вариационная кривая цитоядерного отношения на 4-е сутки также сдвинута вправо и имеет две вершины с классами $K_1=10,0$ и $K_2=16,0$ (рис. 18, *г*). Если клетки волоконца подпушка на 4-е сутки дифференцируются из клеток эпидермиса с уменьшенным вдвое объемом ядер, а объем таких клеток увеличивается, то величина цитоядерного отношения клеток эпидермиса, дифференцирующихся в волоконца подпушка выше, чем митотически активных клеток, они попадают в класс $K_2=16,0$ вариационной кривой цитоядерного отношения. В следующие дни после раскрытия цветка объем клеток эпидермиса возрастает (табл. 13 и рис. 17, *д*), объем ядер в них уменьшается (рис. 15, *д*), величина цитоядерного отношения на 8-е сутки резко возрастает (табл. 13 и рис. 18, *д*). Вариационная кривая цитоядерного отношения имеет три вершины с классами $K_1=16$, $K_2=32$ и $K_3=50$. Около двух процентов клеток эпидермиса, сохранивших митотическую активность, вошли, по-видимому, в класс $K_1=16$. По всей вероятности, клетки, относящиеся к классам $K_2=32$ и $K_3=50$, потеряли митотическую активность, но дифференцируются они не в волоконца, а в клетки эпидермиса семенной кожуры, не образующих волоконца.

На 10-е сутки, когда не отмечено ни одного митоза, вариационная кривая объема ядер, имеет три вершины с классами $K_1=11 \text{ мкм}^3$, $K_2=18 \text{ мкм}^3$ и $K_3=37 \text{ мкм}^3$ (рис. 15, *е*). Объем ядер значительно уменьшается. Эта кривая не имеет класса ядер, соответствующего активным клеткам $K_1=65 \text{ мкм}^3$ (рис. 15, *а*). Но так как в третий основной класс вариационной кривой объема ядер входит незначительный процент клеток с объемом 65 мкм^3 , то деления этих клеток эпидермиса еще возможны. Вариационная кривая объема клеток на 10-е сутки сильно сдвинута вправо (рис. 17, *е*) и имеет три вершины, соответствующие классам $K_1=1200 \text{ мкм}^3$, $K_2=2400 \text{ мкм}^3$ и $K_3=4000 \text{ мкм}^3$. Эта вариационная кривая не имеет класса, соответствующего объему митотически активных клеток (рис. 15, *а*, *в*). В связи с тем, что на 10-е сутки значительно снизился объем ядер и увеличился объем клеток, величина цитоядерного отношения резко увеличилась. Вариационная кривая этого отношения очень растянута вправо и имеет 4 вершины, соответствующие классам $K_1=35$, $K_2=65$, $K_3=160$ и $K_4=400$ (рис. 18, *е*, для этой кривой шкала *Ig* нижнего ряда), указывая тем самым, что клетки эпидермиса находятся на разных стадиях дифференциации. Средняя величина цитоядерного отношения на 10-е сутки резко увеличивается (табл. 13). Таким образом, величина цитоядерного отношения

для делящихся клеток эпидермиса семязпочки хлопчатника относительно постоянна. Она зависит от участия ядер в митотическом цикле и от степени дифференциации делящихся клеток. В период дифференциации семязпочки после ее оплодотворения и на ранних фазах развития семени объем ядер митотически активных клеток не изменялся. Перед раскрытием цветка, когда ядра отдельных клеток удваивали свой объем, эти клетки утрачивали митотическую активность. Величина цитоядерного отношения может служить показателем состояния клеток — митотически активных, приступающих к дифференциации. Величина цитоядерного отношения выходит за норму, когда ядро или очень велико, или очень мало по отношению к объему клетки, что препятствует митотическому делению клетки (Trombetta, 1939, 1942). Клетки волоконца семязпочки хлопчатника дифференцируются из клеток эпидермиса с увеличенным вдвое объемом ядер и более низкой величиной цитоядерного отношения, а дифференциация волоконца подпушка и клеток семенной кожуры, не образующих волоконца, происходит из клеток с уменьшенным объемом ядер и большей величиной цитоядерного отношения (по сравнению с митотически активными клетками). Когда объем ядер у клеток эпидермиса в два раза меньше, чем средний объем ядер митотически активных клеток (65 мкм^3), эти клетки дифференцируются в волоконца подпушка с ядрами объемом 27 мкм^3 . Когда объем ядер уменьшается еще в два раза (11 мкм^3), то эти клетки дифференцируются в клетки эпидермиса, наружного слоя семенной кожуры хлопчатника, т. е. не вырастают в волоконца. Если принять, что митотически активные клетки эпидермиса находятся на разных ступенях дифференциации, то при снижении митотической активности этих клеток накануне цветения самые дифференцированные клетки теряют способность к делению и образуют волоконца на семязпочке хлопчатника. Процесс оплодотворения повышает митотическую активность клеток эпидермиса, и они прекращают дифференцироваться в волоконца.

В дифференцирующихся клетках эпидермиса цитоядерное отношение постоянно увеличивается за счет снижения объема ядра и увеличения объема вакуолизирующейся клетки. На 4-е сутки в дифференцирующихся клетках эпидермиса средние объемы классов ядер относятся друг к другу как 1:2; объем клеток, хотя и увеличивается, но имеет один класс. На 10-е сутки после цветения средний объем классов ядер и клеток относится как 1:2:4. Возможно, при дальнейшей дифференцировке появится новый класс ядер с уменьшенным объемом и класс клеток с увеличенным объемом, тогда отношение средних объемов классов ядер и клеток друг к другу будет 1:2:4:8. В нашем опыте в фазу растяжения волоконца ядра их удваивают объем, а ядра клеток эпидермиса в фазу растяжения ритмично снижают его.

ИЗМЕНЕНИЕ ЦИТОЯДЕРНОГО ОТНОШЕНИЯ КЛЕТОК
ЭПИДЕРМИСА И ВОЛОКОНЦА В СВЯЗИ С ИХ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ НА МИКРОПИЛЯРНОЙ ЧАСТИ
СЕМЯПОЧКИ ХЛОПЧАТНИКА

Волоконца, образующиеся отдельными клетками эпидермиса семяпочки хлопчатника, неодинаковы по длине на поверхности всей семяпочки. Уже на 3-и сутки после раскрытия цветка волокна, расположенные на халазальном конце семяпочки, в три раза превосходят длину волоконца, расположенных на микропилярном конце (Канаш, 1960). R. Jengar (1964), N. L. Person (1955), S. Koshal, N. Ahmad (1932), V. Munshi нашли значительные различия в физических свойствах волоконца, взятых с различных частей семени.

Степень выровненности волокна на поверхности семени представляет практический интерес, в связи с чем и изучались особенности дифференциации волоконца на микропилярном конце семяпочки. Визуально нами наблюдалось, что клетки эпидермиса на микропилярном конце в день цветения более крупные и более вакуолизированные, что свидетельствует о более ранней их дифференциации по сравнению с клетками средней части семяпочки. Однако по времени появления первых волоконца и интенсивности их роста микропилярная часть семяпочки отстает от средней (Власова, 1966 а, 1969 а). Чем же отличаются по дифференциации клетки эпидермиса и волоконца, средняя часть и микропилярный конец семяпочки?

У хлопчатника длина волоконца на микропилярном конце семени варьирует по длине в большей мере, чем в средней его части. Если в средней части семени из созревшей коробочки длина волоконца у сорта 108-Ф 29—32 мм, то у самого микропиле — 8—15 мм, а немного выше быстро возрастает до 15—20 мм. Клетки и ядра этих волоконца не отличаются по морфологии. Образующиеся волокна подпушка на микропилярном конце семени, также как и в средней части, имеют длину 1—2 мм, а иногда превосходят по длине волоконца подпушка средней части семени. Первые волокна появляются выше средней части семяпочки, т. е. сбоку халазы за несколько часов до цветения (в данном опыте, иногда и через несколько часов после раскрытия цветка), появление волоконца быстро распространяется на среднюю часть семяпочки и медленнее — на ее микропилярный конец, поэтому микропилярный конец семяпочки всегда отстает по времени появления волоконца. Первые волокна подпушка также появляются на халазе сбоку, т. е. выше средней части семяпочки, и постепенно распространяются на среднюю часть семяпочки. Совершенно не ясно в какое время появляются первые волокна подпушка на микропилярном конце семяпочки.

Митотическая активность клеток эпидермиса на микропилярном конце семяпочки ниже, чем на средней ее части, но в течение нескольких суток находится почти на одном уровне (рис. 19) и лишь незначительно возрастает на 2-е сутки после раскрытия цветка, а на 8-е сутки резко падает. Средний процент митотически активных клеток по часам фиксации был следующим: за сутки до цветения 2,44, в день цветения — 2,49, на 2-е сутки — 2,8, а на 5, 6, 7 и 8-е соответственно — 2,26, 2,51, 2,10 и 0,50. Процент волоконца на 2-е сутки после раскрытия цветка был большим в средней части семяпочки (около 16), а на микропилярном конце — меньшим (2,6).

Вариационная кривая объема ядер за 12 суток до цветения имеет три вершины с тремя основными классами, средняя величина которых равна $K_1=25 \text{ мкм}^3$, $K_2=65 \text{ мкм}^3$, $K_3=133 \text{ мкм}^3$ (рис. 20, а). Эта кривая отличается от подобной кривой средней части семяпочки тем, что последняя не имела класса ядер со средним объемом 25 мкм^3 , хотя она имела наибольший процент этих ядер. За счет этого уменьшилась (хотя и не достоверно $t=1,8$) средняя величина объема ядер, которая на микропилярном конце равна 1,768 (табл. 14) и в средней части — 1,816 (табл. 13). Аналогичная вариационная кривая объема ядер получена за 9 час. до цветения (рис. 20, б), поэтому средняя величина объема ядер также не изменилась (табл. 14).

Кривая объема клеток за 12 суток до цветения была одновершинная, с одним основным классом $K_1=650 \text{ мкм}^3$ (рис. 21, а). По сравнению со средней частью эта кривая более растянута, а ее основной класс имел немного большую среднюю величину — 650 мкм^3 (для средней части 600 мкм^3), хотя средние объемы

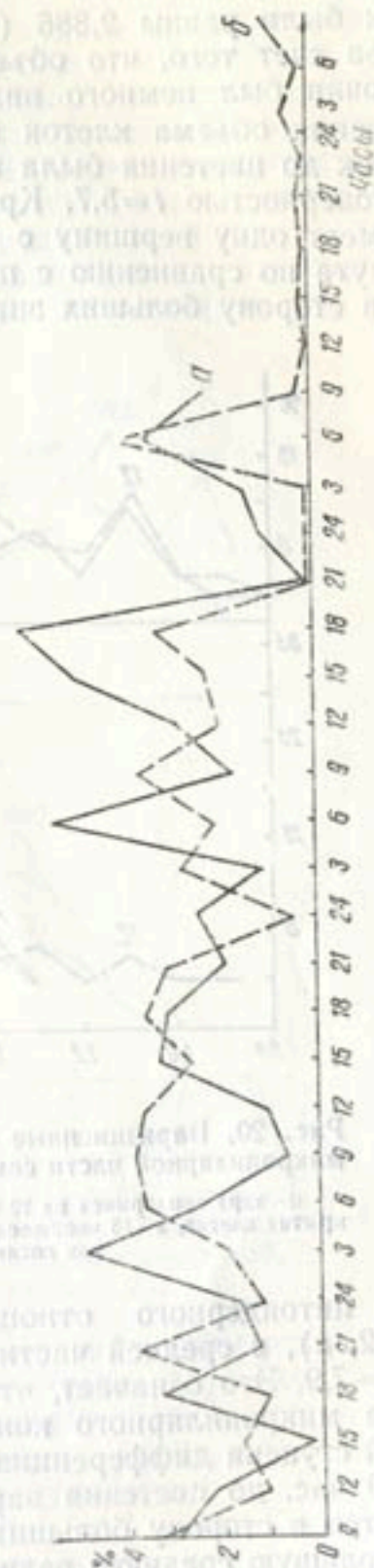


Рис. 19. Митотическая активность клеток эпидермиса микропилярной части семяпочки.
а — сутки до цветения и двое суток после раскрытия цветка, б — на 5—8-е сутки.

клеток были равны 2,886 (табл. 14) и 2,880 (табл. 13). Вероятно за счет того, что объем ядер на микропилярном конце семязпочки был немного ниже, а также наблюдалась тенденция увеличения объема клеток величина цитоядерного отношения за 12 суток до цветения была выше, чем в средней части семязпочки с достоверностью $t=5,7$. Кривая величины цитоядерного отношения имеет одну вершину с основным классом $K_1=16$, она более растянута по сравнению с подобной кривой средней части и смещена в сторону больших значений. Так, на микропилярном конце

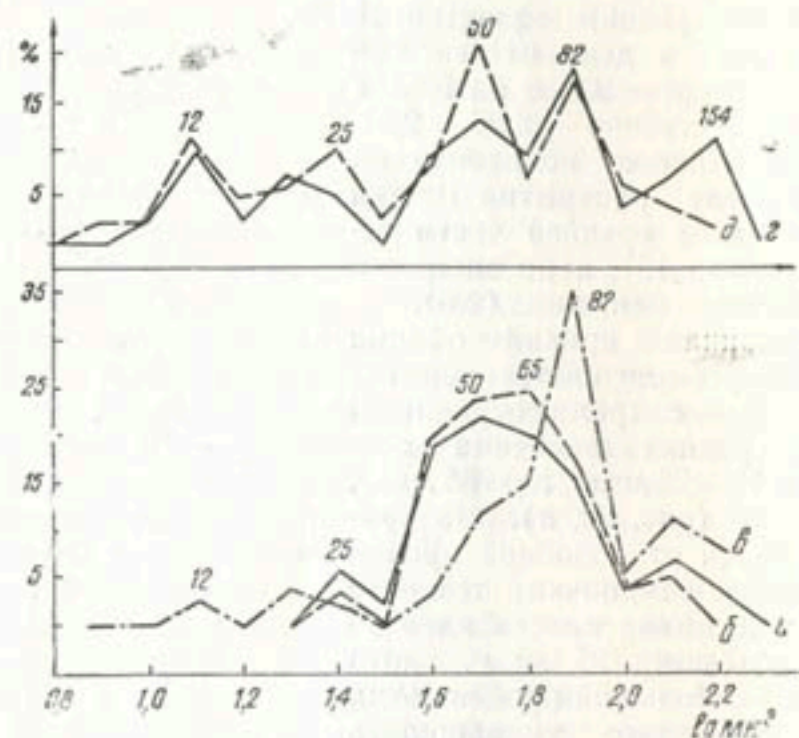


Рис. 20. Вариационные кривые объема ядер эпидермиса микропилярной части семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф.

а — ядра эпидермиса за 12 суток до цветения, б — за 9 час. до раскрытия цветка, в — 18 час. после раскрытия цветка, г — 48 час., д — 4 суток после раскрытия цветка.

кривая цитоядерного отношения была в пределах 0,4—2,0 (рис. 22, а), в средней части — 0,5—1,4, с одним основным классом $K_1=7,9$. Это означает, что митотически активные клетки эпидермиса микропилярного конца семязпочки находятся на более высокой ступени дифференциации.

За 9 час. до цветения вариационная кривая объема клеток сдвигается в сторону больших значений, а основной класс клеток имеет большую среднюю величину $K_1=765 \text{ мкм}^3$ (рис. 21, б). Достоверно возрастает средний объем клеток (табл. 14). Средняя величина цитоядерного отношения увеличивается незначительно (табл. 14), а вариационная кривая цитоядерного отношения смещается в сторону больших значений, хотя остается с той же сред-

ней величиной основного класса $K_1=16$. В это время появляются волокна в средней части семязпочки, а на микропилярном конце их не наблюдалось, они появились лишь через 18 час. после раскрытия цветков, т. е. на 27 час. позже. Кривая объема ядер эпидермиса через 18 час. после открытия цветка была очень растянута, появились ядра с объемом 12 мкм^3 , увеличился процент ядер с объемом 133 мкм^3 , а основной класс митотически активных ядер сдвинулся вправо, и средняя величина его повысилась до 82 мкм^3 (рис. 20, в). Основным классом вариационной кривой объема клеток также сдвинулся вправо (рис. 21, в), но

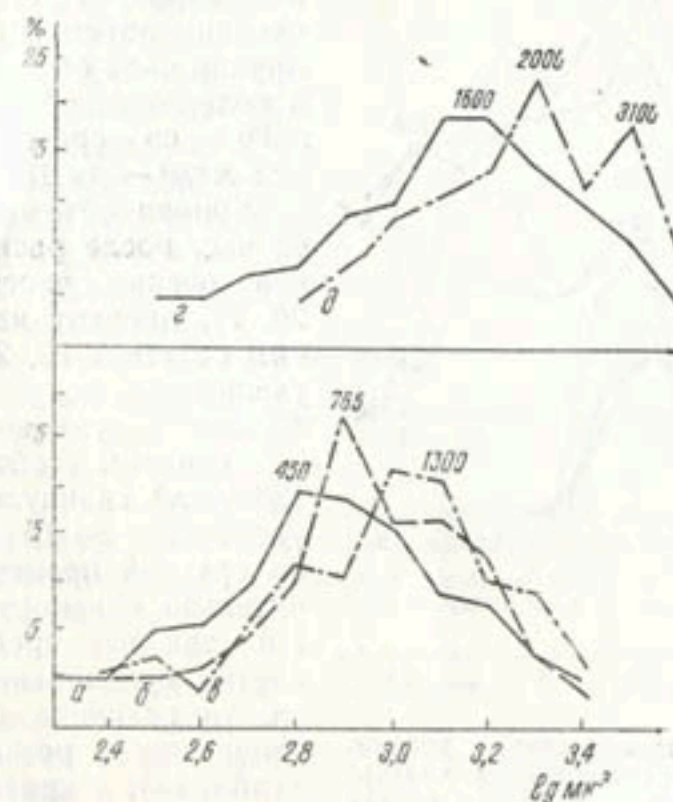


Рис. 21. Вариационные кривые объема клеток эпидермиса микропилярной части семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф. Значения кривых а, б, в, г, д те же, что и на рис. 20.

так как увеличилось число клеток с меньшим объемом клеток, то средний объем клетки не изменился (табл. 14). Хотя средний объем ядра в этой пробе немного увеличился, средняя величина цитоядерного отношения не изменилась (табл. 14). Вероятно, это объясняется тем, что в это время появились клетки волокна, а клетки, способные образовать их, имели увеличенные ядра, которые вошли в класс со средним объемом ядер 133 мкм^3 , поэтому увеличился процент соответствующего класса. Мало изменилась также и кривая цитоядерного отношения (рис. 22, в). При появлении волокон в средней части семязпочки за счет

образования нового класса ядер с объемом 150 мкм^3 средняя величина цитоядерного отношения снизилась по сравнению с предыдущей пробой.

Кривая объема ядер появившихся клеток волоконца через 18 час. имеет небольшой процент ядер с объемом 25 и 50 мкм^3 и большой процент ядер с объемом 154 мкм^3 . Создается впечатление, что на микропилярном конце семязпочки в волоконца начинают одновременно дифференцироваться клетки со средним объемом ядер 25 и 133 мкм^3 (рис. 23, а). Некоторые ядра волоконца, образующиеся из ядер со средним объемом 25 мкм^3 , увеличили свой объем до 50 мкм^3 , а волоконец, образующиеся из ядер со средним объемом 133 мкм^3 — до 154 мкм^3 .

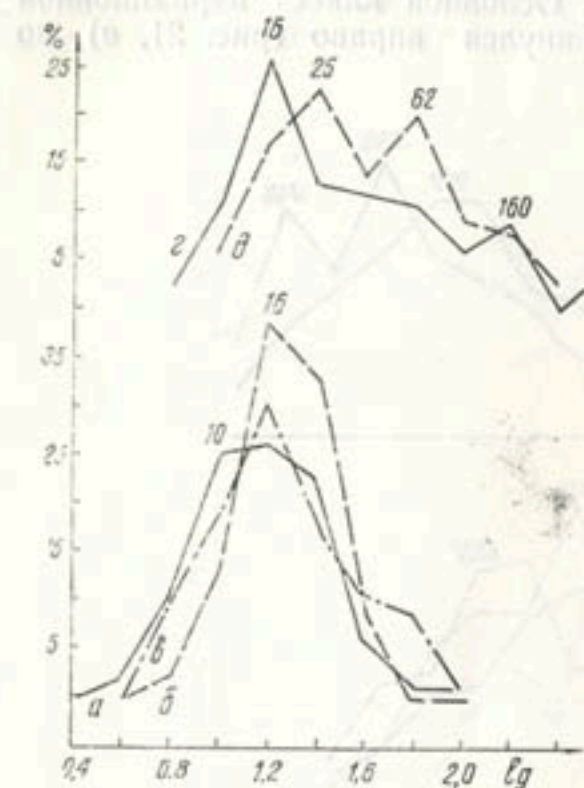


Рис. 22. Вариационные кривые величины цитоядерного отношения в эпидермисе микропилярной части семязпочки хлопчатника сорта 108-Ф. Значения кривых а, б, в, г, д те же, что и на рис. 20.

Кривая объема ядер волоконца через 48 час. имела ядра со средним объемом 25—50 и 100 мкм^3 и меньший процент ядер со средним объемом 154 и 180 мкм^3 (рис. 23, б). Так как мы измеряли ядра волоконца, расположенные первыми от семязпочки, то, судя по кривой объема ядер, через 48 час. происходит образование волоконца (т. е. рост клеток эпидермиса, способных образовать волоконец) из клеток со средним объемом ядер 25 и 133 мкм^3 . Поэтому вариационная кривая объема ядер эпидермиса имела класс со средним объемом 154 мкм^3 , по-видимому, это ядра клеток, образующих волоконца, но они не увеличились в данной пробе до видимых волоконца и вошли в выборку клеток эпидермиса. Следовательно, появление

волоконца на микропилярном конце семязпочки в данном опыте происходит постепенно с 18 до 48 час. после цветения, а, возможно, и в течение нескольких последующих часов.

Следующая проба исследовалась через 4 суток после раскрытия цветка. В этот период в средней части семязпочки появились волоконец подпушка. Вариационная кривая объема ядер эпидермиса на 4-е сутки (рис. 20, д) по сравнению с предыдущей пробой имела больший процент ядер с меньшим средним их объемом 12, 25 и 50 мкм^3 и не имела класса ядер со средним объемом 133 мкм^3 и более, хотя небольшой процент таких ядер входил в класс со средним объемом 82 мкм^3 .

На основании этой кривой можно сделать вывод, что в этот период не образуется новых волоконца с объемом ядер 133 и 154 мкм^3 , а образование волоконца из клеток со средним объемом ядер 25 мкм^3 продолжается. Кривая объема клеток на 4-е сутки сдвинулась в сторону больших значений (рис. 21, д), а средняя величина клетки достоверно увеличилась, поэтому, хотя средний объем ядра почти не изменился, различия в величине цитоядерного отношения приближаются к достоверным (табл. 14).

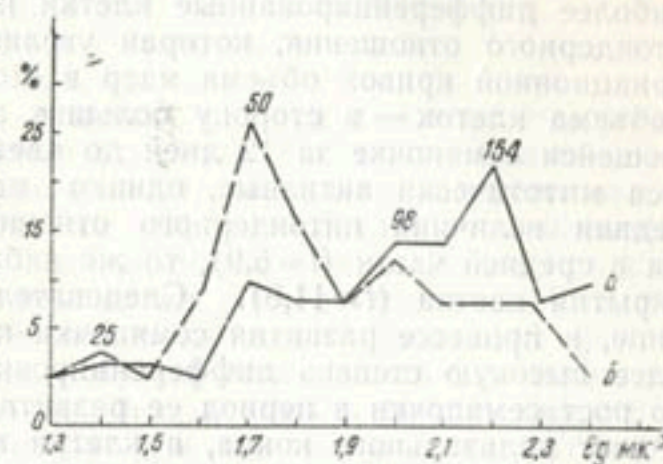


Рис. 23. Вариационные кривые объема ядер волоконца микропилярной части семязпочки.

а — ядра волоконца через 18 час. после цветения, б — ядра волоконца через 48 час. после цветения.

На 8-е сутки после цветения вариационная кривая объема ядер сдвинулась в сторону меньших значений, а средний объем ядра достоверно снизился (табл. 14). Кривая объема клеток сходна с кривой распределения клеток на 4-е сутки, но имелось больше клеток с меньшим объемом. Так как объем ядер снизился в большей степени, чем средний объем клетки, средняя величина цитоядерного отношения увеличилась незначительно (табл. 14).

На 10-е сутки средний объем клеток снизился не достоверно по сравнению с 8-ми сутками (табл. 13), но достоверно снизился по сравнению с 4-ми сутками ($t=3,7$). Продолжал также снижаться и объем ядер. Средняя величина цитоядерного отношения по сравнению с 8-ми сутками увеличилась недостоверно ($t=2,4$), а по сравнению с 4-ми сутками — с достоверностью $t=4,3$. На первый взгляд кажется парадоксальным уменьшение объема клеток на 8—10-е сутки после раскрытия цветка, так как в средней части семязпочки измеряли клетки до 10-дневного возраста, и объем их про-

должал увеличиваться. Происходит это потому, что, начиная с 5—6 суток после раскрытия цветка, в клетках эпидермиса семяпочки появляется коричневое окрашивание. Эти клетки давали интенсивную реакцию на дубильные вещества. Постепенно и в клетках микропилярного конца семяпочки появлялось коричневое окрашивание. В этих клетках уменьшалась вакуоль, происходила их дегидратация. Объем ядер в этих клетках снижался, они плохо просматривались и их трудно было измерять. Величина цитоядерного отношения их резко возрастала.

Клетки эпидермиса делятся при различной дифференциации, наиболее дифференцированные клетки имели большую величину цитоядерного отношения, которая увеличивалась за счет сдвига вариационной кривой объема ядер в сторону меньших значений, а объема клеток — в сторону больших значений. Хотя в формирующейся семяпочке за 12 дней до цветения все клетки эпидермиса митотически активные, однако на микропилярном конце средняя величина цитоядерного отношения достоверно выше, чем в средней части ($t=5,9$), то же наблюдалось и за 9 час. до открытия цветка ($t=11,8$). Следовательно, на микропилярном конце, в процессе развития семяпочки клетки эпидермиса имеют более высокую степень дифференцировки. Это объясняется тем, что рост семяпочки в период ее развития происходит в основном за счет халазального конца, а клетки противоположного конца (микропилярного) имеют меньшую митотическую активность, они более дифференцированы и раньше вступают в фазу растяжения. Судя по вариационной кривой объема клеток за 9 час. до раскрытия цветков (сдвиг кривой вправо) и увеличению среднего объема основного класса до 765 мкм^3 , можно предположить, что в это время, а возможно и раньше, отдельные клетки эпидермиса теряют митотическую активность и начинают дифференцироваться, вступая в фазу растяжения. К этому периоду объем ядра не изменяется, так как средняя величина их одинакова и вариационная кривая не дает нового класса ядер, как в средней части семяпочки, поэтому увеличение объема клеток идет очень медленно по сравнению с подобными клетками средней части семяпочки. Волоконца на микропиле появляются на 27 час. позже, чем в средней части, причем сдвиг появления волоконца во времени от средней к микропилярной части идет постепенно.

Анализируя кривые объема ядер за 12 суток и за 9 час. до раскрытия цветков, мы установили, что они имели небольшой класс ядер со средним объемом 133 мкм^3 , несколько больший процент подобных клеток наблюдался и в средней части семяпочек за 12 дней, хотя они и не четко обособились в особый класс.

За 9 час. до цветения в средней части в момент появления волоконца образовался новый класс ядер со средним объемом 150 мкм^3 . В микропилярной части в момент появления волоконца процент ядер со средним объемом 133 мкм^3 увеличился (рис. 20, а, б, в). Таким образом, имея большую вариабельность ядер

митотически активных клеток эпидермиса по степени их дифференцированности на микропилярном конце в волоконец одновременно дифференцируются как ядра, входящее в класс со средним объемом 25 мкм^3 , так и ядра, входящие в класс со средним объемом 133 мкм^3 . Об этом свидетельствует и форма кривых объема ядер появившихся волоконцев. В средней части она одновершинная, очень узкая, предел ее колебания $1,9—2,5$ (все 100% волоконцев относятся к этому классу). На микропилярном конце семяпочки вариационная кривая объема ядер волоконцев очень растянута, предел ее колебания $1,3—2,4$, она сдвигается в основном в сторону меньших значений. Но больший процент (около 70) ядер волоконцев относится к основному классу со средним объемом $K_2=154 \text{ мкм}^3$ (рис. 22, а).

F. Scheffield (1936) отмечал, что процесс оплодотворения стимулирует деление клеток эпидермиса. По нашим данным, процесс оплодотворения повышает митотическую активность клеток эпидермиса и прекращает их дифференциацию в волоконец (Власова, 1971 а). В зоне с повышенным митозом клеток эпидермиса происходит более интенсивный рост волоконцев (Власова, 1966 а, 1969 а). Но все эти данные касались в основном средней части семяпочки. На микропилярном конце семяпочки митотическая активность клеток эпидермиса за сутки до цветения ниже, чем в средней части семяпочки, так как средний процент митотически активных клеток по часам фиксации для микропиле 2,4, для средней части — 3,3. Если в день цветения в средней части митотическая активность возрастала почти в 3 раза (9,3%), то в микропилярной — лишь до 2,5%, а на 2-е сутки — до 2,8%. Клетки на микропилярном конце более дифференцированные, они имеют более высокую величину цитоядерного отношения, и, очевидно, процесс оплодотворения в меньшей степени влияет на увеличение их митотической активности. В этой зоне с меньшей митотической активностью наблюдается и медленный рост клеток волоконцев. Очевидно, отдельные клетки эпидермиса на микропилярном конце раньше теряют способность к делению, но так как рост их более медленный, то образующиеся этими клетками волоконец появляются позднее. Следовательно, если в средней части семяпочки волоконец появляются до оплодотворения, а оплодотворение стимулирует их рост, то на микропилярном конце клетки, способные образовать волоконец, появляются, раньше, чем в средней части, а процесс оплодотворения, стимулируя их рост, способствует появлению волоконцев. Таким образом, процесс оплодотворения является определенным толчком для появления клеток волоконцев на микропилярном конце семяпочки, так как они появляются через 18 час. после оплодотворения, в это время средний объем клеток эпидермиса почти не изменился, а объем ядер достоверно увеличился, поэтому и средняя величина цитоядерного отношения не возрастает. В период оплодотворения на микропиле имеются классы ядер, способные образовать воло-

конца волокна и волоконец подпушка (133 мкм^3 и 25 мкм^3), они появляются одновременно, т. е. волоконец волокна на 27 час. позже, а волоконец подпушка на 80 час. раньше, чем в средней части семяпочки. Теперь стала ясна и мысль F. Scheffield (1936), который указывал, что волоконец лянты и подпушка можно найти перемешанными на тех площадях, где волоконец развиваются только через несколько дней после опыления.

Если провести сравнение вариационных кривых объема ядер через 48 час. на микропилярном конце и через 4 суток в средней части семяпочки, то они оказываются почти аналогичными по колебанию их объемов и по процентному распределению ядер. Различия их средних величин также недостоверно ($t=1,3$). На микропилярном конце средний объем клеток больше, соответственно больше и величина цитоядерного отношения с $t=19,6$, свидетельствующие о том, что клетки эпидермиса на микропиле через 2 суток после цветения, более дифференцированы, чем на 4-е сутки в средней части семяпочки. При сравнении объема клеток и величины цитоядерного отношения видно, что клетки микропилярного конца через двое суток сходны с клетками средней части семяпочки на 8-е сутки после цветения. Заложение наружного интегумента у этого сорта отмечается за 18 дней до цветения, а микропиле становится сформированным за 10 дней до цветения (Романов, Власова, 1961). Нарастание интегумента происходит в основном на халазе, а заложившиеся первоначально клетки эпидермиса постепенно отходят к микропиле. Учитывая все это, можно считать, что различия в периоде образования клеток эпидермиса боковой части халазы и микропилярных клеток почти совпадают с периодом различия их по степени дифференциации. В центре халазы остается группа клеток эпидермиса, по своей дифференциации сходная с микропилярными клетками, которые совпадают и по времени их образования. Следовательно, в процессе формирования семяпочки предопределяется дифференциация клеток эпидермиса в волоконец.

По вариационной кривой объема ядер волоконцев через 48 час. (рис. 22, б) видно, что она имела около 75% образовавшихся волоконцев со средним объемом 25 мкм^3 и только 25% относилось ко второму классу ядер со средним объемом 150 мкм^3 . Это процентное изменение объема ядер волоконцев по сравнению с волокнами пробы, взятой через 18 час., объясняется тем, что мы измеряли волоконец, расположенные первыми от микропиле. Поэтому через 48 час. были измерены вновь образовавшиеся волоконец, которые представляли в основном волоконец подпушка, сходные с волокнами средней части на 4—8-е сутки. Следовательно, от средней части семяпочки к микропилярной постепенно теряется способность клеток эпидермиса образовывать волоконец волокна, а ближе к семяножке вообще теряется способность образовывать волоконец. Причем величина зоны семяпочки, на которой теряется способность клеток образовывать

волоконца, колеблется в зависимости от условий года, в частности от условий опыления и оплодотворения. Чем быстрее развивается семяпочка, тем быстрее дифференцируются клетки эпидермиса и тем большая доля их одновременно теряет способность к делению. Но чем активнее процесс опыления и оплодотворения, чем выше митотическая активность клеток эпидермиса, тем интенсивнее рост волоконцев и тем дальше эта зона распространится на микропилярную часть семяпочки.

На 8-е и 10-е сутки после раскрытия цветков средний объем клеток на микропилярном конце уменьшается и клетки эпидермиса заканчивают одну из ступеней дифференциации — фазу растяжения, они становятся специализированными клетками. В процессе дифференцировки клеток эпидермиса наблюдается как увеличение их объема, так и снижение его. Видимо, в средней части снижение происходит после 10 дней. Такое явление было отмечено V. Trombetta (1939) для клеток волосков томата, с возрастом растений размеры которых уменьшались, а размеры ядер уменьшались в еще большей степени, что автор объясняет старением клеток и снижением их метаболической активности. Таким образом, величина цитоядерного отношения в нашем исследовании явилась показателем состояния клеток, находящихся в митотическом цикле, приступивших к дифференциации и находящихся на более высокой ступени дифференциации.

Для многих тканей животных показано, что форма и размер ядер не являются постоянными и изменяются в процессе жизнедеятельности клеток в зависимости от их функционального состояния (Вермель, 1940; Жинкин, 1962; Алов, 1964; Бродский, 1966; Хесин, 1967). Результаты наших исследований подтвердили имеющиеся данные других исследователей, свидетельствующие о том, что процесс дифференциации клеток, клеточных популяций и тканей может характеризоваться изменением соотношения ядра и клетки во времени, используя при этом величину цитоядерного отношения для характеристики процесса дифференциации (Вермель, 1940; Trombetta, 1939, 1942; Синнот, 1963; Залкинд, 1968; Евгеньева, 1970; и др.). Клеточная дифференцировка сопровождается сдвигом цитоядерного отношения в сторону ядра или клетки. Примером может служить установленный нами сдвиг цитоядерного отношения в сторону ядра при дифференциации клеточной популяции волоконцев, и в сторону цитоплазмы — при дифференциации клеточной популяции эпидермиса, не образующей волоконцев.

Таким образом, семяпочка представляет собой весьма совершенную с гистологической точки зрения тканевую систему, с пространственно строго ориентированной дифференциацией образующих ее клеточных элементов, в которой довольно рано выделяется особая «рабочая» меристемная зона, за счет которой в основном нарастают ткани семяпочки в период ее развития и в ранний период развития семени. В онтогенезе семяпочки,

еще в период ее организации и интенсивного деления клеток кроющих тканей, происходит постепенная дифференциация митотически активных клеток эпидермиса и предопределяется дифференциация клеток эпидермиса в волоконец. Впоследствии процесс оплодотворения дает стимул для интенсивного развития покровов семени, что является одновременно стимулом для развития и роста волоконец. Следовательно, уже на ранних этапах морфогенеза семяпочки возникают топографические различия клеток наружного эпидермиса по их митотической активности. Своеобразие процесса дифференцировки эпидермиса заключается в том, что наибольшую митотическую активность сохраняют клетки эпидермиса, расположенные ближе к меристемной зоне, которая постепенно снижается к микропилярному концу семяпочки, где раньше проявляются признаки дифференциации клеток. Еще F. Scheffield (1936) отметил интересное и совершенно необычное явление в эпидермисе семяпочки хлопчатника, где происходит смешение вполне дифференцированных клеток волоконец с меристемными клетками. Что касается камбия и первичной меристемы, то там клетки остаются совершенно недифференцированными до тех пор, пока все находящиеся в непосредственном соседстве с ними клетки не прекращают деления. Действительно, митотически активные клетки эпидермиса и дифференцирующиеся в волоконец не имеют пространственного разделения на семяпочке в целом и отдельных ее частях, они оказываются смешанными.

При дифференциации же клеток, эпидермиса, не образующих волоконец, сохраняется закономерность, характерная для меристемы. Митотическую активность теряют вначале клетки на микропилярном конце семяпочки, т. е. самые дальние клетки от порождающей их меристемы, затем постепенно эта зона перемещается к средней части семяпочки.

Изучение кинетики клеточных популяций волоконец волокна и подпушка показало, что хотя эти клетки оказываются смешанными с митотически активными клетками, однако первое появление их имеет определенную локализацию на семяпочке, которая постепенно перемещается. Перемещение локализации волоконец волокна в процессе дифференциации происходит от боковой части халазы к микропилярной, причем скорость перемещения различна у отдельных видов и форм хлопчатника, что обусловлено генетически, а также может изменяться под влиянием внешних факторов среды. Локализация первых волоконец подпушка происходит у микропиле и в центре халазы, затем с боковой части халазы и постепенно перемещается к средней части семяпочки.

Различие в дифференцировке и росте волоконец волокна и подпушка обуславливается изменением соотношений между клетками, вступающими в новый митотический цикл, и клетками, выходящими из митотического цикла. Как показано в третьей

главе, волоконец волокна в каждой части семяпочки имеют одинаковую длину, вследствие того, что в каждой части семяпочки при кратковременном образовании волоконец волокна соотношение митотически активных клеток эпидермиса и вышедших из митотического цикла сохраняется относительно постоянным. Появление волоконец подпушка по времени очень растянуто, за этот период соотношение митотически активных клеток и вышедших из митотического цикла резко изменяется, оно сдвигается в сторону увеличения числа клеток вышедших из митотического цикла, поэтому волоконец подпушка имеют очень медленный рост и различную длину в определенной части семяпочки.

Первоначальная локализация, скорость и направление перемещения волоконец волокна и подпушка на поверхности семяпочки на первый взгляд кажутся совершенно различными, однако переход клеток к дифференциации и образование волоконец волокна и подпушка происходит последовательно, сохраняя определенную закономерность, что обеспечивается определенной последовательностью снижения митотической активности и полной утратой ее клетками эпидермиса. Эта особенность проявляет сходство в морфогенезе семяпочки и семени для всех видов и форм хлопчатника, имеющих опушенные семена.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА СЕМЯПОЧКИ ГОЛОСЕЯННОЙ БЕЗВОЛОКНИСТОЙ ФОРМЫ ХЛОПЧАТНИКА А-720

Изучение изменения объемов ядер, клеток и рассчитанной величины цитоядерного отношения эпидермиса хлопчатника сорта 108-Ф позволило установить определенные закономерности дифференциации клеток эпидермиса и волоконец (Власова, 1971а, 1973). Представляло интерес выяснить некоторые особенности дифференциации клеток эпидермиса формы А-720. На поверхности семени этой формы не образуется волоконец волокна и волоконец подпушка. Митотически активные ядра эпидермиса формы А-720 морфологически не отличаются от ядер сорта 108-Ф. З. М. Муратов (1957) не обнаружил различий в строении клеток эпидермиса голосемянной формы и сорта 108-Ф.

Семяпочки фиксировали за 9 час. до цветения, 18 час. после цветения, затем через 2—3 суток после цветения. Измерение клеток эпидермиса проводили на халазе, средней и микропилярной частях семяпочки, все расчеты сделаны по методике, описанной выше. Мы полагали, что в какой-то период образуется класс клеток с увеличенным вдвое объемом ядер, увеличение которых дальше не происходит, поэтому эти клетки не вырастают в волоконец, хотя по природе они являются волокнообразующими. В халазальной части семяпочки кривые процентного распределения клеток в исследованные часы с небольшими отклонениями имели сходное колебание кривых в пределах 2,6—3,4 и содер-

жали в основном один класс со средним объемом клеток 1000 мкм^3 . Через 18 час. после опыления незначительно увеличился средний объем клеток (табл. 15).

В средней части семязпочки за 9 час. до цветения кривая объема клеток имеет две вершины со средним объемом $K_1=1000 \text{ мкм}^3$ и $K_2=500 \text{ мкм}^3$. В последующие часы вариационные кривые сдвигаются в сторону меньших значений.

В микропилярной части семязпочки за 9 час. до цветения основной класс клеток сдвинут в сторону меньших значений по сравнению с кривой средней части, средний объем его клеток 800 мкм^3 . Через 18, 48 и 72 часа после цветения, колебание кривых объема клеток находится в этих же пределах—2,0—3,4. Так, как у семязпочки клетки очень крупные, а немного выше они резко уменьшаются в объеме, то на микропилярной зоне выявилась большая вариабильность колебания объема клеток. В зависимости от того, как прошел срез по отношению к семязпочке, колеблются и средние величины клеток (табл. 15).

Во всех пробах халазальной части ядра имеют два основных класса, больший процент ядер со средним объемом $K_1=80 \text{ мкм}^3$ и меньший класс со средним объемом ядер $K_2=120 \text{ мкм}^3$. Через 18 час. после цветения достоверно увеличился средний объем ядер по сравнению с пробой за 9 час. до цветения (табл. 15).

Кривая процентного распределения ядер в средней части семязпочки за 9 час. до цветения сходна с кривой халазы. Через 18, 48, 72 часа после цветения кривые объема ядер сдвигаются в сторону меньших значений и становятся очень растянутыми; в пределах 0,6—2,4. На 2-е и 3-и сутки снижается средний объем ядер (табл. 15).

В микропилярной части кривые распределения объема ядер всех проб по сравнению со средней частью семязпочки еще больше сдвинуты в сторону меньших значений. Средний объем ядер на микропилярном конце семязпочки достоверно снизился (табл. 15).

Кривые величины цитоядерного отношения на халазе по всем пробам находятся в пределах 0,6—1,7. За 9 час. до цветения отмечены три вершины со средней величиной цитоядерного отношения 8, 13 и 20. Имеется небольшой процент клеток со средней величиной цитоядерного отношения 32 (рис. 24, а, б, в, г). Через 18 час., когда средний объем клеток почти не изменился, а средний объем ядер достоверно увеличился, средняя величина цитоядерного отношения достоверно снизилась (табл. 15). Вершины кривой этой пробы сдвигаются влево, средняя величина цитоядерного отношения 6,2—10,0 и 16,0, отсутствуют ядра со средней величиной цитоядерного отношения 32 (рис. 24, б). По-видимому, процесс оплодотворения, начиная с роста пыльцевых трубок, повышает митотическую активность клеток эпидермиса, что приводит к увеличению среднего объема ядер и снижению средней величины цитоядерного отношения. Через 18 час. все

Таблица 15

Средний объем ядер и клеток эпидермиса ($1g \text{ мкм}^3$) и средняя величина их цитоядерного отношения ($1g$) по частям семязпочки голоосемянной безволокнистой формы хлопчатника

Сроки взятия проб	Часть семязпочки	Объем клеток		Объем ядра		Цитоядерное отношение	
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
За 9 час. до цветения	Халазальная	$2,968 \pm 0,0187$		$1,826 \pm 0,0139$		$1,166 \pm 0,0277$	
18 час. после цветения	Халазальная	$3,009 \pm 0,0181$	1,5	$1,971 \pm 0,0158$	6,8	$1,027 \pm 0,0184$	4,1
48 час. после цветения	Халазальная	$2,988 \pm 0,0185$	0,4	$1,887 \pm 0,0168$	4,6	$1,106 \pm 0,01964$	3,0
3 суток после цветения	Халазальная	$3,042 \pm 0,0163$	1,5	$1,905 \pm 0,0198$	0,7	$1,142 \pm 0,0192$	1,3
За 9 час. до цветения	Средняя	$2,886 \pm 0,0184$		$1,902 \pm 0,0161$		$0,985 \pm 0,0208$	
18 час. после цветения	Средняя	$2,784 \pm 0,0180$	3,9	$1,743 \pm 0,0301$	4,7	$1,078 \pm 0,0287$	3,0
48 час. после цветения	Средняя	$2,554 \pm 0,0175$	9,2	$1,399 \pm 0,0284$	8,3	$1,094 \pm 0,0292$	0,4
3 суток после цветения	Средняя	$2,546 \pm 0,0267$	0,2	$1,455 \pm 0,0297$	1,3	$1,133 \pm 0,0242$	1,0
За 9 час. до цветения	Микропилярная	$2,762 \pm 0,0221$		$1,435 \pm 0,0336$		$1,316 \pm 0,0327$	
18 час. после цветения	Микропилярная	$2,938 \pm 0,0230$	5,3	$1,285 \pm 0,02874$	3,8	$1,658 \pm 0,0313$	7,5
48 час. после цветения	Микропилярная	$2,563 \pm 0,0237$	11,2	$1,157 \pm 0,02629$	3,3	$1,455 \pm 0,0274$	4,8
3 суток после цветения	Микропилярная	$2,898 \pm 0,0265$	9,3	$1,398 \pm 0,0189$	7,1	$1,586 \pm 0,0280$	3,5

клетки митотически активны и колебание кривой цитоядерного отношения находится в пределах 0,6—1,4. Кривая очень сходна с подобной кривой сорта 108-Ф, которая находилась в пределах 0,4—1,4. На 2-е и 3-и сутки (рис. 24, в, г) кривые распределения величины цитоядерного отношения имеют тот же предел колебания (0,5—1,7), как и за 9 час. до цветения, но по сравнению с 18 час. сдвинуты в сторону больших значений.

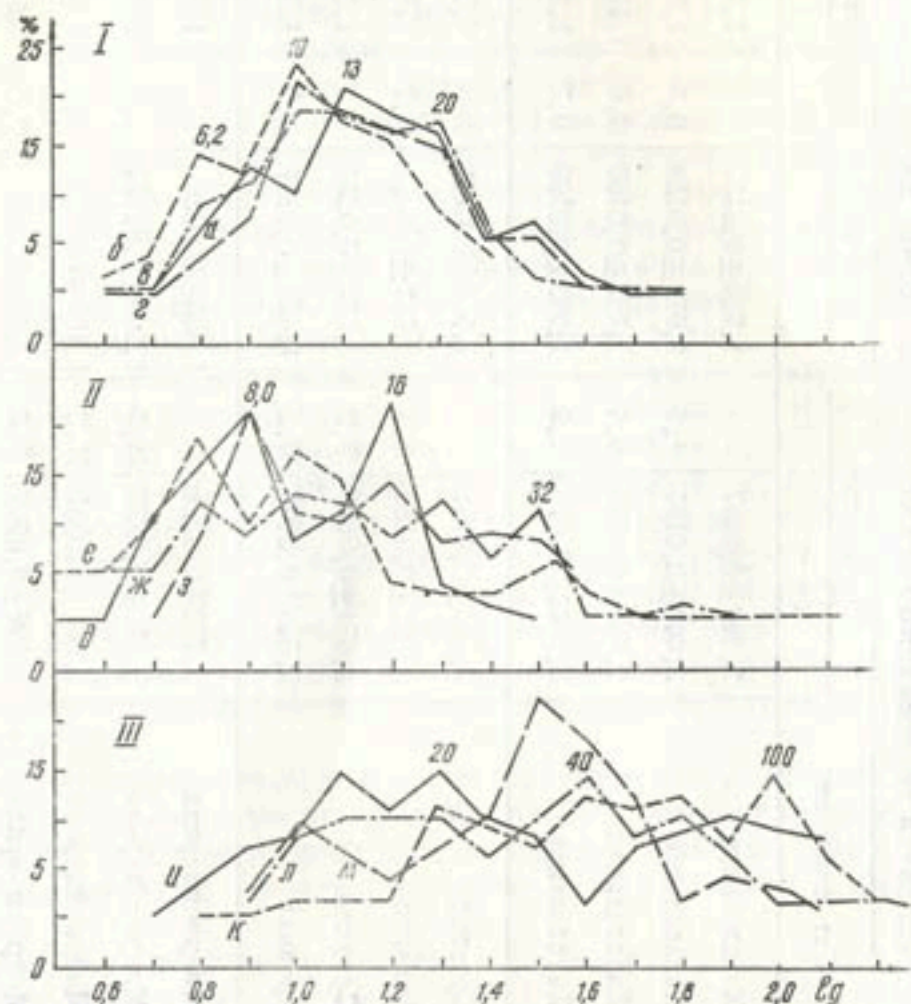


Рис. 24. Вариационные кривые величины цитоядерного отношения в эпидермисе голой семанной безволокнутой формы А-720.

Части семпочки: I—халазальная, II—средняя, III—микропиллярная.

Средняя величина цитоядерного отношения по сравнению с 18 час. увеличивается, но остается меньшей по сравнению с 9 час.

В средней части семпочки за 9 час. до цветения имеются два четких класса со средней величиной $K_1=8,0$ и $K_2=16,0$ (рис. 24, д). Через 18 час. средний объем клеток и ядер снижается по сравнению с пробой за 9 час. до цветения, средняя величина цитоядерного отношения увеличивается недостоверно (табл. 15). В этой пробе два класса со средней величиной цито-

ядерного отношения $K_1=8$ и $K_2=16$ сдвинулись в сторону меньших значений, средние величины их вершин стали равны 6,2 и 10,0. Появился небольшой процент клеток со средней величиной цитоядерного отношения 32. На основании этих сдвигов кривой влево можно предположить, что процесс оплодотворения увеличивает митотическую активность клеток и в средней части семпочки, но цитоядерное отношение клеток, вышедших из митотического цикла, возрастает до 32, хотя эти клетки составляют в этой пробе всего 5%.

На 2-е и 3-и сутки средняя величина цитоядерного отношения увеличилась недостоверно (табл. 15), но кривые (рис. 24, ж, з) незначительно сдвинулись вправо, увеличился процент клеток с цитоядерным отношением 32, появился небольшой процент клеток со средней величиной цитоядерного отношения 64; следовательно, в этих пробах увеличился процент клеток, вышедших из митотического цикла.

В микропиллярной части семпочки за 9 час. до цветения средняя величина цитоядерного отношения достоверно выше, чем на халазе ($t=5,1$), кривая цитоядерного отношения по сравнению с халазой и средней частью семпочки сдвинута вправо, она имеет вершины со средней величиной 13 и 20; кроме того, появилась вершина со средней величиной цитоядерного отношения 80 (рис. 24, и). В следующих пробах кривые величины цитоядерного отношения еще больше сдвигаются в сторону больших значений, появляются клетки со средней величиной цитоядерного отношения 100. Эти кривые не содержат клеток с величиной цитоядерного отношения 6,2 и 8,0. Процент их с величиной 16 и 20 (рис. 24, к, л, м) уменьшился. Хотя на 2-е сутки средняя величина достоверно уменьшилась по сравнению с пробой за 18 час., где отмечено сильное увеличение размера клеток (табл. 15). Средняя величина цитоядерного отношения через 18 час. увеличилась по сравнению с пробой за 9 час. до цветения ($t=3,3$). Ввиду того, что на микропиллярной части в подсчет каждой пробы входила неравная доля очень крупных клеток семпочки, очевидно, поэтому не выявилась закономерность снижения объема клеток по пробам, как в средней части, но общая тенденция увеличения средней величины цитоядерного отношения сохранилась (табл. 15).

На основании анализа вариационных кривых объема клеток, ядер и величины цитоядерного отношения можно заключить, что до оплодотворения на микропиле меньшая доля клеток митотически активна и большая их доля вышла из митотического цикла. Процесс оплодотворения почти не сказывается на интенсивности митотического деления клеток, очевидно, потому, что клетки, вышедшие из митотического цикла, имеют настолько высокую степень дифференциации, что они не в состоянии уже перейти на митотический цикл. В средней части семпочки до оплодотворения большая доля клеток митотически активнее, чем

на микропиле; оплодотворение совсем незначительно повышает митотическую активность в этой зоне.

Только на халазе все клетки митотически активные, процесс оплодотворения стимулирует их деление, которое остается почти на одном уровне и на 3-и сутки после цветения. Следовательно, рост семязпочки в исследованный период идет в основном за счет халазальной части.

Дифференциация клеток эпидермиса происходит с уменьшением их объема и в еще большей степени уменьшается объем их ядер, поэтому величина цитоядерного отношения возрастает, но не превышает в данном опыте средней величины класса 100. В основном у голосемянной формы наблюдается та же закономерность, что и на микропильной части сорта 108-Ф при дифференциации клеток эпидермиса в клетки, не образующие волоконца, но у голосемянной формы на микропиле раньше начинается дифференциация клеток эпидермиса в эпидермальный слой семенной кожуры и очень быстро (на 3-и сутки после цветения) распространяется на среднюю часть семязпочки.

Клетки эпидермиса перед цветением и после оплодотворения не образуют клеток с удвоенным объемом ядер или других подобных клеток, которые можно считать за волокнообразующие, такие клетки у формы А-720 отсутствуют.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЯДРА И ЦИТОПЛАЗМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ КЛЕТОК ВОЛОКОНЦА

Чтобы выяснить, каким образом изменяется объем ядра, клетки и ядрышка в онтогенезе волоконца, а также какой период функционирует ядро в клетке эпидермиса, исследовали три вида хлопчатника: *G. herbaceum*, форма турфанская гузы; *G. hirsutum*, сорт 108-Ф; *G. barbadense*, сорт 5476-И. На поле цветки указанных видов хлопчатника этикетировали и по истечении 5 суток брали пробы через каждые 5 дней до раскрытия коробочек и в течение 10 дней после раскрытия коробочек. Клетки волоконца осторожно отделяли от семени и окрашивали ацетолакмидом, который одновременно и фиксирует клетку. Окуляр-микрометром измеряли больший и меньший диаметры ядра, диаметр ядрышка, ширину и длину клетки. В каждой пробе измеряли по 100 клеток. Учитывая, что волокна на семени имеют различную длину, измеряли волокна только в средней части семени.

Клетки волоконца цилиндрической формы, ядра их имеют форму, близкую к вытянутому эллипсоиду; объемы ядер и клеток подсчитывали по формулам, описанным выше. Ядрышко шаровидной формы, объем его высчитывался по формуле $V = \frac{4}{3} \pi r^3$. Проводили математическую обработку измерений диаметров ядер и клеток. Цитоядерное отношение определяли делением объема клетки на объем ядра. На возможность опре-

деления цитоядерного отношения в сильно вакуолизированных клетках указывали V. Trombetta (1939) и Э. Синнот (1963). Так как на более поздней фазе развития волоконца имеют сильно утолщенные стенки, то измеряли в этих пробах толщину клеточной стенки и вычитали ее из меньшего радиуса клетки.

Ранее мы полагали (Власова, 1968 б, 1971 а, б), что волоконца с момента их появления в течение нескольких дней проходят фазу дифференциации, т. е. роста растяжением, а затем наступает их оптимальный период, характерный для большинства клеток, выполняющих определенную функцию в организме.

Клетка эпидермиса с удвоенным объемом ядра и меньшей величиной цитоядерного отношения вышла из митотического цикла и стала функционально дифференцированной клеткой, которая вырастает в волоконце. С началом роста волоконца резко возрастает объем ядрышка, ядра и клетки (рис. 25). Если объем ядра увеличивается в 70—100 раз, то объем цитоплазмы вместе с вакуолью увеличивается приблизительно в 6—8 тыс. раз, цитоядерное отношение резко возрастает. На рис. 26, а представлено изменение кривой цитоядерного отношения волоконца, которая приблизительно совпадает для этих видов. Резкое увеличение цитоядерного отношения происходит за счет сильного увеличения объема клетки, главным образом за счет центральной вакуоли, а не за счет цитоплазмы. В таком случае отношение цитоплазмы к ядру остается более постоянным. Аналогичные случаи описаны и в литературе (Trombetta, 1939).

Завершение роста волоконца начинается с прекращения увеличения объема ядрышка, затем ядра и цитоплазмы. Завершение роста ядрышка происходило у турфанской гузы в 10—15-дневном возрасте, у сорта 108-Ф — в 15—20-дневном и у сорта 5476-И — в 20—25-дневном, а завершение объема ядра происходило у турфанской гузы и сорта 108-Ф — в 20—25 дней, у сорта 5476-И — в 25—30. Затем начинается постепенное снижение объемов вначале ядрышка, затем ядра и цитоплазмы (рис. 25), что, по-видимому, связано со снижением функциональной активности клеток. При подсчете отношения объема ядра к объему ядрышка получили кривую, отражающую изменения отношения ядра к объему ядрышка в онтогенезе клеток волоконца, где объем ядрышка принят за 1 (рис. 26, б). Нанесенные точки для трех видов хлопчатника укладываются приблизительно на одной линии, которая незначительно поднимается в период раннего развития волоконца, а затем идет почти горизонтально. Следовательно, в период интенсивного роста волоконца объем ядра изменяется в большей степени, чем объем ядрышка, а в последующие фазы развития волоконца объем ядра и ядрышка сохраняют постоянство соотношений.

После интенсивного роста волоконца величина цитоядерного отношения продолжает повышаться, но менее резко. Объем

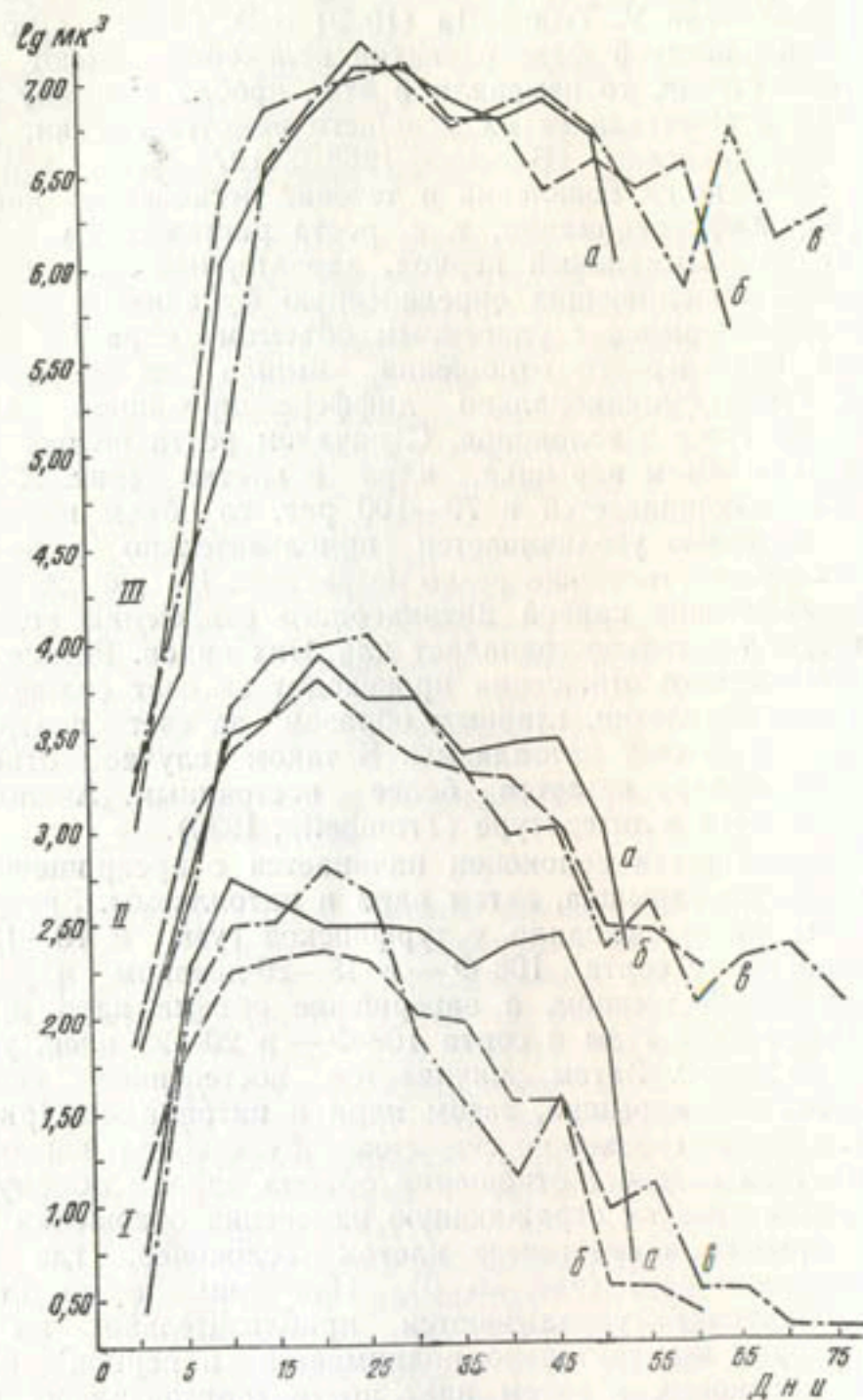


Рис. 25. Кривые изменения объема ядрышка (I), ядра (II) и клетки (III) волоконца хлопчатника средней части семяпочки. По оси абсцисс—число суток от раскрытия цветка, по оси ординат—объем ядрышка, ядра и цитоплазмы.

а—турфанская гуза, б—сорт 108-Ф, в—сорт 5476-И.

цитоплазмы с 25-дневного возраста постепенно снижается, но объем ядра снижается в большей степени (сравните кривые II и III на рис. 25), поэтому цитоядерное отношение увеличивается (рис. 26, а). Этот период у турфанской гузы и сорта 108-Ф продолжается 45 дней, у сорта 5476-И—55. Он характеризуется сильным утолщением клеточной стенки волоконца. Чтобы точнее определить цитоядерное отношение, с 25—30-дневного возраста

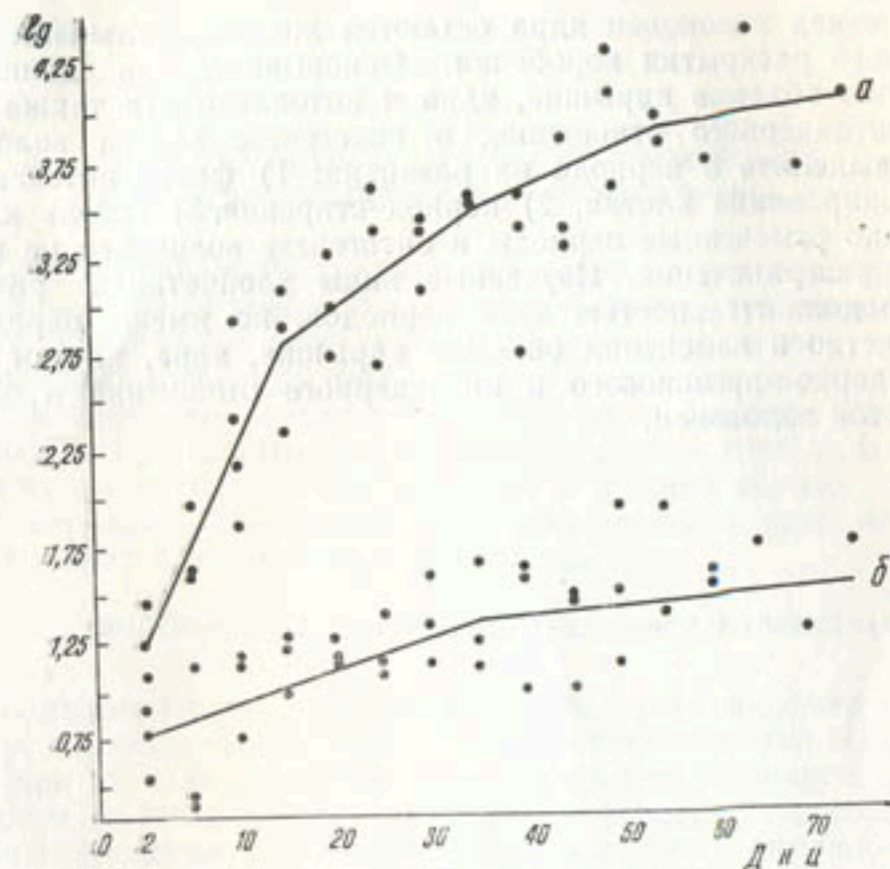


Рис. 26. Кривые ядерно-ядрышкового отношения и цитоядерного отношения в онтогенезе волоконца хлопчатника. По оси абсцисс—число суток от раскрытия цветка, по оси ординат—величина цитоядерного (а) и ядерно-ядрышкового (б) отношений.

мы измеряли толщину клеточной стенки и вычитали ее из меньшего радиуса клетки волоконца. Поэтому объем клетки на последующих этапах развития снижался (рис. 25, кривые III, а, б, в).

С 45-дневного возраста у турфанской гузы и сорта 108-Ф и с 55-дневного возраста у сорта 5476-И объем ядрышка, ядра и цитоплазмы резко падает. Но так как объем ядра уменьшается в большей степени, чем объем цитоплазмы вместе с центральной вакуолью (рис. 25), то величина цитоядерного отношения продолжает увеличиваться (рис. 26, а). Этот период продолжается почти до полного раскрытия коробочек. Он характери-

зуется сильным уплотнением ядра, в нем с трудом различимо ядрышко, которое состоит из одной зоны.

В течение 6—10 дней после раскрытия коробочек происходит постепенная гибель клеток волоконца, ядро перестает функционировать, клетка сильно обезвоживается, а спиральное расположение микрофибрилл целлюлозы клеточной стенки приводит к скручиванию волоконца, а также уменьшению их длины и диаметра.

В клетках волоконца ядра остаются жизнедеятельными почти до полного раскрытия коробочки. Основываясь на данных по изменению объемов ядрышка, ядра и цитоплазмы, а также величины цитоядерного отношения, в онтогенезе клеток волоконца можно выделить 3 периода их развития: 1) фаза интенсивного функционирования клетки, 2) период старения, 3) гибель клетки.

Однако отмеченные периоды в онтогенезе волоконца не имеют строгих разграничений. Изученные виды хлопчатника различаются продолжительностью этих периодов, но имеют определенное сходство в изменении объемов ядрышка, ядра, клетки и величин ядерно-ядрышкового и цитоядерного отношений в онтогенезе клеток волоконца.

Глава IV

ЭНДОПОЛИПЛОИДИЯ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОЛОКОНЦА ХЛОПЧАТНИКА

В волокна волоконца дифференцируются клетки эпидермиса с увеличенным объемом ядер, объем клеток при этом не изменяется. Рассчитанная средняя величина цитоядерного отношения появившихся волоконца была равна 7,0, т. е. она соответствовала средней величине цитоядерного отношения клеток эпидермиса, находящихся в митотическом цикле. На основании этих данных, а также увеличения числа ядрышек в ранний период развития волоконца мы предположили о полиплоидности ядер волоконца, и в частности о делении их эндомитозом.

ЭНДОМИТОЗ В ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИХСЯ ВОЛОКОНЦАХ

Полиплоидизация различных клеток путем эндомитоза встречается довольно часто, когда нарушается нормальный цикл митоза, при этом выпадает процесс цитокинеза, а процесс удвоения хромосом происходит без образования веретена, с сохранением ядерной оболочки. Эндомитоз был выявлен исследователями путем кариологического изучения в онтогенезе многих животных и растительных клеток, для отдельных тканей и органов и подробно описан (Geitler, 1939—1953; D'Amato, 1952—1964; Tschermak—Woess, 1956 а, 1963, 1971; Захарьева, 1962; Липаева, 1962; Зыбина, 1961, 1970; Соколов, 1967 а; Иоффе, 1971).

L. Geitler (1953) установил, что эндомитотическая полиплоидизация клеток, широко распространенная в отдельных эмбриональных и соматических тканях животных и растений, обычно связана с их дифференциацией. О том, что в связи с дифференциацией клеток митотический цикл деления их переходит на эндомитотический с интенсивным участием ядра в процессах клеточного метаболизма, отмечено и другими исследователями (Grafl, 1939; Duncan, Ross, 1950; Resch, 1952; D'Amato, 1952, 1954, 1964; Schlictinger, 1956; Tschermak—Woess, 1956 а; Hartschka—Jenschke, 1959; Прокофьева-Бельговская, 1960; Жинкин, 1962; Бродский, 1966; и др.).

Большой материал по эндомитотической полиплоидизации различных органов и тканей растений с обобщением литературных данных приводится в обзорных работах L. Geitler (1953), D'Amato (1952, 1964), Steffen (1955), Tschermak—Woess (1956a, 1971), Schlichtinger (1956), О. И. Захарьевой (1962), Л. И. Липаевой (1962) и др. Эндомитоз в основном характерен для слабодифференцированных тканей и реже — для меристематических тканей. Так как меристемные клетки одной и той же ткани находятся на различной ступени дифференциации, то эндомитоз присущ для более высокой ступени дифференциации меристематических клеток. Зона эндомитоза у *Rhoedisalor*, по данным Dolezal, Tschermak—Woess (1955), примыкает к зоне, в которой самая низкая митотическая активность переходит в зону растяжения клеток. Эндомитозы проходят одновременно волной во всех клетках зоны растяжения.

По данным О. И. Захарьевой (1962), эндополиплоидия характерна для меристем и дифференцированных тканей стебля, а также для первичных, вторичных корешков и различных тканей корня. Клетки эпидермиса, как правило, остаются диплоидными, за исключением специализированных клеток — трихозитов, из которых образуются волоски. Образовавшиеся волоски из клеток эпидермиса также могут увеличивать в процессе развития свою плоидность. Хотя у *Vicia faba* и *Lens esculenta* были в основном обнаружены октоплоидные клетки эпидермиса (Dolcher, 1950). Эндомитотическое деление ядер отмечено в волосках корешков, стебля, листа, различных органов цветка и плодов (Jampolsky, 1937; Geitler, 1940a, б, 1941, 1948, б; Jakovska, 1949 а, б, 1951; Webber, Deufel, 1951; Geitler, Lauber, 1952; Tschermak—Woess, Hasitschka, 1953, 1954; Fenzl, Tschermak—Woess, 1954; Turula, 1964; Hasitschka—Jenschke, 1962). По сообщению А. S. Heiba (1949), ядра волоконцев видов *G. hirsutum* и *G. barbadense* тетраплоидные, увеличение их плоидности происходит вследствие слияния двух ядер, находящихся в одном волоконце.

Эндомитоз волоконцев хлопчатника изучали на трех видах: *G. herbaceum* — форма турфанская гуза; *G. hirsutum* — сорт 108-Ф; *G. barbadense* — сорт 5476-И. Фиксировали и обрабатывали материал по методике, описанной в первом и четвертом разделах третьей главы.

Ядра эпидермиса перед началом нового митотического деления увеличиваются в объеме, становятся менее уплотненными, принимают шаровидную форму, их ядрышко увеличивается и интенсивно окрашивается пиронином (рис. 27, а). В определенное время подобные ядра вступают в профазу митоза, но не делятся, а продолжают увеличиваться в размерах (рис. 27, б), затем начинают увеличиваться и вся клетка. Клетки эпидермиса, утратившие митотическую активность и приступившие к дифференциации, представляют собой растущие волоконца (Власова, 1969а, 1971а). Во многих ядрах только что появившихся волоко-

нец наблюдалось два, чаще три ядрышка (рис. 27, в, г). Но когда ядра волоконцев увеличивали объем еще в два раза, они имели чаще одно и реже два ядрышка, обычно одно превосходящее по размеру (рис. 27, д, е). Об увеличении числа ядрышек в клетках волоконцев хлопчатника писали V. Ayyar, G. Ayyangar (1933), которые отмечали, что ядра образовавшихся волоконцев содержали по два—три ядрышка, которые затем сливались и образовывали одно ядрышко.

Ядра появившихся волоконцев интенсивно красились метиловым зеленым и давали реакцию по Фельгену (рис. 27, в, г).

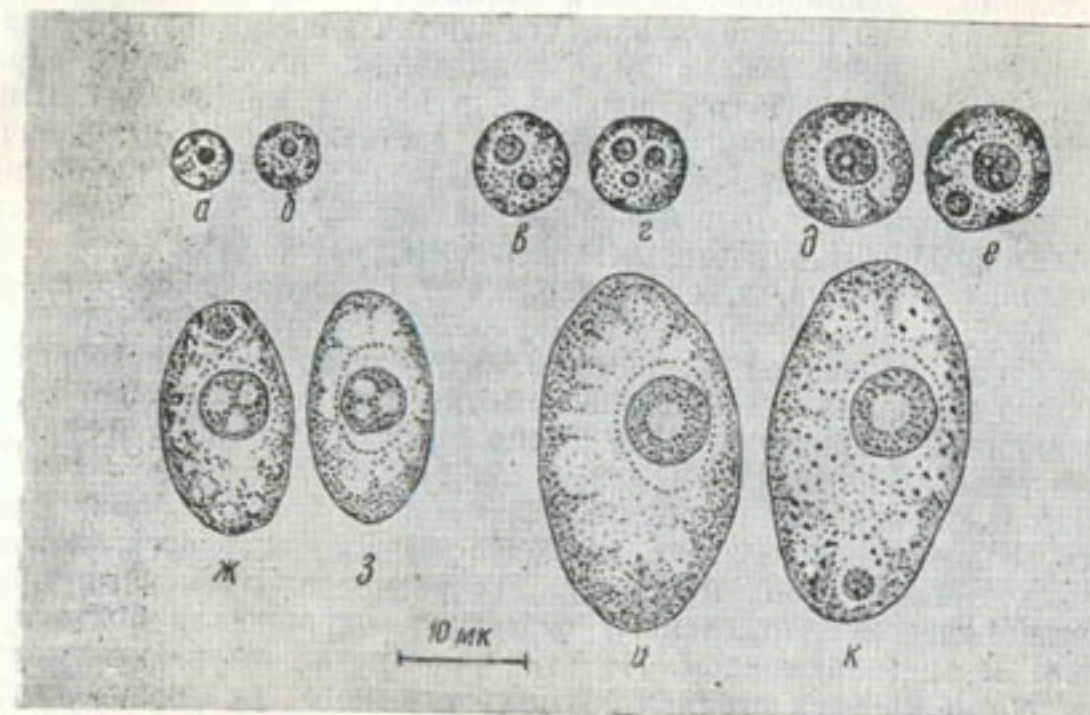


Рис. 27. Структура ядер волоконцев в процессе их развития до 8 суток, сорт 108-Ф.

а — ядро митотически активной клетки эпидермиса, б — ядро увеличенного ядра клетки эпидермиса, из которой образуется волоконце, за 24 часа до цветения, в, г — фельгенположительные ядра образовавшихся волоконцев с двумя и тремя ядрышками, за 9 час. до цветения, д, е, и — эндоинтерфазные ядра различной плоидности, соответственно: 1 сутки, 2 суток и 8 суток после цветения, ж, з, к — ядра в одной из фаз эндомитотического деления, соответственно: 1, 2 и 8 суток после цветения.

Приблизительно через 24—30 час. после раскрытия цветков, ядра волоконцев отдельных семяпочек, а иногда и отдельных волоконцев одной семяпочки окрашивались различно. Ядра одних волоконцев не окрашивались метилгрюном по Унна и давали отрицательную реакцию по Фельгену (рис. 27, д, з), т. е. они имели структуру, характерную для интерфазных ядер. Ядра других волоконцев окрашивались по Унна и давали четкую реакцию по Фельгену (рис. 27, е, ж), они имели по структурированности сходство с профазными ядрами. На 4—8-е сутки ядра волоконцев

продолжали увеличиваться в объеме, большинство из них не окрашивалось метиловым зеленым и давало отрицательную реакцию по Фельгену (рис. 27, и). Н. С. Беляева (1964) отмечала, что у вида *G. barbadense* ядра волоконца, достигших в длину 250—300 мкм, утрачивают способность окрашиваться специфическими красителями, выявляющими нуклеиновые кислоты. В нашем опыте некоторые ядра волоконца в определенные часы фиксации (5 суток + 3 часа; 6 суток + 3 часа; 7 суток—3 часа) давали слабую реакцию по Фельгену, в них было видно множество темных хроматиновых телец, число которых к 8 суткам постепенно увеличивалось, а величина их уменьшалась (рис. 27, к). Мы предположили, что клетки эпидермиса, вступившие в фазу дифференциации, увеличивают плоидность ядра путем эндомитотического деления, а ядра с многочисленными мелкими хроматиновыми тельцами, представляющие в различной степени спирализованные хромосомы, находятся в одной из фаз эндомитотического цикла. Ядра на рис. 27, д, з, и являются эндоинтерфазными, у которых хромосомы переходят в состояние тончайших структур, т. е. претерпевают сильную деспирилизацию, поэтому под микроскопом кариоплазма этих ядер кажется прозрачной, лишенной какой-либо структуры. Отрицательную реакцию Фельгена в высокоэндомитотических ядрах стенки цист семенника и жирового тела у *Stenobothrus parallelus* описала в своей работе Прокофьева-Бельговская (1960).

Исследования были продолжены нами на более поздних стадиях развития волоконца, с 10 до 25-дневного возраста, когда ядра достигают своих максимальных размеров. Временные препараты волоконца, отделенных от семени, окрашивали ацетокармином и ацетолакмоидом. На этих препаратах были выявлены ядра почти на всех стадиях эндомитотического деления. Эндоинтерфазные ядра не отличаются по строению от ядер ранних фаз развития волоконца, кроме увеличения в объеме, они не имеют ярко выраженной структурированности. Ядра содержат еще более увеличенное ядрышко, которое сохраняется на всем протяжении эндомитотического цикла и хорошо окрашивается пиронином и ацетокармином. Ядра в эндопрофазе имеют либо слабую структурированность ядра в виде слабо спирализованных хроматиновых нитей (рис. 28, а), либо грубую структурированность, образованную хроматиновыми нитями и глыбками, которые интенсивно окрашиваются ацетокармином (рис. 28, б).

В период эндометафазы в кариоплазме ядер видны уплотненные и укороченные хромосомы, они четко обособлены и находятся на расстоянии друг от друга (рис. 28, в). Однако подсчитать их количество невозможно. В эндоанафазе происходит расхождение дочерних хромосом (рис. 28, г). Иногда очень трудно определить фазу, в которой находится данное ядро, что связано с асинхронностью изменений хромосом в пределах одного и того же ядра. Часть хромосом может находиться в эндометафазе, а

часть — в эндоанафазе. В ряде работ также указывалось на асинхронное поведение хромосом в эндомитозе (Stein, 1942; Прокофьева-Бельговская, 1960; Соколов, 1967 б).

В период с 25—30 до 40-дневного возраста объем ядрышка и ядра снижается, кариоплазма ядер имеет более грубую структурированность, в ней чаще всего наблюдаются хромосомы, спирализованные в различной степени. Прекращается ли в этот период вообще увеличение плоидности ядра или нет неясно. Отдельные ядра волоконца сорта 5476-И в 40-дневном возрасте сильно вытягиваются в длину, становятся тонкими и длинными, они не

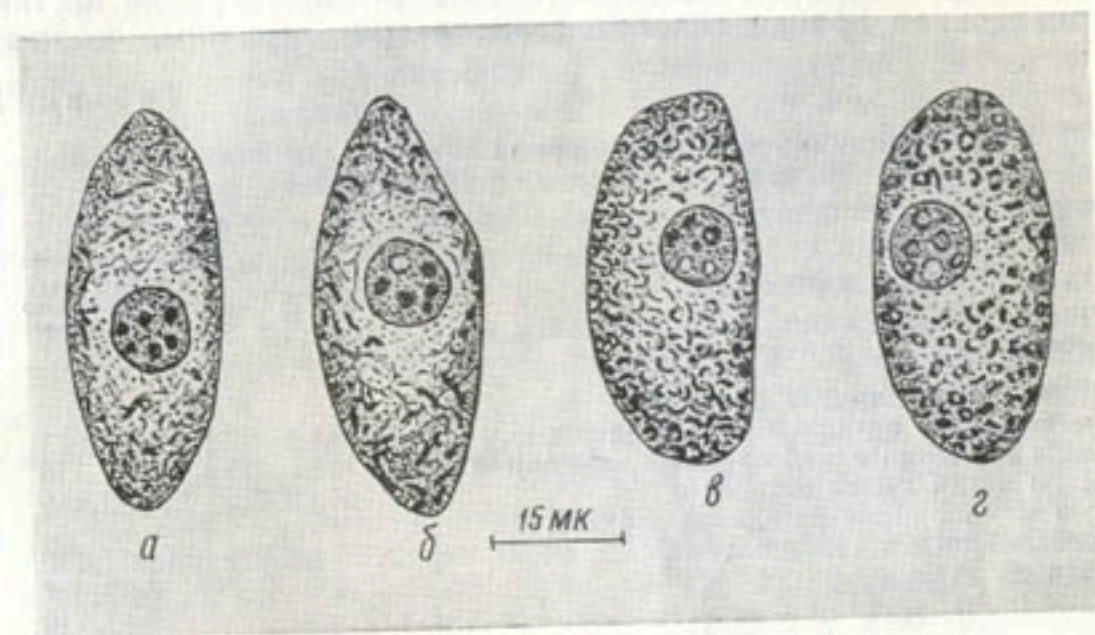


Рис. 28. Структура эндомитотических ядер волоконца.
а, б—ядра в эндопрофазе с различной степенью спирализации хроматиновых нитей, в—эндометафаза, г—эндоанафаза (возраст волоконца 20—25 дней).

имеют четкой структурированности. В волокнах турфанской гузы и сорта 108-Ф таких ядер не отмечено.

В связи с тем, что невозможно подсчитать число хромосом в высокоэндополиплоидных ядрах, была сделана попытка определить степень их полиплоидности по изменению объема ядер. J. Jacobi (1925) установил, что при полиплоидизации ядер происходит ритмичное увеличение их объемов. Впоследствии во многих работах была установлена закономерность ритмичного увеличения объема ядра с увеличением его плоидности для различных органов и тканей (Duncan, Ross, 1950; Tschermak—Woess, Hasitschka, 1954; Steffen, 1955, Kato, 1957; Tschermak—Woess, 1957 а; Hasitschka—Jenschke, 1959 б; Enzenberg, 1961; Nagl, 1968). E. Tschermak—Woess, G. Hasitschka (1954) установили, что плоидность волосков надземной части растений некоторых представителей семейств Caryophyllaceae на основании измене-

ния их объема, достигает плоидности $64n$, а некоторых представителей семейства Cucurbitaceae — $128n$.

Ритмичное увеличение объема ядер образующихся волоконца мы наблюдали у хлопчатника (Власова, 1971 а, 1973). У сорта 108-Ф средний объем ядер митотически активных клеток эпидермиса и средняя величина вершины кривой составляла 65 мкм^3 , а ядер эпидермиса, образующих волоконца, соответственно — 150 мкм^3 . Средний объем ядер вершины вариационной кривой появившихся волоконца равен 160 мкм^3 . На 2-е сутки после раскрытия цветка (через 57 час. после появления первых волоконца, т. к. они появились в данном опыте за 9 час. до открытия цветка) вариационная кривая волоконца имела три вершины, соответ-

Таблица 16

Изменение средних логарифмов объема ядер волоконца в процессе их развития (сорт 108-Ф)

Сроки взятия проб	Объем ядра (lg мкм^3) $M \pm m$	Плоидность ядра и теоретический объем ядер (lg мкм^3)
За 9 час. до раскрытия цветков:		
а) митотически активные ядра эпидермиса	$1,813 \pm 0,017$	$2n-1,813$
б) ядра эпидермиса, образующие волоконца	$2,176 \pm 0,019$	$4n-2,115$
в) ядра появившихся волоконца	$2,204 \pm 0,014$	$4n-2,115$
Через 48 час. после раскрытия цветков:		
а) средний объем волоконца	$2,690 \pm 0,021$	$16n-2,716$
б) классы ядер:	$2,390$	$8n-2,415$
	$2,602$	$16n-2,716$
	$2,929$	$32n-3,071$
5 суток после раскрытия цветка	$2,863 \pm 0,019$	$16n-2,716$
10 суток после раскрытия цветка	$3,353 \pm 0,020$	$64n-3,378$
15 суток после раскрытия цветка	$3,624 \pm 0,022$	$128n-3,619$

ствующие объемам: 250, 400 и 850 мкм^3 . Если принять средний объем ядра митотически активной клетки эпидермиса за $2n$ ($65 \text{ мкм}^3 = 2n$), то следует, что волоконца образуются из тетраплоидных ядер эпидермиса с объемом $150 \text{ мкм}^3 = 4n$, и, следовательно, ядра появившихся волоконца также тетраплоидны, их средний объем $160 \text{ мкм}^3 = 4n$. Через 48 час. после раскрытия цветков класс ядер с вершиной 250 мкм^3 соответствовал плоидности $8n$, а с вершиной 400 и 850 мкм^3 , вероятно, по определению I. Jacobi (1925), представляли собой средние величины промежуточных классов с плоидностью $16n$ и $32n$. В следующие сутки разбивки ядер на классы мы не проводили, а использовали только средний объем 100 ядер. В табл. 16 приведены средние изменения логарифмов ядер эпидермиса и волоконца, предполагаемая плоидность ядер и теоретически соответствующий ей логарифм объема ядер. Как видно из табл. 16, клетки волоконца

образуются из тетраплоидных клеток эпидермиса, к 15-му дню полиплоидность волоконца достигает $128n$. Проведенный анализ увеличения объема ядер волоконца и соответствующая ему плоидность показал, что у формы турфанская гуза ядра к 20 дням достигают максимальной плоидности $256n$ ($1,579 = 2n$; $3,715 = 256n$); для сорта 5476-И ядра к 15 дням достигают полиплоидности $128n$ ($1,903 = 2n$; $3,833 = 128n$). Так как эта величина превышает теоретически соответствующую величину объема ядер плоидности $128n = 3,709$, то, очевидно, здесь имеет место класс ядер с более высокой плоидностью, т. е. $256n$.

На ранних фазах развития волоконца с момента формирования до 7—8-дневного возраста были выявлены ядра в основном только на стадии эндоинтерфазы, и гораздо реже на одной из стадий эндомитотического деления было трудно определить на какой фазе деления находится то или иное ядро. На более поздней фазе развития волоконца с 10 до 25-дневного возраста были выявлены ядра, находящиеся как в состоянии эндоинтерфазы, так и в эндопрофазе, эндометафазе, и эндоанафазе, чаще встречались ядра в одной из фаз эндомитотического цикла. В период 30—40-дневного возраста ядра в большинстве случаев содержали разрыхленные хромосомы. А. А. Прокофьевой-Бельговской (1960) было установлено, что в стареющих клетках паренхимы клубней картофеля *Solanum tuberosum* и в старых эндополиплоидных клетках семенника *Stenobothrus* нуклеопро-теидные нити хромосомы утрачивают способность к деспирализации и представляют собой нити профазы или метафазические тела. Позже это явление наблюдал И. И. Соколов (1967 б) в эндополиплоидных ядрах семенных трубок у некоторых видов *Araneina*. По-видимому, этим же объясняется более грубая структурированность ядер волоконца в 30—40-дневном возрасте, хотя остается пока не известным прекращается эндомитотическое деление вообще или протекает очень медленно.

В раннем периоде развития ядер, по данным А. А. Прокофьевой-Бельговской (1960), хроматин обладает очень слабой способностью спирализации, поэтому ядра иногда дают отрицательную реакцию по Фельгену, что приложимо и к ядрам волоконца в ранний период их развития, когда ядра находятся чаще всего в эндоинтерфазе.

Увеличение числа ядрышек в ядрах эпидермиса, образующих волоконца, и в ядрах появившихся волоконца свидетельствует об увеличении плоидности ядра. Образовавшиеся три ядрышка сливаются затем в одно, которое продолжает увеличиваться в объеме.

Все выявленные фазы эндомитотического деления в волокнах хлопчатника протекают с сохранившимся ядрышком. О сохранении ядрышек в период эндомитотического деления ядра отмечено почти во всех вышеприведенных работах.

Об увеличении плоидности ядер волоконца хлопчатника отмечено в работе А. С. Heiba (1949). Он наблюдал два ядра в одной клетке волоконца и установил, что у видов *G. hirsutum* и *G. barbadense* путем слияния двух ядер происходит увеличение плоидности ядра до $4n$. Мы не отметили ни одного случая слияния двух ядер или наличия двух ядер в одной клетке волоконца. По-видимому, впечатление о наличии двух ядер у автора создавалось либо тогда, когда на препарате волоконца налегают друг на друга и их ядра оказываются как будто расположенными рядом в одном волокне, либо А. С. Heiba, говоря о тетраплоидности ядер, мог объяснить это только их слиянием. Ранее многие исследователи объясняли образование полиплоидных ядер в различных тканях путем их слияния (Stomps, 1910; Jørgensen, 1928; Breslavetz, 1932; Wulf, 1936, по Захарьевой, 1962), хотя подобное явление не исключено.

Таким образом, морфологическое исследование структуры ядер до 25-дневного возраста волоконца позволило выявить эндомитотическое деление ядер, которые, по предварительным данным, основанным на измерении объемов ядер достигают плоидности $128n$ и более. На основании этого можно объяснить установленную нами ранее закономерность, что в той зоне семяпочки, где выше митотическая активность клеток эпидермиса, там интенсивнее и рост волоконца, следовательно, в этой зоне семяпочки (халаза сбоку и средняя часть) интенсивнее идет и эндомитотическое деление в ядрах волоконца, способствующее росту всей клетки. Ядра волоконца подпушка, судя по их минимальному объему $25 \text{ мкм}^3 = 2n$ и максимальному — 200 мкм^3 , достигают плоидности $16n$.

СТРОЕНИЕ ЯДРЫШЕК ВОЛОКОНЦА И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ЗНАЧЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ ЭНДОПОЛИПЛОИДИИ

Ядрышко волоконца хлопчатника имеет двухслойное строение, наружная его часть интенсивнее окрашивается пиронином, чем внутренняя; объем ядрышка сильно возрастает и достигает более 600 мкм^3 . Сложность внутренней структуры ядрышка подчеркивалась еще в исследованиях Th. H. Montgomery (1889). Открытие закономерной связи между ядрышками и определенными хромосомами принадлежит С. Г. Навашину (1912). Он установил, что ядрышки всегда связаны со спутничными хромосомами. Затем Е. Heitz (1931 а, в) и S. Mc. Clintock (1934) показали, что ядрышки возникают на нити, соединяющей спутник с телом хромосомы. Особое внимание к внутренней структуре ядрышка было привлечено лишь с появлением работ Е. Establo и J. R. Sotelo (1951, 1952, 1955), которые подчеркнули важное биологическое значение внутренней гетерогенности ядрышка. У растительных и животных объектов в световом микроскопе обнаружено в ядрышке два различных компонента: зер-

нисто-нитчатые структуры (нуклеолонема) и аморфное вещество (Ratenbary, 1952; Denues Mottran, 1955; Lettre, Stiels, 1955; Lettre, 1956; Mateyko, Kapas, 1956; Кикнадзе, 1958; Bolognari, 1959; B. Rodkiewitz, 1959). Эти данные были подтверждены электронмикроскопическими исследованиями (Borysko, Bang, 1951; Bernhard et al., 1952, 1955; Yasuzumi, Yamanaka, 1952; Braunsteiner et al., 1953; Ченцов, 1966; Yamada et al., 1957; Horstman, Knopp, 1957; Bernhard, 1957; Yasuzumi and al., 1958; Sotelo, 1959; Wessel, Bernhard, 1959; Karasaki, 1959 а, б; Lafontaine, 1968; Hau, 1968; Bernhard, Granboulan, 1968; Busch, Smetana, 1970). Были получены сведения об изменчивости указанных компонентов ядрышка при голодании (Rodkiewitz, 1959) и при действии повреждающих агентов (Lettre, 1956; Serra, 1958), а также изменение числа и объема ядрышек при скрещиваниях (Шкутина, 1968; Шахбазов, 1971). В работах S. Mironesky, C. Dragomir (1967), А. И. Шерудио и В. Ф. Семешина (1966, 1971) подчеркнуто, что суммарный объем ядрышек приблизительно пропорционален плоидности ядра. Сильное увеличение ядра и ядрышка отмечено в предсекреторной стадии клеток нектарника огурца, фасоли, кнпрея (Карташова и др., 1970).

Объем ядрышка у исследованных нами форм хлопчатника с 2-дневного возраста резко возрастал и достигал максимальной величины у турфанской гузы к 10 дням, сорта 108-Ф — к 20 и сорта 5476-И — к 25 (рис. 29, а, б, в). Максимальная величина объема ядрышка у турфанской гузы и сорта 5476-И одинакова и намного превышала сорт 108-Ф (рис. 29, а, в). У турфанской гузы ядрышки продолжительное время оставались крупными, в возрасте 45 дней их средний объем был равен $277 \pm 0,24 \text{ мкм}^3$, к 50 дням снижался до $74 \pm 0,51 \text{ мкм}^3$, а коробочки раскрывались на 54-й день. У сорта 5476-И после 25 дней объем ядрышка резко снижался, к 45 дням он был равен $38 \pm 0,32 \text{ мкм}^3$ и постепенно снижался до 74 дней, коробочки открылись к 75-му дню. Сорт 108-Ф имел меньший максимальный объем ядрышка, но снижение объема его шло медленнее, чем у сорта 5476-И (рис. 29, б, в), хотя к 45 дням объем ядрышка так же составил $38 \pm 14 \text{ мкм}^3$, но коробочка открывалась раньше — в возрасте 64 дней. По-видимому, различный темп увеличения и снижения объема ядрышек свидетельствует о различной синтетической активности ядрышка и ядра в онтогенезе волоконца различных форм хлопчатника, которая обусловлена различной интенсивностью эндомитотического деления ядра и продолжительностью способности ядра делиться эндомитозом.

В ядрах отдельных волоконца не только в первые сутки их развития, но и в 15—20-дневном возрасте появляется второе маленькое ядрышко. Обнаружить его довольно трудно, т. к. оно не окрашивается ацетокармином, ацетолакмидом и пиронином, затем это ядрышко сливается с большим ядрышком.

Ядрышко волоконца хлопчатника имеет двухслойное строение, наружная его часть интенсивнее окрашивается пиронином, чем внутренняя. У ряда животных и растительных объектов в световом микроскопе в ядрышке было обнаружено два различных компонента: зернисто-нитчатые структуры (нуклеолонема) и аморфное вещество, эти данные были подтверждены методом электронной микроскопии (Беляева, 1971; Кикнадзе, 1972). Были установлены общие закономерности присутствия в ядрышке нитевидных структур, функциональное изменение и генетическое

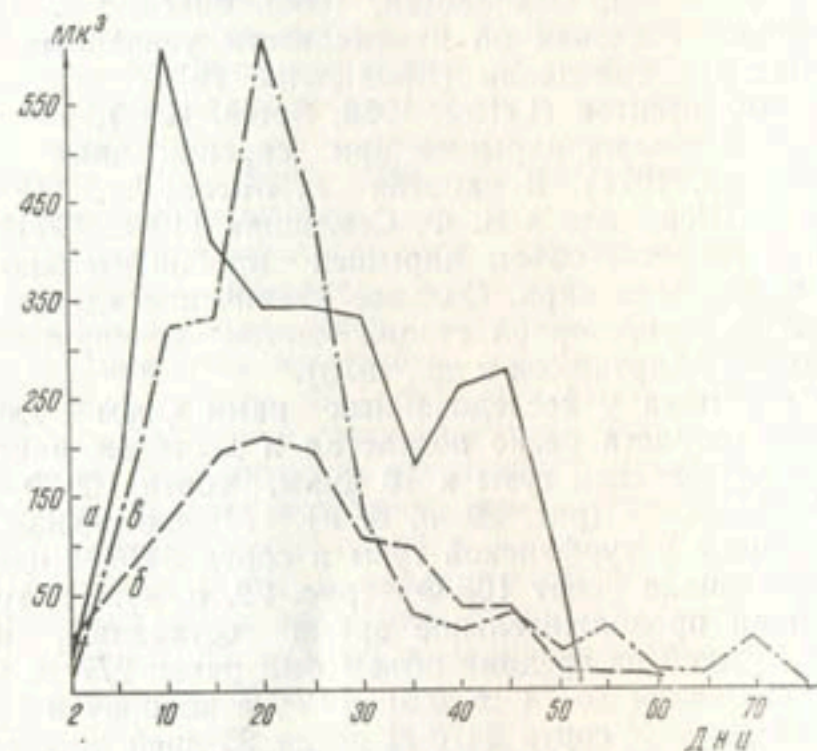


Рис. 29. Изменение объема ядрышек в онтогенезе волоконца хлопчатника.

а — турфанская гуза, б — сорт 108-Ф, в — сорт 5476-И. По оси абсцисс — время взятия проб, по оси ординат — объем ядрышек.

значение этих структур для большого числа растительных объектов: горох, лук, бобы, фасоль, люпин, крепис, лилия и целого ряда животных (Кикнадзе, 1958, 1961, а, б, 1962, 1972; Кикнадзе, Беляева, 1965, 1967; Беляева, 1965, 1966, 1971; Беляева, Волкова, 1964; Беляева, Кикнадзе, 1961).

Ядрышко развивающихся волоконца также состоит из двух зон, причем внутренняя зона ядрышка представлена в виде нескольких включений (2—4), затем число их увеличивается до 5—8 (рис. 30 а, б). К 20—25-дневному возрасту число включений ядрышка может увеличиться до 10—12 (рис. 30, в, г). Таким образом, объем и соотношение структурных частей ядрышка изменяется в зависимости от возраста волокна. С увеличением плоидности ядра число включений возрастает. Если это

ядрышко рассматривать как «слоистый» тип строения (по La Cour, 1966; Беляевой, 1971), то возможно «включения» ядрышек волоконца представляют собой петли сгруппированных ядрышковых организаторов эндополиплоидных ядер, а, возможно, они представляют собой сильно деспирализованные организаторы основного ядрышка и сливающегося с ним после каждого эндо-

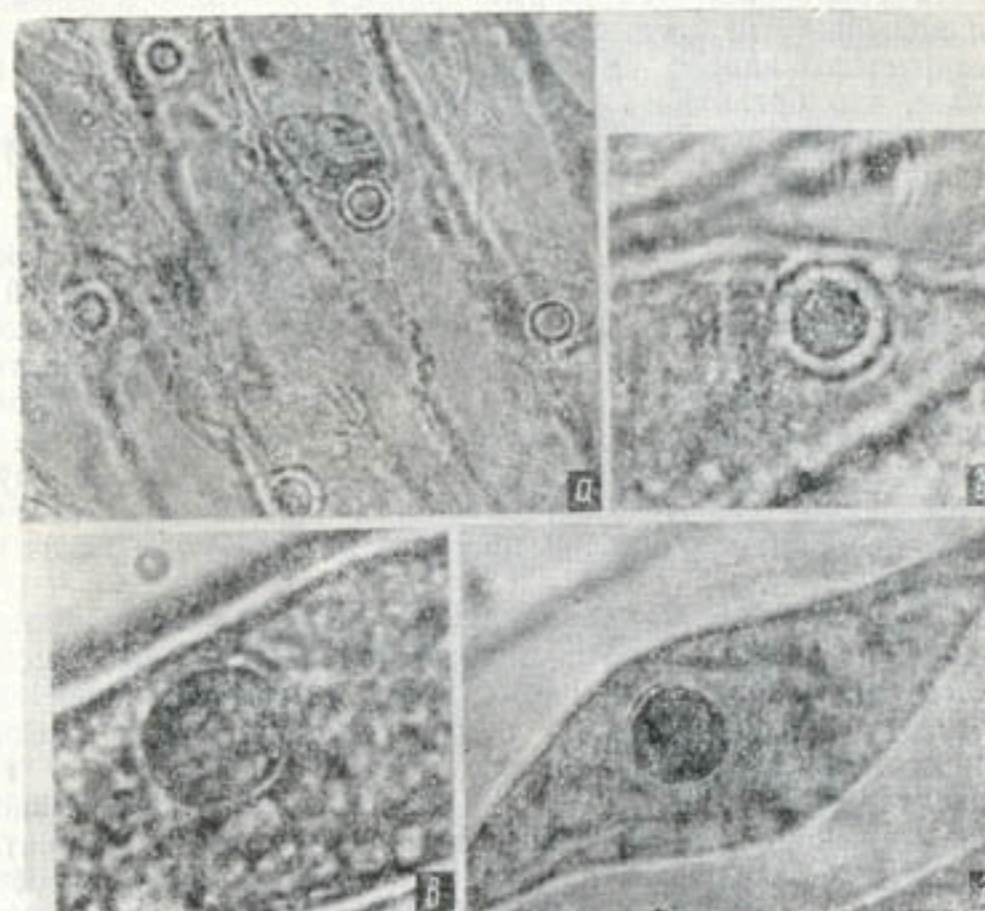


Рис. 30. Строение ядрышек ядра волоконца.

а — ядрышко волоконца *G. herbaceum*, форма А-448, 4 суток после раскрытия цветков, микроскоп МЛ-2, гомаль 5, объектив 90×1,5. Реакция Фельгена с полхромной лихт-трином, б — увеличенное ядрышко, деталь рисунка а, в — ядрышко эндометафазного ядра волоконца *G. barbadense* сорт 5476-И, возраст 25 дней, окраска ацетолакмидом. Гомаль 5, объектив 90×1,5, г — ядрышко эндпрофазного ядра волоконца (остальные обозначения см. к рис. а).

митоза организатора предядрышка. Усиление гетерогенности внутренней структуры ядрышка (Кикнадзе, 1972) сопровождается интенсификацией работы ядрышкового аппарата. Можно предположить, что изменение внутренней структуры ядрышка волоконца происходит также в период его наибольшей синтетической активности. Учитывая, что в ядрышке происходит синтез рибосомальной РНК, а также осуществляется синтез основных белков и формирование рибосом, как установлено большинством

наших исследователей (Георгиев, 1961; Георгиев, Мантьева, 1962; Георгиев и др., 1964; Лерман, 1964; N. Granboulan, Ph. Granboulan, 1965; Ченцов, 1966; Perry, 1967; Кикнадзе, 1972), то, следовательно, повышение синтетической активности ядрышка имеет существенное значение для повышения метаболической активности всей клетки.

Включение ядрышкового организатора в синтетическую активность сопровождается формированием экстрахромосомальной части ядрышка из материала, существующего в клетке, а не синтезируемого заново (Беляева, 1971). И. И. Кикнадзе (1972) отмечает, что организация ядрышка в телофазе из продуктов, заранее синтезированных в клетке, протекает сходным образом с такими процессами, как образование веретена деления, ядерной мембраны, клеточной перегородки, которые обеспечиваются материалами в интерфазе еще до начала митоза. Это позволяет клетке осуществить быстрый переход от деления к активной синтетической деятельности. На основании этого можно заключить, что клетки волокна обладают высокой синтетической активностью, так как в процессе эндомитоза вещества экстрахромосомальной части ядрышка не исчезают, и, следовательно, не происходит их сборки заново, оно постоянно функционирует в процессе эндомитоза. Можно, однако, предположить, что интенсивность функционирования в процессе эндомитотического цикла неодинакова.

Что же представляет собой второе дополнительное ядрышко, состоящее из одной не окрашивающейся зоны, появляющееся в процессе эндомитоза? При нормальном митозе в ранней телофазе имеется очень короткий период предядрышка, имеющего фибриллярную структуру, которое быстро преобразуется в настоящее ядрышко (Ченцов, 1967; Поляков и др., 1967). Дополнительное ядрышко, или предядрышко, волоконце хлопчатника возникает в эндотелофазе в связи с активацией ядрышкообразующего центра другой хромосомы, объем ядрышка не превышает 3—4 мкм³.

Место основного и дополнительного ядрышек в ядре всегда постоянно, основное ядрышко находится в центре ядра, дополнительное — ближе к периферии ядра. Создается впечатление, что дополнительное ядрышко имеет свою область карิโอплазмы, имеющую в световом микроскопе другую плотность. Образовавшееся в эндомитозе дополнительное ядрышко способно перемещаться в ядре, оно сливается с основным ядрышком, тем самым способствует усилению его синтетической деятельности.

И. И. Кикнадзе (1972) указывает на сходство образования экстрахромосомальной части ядрышка, ядерной мембраны, веретена деления и клеточной перегородки из веществ, образующихся еще до митоза. В эндомитозе волоконце хлопчатника сохраняется ядрышко и ядерная мембрана и не образуется веретена деления и клеточной перегородки. По-видимому, ядрышко, ядер-

ная мембрана и веретено деления имеют не только общее сходство в образовании, но и определенную взаимосвязь или взаимобусловленность в митотическом цикле, которая выражается в следующем: исчезновение ядрышка в поздней профазе каким-то образом действует на растворение ядерной мембраны, что в свою очередь способствует формированию веретена деления. Возможно, эти процессы контролируются группой генов с определенной последовательностью их активации. В ходе эндомитоза экстрахромосомальная часть ядрышка не растворяется, следовательно, не исчезает ядерная мембрана и не формируется веретено деления. В этом, очевидно, и заключается основная причина перехода клетки с митотического на эндомитотический цикл деления в связи с дифференциацией клеток. Эндомитоз ядра протекает с постоянным и интенсивным накоплением рРНК и, следовательно, с усиленным синтезом белков. Если в митозе синтез рРНК и соответствующих белков имеет определенную прерывность от профазы до поздней телофазы, затем идет определенный период подготовки к этому процессу, то при эндомитозе ядрышко функционирует постоянно, причем после каждого эндомитотического цикла возникает дополнительное ядрышко, которое, присоединяясь к имеющемуся ядрышку, усиливает его синтетическую деятельность.

Одним из необходимых условий прохождения митотического цикла клетки является редупликация ДНК, которая происходит в период интерфазы; этот период называют аутосинтетическим. Если клетка переходит к дифференциации, в ней происходит синтез различных специфических соединений, редупликация ДНК отсутствует. Интерфазу в данном случае называют гетеросинтетической (Bloch, Gudman, 1955). Что же происходит в период эндомитотического цикла клетки? В этот период клетка перешла к процессу дифференциации, она выполняет определенную функцию несущего ее органа. Следовательно, эта клетка отличается по синтезу веществ от митотически активной клетки. И в то же время происходит «внутреннее деление ядра», т. е. в ней происходит синтез ДНК. Таким образом, клетка с эндомитотической эндоинтерфазой «совмещает» ауто- и гетеросинтетические интерфазы, т. е. в ней, очевидно, в определенной последовательности происходит синтез ДНК и специфических соединений. Основное свойство полиплоидии клеток — возможность совмещения ауто- и гетеросинтезов и их конкурентность в одной клетке, отметил В. Я. Бродский (1970), подчеркивая при этом, что связь этого явления с общими вопросами дифференцировки является основной задачей дальнейшего изучения соматической полиплоидии. По-видимому, одним из следствий перехода клетки с митотического на эндомитотический цикл является «потеря» ядрышкообразующим центром хромосомы способности «освободиться» от экстрахромосомальной части ядрышка, что приводит к сохранению ядерной мембраны, в результате этого веретено

деления не формируется. Эндополиплоидные клетки волоконца поддерживают высокую активность обмена веществ несущего их органа и стимулируют его развитие.

ЭНДОМИТОЗ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОЛОКОНЦА ХЛОПЧАТНИКА

Опыление и оплодотворение стимулируют митотическую активность клеток эпидермиса и одновременно рост клеток волоконца. Следовательно, процессы опыления и оплодотворения повышают и эндомиотическое деление ядра волоконца.

С 20—25-дневного возраста объем ядер начинает постепенно снижаться, этому предшествует обычно снижение объема ядрышка. Можно предположить, что в определенный период из гигантских клеток волоконца к развивающемуся зародышу начинается интенсивный отток питательных веществ. Об оттоке питательных веществ из волоконца хлопчатника в более молодые коробочки писали А. Адылова и Х. В. Гумарова (1969), основываясь на резком снижении содержания органического фосфора, который в виде неорганического ортофосфата мог реутилизировать в молодые коробочки. По данным этих же авторов (Нуритдинова [Адылова], Гумарова, 1962), фосфорилазная и фосфатазная активность в волокнах хлопчатника с 25-дневного возраста резко снижается. Содержание редуцирующих сахаров падает (Курсанов, Выскребенцева, 1952; Бредихина, 1968).

Многие исследователи считают, что соматические клетки только диплоидные, однако стали появляться работы свидетельствующие о наличии полиплоидных клеток в различных органах, что связано с переходом клеток в дифференцированное состояние. Наиболее обоснованную и полную мысль с обобщением большого материала о переходе клеток на эндомиотический цикл деления в связи с дифференциацией клеток и выполнении ими определенной функции высказал Geitler (1953), затем Tschermak—Woess (1956). Следует, однако, учитывать, что эндополиплоидия не является причиной перехода клеток к дифференциации, а является ее следствием, т. е. одним из проявлений специализации клеток и тканей. У растений эндополиплоидия часто встречается в тканях, выполняющих различную функцию: в секреторных клетках, запасавших питательные вещества, водо-запасавших и др. Многие эмбриональные полиплоидные клетки выполняют трофическую функцию и способствуют лучшему развитию зародыша и эндосперма. К таким клеткам относятся антиподы, гаусториальные подвески зародышей, эндоспермальные гаустории (Магешвари, 1954; Кострюкова, Гурецкая, 1956; Nasitschka, 1956; Tschermak—Woess, 1956 б, 1957 а, б; Farron, 1957; Nasitschka-Jenschke, 1959, а, б; Nagl, 1962; Ивановская, Прокофьева, 1963; Erbrich, 1965; и др.).

Полиплоидизацию клеток наблюдала Н. В. Цингер (1959) в гаусториальных клетках, окаймляющих внутреннюю полость эндосперма пиона, путем ядерных слияний, что, по Д. Мэзю (1961), является одной из разновидностей эндоредупликации. По мнению Н. В. Цингер, полиплоидизация ядер как в гаметофите, так и в окружающих его тканях способствует повышению интенсивности физиологических процессов, увеличивающих способность семени привлекать к себе питательные вещества из растения, а затем из них происходит отток питательных веществ к развивающемуся зародышу. Полиплоидные клетки волоконца хлопчатника, очевидно, также выполняют трофическую функцию, привлекая питательные вещества из растения и тем самым улучшают развитие семени (зародыша, эндосперма и его покровов). На более поздней стадии развития происходит отток питательных веществ из волоконца к развивающемуся зародышу. Очевидно, одновременно с оттоком запасных питательных веществ из паренхимы интегументов к зародышу начинается отток их из волоконца, которые являются производным семенной кожуры.

В ботанической литературе хлопчатник приводится как растение, семена которого имеют приспособление в виде волосков для распространения их птицами (Watt, 1907; Kearney, 1930) или ветром (Вульф, 1933; Культиасов, 1953; Курсанов и др., 1966). П. М. Жуковский (1950) считает, что волосной покров семян хлопчатника не способствует распространению семян ветром, и, что биологическая роль волоконца на семени хлопчатника остается не выясненной.

А. М. Мальцев (1937, 1949) рассматривал волокна на семени хлопчатника в качестве приспособления, способствующего расселению хлопчатника при помощи воды (по Константинову, 1967). По данным Ф. М. Мауера (1954), волокна на семени хлопчатника имеют различный приспособительный характер, они создают лучшие условия для дыхания и развития зародыша при прорастании семени, предохраняют семя от избыточного увлажнения в почве и т. п. «Однако, — пишет Ф. М. Мауер, — биологическая роль волосного покрова на семенах видов *Gossypium* до сих пор недостаточно изучена, а все перечисленные функции являются скорее второстепенными, а некоторые даже несущественными» (1954, стр. 120). Некоторые исконно дикие формы хлопчатника имеют очень короткие волокна (0,5—4 мм), а другие более длинные (10—15 мм). Эндомиотическая полиплоидия их выражена очень слабо, судя по объему ядер отдельных видов, они увеличивают свою плоидность от 4—8 и до 16—32 п. Если культурным длиноволокнистым формам хлопчатника эволюционно предшествовали коротковолокнистые формы (Мауер, 1954; Константинов, 1967), то, следовательно, в процессе окультуривания отбирались формы с более высокой степенью эндополиплоидизации.

Сделанное нами предположение о биологическом значении волоконца хлопчатника не противоречит с общим мнением других исследователей, которые считают, что волоски любого органа прежде всего активно участвуют в физиологических процессах не-сущего их органа (Александров, Савченко, 1951; Александров, Добротворская, 1965; Савченко, 1952; Мирославов, 1965), причем функция их до и после отмирания различна. Ф. М. Мауер (1954) полагал, что волоконца развивающегося семени хлопчатника выполняют определенную, еще не известную биологическую функцию. Как указывает В. Г. Александров и А. В. Добротворская (1965), трихомы, развивающиеся на различных частях бутона, играют существенную роль при дифференциации частей цветка и далее — разнообразно построенные сосочки и волоски следует отнести к числу клеток, специально вырабатывающих различные стимуляторы роста и развития. На связь деятельности трихом с выделением веществ гормонального характера указывали G. Haberland (1928), F. Netolitzky (1932), F. G. Lier (1955).

На основании мнения вышеуказанных авторов и наших исследований по дифференциации и развитию волоконца, мы позволили себе высказать предположение, что волоконца хлопчатника не только привлекают питательные вещества из растения, но являются непосредственным местом синтеза ростовых веществ и их источником для развития и роста зародыша и семени в целом. Можно так же предположить, что дифференциация отдельных клеток эпидермиса в волоконца, т. е. переход их с митотического на эндомитотический цикл деления индуцируется фитогормонами. Так, по мнению К. З. Гамбург (1970), дифференциация различных клеток (тканей) из одной меристемы может предопределяться неравномерным или различным градиентом распределения фитогормонов по клеткам. Эти очень интересные и весьма необходимые вопросы остаются пока не изученными.

У голосемянной безволоконистой формы А-720 отсутствует способность клеток переходить на эндомитотический цикл деления и дифференциация клеток эпидермиса начинается с уменьшения объема ядер и резкого увеличения цитоядерного отношения, характерного для дифференциации клеток, не образующих волоконца. Следовательно, проявление эндомитотической активности деления ядер в связи с переходом клеток к дифференциации в зависимости от вида и сорта хлопчатника различно. Низкую эндополлиплоидность имеют ядра коротковолокнистых форм хлопчатника по сравнению с длинноволокнистыми, в отдельных случаях клетки эпидермиса утрачивают способность переходить на эндомитотический цикл деления, что характерно для формы А-720. Функцию волоконца этой формы выполняют сильно разросшиеся клетки эпидермиса на халазе.

Глава V

СТРОЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ ВОЛОКОНЦА У РАЗНЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

Клеточная стенка волоконца хлопчатника изучалась многими исследователями в световом (Balls, 1919, 1923; Balls, Hancos, 1937; Barrit, 1929; Farr a al., 1932, 1934, 1937, 1948; Bajley, Kerr, 1935; Anderson a. al., 1937, 1938; Kerr, 1937; Hess a. al., 1942; Hutchinson a. al., 1945; Stehpen, Dodds, 1945; Райкова, Канаш, 1937; Jacquemart, 1953 а, б; Усманов, Шаткина, 1958; Caramelli, 1959; и др.) и электронном микроскопах (Фрей-Висслинг, 1950; Усманов, Никонович, 1962; Кордуб, 1958, 1962; Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968; O'Kelly a. al., 1954; и др.). Во многих работах, а также в ряде учебных пособий (Раздорский, 1949; Александров, 1954, 1966; Гуляев, 1965; Эсау, 1969; и др.) вторичная стенка волоконца хлопчатника приводится как классический пример вторичной стенки со спиральной текстурой.

Первичная оболочка волоконца состоит в основном из гемицеллюлозы, пектиновых веществ и небольшого количества целлюлозы. Вторичная оболочка, как и первичная, состоит из двух фаз — аморфного матрикса и организованного скелетного вещества — целлюлозы, однако основную часть вторичной стенки составляет целлюлоза (Bailey, Broun, 1940; Barnes, 1943; Усманов, Никонович, 1962; Wardrop, 1962). Зрелое хлопковое волокно составляет 97—98% целлюлозы, остальные 2—3% приходятся на долю естественных примесей, к которым относятся жирно-восковые, пектиновые, белковые и минеральные вещества, а также углеводы и органические кислоты, такие как лимонная, яблочная, янтарная, глутаровая и щавелевая; этих веществ в незрелых волокнах больше, чем в зрелых (Усманов, Сушкевич, 1955). Основной структурной единицей целлюлозы в оболочке являются микрофибриллы, которые погружены в аморфный матрикс, состоящий из полисахаридов — гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Особую роль в формировании оболочки растительных клеток играют гемицеллюлозы (Васильев, 1966). Изменение состава клеточной оболочки в онтогенезе волоконца хлопчатника описано в работе А. Л. Курсанова и Э. И. Выхребенцевой (1952). В клетках волоконца хлоп-

чатника микрофибриллы ориентированы под углом к продольной оси клетки, что является результатом образования спиральной текстуры. Каждый отдельный слой оболочки обладает спиральной текстурой, причем угол спирали, т. е. угол между плоскостью витка и плоскостью оси спирали, равен 30° (Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968). В первичной оболочке мицеллы целлюлозы расположены рассеяно в тангентальном направлении оси клетки. Направление микрофибрилл вторичной оболочки неоднократно меняется, меняется и угол наклона к продольной оси клетки, это создает многослойность клеточной стенки, а сама стенка становится прочной на сжатие и растяжение и в то же время остается эластичной (Александров, 1960). В. Г. Александров (1966) отмечает, что рост клеточной оболочки идет путем наложения новых слоев с внутренней стороны клетки, для наружного и внутреннего слоев характерно более пологое расположение фибрилл, а для среднего слоя — более крутое.

По Х. У. Усманову и Г. В. Никонович (1962), вторичная оболочка волоконца состоит из трех слоев: тонкого — наружного, который иногда называют промежуточным между первичной и вторичной оболочкой, или свернутый слой; толстый, состоящий из нескольких слоев целлюлозы; внутренний, граничащий непосредственно с клеточной полостью. В поляризованном свете наружный и внутренний слои блестят, а средний — светится очень слабо. По данным А. Фрей-Висслинг (1968), ультраструктура оболочек на ультратонких срезах неразличима, так как входящие в их состав гемицеллюлоза и целлюлоза, будучи построены из одних и тех же химических элементов (С.О.Н.), обладают одинаковой рассеивающей способностью в электронном микроскопе. Изучение направления микрофибрилл также очень сложно, так как на электронном микроскопе виден очень небольшой участок клеточной стенки. Темп отложения целлюлозы в волокнах определяется особенностями видов и сортов хлопчатника, а также условиями внешней среды (метеорологические, почвенные и агротехнические). Более интенсивное отложение клетчатки в стенках волоконца наблюдается у скороспелых сортов и у сортов с грубым волокном, чем благоприятнее условия внешней среды, тем интенсивнее идет отложение клетчатки. Такой фактор, как недостаток влаги в почве, вызывает укорачивание длины волоконца (Шлейхер, 1957; Александров, 1953; Кегг, Тагр, 1956; и др.). На отложение клетчатки влияет месторасположение коробочки на кусте хлопчатника (Зайцев, Гастева, 1925; Канаш, 1950). Х. У. Усманов и В. П. Шаткина (1956) отмечали, что накопление целлюлозы происходит с большей интенсивностью в волокнах однолетних коробочек второго и третьего симподиев и с меньшей — в коробочках восьмого и девятого симподиев. Влияние внешних факторов на формирование клеточной стенки освещено в работах М. С. Канаш (1950), Г. Я. Губанова (1954), Н. А. Тодорова и А. Имамалиева (1957).

Микрофибриллы клеточной стенки группируются в пучки или макрофибриллы, которые видны в световом микроскопе при надавливании на покровное стекло, при этом видно и направление пучков микрофибрилл.

Необходимо было изучить строения клеточной стенки в онтогенезе волоконца разных видов хлопчатника. Исследовали виды *G. herbaceum* L., скороспелая форма — турфанская гуза; *G. arboreum* L., подвид *obtusifolium* (Roxb.) Mauer, *G. apomatum* Wawra et Peyer, — 26-хромосомные представители Старого света; *G. davidsonii* Kell и *G. trilobum* Skovsted — 26-хромосомные представители Нового света и австралийская форма хлопчатника *G. sturtii* F. Müll. — также 26-хромосомная форма. Исследовали также *G. hirsutum* L. скороспелый сорт С-3381, среднеспелый сорт 108-Ф и дикую форму *G. hirsutum* L. ssp. *mexicanum* (T. d.) Mauer, var. *pervosum* из Виктории; *G. barbadense* L. сорт 5476-И и его дикую форму *G. barbadense* ssp. *darwinii* (Watt.) Mauer — представителей 52-хромосомных хлопчатников Нового света по системе Ф. М. Мауера (1954). Исследования проводились под микроскопом МБИ-3 и люминесцентным микроскопом МЛ-2. Волоконца, отделенные от семени, через каждые 5—10 дней до созревания коробочек просматривали в воде, 50—70°-ном спирте, обрабатывали реактивом Швейцера. Для просмотра волоконца на поперечном срезе делали срезы от руки бритвой.

Изменение объема клеточной стенки в онтогенезе волоконца изучали для видов *G. herbaceum*, *G. hirsutum*, *G. barbadense*. С 15—20-дневного возраста через каждые 5 дней до раскрытия коробочек и 10 дней после их раскрытия измеряли под микроскопом диаметр всей клетки, содержимого клетки (т. е. цитоплазмы с центральной вакуолью) и длину волоконца. Высчитывали из общего объема клеток $V_1 = \pi R^2 h$, объем содержимого клетки $V_2 = \pi r^2 h$, объем клеточной оболочки высчитывали по окончательной формуле: $V = V_1 - V_2 = \pi h (R^2 - r^2)$.

У исследованных форм хлопчатника *G. herbaceum*, турфанская гуза; *G. hirsutum* сорта С-3381 и 108-Ф; *G. barbadense* сорт 5476-И утолщение клеточной стенки волоконца начинается до завершения утолщения интенсивного роста. Интенсивный рост волоконца указанных форм завершается в 15—25-дневном возрасте (Власова, 1971 а, б), явно выраженная вторичная клеточная стенка наблюдается в среднем с 10-дневного возраста (Райкова, Канаш, 1937; Власова, 1968 а). Первые слои вторичной стенки волоконца откладываются в виде прерывистой спирали или в виде колец с различной частотой расположения, иногда кольчатое утолщение чередуется со спиральным. Затем пучки микрофибрилл образуют более широкую спираль, которая в большинстве случаев бывает очень пологой, т. е. имеет небольшой угол наклона к продольной оси клетки и местами переходит в параллельную оси клетки. В данном случае наблюдается такая же картина, как и при обра-

зовании новых спиральных утолщений. Вытягивание некоторых пучков микрофибрилл, т. е. переход из наклонного положения в параллельное оси клетки происходит вследствие интенсивного роста клетки с 10 до 20-дневного возраста (рис. 31, а). Последующие

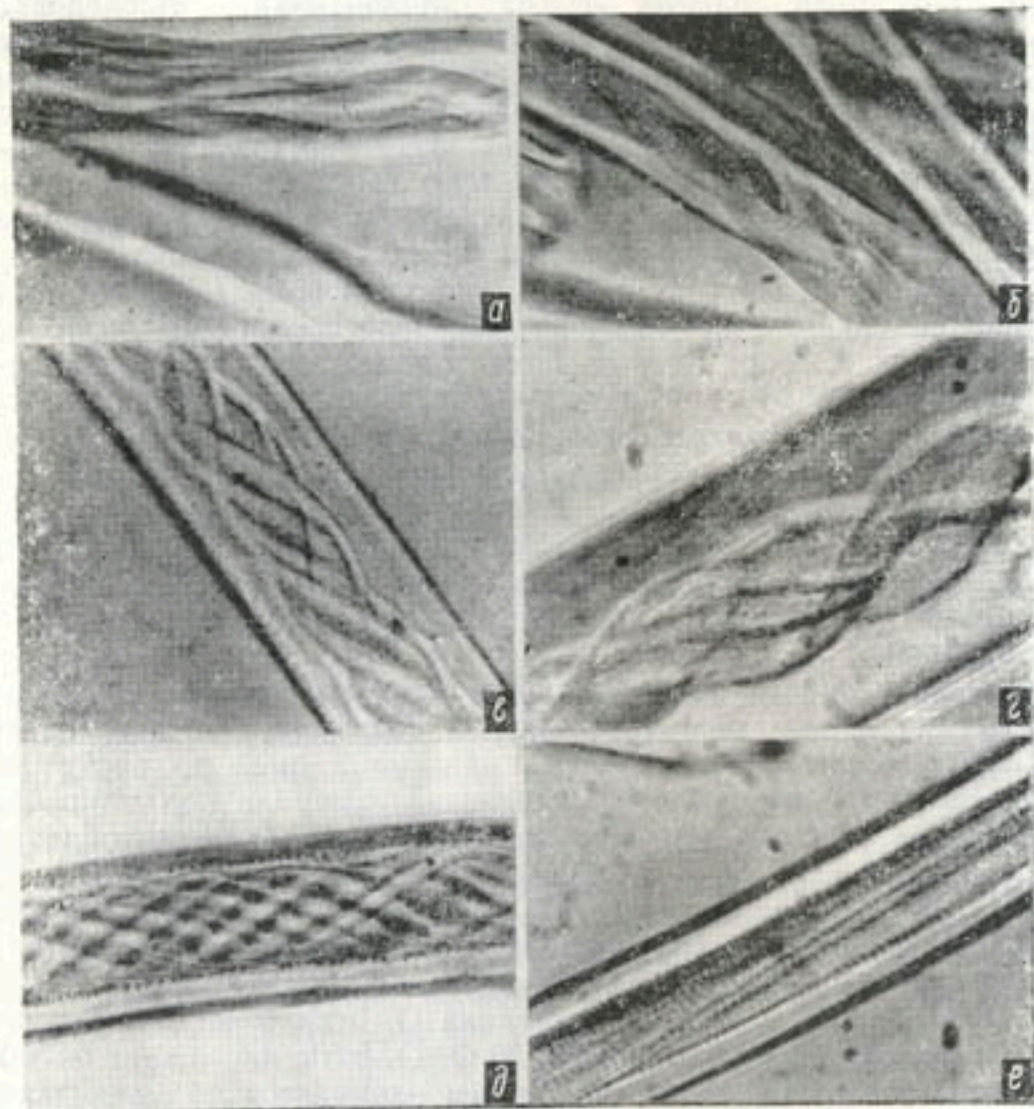


Рис. 31. Направление пучков микрофибрилл клеточной стенки волоконец хлопчатника в возрасте 45—50 дней.

а—сорт С-3881, 7×90, б—сорт 108-Ф, 7×90 (МБН-3), в—турфанская гуза, 5×40 М-Д-2, г, д, е—то же, 5×90.

слои пучков микрофибрилл, когда клетка заканчивает свой рост, а целлюлоза интенсивно синтезируется, направлены более круто, т. е. имеют уже больший угол наклона к продольной оси клетки до 70°. Отдельные пучки идут под различным углом, иногда они меняют свое направление: так на рис. 31, б, в, г видны внутренние спирали пучков микрофибрилл различного наклона; более поло-

гие (рис. 31, б), и более крутые (рис. 31, в, г). На рис. 31, д, видны одновременно пучки верхней (по отношению к объективу микроскопа) и нижней стенки.

В зависимости от различного направления и различной величины пучков микрофибрилл вдоль оси клетки волоконца хлопчатника имеют разнообразное строение. Х. У. Усманов и Г. В. Никонович (1962) отмечают, что «структура хлопковых волоконцев обладает многообразием, которое не может быть уложено в рамки одной схемы, как бы она не была совершенна. Никакая схема не может отразить различий в величинах углов наклона фибриллярных спиралей, изменения толщины слоев вторичной стенки и их количества в зависимости от условий роста, нарушений фибриллярного порядка вторичной стенки и т. д.». У турфанской гузы в редких случаях наблюдали, что утолщение клеточной стенки волоконца происходило в виде сплошных колец, т. е. направление пучков микрофибрилл было не продольным к наибольшей оси клетки, а перпендикулярным. У этих волоконцев вторичная стенка имеет с внутренней стороны зубцы или выступы, соприкасающиеся с цитоплазмой. Если в фокусе объектива нижняя стенка клетки (по отношению к объективам микроскопа), то видно, что она имеет поперечную извитую исчерченность (рис. 31, е), которая показывает направление пучков микрофибрилл.

Сходное строение внутренней стенки волоконцев с культурными формами хлопчатника имеют дикие, относительно длиноволокнистые формы хлопчатника *G. hirsutum*, ssp. *mexicanum* var. *nervosum*, *G. barbadense* ssp. *darwinii*; *G. arboreum*, ssp. *obtusifolium*, длина их волоконцев 18—22 мм.

Дикие виды хлопчатника *G. anomalum*, *G. davidsonii*, *G. trilobum* и *G. sturtii* отличаются по строению вторичной клеточной стенки от выше рассмотренных видов, они имеют продольное направление пучков микрофибрилл, расположенных не под углом к продольной оси клетки, а параллельно ей.

В зависимости от разнообразного направления пучков микрофибрилл и целых их групп вдоль продольной оси волоконца наблюдается довольно большое разнообразие в строении волоконцев на поперечном их сечении. При направлении пучков микрофибрилл под различным углом к продольной оси клетки, которые меняют свое направление, т. е. правовосходящие пучки становятся левовосходящими и наоборот, на поперечном сечении клетки наблюдаются темные точки, окруженные светлой зоной (рис. 32, а) или светлые зоны, окруженные более светлыми зонами. Это самые мелкие пучки микрофибрилл, которые удается видеть в световом микроскопе. Такая структура поперечного среза волоконца образуется различным направлением пучков микрофибрилл (в данном случае на поперечном срезе не наблюдается строгой упорядоченности пучков микрофибрилл).

Более крупные пучки микрофибрилл, или целые группы пучков, имеют на продольном сечении более упорядоченное строение в

виде тангентально направленных, перемежающихся светлых и более светлых зон (рис. 32, б). Эти группы пучков также имеют различное направление вдоль оси клетки. Подобная структура волоконца Х. У. Усмановым и Г. В. Никоновичем (1962) отмечена как концентрически радиальная. Они считают, что волоконец на продольном срезе имеют концентрическую структуру с известной радиальной упорядоченностью. Эти два вида строения клеточной

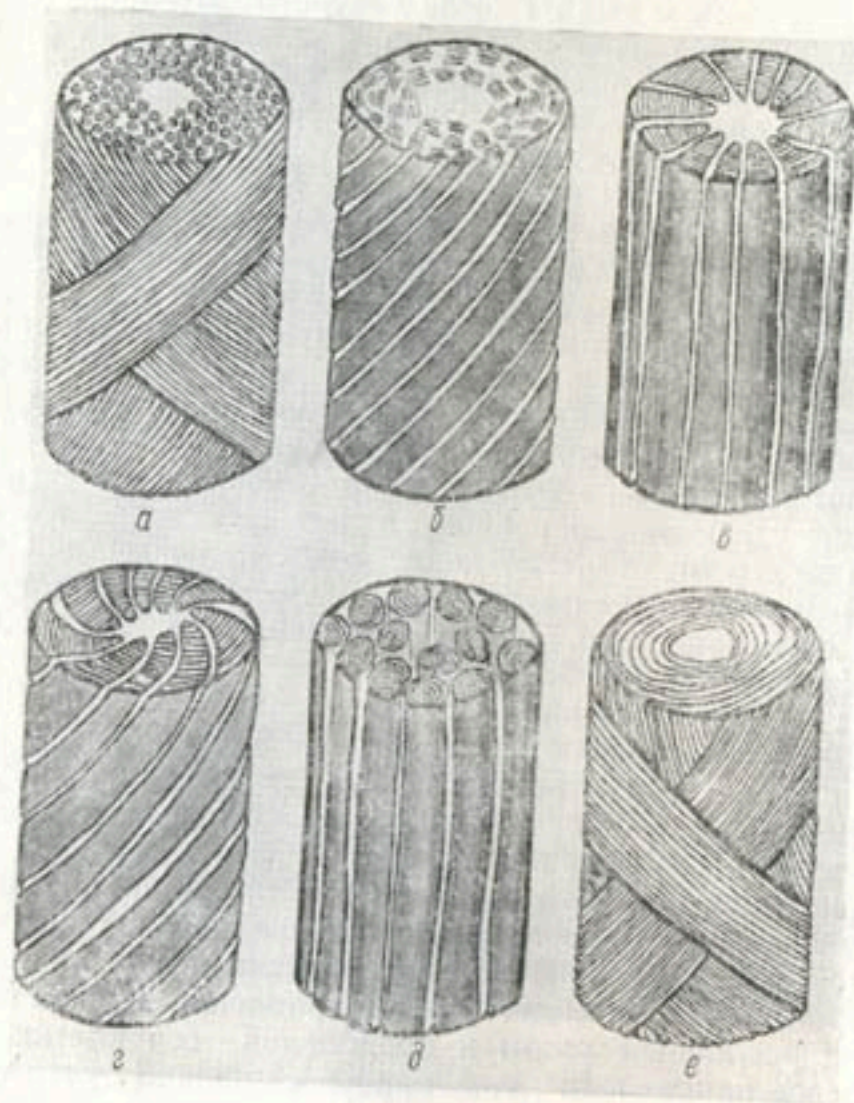


Рис. 32. Строение стенки волоконца хлопчатника на поперечном сечении, 7×90 .

стенки на поперечном срезе волоконца характерны в основном для культивируемых форм хлопчатника с длинными и скрученными волокнами.

Волоконца, имеющие направления пучков микрофибрилл параллельно оси клетки, на поперечном срезе имеют радиально концентрические слои, которые, однако, идут не сплошным слоем, а

разделены светлыми зонами. Они имеют такое же строение, как и самый внутренний слой клеточной стенки, соприкасающийся непосредственно с цитоплазмой (рис. 32, в). У некоторых волоконца параллельные тяжи пучков микрофибрилл местами переходят в наклонное или спиральное положение, тогда на поперечном срезе наблюдается смещение радиальных тяжей, соответственно им смещается и направление светлых зон, однако общая упорядоченность пучков микрофибрилл и их сгруппированность сохраняются (рис. 32, г). Эта структура клеточной стенки на поперечном срезе волоконца отмечалась в основном для видов *ssp. mexicanum*; *ssp. darvinii*, *ssp. obtusifolium*. Радиально-концентрическая структура стенки волоконца на поперечном срезе приводится в работе J. Bajley, T. Kegg (1935) (цит. по Усманову и Никонович, 1962).

И наконец, еще одна из структур, наблюдаемая на поперечном сечении волоконца в виде неправильных кругов, состоящих из чередующихся темных и светлых колец. Сгруппированные таким образом пучки микрофибрилл также окружены светлой зоной (рис. 32, д). Обычно на продольном срезе одного волоконца насчитывается 8—12 кругов сгруппированных пучков микрофибрилл. Расположение пучков микрофибрилл по длине клетки всегда параллельно ее оси (рис. 32, д). Такая структура клеточной стенки волоконца характерна для диких видов хлопчатника, которые имеют тонкие и прямые, нескрученные волокна (*G. anomalum*, *G. davidsonii*, *G. trilobum*, *G. sturtii*). Вероятно, о данной структуре упоминает W. Farr (1937, по Усманову, Никонович, 1962), называя ее розеточной. По существу можно отметить аналогию в строении стенки волоконца диких видов хлопчатника (рис. 32, д) и культивируемых форм (рис. 32, а), у которых число кругов очень увеличено, а величина их значительно мельче, их пучки направлены под различным углом к оси клетки. По-видимому, с увеличением объема клетки волоконца изменяется и структура клеточной стенки, обеспечивающая ее прочность и эластичность.

Наименее вероятная структура — это сплошные концентрические слои на поперечном срезе волоконца, представленная в работах D. B. Anderson, J. H. Moog (1937), D. B. Anderson, T. Kegg (1938). В действительности волокна имели бы такое строение на поперечном срезе, если бы слои целлюлозы откладывались сплошным цилиндром вдоль оси клетки. Нашими наблюдениями и исследованиями других авторов установлено, что целлюлоза клеточной оболочки волоконца хлопчатника откладывается не сплошным цилиндром, а отдельными пучками микрофибрилл, имеющих различное направление. Следовательно, образование единого цилиндра, образующего сплошное кольцо на поперечном срезе, — исключено. В отдельных случаях, однако, на поперечных срезах волоконца видны концентрические слои клеточной стенки. Например, при попытке получить поперечный срез волоконца, обработанного реактивом Швейцера, разлом волоконца происходит в местах, где образовались утолщения в виде спиралей (рис. 33, а).

Так как образовавшиеся спирали не одинаковой длины, иногда проходит две спирали, закрученных в одну сторону, или в противоположные стороны, то при микрокриковании создается впечатление сплошных колец на поперечном срезе, а число кажущихся кольцевых слоев резко варьирует. При созревании семени, когда прекращается отложение целлюлозы, происходит уплотнение клеточной стенки, ее светлые зоны становятся почти незаметными, тогда волокна, имеющие строение стенки на поперечном срезе, отраженное на рис. 32, б, в, г, могут образовывать кажущиеся концентрические слои (рис. 32, е).



Рис. 33. Строение клеточной стенки волокон хлопчатника, обработанных реактивом Швейцера.

а—сорт 108-Ф, 7×10, б—сорт С-3381 7×20, в—сорт С-3381, 7×90.

Мы считаем, что образовавшиеся спиральные утолщения клеточной стенки в какой-то мере сдерживают рост клетки в толщину. В местах, где сохранились эти утолщения, клетка волоконца менее эластична. Вероятно, от частоты расположения спиралей по длине клетки и толщины витка спирали зависит хрупкость волоконца. Получить поперечный срез волоконца очень трудно, так как клеточная стенка эластична, разрыв волоконца чаще всего

происходит в том месте, где имеются спиральные утолщения (рис. 33, а), т. е. где клеточная стенка самая хрупкая. Первичные спиральные утолщения вторичной стенки волоконца, по-видимому, отличаются по строению пучков микрофибрилл или их упорядоченностью от микрофибрилл, формирующихся позже и образующих в основном всю толщину клеточной стенки.

Микрофибриллы целлюлозы откладываются с внутренней стороны клетки не сплошным цилиндром, а отдельными пучками (рис. 33, б). На рисунке 33, б отчетливо видны два внутренних

Таблица 17

Размеры поперечников фибрилл, по данным разных авторов (по Бардинской, 1964)

Материал	Поперечник фибрилл, мкм	Величина витковой части разреза фибрилл, мкм	Источник
Хлопок	—	0,5—1,0	Визнер (1886—1892)
Хлопок	0,4	—	Балкис, Ханхок (1922)
Хлопок, лен, конопля, рами, древесная целлюлоза	0,2—0,3	—	Герцог (1928)
Хлопок	0,4	0,5×0,4	Фрей-Висслинг (1935)
Хлопок	1,09	1,5×1,1	Фарр (1938)
Хлопок	0,2—0,3	0,3×0,25	Гесс (1943)
Хлопок	87—90 Å	—	Ренби (1952)

тяжа пучков микрофибрилл в виде двух спиралей — лево- и правовосходящей. По-видимому, различная по структуре клеточная стенка, которая имеет неодинаковые пучки микрофибрилл и различную их упорядоченность, имеет также неодинаковую толщину микрофибрилл. В литературе имеются данные отдельных авторов о различной толщине микрофибрилл стенки волоконца хлопчатника (табл. 17).

Образовавшиеся пучки микрофибрилл погружены в аморфный, бесструктурный матрикс, представляющий собой единую систему клеточной стенки и соприкасающийся непосредственно с цитоплазмой (рис. 32). Сгруппированные пучки микрофибрилл также окружены более широкой зоной аморфного матрикса, состоящего из полисахаридов, в основном из геммицеллюлозы. Содержание пектиновых веществ, входящих в состав аморфного матрикса вторичной стенки волоконца незначительное. В волокнах, окрашенных рутением красным, при использовании реакции с солянокислым гидроксиламином (Дженсен, 1965) и окрашенных метиленовым голубым (Джапаридзе, 1953), пектиновых веществ не обнаружено. Каждый из методов характерен только для определенной фракции пектиновых веществ (Сапожникова, 1971), поэтому фракция пектиновых веществ, характерная для волоконца хлопчатника,

этими методами не выявляется. Наличие в клеточной стенке волоконца двух различных фаз: волокнистой (фибрилярной) и рыхлой в виде бесформенных мелких частиц отмечено многими исследователями (Bailey, Brown, 1940; Barnes, Burton, 1943; Усманов, Никонович, 1962; и др.). По данным Х. У. Усманова и Г. В. Никоновича (1962), в процессе утолщения клеточной стенки происходит изменение соотношения упорядоченного и неупорядоченного вещества, приводящее к увеличению содержания неупорядоченных областей, причем максимальное увеличение их происходит к 40 дням и в дальнейшем практически не изменяется, т. е. наибольшая плотность упаковки структурных элементов достигается раньше созревания волоконца. Однако эти авторы указывают, что расположение этих областей не определено. Расположение этих областей кажется неопределенным, в случае когда пучки микрофибрилл относительно мелкие, спирально идущие (рис. 32, а). В том случае, если пучки микрофибрилл сгруппированы (рис. 32, б) и особенно при параллельном расположении пучков микрофибрилл (рис. 32, в, д), то расположение упорядоченных и неупорядоченных зон вполне определено. Вопрос относительно наличия пор во вторичной стенке волоконца хлопчатника не изучен. Вопрос о наличии свободного пространства в клеточной стенке волоконца и передвижении растворов в этом пространстве мало изучен. Многие авторы считают, что свободные пространства, расположенные непосредственно в клеточной стенке, представляют собой единую систему, приспособленную для поглощения и транспорта воды с растворенными в ней метаболитами, минеральными и других веществ (Sorokin, 1967; Курсанов, 1969; Салаев, 1969; и др.).

Накопление целлюлозы в волокнах хлопчатника определяют по толщине клеточной стенки. Мы определяли объем клеточной стенки для трех видов хлопчатника. Максимальная толщина (более 17 мк) клеточной стенки отмечена для турфанской гузы, 12 мк — для сорта 108-Ф и 10 мк — для сорта 5476-И. Максимальная длина волоконца для турфанской гузы — 25,8 мм, для сорта 108-Ф — 32,6 и для сорта 5476-И — 47,2. Темп изменения объема клеточной стенки в онтогенезе волоконца представлен на рис. 34. Наиболее интенсивное увеличение объема клеточной стенки отмечено у турфанской гузы, он достигает своего максимума к 40—45-дневному возрасту (рис. 34, а). Более медленно увеличивается объем клеточной стенки волоконца сорта 108-Ф, достигающий максимума к 50 дням, но он остается ниже, чем у турфанской гузы (рис. 34, б). Увеличение объема клеточной стенки волоконца сорта 5476-И происходит медленнее, чем у сорта 108-Ф и достигает максимума только к 65—70-дневному возрасту коробочек (рис. 34, в). Максимальный объем клеточной стенки сорта 5476-И равен объему клеточной стенки сорта 108-Ф (рис. 34, б, в).

Объем клеточной стенки волоконца достигает максимума за 10—20 дней до раскрытия коробочки (рис. 34). У турфанской гу-

зы объем клеточной стенки снижается наиболее резко. Снижение объема клеточной стенки продолжалось и в течение исследованных 10 дней после раскрытия цветка (рис. 34, двоянные линии), затем измерения не проводились. Как показали наши наблюдения, спад объема клеточной стенки происходит в основном за счет сужения зоны неупорядоченного вещества, или аморфией, гемицеллюлозной зоны. У турфанской гузы наиболее широкие пучки микрофибрилл и более широкие аморфные зоны. Вероятно, более

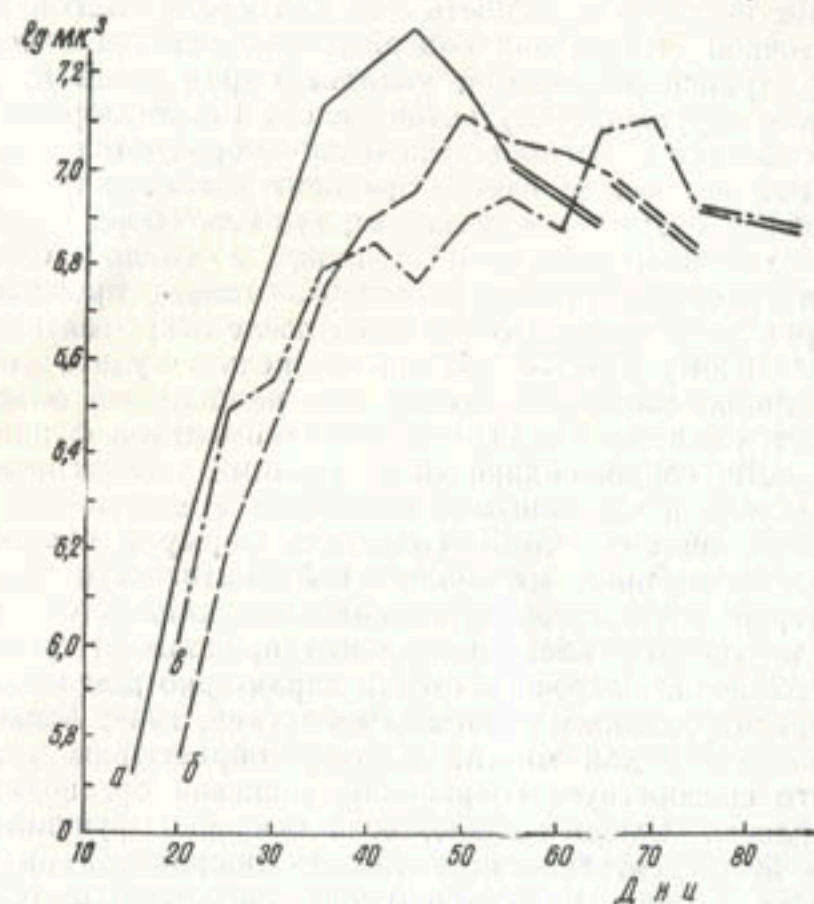


Рис. 34. Изменение объема клеточной стенки в онтогенезе волоконца хлопчатника.

а — *G. herbaceum*, турфанская гуза, б — *G. hirsutum*, сорт 108-Ф, *G. barbadense*, сорт 5476-И. По оси абсцисс — число суток от раскрытия цветка, по оси ординат — объем клеточной стенки в 1 г мм³.

интенсивный спад клеточной стенки у турфанской гузы объясняется более интенсивным сужением этих зон. Через 10 дней после раскрытия коробочки объем клеточной стенки волоконца турфанской гузы и сорта 5476-И одинаков и немного ниже, чем у сорта 108-Ф (рис. 34). Сужение аморфной гемицеллюлозной зоны происходит вследствие прекращения образования веществ этой зоны цитоплазмой, и ее обезвоживания, что способствует спаду объема клеточной стенки, который в основном и обуславливает распушение волоконца хлопчатника.

Однако в день раскрытия коробочек волоконца не являются первосортным сырцом. В период гибели клетки в волокнах приблизительно в течение 10 суток после раскрытия коробочек продолжается интенсивный спад объема клеточной стенки, что происходит за счет сужения гемицеллюлозной зоны, в результате этого уплотняются целлюлозные пучки микро- и макрофибрилл. Слабо уплотненная гемицеллюлозная зона является хорошей средой для развития микроорганизмов. Кроме того, эти волокна имеют более высокую влажность, так как кроме слабой дегидратации клеточной стенки, они содержат еще остатки цитоплазмы. При сборе, транспортировке и укладке сырца чаще происходит механическое нарушение внутренних слоев макрофибрилл, т. е. в результате сжатия и изгибов волоконца образуются вздутия и разрывы. Все это вместе взятое приводит к снижению сортности сырца. В связи с этим мы полагаем, что для сбора волоконца с хорошо уплотненной клеточной стенкой, а следовательно, для сохранения высокой сортности сырца, необходимо проводить сбор хлопка-сырца по истечении 8—15 дней после открытия коробочек. По максимальному объему волоконца нельзя судить о максимальной толщине клеточной стенки, ибо наибольший объем клетки достигает в основном в период ее максимальной функциональной активности, сопровождающейся резким увеличением центральной вакуоли и цитоплазмы. Клеточная стенка в этот период интенсивно утолщается, чтобы сохранить форму и прочность волоконца. Со снижением метаболической активности волоконца объем центральной вакуоли и цитоплазмы снижается по мере снижения их объема, клеточная стенка продолжает утолщаться. Сильное утолщение клеточной стенки характерно для многих других дифференцирующихся клеток (Раздорский, 1949; Александров, 1954), в частности для многих клеток, образующих семенную кожуру, что способствует сохранению тканевой организации при старении клеток. Следовательно, если основная функциональная активность жизнедеятельности волоконца направлена на улучшение развития органа, на котором они развиваются (Савченко, 1952; Александров, Добротворская, 1965; Мирославов, 1965), то отложение целлюлозы клеточной стенки не является основной функцией волоконца, а лишь результатом проявления их формирования и изменения в жизненном цикле.

Имеются работы, подтверждающие высказанную Молленхауэром и др. мысль (1961) об участии аппарата Гольджи в процессе образования вещества оболочки (Esau and all, 1966; Гамалей, 1970 и др.). Образовавшиеся вещества распространяются на матрикс оболочки, т. е. на пектины и гемицеллюлозу и включаются в первичное и вторичное утолщение оболочки. На основании литературных данных, а также структуры клеточной стенки волоконца с особой упорядоченностью пучков микрофибрилл и единой системой аморфного матрикса, соприкасающегося с цитоплазмой, можно предположить, что рост клеточной стенки идет по всей ее толщине

в процессе интенсивного роста волоконца, в период старения клеток — в основном с внутренней поверхности стенки.

Рост клеточной оболочки не пассивный, а активный процесс, определяющий рост клетки в целом (Mühlethaler, 1961; Setterfield, Bailey, 1961; Matchett, Nance, 1962; Richardson, 1964; Ray a. Baker, 1965). Направление микрофибрилл в клеточной стенке определяет форму клетки, но ориентация микрофибрилл контролируется действием протопласта. G. Setterfield a. S. Bailey (1959), A. Frey-Wyssling (1962), P. B. Green (1962, 1964), K. Muhlethaler (1963), K. D. Preston (1963), R. Jarosch (1964) считают, что направление отложения микрофибрилл контролируется протопластом как часть генетически обусловленной дифференциации клетки.

H. J. Denham (1922) наблюдал в волокнах хлопчатника утолщения и бороздки стенок, которые соответствовали спиральному ходу движения ядра и цитоплазмы (цит. по Э. Синнот, 1963). Во многих случаях, ядро прилегает к местам наиболее интенсивного роста и утолщения клеточной стенки. По A. Frey-Wyssling (1962), самая периферическая область цитоплазмы обычно неподвижна. Многие исследователи считают, что ориентация микрофибрилл контролируется особыми структурами в цитоплазме. Механизм ядра в образовании клеточной стенки не изучен. По-видимому, движущие токи цитоплазмы с ядром способствуют накоплению цитоплазмы в тех местах, где происходит утолщение стенки. Э. Синнот (1963) отмечал, что первым указанием на то, где возникнут утолщения в развивающейся клетке, служит накопление в этом месте цитоплазмы более гранулированной, чем остальная. E. Strasburger (1882) наблюдал движение цитоплазмы вдоль таких тяжей, а гистохимические наблюдения В. Г. Конарева (1966) свидетельствуют о том, что появление утолщений в клеточных стенках предшествует накоплению РНК в цитоплазме и сосредоточение ее происходит в местах формирования вторичной оболочки.

Волоконца хлопчатника, имеющие спиральное направление микрофибрилл, к моменту созревания семени винтообразно скручиваются по ходу направления основной массы микрофибрилл. У диких форм хлопчатника волоконца, имеющие параллельное направление микрофибрилл, остаются нескрученными. Нескрученность волоконца у диких видов хлопчатника отмечают J. B. Hutchinson and all (1945), Н. Н. Константинов (1967) и др. Н. Н. Константинов (1967) отмечает, что скрученность волоконца появилась в результате длительной эволюции хлопчатника. Следовательно, можно предположить, что параллельное направление микрофибрилл клеточной стенки волоконца хлопчатника по своему происхождению эволюционно предшествовало спиральному направлению микрофибрилл, т. е. общее направление эволюционного процесса шло от хлопчатников с параллельным направлением микрофибрилл к формам со спиральным направлением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сходство в развитии и строении семяпочки различных видов хлопчатника проявляется в общем сходстве развития семени и его покровов. Виды различаются величиной клеток, степенью их утолщения, а следовательно, толщиной отдельных слоев и всего покрова семени. Рост всех клеток покрова семени и зародыша проходит в четкой и определенной координации, что характерно для тканей, органов и организма в целом. С изменением величины одной группы клеток или тканей соответственно изменяются и другие. Однако клетки, не составляющие сплошной ткани, а разбросанные среди других клеток, например трихобласты, образующие корневые волоски, могут расти с другой относительной и абсолютной скоростью (Sinnot, Bloch, 1939). Это характерно также для волоконца хлопчатника, их величина может изменяться не коррелятивно с изменением величины отдельных тканей семени, поэтому у отдельных форм хлопчатника наблюдаются резкие колебания в величине клеток волоконца.

Темпы развития семени и его покровов у различных видов хлопчатника неодинаковы, наиболее интенсивно семя развивается у скороспелых форм хлопчатника, которые имеют более тонкую семенную кожуру, чем позднеспелые. Твердость кожуры семени не зависит от ее толщины, она в основном обуславливается толщиной столбчатого слоя и степенью пигментации пигментных слоев. Чем больше в клетках накапливается дубильных веществ (фенольные соединения), тем выше степень пигментации клеток покрова семени и твердость семенной кожуры. Естественная цветная окраска волоконца связана с наличием в содержимом развивающихся волоконца фенольных соединений (дубильных веществ), в этих волокнах к созреванию семени появляется пигмент, который придает определенную цветовую гамму волоконцу.

Образование волоконца и ранние фазы их развития протекают морфологически сходно у исследованных трех культурных форм хлопчатника, время появления первых волоконца, интенсивность роста волоконца и величина клеток и их ядер различны. Митотическая активность клеток эпидермиса, как и других тканей, подвержена суточным ритмам, которые, однако, не имеют строгой периодичности. Суточные ритмы клеток эпидермиса могут колебаться в зависимости от функционально-физиологического состояния тканей семяпочки. В отдельных частях семяпочки митотическая активность клеток эпидермиса различна, наиболее высокая в средней части семяпочки и халазе сбоку. Выявлена прямая взаимосвязь между митотической активностью клеток эпидермиса и процентом появившихся волоконца волокна и волоконца подпушка, заключающаяся в том, что в той части семяпочки, где выше митотическая активность эпидермиса, больший процент клеток дифференцируется в волоконца. Период появления волоконца волокна в средней части семяпочки оказался довольно кратковременным (20 час.), а период образования подпушка — более растянутым (4 суток). На основании этих исследований были сделаны предположения, что митотическая активность эпидермиса и интенсивность роста волоконца имеют определенную взаимосвязь.

В процессе развития семяпочки и семени хлопчатника клетки наружного эпидермиса, образующие наружный слой покрова семени, дифференцируются в различные клеточные популяции — волоконца волокна и подпушка и клетки эпидермиса, не образующие волоконца.

Предпосевное облучение семян хлопчатника гамма-лучами влияет на митотическую активность клеток эпидермиса семяпочки. В связи с этим оно может ускорять или задерживать их дифференциацию и, следовательно, влиять на период образования волоконца, темп их образования и число дифференцирующихся клеток эпидермиса в волоконца. При дозе облучения 3 кр митотическая активность клеток эпидермиса перед цветением выше, чем в контроле, клетки позже приступили к дифференциации, поэтому волоконца появились на 15 час. позже, чем в контроле, но процент волоконца от общего числа клеток выше, так как большая доля клеток одновременно теряет способность к делению.

Митотически активные клетки эпидермиса в средней части семяпочки имеют постоянный объем ядра, клетки и величину цитоядерного отношения. Объем ядра и величина цитоядерного отношения имеют определенный предел колебания в зависимости от того, в какой фазе митотического цикла находится ядро. Волоконца волокна дифференцируются из клеток эпидермиса с увеличенным объемом ядер и меньшей величиной цитоядерного отношения. Волоконца подпушка дифференцируются из увеличенной по объему клетки эпидермиса, уменьшенному вдвое объему ядра и более

высокой величиной цитоядерного отношения по сравнению с митотически активными клетками.

Величина цитоядерного отношения является показателем состояния клеток, находящихся в митотическом цикле, приступивших к дифференциации и находящихся на более высокой ступени дифференциации. Ядра образовавшихся волоконца волокна и волоконца подпушка ритмично увеличивают объем, ядра же клеток эпидермиса, не образующие волоконца, в фазу растяжения снижают объем в соотношении средних объемов классов 1:2:4:8. Объем клеток увеличивается в этом же соотношении. Хотя величина цитоядерного отношения в том и другом случае резко возрастает, происходит это при дифференциации волоконца за счет сильно увеличивающейся вакуоли клетки, без которой цитоядерное отношение относительно постоянно. Во втором случае цитоядерное отношение возрастает не только за счет сильной вакуолизации клетки, но и за счет снижения объема ядра. Такого рода различия в дифференциации клеток эпидермиса свидетельствуют о различной функции волоконца и клеток, не образующих волоконца.

Перед цветением, когда семязпочка готова к оплодотворению, митотическая активность клеток эпидермиса падает, а определенная доля клеток теряет способность к делению, последние приступают к дифференциации, образуя волоконца на семязпочке. Митотическая активность эпидермиса в процессе оплодотворения возросла, а в вариационной кривой объема ядер эпидермиса исчез класс ядер, образующих волоконца. Это свидетельствует о том, что процесс оплодотворения повышает митотическую активность эпидермиса и прекращает дифференциацию клеток эпидермиса в волоконца.

При изучении особенностей дифференциации клеток эпидермиса в микропилярной части установлено, что в развивающейся семязпочке митотически активные клетки эпидермиса микропилярного конца имеют более высокую степень дифференциации, чем в средней части. Вариационные кривые объема ядер имели сходные классы ядер, которые в различное время образуют в средней части семязпочки волоконца волокна и подпушка. На микропилярном конце они появляются одновременно через 18 час. после цветения, т. е. волоконца волокна появляются на 27 час. позже, а волоконца подпушка почти на 4 суток раньше, чем в средней части семязпочки. Процесс оплодотворения способствует росту клеток эпидермиса, приступивших к дифференциации на микропилярном конце семязпочки, т. е. способствует появлению волоконца.

Определенная доля клеток эпидермиса микропилярной части раньше вступает в фазу растяжения, а затем в определенную фазу функциональной специализации этих клеток, которые по сравнению со средней частью раньше дифференцируются в клетки, не образующие волоконца. Раннее снижение объема клеток в микропилярной части также указывает на более высокую степень дифференциации их по сравнению со средней частью семязпочки.

Семязпочка представляет собой весьма совершенную с гистологической точки зрения тканевую систему, с пространственно строго ориентированной дифференциацией образующих ее клеточных элементов, в которой довольно рано выделяется особая «рабочая» меристемная зона, за счет которой идет в основном нарастание тканей семязпочки в период ее развития и в ранний период развития семени. Дифференциация клеток эпидермиса, не образующих волоконца, происходит локально по отношению к порождающей их меристеме, которая начинается с микропилярного конца семязпочки и постепенно распространяется на среднюю часть. Клетки эпидермиса, дифференцирующиеся в волоконца, не имеют пространственно четкой локализации, они оказываются смешанными с митотически активными клетками эпидермиса, кроме того, волоконца различаются от остальных клеток эпидермиса кинетикой и разобщенностью во времени дифференцировки.

При дифференциации клеток эпидермиса в наружный слой семенной кожуры у голосемянной безволоконистой формы А-720 они также снижают объем с микропилярной части семязпочки. Однако снижение объема клеток у голосемянной формы происходит еще до раскрытия цветка на микропилярной части, в средней части в основном через 2—3 суток после цветения.

У голосемянной безволоконистой формы А-720 клетки эпидермиса перед цветением и после оплодотворения не образуют клеток с удвоенным объемом ядер или других подобных клеток, которые можно считать волоконнообразующими, такие клетки у этой формы отсутствуют.

В онтогенезе волоконца волокна ядро в клетках функционирует почти до полного раскрытия коробочки. В период наивысшей функциональной активности волоконца объем ядра изменяется в большей степени, чем объем ядрышка. Объем ядра и ядрышка сохраняют постоянство соотношений. На основании изменения объема ядрышка, ядра, цитоплазмы и величины цитоядерного отношения в онтогенезе клеток волоконца выделены три периода их развития: интенсивное функционирование, старение и гибель клеток. Выделенные периоды в онтогенезе волоконца не имеют резких разграничений. Изученные виды хлопчатника различаются продолжительностью этих периодов, но имеют определенное сходство в изменении объемов ядрышка, ядра, клетки и величины цитоядерного отношения в онтогенезе клеток волоконца культивируемых форм хлопчатника.

На основании морфологического изменения строения ядер и ритмичного изменения их объемов установили, что отдельные клетки эпидермиса семязпочки в связи с их дифференциацией переходят на эндомитотический цикл деления ядра; обладая усиленным ростом, эти клетки образуют волоконца на поверхности семязпочки. В ранний период развития волоконца нуклеопротеиновые нити хромосом обладают слабой спирализацией, поэтому ядра имеют

отрицательную реакцию по Фельгену и находятся чаще всего в состоянии эндонтерфазы. С возрастом волоконца (10—20—25 дней) эта способность увеличивается, что способствует выявлению ядер в состоянии эндопрофазы, эндометафазы и эндоанафазы.

Таким образом, подтвердилось наше предположение о существующей прямой взаимосвязи между митотической активностью клеток эпидермиса и интенсивностью роста волоконца, объясняющейся тем, что в той части семязпочки, где выше митотическая активность клеток, соответственно выше и эндомитотическая активность ядер волоконца, которые, судя по изменению объема ядра, достигают плоидности 128n и более. Следовательно, эндомитотическая активность ядер волоконца на поверхности всей семязпочки неодинакова и снижается от средней к микропиллярной части, чем обусловлено и снижение длины волоконца в этом же направлении. Низкую эндополиплоидность имеют ядра волоконца подушка и ядра коротковолокнистых форм хлопчатника. В отдельных случаях клетки эпидермиса утрачивают способность переходить на эндомитотический цикл деления, что характерно для формы А-720.

Одним из следствий перехода клетки с митотического на эндомитотический цикл является, по-видимому, «потеря» ядрышкообразующим центром хромосомы способности «освободиться» от экстрахромосомальной части ядрышка, что приводит к сохранению ядерной мембраны, в результате этого веретено деления не формируется. Судя по увеличению объема и изменению эндогенной структуры ядрышка эндополиплоидных ядер волоконца, оно обладает высокой синтетической активностью, так как в процессе эндомитоза вещества экстрахромосомальной части ядрышка не исчезают и, следовательно, не происходит их сборки заново, оно постоянно функционирует в процессе эндомитоза. Дополнительное ядрышко возникает в ядре в связи с прошедшей волной эндомитоза, т. е. в эндотелофазе происходит активация ядрышкообразующего центра другой хромосомы. Образовавшееся дополнительное ядрышко сливается с большим ядрышком, повышая еще больше его синтетическую активность. В этом, вероятно, и заключается основное отличие эндомитотических клеток от митотически активных и дифференцированных, они способны совмещать ауто- и гетеросинтез, сохраняя при этом необычайно высокую синтетическую активность.

На основании полученного материала по эндополиплоидии волоконца хлопчатника и изменению эндогенной структуры ядрышка, свидетельствующего о высокой синтетической активности ядрышка, ядра и клетки, мы предположили, что волокна выполняют активную физиологическую функцию в развитии несущего их органа. Они, по-видимому, выполняют трофическую функцию, аналогичную другим эндополиплоидным эмбриональным клеткам, связанную с привлечением питательных веществ из растения, за-

тем происходит отток их к развивающемуся зародышу, так же как и из клеток паренхимы интегументов. Кроме того, предполагается, что волокна хлопчатника являются местом синтеза фитогормонов.

Исследования по строению клеточной стенки у разных форм хлопчатника показали, что коротковолокнистые дикie виды имеют параллельное расположение пучков микрофибрилл в отличие от длиноволокнистых форм хлопчатника, имеющих спиральное расположение пучков микрофибрилл. Дикie виды хлопчатника отличаются упорядоченностью пучков микрофибрилл и аморфной, гелицеллюлозной зоной. Отложение целлюлозы клеточной стенки не является основной функцией волоконца, а результатом проявления их формирования и изменения в жизненном цикле.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаев А. А., Омельченко М. В. 1972. Некоторые вопросы эволюции и генетики полиплоидных видов. В сб.: «Генетика хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Абзалов М. Ф. 1971 а. Наследование опушения на халазальной и боковой поверхностях семени хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 5.
- Абзалов М. Ф. 1971 б. Изучение наследования волосяного покрова семян при скрещивании некоторых линий хлопчатника. Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Адылова А., Гумарова Х. В. 1969. Фосфорные соединения волокна хлопчатника у разновозрастных коробочек. В сб.: «Вопросы физиологии и биохимии хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Александров В. Г. 1951. К физиологии зародышевого мешка пшеницы. «ДАН СССР», т. 78, № 6.
- Александров В. Г. 1954. Анатомия растений. М.
- Александров В. Г., Александрова О. Г. 1940. Колос пшеницы в ранних стадиях развития и особенности его строения. «ДАН СССР», т. 29, № 3.
- Александров В. Г., Савченко М. И. 1951. Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 2.
- Александров В. Г., Первухина Н. В. 1952. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 3.
- Александров В. Г., Добротворская А. В. 1957. О морфологической сущности тычинок, лепестков и так называемой тычиночной трубки в цветке мальвовых. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 4.
- Александров В. Г., Добротворская А. В. 1965. О роли волосков в развитии цветка. В кн.: «Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосемянных растений», М.—Л., Изд-во «Наука».
- Александров М. К. 1953. Влияние термического фактора на качественные показатели хлопка-сырца. «ДАН УзССР», № 6.
- Алов И. А. 1964. Очерки физиологии митотического деления клеток. М., Изд-во «Медицина».
- Андреев В. А. 1963. Генетический механизм радиостимуляции растений. В кн.: «Предпосевное облучение семян с/х культур», М., Изд-во АН СССР.
- Арутюнова Л. Г., Губанов Г. Я. 1950. К биологии оплодотворения хлопчатника. «Агробиология», № 6.
- Астауров Б. Л. 1972. Генетика и проблемы индивидуального развития. Онтогенез, т. 3, № 6.
- Бадалов С. Г. 1931—1939. Селекция голозерных сортов. Отчеты о работе ЦСС СоюзНИХИ за 1931—1939 гг. Изд. СоюзНИХИ.
- Балодис И. А., Иванов В. Б. 1970. Изучение размножения клеток в корнях при переходе от меристемы в зону растяжения. «Цитология», т. XII, № 8.

- Бармичева Е. М. 1973. Дифференциация и функциональное значение ризодермы. Автореф. канд. дисс., Л.
- Бардинская М. С. 1964. Растительные клеточные стенки и их образование. М., Изд-во «Наука».
- Белова Г. И. 1970. Цитозембриология некоторых межвидовых гибридов хлопчатника. Автореф. канд. дисс., Одесса.
- Беляева Е. С. 1965 а. Экспериментальное изучение формирования ядрышка и растительных клетках. Изв. СО АН СССР, 8,2.
- Беляева Е. С. 1966. К вопросу о роли ядрышкового организатора. «Цитология», т. 8, № 3.
- Беляева Е. С. 1971. Структура и функционирование ядрышка. «Цитология», т. 13, № 6.
- Беляева Е. С., Кикнадзе И. И. 1961. Изучение нуклеолемы в митозе и мейозе у *Lilium*. Изв. СО АН СССР, вып. 7.
- Беляева Е. С., Волкова А. В. 1964. О формировании ядрышка в растительных клетках. «Цитология», т. 6, № 3.
- Беляева Н. С. 1963 а. Цитохимическое изучение процесса созревания сформированного зародышевого мешка хлопчатника. Изв. АН ТуркмССР, вып. 3.
- Беляева Н. С. 1963 б. К вопросу оплодотворения у хлопчатника. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол. науки, вып. 5.
- Беляева Н. С. 1964. Процесс оплодотворения у хлопчатника. Автореф. канд. дисс., Ашхабад.
- Бородин И. В. 1938. Курс анатомии растений. Изд. 5, Л., Сельхозгиз.
- Бредихина А. И. 1962. Рост коробочек и волокна хлопчатника. В сб. работ молодых ученых НИИ и вузов. Изд. Мин. с/х УзССР, вып. 1, Ташкент.
- Бритиков Е. А. 1951. О влиянии опыления на обмен веществ в пестике кукурузы. ДАН СССР, т. 78, № 5.
- Бродский В. Я. 1966. Трофика клетки. М.
- Бродский В. Я. 1970. Полиплоидия ядра соматической клетки (механизмы, возможное значение). Метаболизм клеточного ядра и ядерно-цитоплазматические отношения. Киев, «Наукова думка».
- Бюнинг Э. 1961. Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ.
- Васильев А. Е. Проблемы изучения клеточной оболочки на современном этапе. «Бот. ж.», т. 51, № 1.
- Вермель Е. М. 1940. Исследование о клеточных размерах. Ученые записки Моск. гос. пед. ин-та, т. 25, вып. 1, М.
- Власова Н. А. 1959 а. Развитие семени и семенной кожуры хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 1.
- Власова Н. А. 1959 б. Развитие и строение семенной кожуры у разных видов хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 3.
- Власова Н. А. 1966 а. О развитии клеток волоконца хлопчатника. В сб.: «Вопросы генетики и эмбриологии хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Власова Н. А. 1966 б. Определение локализации нуклеиновых кислот в развивающемся волокне хлопчатника. Тезисы докл. III научной конф. по нуклеиновым кислотам растений, Уфа.
- Власова Н. А. 1966 в. Влияние ионизирующих излучений на эмбриологические процессы хлопчатника. В сб.: «Вопросы генетики и эмбриологии хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Власова Н. А. 1967. Об оплодотворении и развитии зародыша у хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 3.
- Власова Н. А. 1968 а. Люминисцентно-микроскопическое исследование волоконца хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 3.
- Власова Н. А. 1968 б. Взаимоотношение ядра и цитоплазмы в онтогенезе клеток эпидермиса и волоконца семечки у различных видов хлопчатника. Тез. докл. Первого Всесоюзного генетического совещания по хлопчатнику (9—13 сентября, 1968 г., Ташкент).
- Власова Н. А. 1968 в. Определение локализации нуклеиновых кислот в яйцевом аппарате хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 2.
- Власова Н. А. 1969 а. Дифференциация клеток эпидермиса семечки хлопчатника. В сб.: «Генетика хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».

- Власова Н. А. 1969 б. Изменение ядерно-плазменного отношения клеток эпидермиса семязачатка хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 1.
- Власова Н. А. 1971 а. Взаимодействие ядра и цитоплазмы в онтогенезе клеток эпидермиса и волоконца семязачатка хлопчатника. «Онтогенез», т. 2, № 1.
- Власова Н. А. 1971 б. Цитоядерное отношение клеток эпидермиса семязачатка у разных видов хлопчатника. В сб.: «Генетические исследования хлопчатника». Материалы I Всесоюз. совещ. по хлопчатнику (9—13 сентября 1968 г.), Ташкент, Изд-во «Фан».
- Власова Н. А. 1973 а. Изменение цитоядерного отношения клеток эпидермиса и волоконца микропиларной части семязачатка хлопчатника в процессе их дифференциации. «Цитология», т. XV, № 3.
- Власова Н. А., Пашенко З. М. 1960. Строение семени различных сортов хлопчатника. Формирование зародыша в семенах хлопчатника. В кн.: «Хлопчатник», т. III.
- Власова Н. А., Серебрякова Л. Е. 1963. К вопросу о локализации нуклеиновых кислот в связи с темпами развития зародышевого мешка у хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 1.
- Власова Н. А., Усанов М. 1966. Темпы развития зародышевого мешка у разных видов хлопчатника. В сб.: «Вопросы генетики и эмбриологии хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Власова Н. А., Калягина Л. Г., Халимова Д. Х. 1968. Влияние гамма-лучей на развитие женского гаметофита хлопчатника. Рефераты докладов Всесоюз. межвузовской конференции по морфологии растений, Изд. МГУ.
- Власова Н. А., Калягина Л. Г. 1971 а. Влияние предпосевного облучения семян хлопчатника тепловыми нейтронами на развитие женского гаметофита. V Всесоюзное совещание по эмбриологии растений. Материалы совещания, Кишинев, Изд-во «Штиинца».
- Власова Н. А., Калягина Л. Г. 1971 б. Воздействие гамма-лучей на процесс оплодотворения у хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 3.
- Власова Н. А., Калягина Л. Г., Раджабова Д. 1972. Цитозембриологические особенности развития женского гаметофита растений хлопчатника, выросших из семян, подвергшихся воздействию гамма-лучей. В сб.: «Генетические исследования хлопчатника». Матер. I Всесоюз. генетич. совещ. по хлопчатнику (9—13 сентября, 1968 г. Ташкент), Изд-во «Фан».
- Власова Н. А., Раджабова Д. 1972. О действии предпосевного облучения семян гамма-лучами на митотическую активность клеток эпидермиса семязачатка и образование волоконца хлопчатника. «Цитология и генетика», т. VI, № 3.
- Власюк П. А., Атажанов М. Н. 1965. Влияние предпосевного облучения семян гамма-лучами Co^{60} на урожай хлопчатника. «Вестник с/х науки», № 3.
- Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую географию. М.—Л., Сельхозгиз.
- Гамалей Ю. В. 1970. Диктиосомы и формирование клеточной оболочки растительной клетки. «Бот. ж.», т. 55, № 11.
- Гамбург К. З. Фитогормоны и клетки. М., Изд-во «Наука».
- Георгиев Г. П. 1961. Выделение и характеристика РНК хромосомно-ядрышкового аппарата. ДАН СССР, т. 138, № 2.
- Георгиев Г. П., Мантеева В. Я. 1962. Информационная и рибосомальная РНК хромосомно-ядрышкового аппарата. «Биохимия», т. 27, № 5.
- Георгиев Г. П., Ченцов Ю. С. 1963. Об ультраструктурах ядра на основании электронной микроскопии изолированных ядер, подвергнутых солевым экстракциям. «Биофизика», т. VIII, вып. 1.
- Георгиев Г. П., Самарина О. П. 1964. Характеристика рРНК и рДНК хромосомно-ядрышкового аппарата животной клетки. ДАН СССР, т. 155, № 3.
- Герасимова-Навашина Е. Н. 1952. К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса оплодотворения. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 3.
- Горощенко Ю. Л., Чуксанова Н. А. 1965. Эндополиплоидия как фактор увеличения размера клубней картофеля в процессе видообразования. В сб.: «Полиплоидия и селекция», М.—Л.

- Гизе А. 1957. Физиология клетки. М., ИЛ.
- Гриф В. Г. 1959. О суточной периодичности митозов в меристемах ячменя. «Цитология», т. 1, № 2.
- Гриф В. Г. 1964. Действие низких температур на митоз у растений. В сб.: «Клетка и температура среды», М.—Л.
- Губанов Г. Я. 1954. Физиологические процессы при созревании и раскрытии коробочек хлопчатника. «Хлопководство», 8.
- Гудвин Б. 1966. Временная организация клетки. М., Изд-во «Мир».
- Гуляев В. А. 1965. Особенности строения растительных клеток. В кн.: «Руководство по цитологии», т. 1, М.—Л., Изд-во «Наука».
- Гуревич Л. И., Исмаилова Р. А., Усмансупиева Х. 1972. Влияние дополнительного мужского гаметофита на наследование признаков у хлопчатника. В кн.: «Генетика хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Гусейнов Д. М., Эюбов Р. Э. 1961. Влияние ионизирующих излучений на рост, развитие и урожай хлопчатника. В кн.: «Труды Таш. конференции по мирному использованию атомной энергии», Ташкент.
- Данилова М. Ф., Бармичева Е. М. 1972. Дифференциация клеток в ризодермисе *Raphanus sativus* L. В сб.: «Ультраструктура растительных клеток», Л., Изд-во «Наука».
- Джапаридзе Л. И. 1953. Практикум по микроскопической химии, М.
- Дженсен У. 1965. Ботаническая гистохимия. М., Изд-во «Мир».
- Дубинин Н. П. 1973. О сущности явления наследственности. «Ж. общ. биологии», 34, 1.
- Евгеньева Т. П. 1970. Механизм регуляции ядерно-плазменных отношений лимфоцитов. Тез. докл. III Всесоюз. симпозиума по структуре и функции ядра, 1—5 июня, Киев, Изд-во «Наукова думка».
- Епифанова О. И. 1962. Возможные пути гормональной регуляции митотического цикла. «Цитология», т. 4, № 2.
- Епифанова О. И. 1965 а. Критические периоды митотического цикла и экспериментальные подходы к их изучению. «Цитология», т. VII, № 1.
- Епифанова О. И. 1965 б. Гормоны и размножение клеток. М., Изд-во «Наука».
- Епифанова О. И., Тереских В. В. 1968. Периоды покоя и активной пролиферации в жизненном цикле клеток. «Ж. общ. биол.», т. 29, № 4.
- Епифанова О. И., Тереских В. В. 1969. Периоды покоя и нулевые состояния в клеточном цикле и их биологическое значение. Тр. Тбилисского ун-та, вып. 134, № 2.
- Ефименко В. М. 1960 а. О путях увеличения выхода хлопкового волокна. «Хлопководство», № 11.
- Ефименко В. М. 1960 б. Выход волокна хлопчатника и некоторые пути его повышения. В кн.: «Вопросы генетики, селекции и семеноводства», Ташкент.
- Жакоб Ф., Моно И. 1964. Регуляторные механизмы клетки. М.
- Жинкин Л. Н. 1962. Эндомитоз и соматическая полиплоидия. Арх. анат. гистол. эмбриол., вып. 42, № 1.
- Жинкин Л. Н. 1966. Дифференциация и продолжительность жизни клеток. В кн.: «Руководство по цитологии», т. II, М.—Л., Изд-во «Наука».
- Жуковский П. М. 1950. Культурные растения и их сородичи. М., Изд-во «Советская наука».
- Заварзин А. А. 1964. Исследование синтеза ДНК и продолжительности митотического цикла при гистогенезе кишечного эпителия. В сб.: «Исследование клеточных циклов и метаболизма нуклеиновых кислот при дифференциации клеток», М., Изд-во «Наука».
- Заварзин А. А. 1967. Синтез ДНК и кинетика клеточных популяций в онтогенезе млекопитающих. Л., Изд-во «Наука».
- Зайцев Г. С. 1917. Гибриды хлопчатника. Туркестанское сельское хозяйство, Ташкент.
- Зайцев Г. С. 1925. Хлопчатник. Изменение свойств хлопка-сырца в связи с возрастом растения. М., «Хлопковое дело», № 7—8.

- Залкинд С. Я. 1966. Митотическая (пролиферативная) активность и регулирующие ее факторы. В кн.: «Руководство по цитологии», т. II, М.—Л., Изд-во «Наука».
- Захарьева О. И. 1962. Полиплоидия в онтогенезе растений. В кн.: «Полиплоидия у растений», Л.
- Захваткин Ю. А. 1971. Ядерно-плазменное отношение в раннем эмбриогенезе насекомых (Coleoptera, Chrysomelidae). «Онтогенез», т. 2, № 6.
- Зыбина Е. В. 1961. Эндомитоз и политения гигантских клеток трофобласта. ДАН СССР, вып. 140, № 5.
- Зыбина Е. В. 1970. Особенности полиплоидизации клеток трофобласта. «Цитология», т. XII, № 9.
- Ибрагимов Ш. И., Попова П. Я. 1962. Влияние гамма-лучей на урожайность хлопчатника и качество волокна. «Хлопководство», № 11.
- Ибрагимов Ш. И., Попова П. Я. 1965. Последствие облучения семян гамма-лучами. «Хлопководство», № 11.
- Иванов В. Б. 1967. Деление и рост клетки. В кн.: «Физиология с/х растений», т. I, Изд. МГУ.
- Иванов В. Б. 1971. Критический размер и переход клетки к делению. Сообщение I. Последовательность перехода клеток к митозу сестринских клеток в кончике корня проростка кукурузы. «Онтогенез», т. 2, № 5.
- Иванов В. М., Пистолы А. С. Радиоактивное облучение семян и урожайность хлопчатника. «Хлопководство», № 1.
- Ивановская Е. В., Прокофьева З. Д. 1963. Политения в ядрах антипод пшеницы. ДАН СССР, т. 152, № 2.
- Иоффе М. Д. 1971. Полиплоидия в эндосперме цветковых растений. В кн.: «Проблемы эмбриологии», Киев, Изд-во «Наукова думка».
- Исламов И. К. 1964. К вопросу природы выхода волокна у хлопчатника. Тр. Таджикского с/х ин-та, Душанбе.
- Кабулов Д. Т., Муминов М. М., Исманлов Ф. И. 1965. Влияние малых доз радиации на рост и развитие хлопчатника. «Радиобиология», т. V, вып. 2.
- Канааш М. С. 1950. Изменение технологических качеств хлопка-сырца и волокна в процессе роста и развития коробочек хлопчатника. Изв. АН УзССР, № 4.
- Канааш М. С. 1960. Развитие волокна хлопчатника. В кн.: «Хлопчатник», т. III, Изд. АН УзССР, Ташкент.
- Карташова Н. Н., Немирович-Данченко Е. Н., Цитленок С. И. 1970. Роль ядра и ядрышка в секреторном цикле нектарника огурца, фасоли и кипрея. «Цитология», т. XII, № 6.
- Кахидзе Н. Т. 1954. Изменение элементов зародышевого мешка при оплодотворении у томатов. Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Кефели В. И. 1970. Рост растений в свете новых представлений о внутриклеточной регуляции. «Усп. совр. биол.», т. 69, № 3.
- Кефели В. И. 1970. Рост растений в свете новых представлений о внутриклеточной регуляции. «Усп. совр. биол.», т. 69, № 3.
- Кефели В. И., Турецкая Р. Х. 1965. Участие системы фенольных ингибиторов в торможении активности ауксинов и в подавлении роста побегов ивы. «Физиология растений», вып. 12, № 4.
- Кефели В. И., Турецкая Р. Х. 1967. Сравнительное действие природных ингибиторов роста, наркотиков и антибиотиков на рост растений. «Физиология растений», 14, 796.
- Кефели В. И., Кофф Э. М., Кинпл Я. С., Ярвисте А., Буханова Л. В. 1969. Превращения изосалапуриозидов и флоридзина при контакте с различными растительными тканями. Биохимия, 34, 5.
- Кикнадзе И. И. 1958. Нуклеиновый аппарат в овогенезе циклопа. ДАН СССР, вып. 120, № 3.
- Кикнадзе И. И. 1961 а. О взаимодействии ядрышка и хромосом. «Цитология», вып. 3, № 1.
- Кикнадзе И. И. 1961 б. Нуклеолена в ядрышках интерфазных клеток в митозе. «Цитология», вып. 3, № 5.

- Кикнадзе И. И. 1962. Изучение нуклеолены при различных функциональных состояниях клетки. Изв. СО АН СССР, № 5.
- Кикнадзе И. И. 1972. Функциональная организация хромосом. Л., Изд-во «Наука».
- Кикнадзе И. И., Беляева Е. С. 1965. Структура ядрышка в раннем эмбриогенезе. «Генетика», № 3.
- Кикнадзе И. И., Беляева Е. С. 1967. Ядрышко, закономерности его формирования и генетическая роль. «Генетика», вып. 7, № 8.
- Кнорре А. Г. 1959. Взаимоотношения митоза и амитоза в индивидуальном и историческом развитии организмов. «Цитология», вып. 1, № 5.
- Кожухов З. А. 1929. Кариотипические особенности культурных тыквенных. Тр. прикл. ботаники и селекции, вып. 14, № 2.
- Кокуев В. И. 1933. Генетика, селекция и семеноводство хлопчатника. М.—Л., Сельхозгиз.
- Кокуев В. И. 1936. Наследование признаков опушения семян у хлопчатника *G. hirsutum* L., В кн.: «Кр. содерж. и направление исследоват. работ ЦСС СоюзНИХИ», Изд. «НИХИ».
- Кокуев В. И. 1937. Генетика хлопчатника. В кн.: «Вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника и люцерны СоюзНИХИ», Ташкент.
- Конарев В. Г. 1959. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., Изд. Высшей школы.
- Конарев В. Г. 1956. Цитохимия и гистохимия растений. М., Изд. Высшей школы.
- Константинов Н. Н. 1960. Биологическое значение волосков и кожуры семян хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 4.
- Константинов Н. Н. 1967. Морфо-физиологические основы онтогенеза и филогенеза хлопчатника. М., Изд-во «Наука».
- Константинов Н. Н., Волкова Т. И. 1960. Трудное прорастание семян в роде *Gossypium* и биологическое значение их волосков и кожуры. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, т. 7.
- Кордуб Н. В. 1958. Исследование структуры вторичной стенки хлопкового волокна (сорта 108-Ф) методами электронной микроскопии (по периодам вегетации). «ДАН УзССР», № 3.
- Кордуб Н. В. 1962. Структура хлопкового волокна и методы ее исследования. В кн.: «Физиологические исследования по хлопку». Ташкент, Изд. АН УзССР.
- Кострюкова К. Ю., Гурецкая Ф. С. 1956. О так называемом соматическом оплодотворении у растений. «Ж. общ. биология», вып. 17, № 1.
- Кульгасов М. В. 1953. Ботаника, ч. I, М., Изд-во «Сов. наука».
- Курсанов А. Л. 1969. Свободное пространство и транспорт метаболитов в паренхимных тканях. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
- Курсанов А. Л., Выхребенцева Э. И. 1952. Изменение состава хлопкового волокна в связи с синтезом целлюлозы. «Биохимия», т. 17, вып. 4.
- Курсанов А. Л., Комарницкий Н. А., Раздорский В. Ф., Уранов А. А. 1966. Ботаника, т. I, М., Изд-во «Просвещение».
- Лерман М. И. 1964. О природе РНК ядрышек и «остаточных» хромосом. ДАН СССР, т. 155, № 4.
- Липаева Л. И. 1962. Полиплоидизация тканей в онтогенезе растений. В кн.: «Полиплоидизация у растений», М., Изд-во АН СССР.
- Лодкина М. М., Ляшук А. И., Николаева М. Г. 1971. Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян. «Бот. ж.», 56, 3.
- Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосемянных. М., ИЛ.
- Максименко И. К. 1945. Селекция хлопчатника с естественно окрашенным волокном. Изв. Туркм. ФАН СССР, № 1.
- Максименко И. К. 1950. К вопросу о расщеплении гибридных потомств у хлопчатника. Изв. Туркм. ФАН СССР, № 3.
- Малиновский А. А. 1963. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение. В сб.: «Проблемы кибернетики», № 4, М.

- Мальцев А. И. 1925. Руководство по изучению и определению семян и плодов сорных растений, ч. I. Морфология и биология. Тр. по прикл. бот., генетике и селекции. Приложение 25-е, М.—Л.
- Мальцев А. И. 1937. Хлопководство в СССР и за границей. Ташкент, СоюзНИИХ.
- Мальцев А. М. 1949. Переделка природы хлопчатника. Автореф. докт. дисс., Ташкент.
- Марциновская М. И. 1968. Эмбриологические исследования при межвидовых скрещиваниях хлопчатника. Автореф. канд. дисс., Ташкент.
- Мауер Ф. М. 1954. Происхождение и систематика хлопчатника. В кн.: «Хлопчатник», т. I, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Мирахмедов С. 1973. Внутривидовая отдаленная гибридизация хлопчатника *G. hirsutum* L. на вилтоустойчивость. Автореф. докт. дисс., Ташкент.
- Мирджурев М. 1959. Влияние поливов и удобрений на качество волокна гибридов хлопчатника. «Сельск. хоз. Узбекистана», № 3.
- Мирославов Е. А. 1959. О трихомных образованиях цветка семейства Норичниковых и их функциональное значение для растений. Автореф. канд. дисс., Л.
- Мирославов Е. А. 1965. Некоторые анатомо-физиологические особенности семейства Норичниковых в связи с выполняемыми ими функциями. В сб.: «Морфология, цветки и репродуктивный процесс у покрытосемянных растений», М.—Л., Изд-во «Наука».
- Мичурин И. В. 1948. Семена, их жизнь и сохранение до посева. Изб. соч., М.
- Мовсесян С. Н. 1951. Суточный ритм каркинеза растительной клетки и изменение ее каркиотипа в результате измененных условий. Автореф. канд. дисс., Ереван.
- Мокеева Е. А. 1957. Люцерна синяя, Ташкент.
- Морган Т. 1937. Развитие и наследственность. М.
- Мосолов А. Н. 1972. Новые подходы к решению проблемы пространственного расположения хромосом в интерфазном ядре (полярная модель интерфазного ядра). «Цитология», вып. 14, № 5.
- Муратов З. М. 1957. Ранние стадии развития волокна у хлопчатника. Тр. СаГУ, «Вопросы хлопководства», Ташкент, Изд. СаГУ.
- Мусаев Д. А. 1968. О некоторых вопросах частной генетики хлопчатника. Тезисы докл. совещ. по генетике хлопчатника 9—13 сентября 1968 г., Ташкент, Изд-во «Фан».
- Мусаев Д. А. 1971. Актуальные вопросы частной генетики хлопчатника. Генетич. исследования хлопчатника (материалы I Всесоюз. генетич. совещания по хлопчатнику, 9—13 сентября 1968 г.), Ташкент, Изд-во «Фан».
- Мусаев Д. А. 1972 а. Характер наследования подпушка у хлопчатника *G. hirsutum* L. «Генетика», 8, № 2.
- Мусаев Д. А. 1972 б. Об исходном материале для исследований по частной генетике. В кн.: «Биология и почвоведение», Тр. ТашГУ, вып. 398, Ташкент.
- Мусаев Д. А. 1972 в. Проблемы генетики хлопчатника на примере *G. hirsutum* L. Автореф. докт. дисс., Ташкент.
- Мусаев Д. А. 1972 г. Значение генетической коллекции в исследованиях частной генетики хлопчатника. «ДАН УзССР», № 8.
- Мусаев Д. А., Абзалов М. Ф. 1972. Некоторые вопросы генетики подпушка семян у хлопчатника *G. hirsutum* L. «Генетика», т. 8, № 3.
- Мусаев Д. А., Закиров С. А. 1972. Изучение наследования волосного покрова у хлопчатника *G. hirsutum* L. В сб.: «Генетика хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Мэзи Д. 1963. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ.
- Навашин М. С. 1951. О значении размера меристематических клеток для роста и развития. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Нагибин Я. Д., Мусави Д. 1968. Наследование некоторых признаков у сортов Советского хлопчатника. «Хлопководство», № 9.
- Назирова Н. Н. 1970. Радиочувствительность хлопчатника и генетический эффект ионизирующей радиации. Ташкент, Изд-во «Фан».

- Нейфах А. А. 1962. Проблема взаимодействия ядра и цитоплазмы в развитии. М., Изд-во АН СССР.
- Новотельнов Н. В., Ежов И. С. 1957. О биологической сущности и химической природе веществ, задерживающих прорастание зерна. «Бот. ж.», т. 42, № 2.
- Нуритдинова [Адылова] А., Гумарова Х. В. 1962. О фосфорилазной и фосфатазной активности в волокне хлопчатника в зависимости от возраста коробочки. В сб. молодых ученых, вып. 2, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Омельченко М. В., Абдуллаев А. А. 1973. Дикие виды хлопчатника и их значение для селекции. Ташкент, Изд-во «Фан».
- Пайзиев П., Егамбердыев А. 1971. Мутация опушенности семян и других хозяйственно ценных признаков у хлопчатника при гамма-облучении растений. В сб.: «Генетические исследования хлопчатника» (Матер. I Всесоюзного совещ. по генетике хлопчатника, 9—13 сент. 1968 г.) Ташкент, Изд-во «Фан».
- Пашенко З. М. 1949. Динамика развития зародыша семян у различных по скороспелости форм хлопчатника. «ДАН УзССР», № 9.
- Пашенко З. М. 1954. Динамика развития зародыша у различных сортов хлопчатника вида *G. hirsutum* L. Тр. СаГУ, вып. 53, кн. 17, Ереван, Изд. Ереванского ун-та.
- Пашенко З. М. 1957. Микрохимические исследования процесса созревания семян и зародыша у различных по скороспелости сортов хлопчатника. Тр. СаГУ, вып. 66, Изд. СаГУ.
- Плотникова П. И. 1968. Особенности селекции хлопчатника *G. hirsutum* с семенами без подпушка при гибридизации. Тез. докл. совещания по генетике хлопчатника, Ташкент, Изд-во «Фан».
- Поддубная-Ариольди В. А. 1964. Общая эмбриология покрытосемянных растений. М., Изд-во «Наука».
- Поляков В. Ю., Ченцов Ю. С., Андреев В. Н. 1967. Динамика изменения ультраструктуры ядрышка. В сб.: «Структура и функция клеточного ядра».
- Попова П., Ерназаров А. [и др.]. 1972. Результаты изучения свойств волокна хлопчатника под влиянием факторов внешней среды. В сб.: «Генетика хлопчатника», Ташкент, Изд-во «Фан».
- Попцов А. В. 1928. О набухании и прорастании семян канатника. Записки по семеноведению, т. 6, вып. 1.
- Попцов А. В. 1953. Твердые семена. Тр. гл. бот. сада АН СССР, т. III.
- Прокофьева-Бельговская А. А. 1959. Взаимодействие ядра и цитоплазмы в крахмалообразующих клетках клубней картофеля. «Цитология», т. 1, № 3.
- Прокофьева-Бельговская А. А. 1960. Цикл ядра и дифференциация соматических клеток. В кн.: «Вопросы цитологии и общей физиологии», М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Прокофьева-Бельговская А. А. 1966. Строение и функция хромосом. В кн.: «Руководство по цитологии», т. II, М.—Л., Изд-во «Наука».
- Райкова И. А., Канаш М. С. 1936. Развитие зародыша кожуры семени и волокна хлопчатника. Краткое содержание и направление исследований работ ЦСС СоюзНИИХ, Ташкент.
- Райкова И. А., Канаш М. С. 1937. Развитие семени и плода хлопчатника. В атласе: «Строение и развитие хлопчатника», М.—Л., Изогиз.
- Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М., Изд-во «Сов. наука».
- Романов И. Д. 1936 а. Причины трудной скрещиваемости отдельных видов хлопчатника. В сб.: «Краткое содержание и направление исследовательских работ ЦСС СоюзНИИХ», Ташкент.
- Романов И. Д. 1936 б. Развитие зародышевого мешка в роде *Gossypium*. В кн.: «Вопросы цитологии, эмбриологии и анатомии хлопчатника», Ташкент.
- Романов И. Д. 1937 а. Развитие семяпочек, зародышевого мешка, оплодотворение. В атласе: «Строение и развитие хлопчатника», М.—Л., Изогиз.

- Романов И. Д. 1937 б. Развитие зародыша и эндосперма. В атласе: «Строение и развитие хлопчатника», М.—Л., Огиз—Изогиз.
- Романов И. Д. 1947. Стерильность семян и поведение пылевых трубок и завязей межвидовых гибридов хлопчатника. «Изв. АН УзССР», № 1.
- Романов И. Д. 1954. Эмбриологические исследования хлопчатника. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках. Тр. СаГУ, нов. сер., вып. 53, кн. 17, Ереван, Изд. Ереван. ун-та.
- Романов И. Д. 1955. Эмбриологические исследования хлопчатника. Макроспорогенез и изменчивость форм тетрад макроспор. Тр. СаГУ, нов. сер., вып. 73, кн. 20, Ереван, Изд. Ереван. ун-та.
- Романов И. Д. 1960. Развитие семян и зародышевого мешка. В кн.: «Хлопчатник», т. III, Ташкент, Изд. АН УзССР.
- Романов И. Д., Власова Н. А. 1961. Исследование темпов развития зародышевого мешка хлопчатника. «Узб. биол. ж.», № 1.
- Руденко Л. С. 1968. Корреляция признаков у хлопчатника. «Хлопководство», № 2.
- Руми В. А. 1948. Причины стерильности межвидовых гибридов хлопчатника. «Изв. АН УзССР», № 3.
- Руми В. А. 1969. Эмбриология хлопчатника. Ташкент, Изд-во «Фан».
- Руми В. А., Власова Н. А. 1957. Влияние количества и качества пыльцы на оплодотворение и опадение завязей у хлопчатника. В сб.: «Вопросы физиологии хлопчатника и трав», вып. 1, Ташкент, Изд-во АН УзССР.
- Руми В. А., Скокова А. А., Власова Н. А., Камалова Г. В. 1972. Развитие генеративной сферы хлопчатника и других видов мальвовых при γ-облучении семян. В сб.: Генетика хлопководства, Ташкент, Изд-во «Фан».
- Руми В. А., Власова Н. А., Скокова А. А. 1973. Действие и последствия радиации в онтогенезе генеративной сферы хлопчатника. В кн.: «Современные проблемы эмбриологии», Кишинева, Изд-во «Штиинца».
- Румянцев П. П., Соколовская И. Л. 1964. Синтез ДНК и кинетика пролиферации ядер в ходе дифференциации мышцы сердца. В сб.: «Исследование клеточных циклов и метаболизма при дифференциации клеток», М.—Л., Изд-во «Наука».
- Савченко М. И. 1952. О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 3.
- Савченко М. И. 1973. Морфология семян покрытосемянных растений. Изд. «Наука» Ленингр. отделение.
- Садыков С. С. 1972. Повышение скороспелости и урожайности хлопчатника. Ташкент, Изд-во «Фан».
- Садыков С. С., Киктев М. М. 1968. Влияние продолжительности освещения на разложение популяции сорта хлопчатника 153-Ф. «Узб. биол. ж.», № 6.
- Салеев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М., Изд-во «Наука».
- Сапожникова Е. В. Пектиновые вещества и пектолитические ферменты. Итоги науки. Биол. химия, т. 5, М.
- Саттаров Б. Х. 1965. Наследование признака голосемянности у хлопчатника. Автореф. канд. дисс., Л.
- Симонгулян Н. Г. 1971. Проблема скороспелости в селекции хлопчатника. Ташкент, Изд-во «Фан».
- Симонгулян Н. Г., Арутюнова М. А. 1968. Наследование голосемянности и типа ветвления при беккроссах хлопчатника. «Генетика», т. 4, № 5.
- Синнот Э. 1963. Морфогенез растений. М., ИЛ.
- Соколов И. И. 1967 а. Эндомитотическая полипloidия эпителиальных клеток мужской гонады пауков. Сообщ. 1, «Цитология», т. 9, № 2.
- Соколов И. И. 1967 б. Эндомитотическая полипloidия эпителиальных клеток мужской гонады пауков. Сообщение II, «Цитология», т. 9, № 3.
- Страумал Б. П. 1948. Селекция сортов хлопчатника с цветным волокном. Селекция хлопчатника, Ташкент.
- Страумал Б. П. 1950. Межсортные скрещивания. «Соц. с/х Узбекистана», № 3.

- Страумал Б. П. 1961. Выведение скороспелых урожайных сортов хлопчатника. «Сельское хозяйство Узбекистана», № 7.
- Стрелер Б. 1964. Время, клетка и старение. М., Изд-во «Мир».
- Тер-Аванесян Д. В. 1949. О генетике вегетационного периода хлопчатника. «Изв. АН УзССР», № 4.
- Тер-Аванесян Д. В. 1969. Генетика и селекция хлопчатника. Обзор литературы. ВИНТ информ. по с/х. Мин. с/х СССР. М.
- Тер-Аванесян Д. В. 1973. Хлопчатник. Л., Изд-во «Колос».
- Тер-Аванесян Д. В., Саттаров Б. Х. 1966. «Селекция хлопчатника с голыми семенами». «Хлопководство», № 7, 21.
- Тер-Аванесян Д. В., Каменева Е. 1967. Метод усиления изменчивости у гибридов хлопчатника. «Хлопководство», № 10.
- Тодоров Н. А., Имамалиев А. 1957. Влияние температуры на развитие волокна и зародышей хлопчатника в коробочках, отделенных от растений. Тр. СаГУ, Вопросы хлопководства, Ташкент, Изд. СаГУ.
- Турбин Н. В., Палилова А. Н. 1970. О механизме взаимодействия ядра и цитоплазмы при формировании цитоплазматической мужской стерильности. Тез. докл. III Всесоюзного симпозиума по структуре и функции ядра. Киев, Изд-во «Наукова думка».
- Турецкая Р. Х., Кефели В. И. 1965. Физиологически активные вещества и их применение в растениеводстве. Вильнюс, 199.
- Турке Л. А. 1959. Селекция хлопчатника. Тр. ферганск. зон. оп. ст. СоюзНИИ, вып. 2.
- Усанов М. 1968. О темпе процесса оплодотворения у хлопчатника сорта 108-Ф. «Узб. биол. ж.», № 5.
- Усманов Х. У., Шаткина В. П. 1955. Накопление целлюлозы в коробочках хлопчатника на различных симподиях. «ДАН УзССР», № 11.
- Усманов Х. У., Шаткина В. П. 1958. Накопление целлюлозы в волокне хлопчатника в зависимости от срока посева. «ДАН УзССР», № 5.
- Усманов Х. У., Сушкевич Т. И. 1955. Определение pH сока хлопкового волокна в период вегетации. «ДАН УзССР», № 10.
- Усманов Х. У., Никонович Т. В. 1962. Электронная микроскопия целлюлозы. Изд-во АН УзССР.
- Устинова Е. И. 1954. Влияние количества и разнообразия пыльцы на оплодотворение и развитие зародыша у подсолнечника. «Изв. АН СССР», сер. биол., № 5.
- Франкфурт О. С. 1970. Ядерно-цитоплазматические отношения в регуляции пролиферации и дифференцировки клеток. Тез. докл. III Всесоюз. симпозиума по структуре и функции ядра, Киев.
- Фрей-Висслинг А. 1960. Субмикроскопическое строение протоплазмы и ее производных. М., ИЛ.
- Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. 1968. Ультраструктура растительной клетки. М., Изд-во «Мир».
- Хесин Я. С. 1967. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. М., Изд-во «Медицина».
- Шахбазов В. Г., Шестопалова Н. Г. 1971. Некоторые особенности ядрышка и ядра в клетках гибридного лука. «ДАН СССР», т. 196, № 5.
- Шерудило А. И., Семешин В. Ф. 1969. Некоторые закономерности процесса слияния ядрышек в интерфазном ядре. «Генетика», т. 5, № 4.
- Шерудило А. И., Семешин В. Ф., 1971. Факторы, определяющие изменение числа ядрышек в ядре. «Цитология», т. 13, № 6.
- Шкутина Ф. М. 1968. Цитогенетическое исследование пшенично-ржаных амфидиплоидов. Автореф. канд. дисс., Новосибирск.
- Шлейхер А. И. 1959. Хлопководство. т. 1, Ташкент.
- Шлейхер А. И. 1967. Хлопководство. М., Изд-во «Колос».
- Штруггер З. 1953. Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. М.
- Цанев Р. Г., Марков Г. Г. 1964. Биохимия клеточного деления. М., ИЛ.
- Цингер Н. В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд-во АН СССР.

- Цингер Н. В. 1958 а. Физиологическое значение поверхностных слоев тканей семени. Бюлл. гл. бот. сада, вып. 32.
- Цингер Н. В., Поддубная-Арнольд И. 1959. Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидей. Тр. гл. бот. сада, т. VI, Изд-во АН СССР.
- Чайлахян М. Х. 1937. Гормональная теория развития растений. М., Изд-во АН СССР.
- Чайлахян М. Х. 1973. Академик Н. Г. Холодный как классик физиологии растений и создатель гормональной теории тропизмов. Физиол. и биохим. раст. 5, вып. 7.
- Ченцов Ю. С. 1966. Структура и химия ядрышка как органогенеза синтеза клеточных рибосом. Успехи совр. биол., т. 62, вып. 3 (6).
- Ченцов Ю. С. 1967. Ультраструктура клеточного ядра. В сб.: «Структура и функция клеточного ядра», М., Изд-во «Наука».
- Чумаков М. Г. 1963. Изучение митотических циклов методом радиоавтографии. «Цитология», т. V, № 1.
- Эсау К. 1969. Анатомия растений. М., Изд-во «Мир».
- Юдин А. Л. 1972. Ядерноцитоплазматические взаимоотношения: некоторые генетические аспекты и направления исследований. Тезисы докл. II съезд ВОГИЗ М. секция 8.
- Юнусов М. Р. 1960 а. К вопросу селекции голосемянных форм хлопчатника. В кн.: «Материалы Всесоюз. совещ. по селекции и семеноводству хлопчатника», Ташкент Изд-во «Наука».
- Юнусов М. Р. 1960 б. Изучение наследования некоторых признаков и свойств голосемянных и опушенносемянных форм хлопчатника. Изд. ТашСХИ.
- Яковлев А. Ю. 1971. О некоторых возможностях исследования тканевой регуляции. «Цитология», вып. 13, № 11.
- Яковлев А. Ю. 1972. Моделирование гуморальной регуляции клеточной пролиферации в тканях взрослых животных. «Цитология», т. 14, № 6.
- Яковлев М. С. 1951. О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, вып. 2.
- Afzal M. 1930. Studies in inheritance in cotton. Mem. of the Dep. Agr. Indian Botan., ser. 17.
- Afzal M. 1936. A note on the hairiness of cotton. Indian Journ. Agr. Sci., v. 6, pt. 3.
- Afzal M., Hutchinson J. B. 1933. The inheritance of «Lintless» of Asiatic cotton. Indian Journ. Agric. Science, v. III, pt. VI.
- Alfert M. J. 1950. Cellular and Compar. Physiol., v. 36.
- Anderson N. G. 1956. Cell division. Quart. Rev. Biol., 31, 3.
- Anderson D. E., Moor J. H. 1937. The influence of constant light and temperature upon the structure of the walls of cotton fibres and collenchymatous cells. Amer. Journ. Bot., v. 24, № 8.
- Anderson D. B., Kerr Th. 1938. Growth and Structure of Cotton Fiber. Industr. Eng. Chem., 30, 1.
- Armstrong G. M., Bennet C. C. 1933. Some factors influencing the variability in length of cotton fibers in individual plants, as shown by the sorting method. Journ. of Agr. Research, v. 47, № 7.
- Ayyar V. R., Ayyangar G. S. 1923. Differentiation of hairs on the seed coat.
- Bailey I. W., Kerr Th. 1935. The visible structure of the secondary wall and its significance in tracheary cells and fibres. Arnold. Arboretum Journ., v. 16, № 3.
- Bailey A., Brown R. 1940. Diameter variation in cellulose Fibrils. Ind. Eng. Chem., 32, 1.
- Balls W. L. 1906. Studies of Egyptian cotton. Yearbook Khediv Agric. Soc., for Cairo.
- Balls W. L. 1912. The cotton in Egypt. MacMillan, London, 97.
- Balls W. L. 1915. The development and properties of row cotton. London.
- Balls W. L. 1919. The existence of daily growth in the cell wall of cotton. Proc. Roy. Soc., London, B. 90.

- Balls W. L. 1923. The determiners of cellulose structure as seen in the cell wall of cotton hairs. Proc. Roy. Soc., B. 95.
- Balls W. L. 1927. Studies in quality of cotton. London.
- Balls W. L., Hancock H. A. 1922. Further observations on cell wall structure as seen in cotton hairs. Proc. Roy. Soc., London, Bd. 90.
- Barnes R., Burton C. 1943. The Electron Microscope and Cellulose. Ind. Eng. Chem., 35, 1.
- Barrit N. W. 1929. The structure of the seed coat in *Gossypium*, and its relation to the growth and nutrition of the lint hairs. Annals Bot., 43.
- Barrit N. W. 1932. The differentiation of the epidermal layer in the cotton seed and its relation to ginning out — turn. Emp. Cotton Grow. Rev., v. 9.
- Barrit N. W. 1933. The differentiation of the epidermal layer in the cotton seed. II. Ibid, v. 10.
- Barton R. 1968. Autoradiographic studies on wall formation in *Chara*. Planta, 82, 3.
- Baserga R. 1965. The relationship of cell cycle to tumour growth and control of cell division. Cancer res., 25.
- Beasley J. O. 1942. Meiotic chromosome behaviour in species, species hybrids, haploids and induced polyploid of *Gossypium*. Genetics, 27.
- Belar K. 1928. Die cytologische Grundlagen der Verbundung. Berlin.
- Bernhard W. 1958. Ultrastructural aspects of nucleo — cytoplasmic relationship. Exptl. Cell Res., Suppl. 6.
- Bernhard W., Haguenau F., Oberling C. 1952. L'ultrastructure du nucleole de quelques cellules animales revelees par le microscope electronique. Experimentia, 8.
- Bernhard W., Bauer A., Gropp A., Haguenau F., Oberling Ch. 1955. L'ultrastructure du nucleole de cellules normales et cancerouses. Exptl. Cell Res., 9, 1.
- Bernhard W., Granboulan N. 1968. Electron microscopy of the nucleus in vertebrate cells. In: Ultrastructure in biological systems. 3. The nucleus. New York — London.
- Bolognari A. 1959. Sui caratteri ultrastrutturali nei nucleoli degli ovociti in accrescimento di alcune specie di molluschi. Boll. Soc. Ital., Biol. sperim., 35, 9.
- Borysko E., Bang F. B. 1951. Structure of the nucleolus as revealed by the electron microscope. Bull. Johns. Hopkins Hosp., 89.
- Boveri Th. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
- Bowman F. H. 1882. The structure of the cotton fibre. Manchester.
- Brabec F. 1958. Über Beziehungen zwischen Atmungswerten und Zellgrößen. Planta, 50, 6.
- Brachet J. 1957. Biochemical cytology. New — York.
- Braunsteiner H., Fellingner K., Pakesch F. 1953. Ergebnisse und Probleme histologischer Untersuchungen im Elektronenmikroskop. Klin. Wschr., 5, 3.
- Breslavetz L. 1932. Polyploid Mitosen bei *Cannabis sativa* L. Planta, 47.
- Bullough W. S. 1967. The evolution and differentiation. London.
- Bullough W. S., Kytomaa T. 1965. Mitotic homeostasis. Nature, 205.
- Bünning E. 1958. Die physiologische Uhr. Berlin — Göttingen — Heidelberg.
- Busch H., Smetana K. 1970. The Nucleolus. Acad. Press., New-York.
- Bütschli O. 1876. Abhandl. Senckenberg naturforsch. Ges., 10, 1—2.
- Burström H. 1961. Physics of cell elongation. In: Handb. Pflanzenphysiol.
- Caramelli E. 1959. Espesor de la pared celular en fibra de algodón argentino. U. S. Dep. Agr., 144.
- Carver W. A. 1929. The inheritance of certain seed leaf and flower characters in *G. hirsutum* and some of their genetic inter-relations. J. Amer. Soc. Agron., 21, 4.
- Cochran H. L. 1938. A morphological study of flower and seed development in Pepper. J. Agric. Res., 56, 6.

- Cronshaw J., Esau K. 1968. Cell division in leaves of *Nicotiana*. *Protoplasma*, 65, 1.
- Cronshaw J. 1967. Tracheid differentiation in tobacco pith cultures. *Planta*, 72.
- D'Amato F. 1952. Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. A critical examination of the literature. *Caryologia*, 4.
- D'Amato F. 1954. A Brief discussion on 'endomitosis'. *Caryologia*, 6.
- D'Amato F. 1964. Endopolyploidy as a factor in plant tissue development. *Caryologia*, 17.
- Denham H. J. 1922. The structure of the cotton hair and its botanical aspects. *Journ. Textil. Inst.*, 13.
- Denués A. R. T., Mottran F. C. 1955. Note on nucleolonemata in human cultured cells. *J. Biophys., Biochem. Cytol.*, 1, 2.
- Driesch H. 1900. *Arch. Entwkl. Mech.*, v. 10.
- Dolezal Ruth, Tschermak-Woess E. 1955. Verhalten von Eu- und Heterochromatin und Interphasische Kernwachstum bei *Rhago discolor*. Vergleich von Mitose und Endomitose. *Ost. Bot. Z.*, 102.
- Duncan R. E., Ross I. G. 1950. The nucleus in differentiation and development. III. Nuclei in maize endosperm. *Journ. Hered.*, 41.
- Elstcher F. 1907. Mendelian heredity in cotton. *J. Agric. Sci.*, 2.
- Enzenberg Uta. 1961. Beiträge zur Karyologie Endosperms. *Ost. Bot. Zeitschr.*, Bd. 108, H. 3.
- Estable C., Sotelo J. R. 1951. Una nueva estructura celular: el Nuclonema. *Publ. Inst. Invest. Gen. Biol., Montevideo*, 1.
- Esteblo C., Sotelo J. R. 1952. Technical procedures for the study of the nucleolonema. *Stain Technology*, 6.
- Esteblo C., Sotelo J. R. 1955. The behaviour of the nucleolonemata during mitosis. *Symp. of fine structure of cells. Union Internat. Sci. Bull.*, ser. B. 'Groningen', 21.
- Erbrich P. 1965. Über Endopolyploidie und Kernstrukturen in Endospermhaustorien. *Ost. Bot. Z.*, 112, H. 3.
- Esau K., Chadle V. J., Gill R. H. 1966. Cytology of differentiating tracheary elements. *Amer. Journ. Bot.*, 53.
- Farr W. K. 1931. Cotton fibers. I. Origin and early stages of elongation. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 3, 3.
- Farr W. K. 1933. Cotton fibers. III. Cell division in the epidermal layer of the ovule subsequent to fertilization. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 5.
- Farr W. K. 1934. Cotton fibers. IV. Fiber abnormalities and density of the fiber mass within the cell. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 6, 4.
- Farr W. K. 1937. Structure of the cotton fiber. Reprinted from *Journ. Appl. Physics*, v. 8, № 4.
- Farr W. K., Klark G. L. 1932. Cotton fibers. II. Structural features of the wall suggested by x-ray diffraction analyses and observations in ordinary and plane polarized light. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 4.
- Farr W. K., Eckerson S. H. 1934. Formation of cellulose membranes by microscopic particles of uniform size in linear arrangement. *Repr. from Contrib. Boyce Thompson Inst.*, v. 6, № 2.
- Farron G. 1957. Noyaux giants et chromosomes giants dans les Antipodes d'*Ouratea affinis*. *Arch. d. J. Klaus-Stuff. f. Vererbungst.*, 32.
- Flint E. A. 1950. The Structure and Development of the cotton fibre. *J. Biological Rev.*, 5, 4.
- Frey-Wyssling A. 1955. Die submikroskopische struktur des Cytoplasmas. In: *Handbuch der Protoplasma-forschung*. Springer, Vienne.
- Frey-Wyssling A. 1959. Die Pflanzliche Zellwand. Springer, Berlin.
- Frey-Wyssling A. 1962. Interpretation of the ultratexture in growing Plant cell walls. In: *Interpretation of ultrastructure*. Academic press, New-York-London.
- Fryxell P. 1963. Morphology of the seed hairs of *Gossypium*. I. Gross morphology. *Botan. Gaz.*, 124.

- Fryxell P. 1964. Morphology of the Base of seed Hairs of *Gossypium*. II. Comparative Morphology. *Botan. Gazette*, 125, 2.
- Geittler L. 1939. Die Entstehung der polyploiden Somenkerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kerntteilung. *Chromosoma*, 1.
- Geittler L. 1940a. Neue Untersuchungen über Bau und Wachstum des Zellkerns in Geweben. *Naturwissenschaften*, 28.
- Geittler L. 1940b. Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. *Chromosoma*, 1.
- Geittler L. 1941. Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzenlichen Geweben. *Ergebn. Biol.*, 18.
- Geittler L. 1948a. Ergebnisse und Probleme der Endomitoseforschung. *Ost. Bot. Z.*, 95.
- Geittler L. 1948b. Notizen zur endomitotischen Polyploidisierung in Trichozyten und Elastosomen sowie über Kernstrukturen bei *Gagea lutea*. *Chromosoma*, 3, 50.
- Geittler L. 1952. Karyologische Anatomie. *Scienta*, ser. VI, 46.
- Geittler L. 1953. Endomitose und Endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia*, 6.
- Geittler L. 1955. Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. *Ost. Bot. Zeitschr.*, Bd. 108, H. 102.
- Geittler L., Lauber H. 1952. Endomitotische polyploidisierung in Früchten. *Naturwiss.*, 32.
- Giese A. C. 1952. *Cell Physiology*. 2nd Edition. N. B. Saunders, Philadelphia.
- Glinos A. D. 1960. Environmental feedback control of cell division. *Ann. New-York Acad. Sci.*, 90.
- Glinos A. D. 1967. Environmental feedback control of cellular growth, in: *Control of cellular growth in adult organisms*. London.
- Gore U. R. 1932. Development of the female gametophyte and embryo in cotton. *Amer. Journ. Bot.*, № 19.
- Graffina 1939. Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmässiger Vorgang bei der Pflanzlichen Gewebedifferenzierung. *Chromosoma*, (Berlin), 1.
- Granboulan N., Granboulan P. 1965. Cytochimie ultrastructurale du nucleole. II. Etude des sites de synthese du RNA dans le nucleole et le noyau. *Exptl. Cell. Res.*, 38, 3.
- Green P. B. 1962. Mechanism for plant cellular morphogenesis. *Science*, 138.
- Green P. B. 1964. Control of the orientation of microfibrillar synthesis in *Nitella*. X Intern. Bot. Congr.
- Griffes F., Ligon L. L. 1929. Occurrence of 'hairless' cotton plants and the inheritance of the character 'hairless'. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, 21, 7.
- Guignard L. 1893. Recherches sur le developement de la graine et on particulier le tegument. *Journ. de Bot.*, 8.
- Gulati A. N. 1930. A note differentiation of hairs from the epidermis of cotton seeds. *Agr. Journ. of India*, v. 25.
- Gulati A. N. 1934. A note on the differentiation of hairs from the epidermis of cotton seeds. *Ind. Journ. Agr. Sci.*, 4.
- Haberland G. 1928. Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms. *Sitzungsberichte der Preussischen Akademie der Wissenschaften*. Bd. 23.
- Hageman P. 1956. Untersuchungen über die Mitosenhäufigkeit in Gerstenwurzeln. *Die Kulturpflanzen*, № 4.
- Harland S. C. 1932. The genetics of *Gossypium*. *Bibliographia Genetica*, № 9.
- Harland S. C. 1939. The genetics of cotton. London.
- Harland S. C. 1955. Present progress in the breeding of cotton for Quality. *Journ. of the Textil Industri*, 46, 2.
- Hasitschka G. 1956. Bildung von Chromosomenbündeln nach Art der Spelcheldrüsenchromosomen, spiralisierte Ruhekernechromosomen und andersstructureigentümlichkeiten in der endopolyploiden Riesenkerne der Antipoden von *Papaver rhoeas*. *Chromosoma*, 8.
- Hasitschka — Jenschke G. 1959a. Vergleichende Karyologische Untersuchungen und Antipoden. *Chromosoma*, 10.

- Hasitschka—Jenschke G. 1959b. Bemerkenswerte Kernstrukturen und im Suspensor zweier Helobiae. *Oster. Bot. Ztschr.*, 106.
- Hay E. 1938. Structure and function of the nucleus in developing cells. In: *Ultrastructure in biological systems*. 3. The nucleus. N.-Y.-London.
- Hawkins R. S., Servis G. H. 1931. Development of cotton fibers in the Pima and Acala varieties. *Journ. Agr. Res.*, v. 40, № 11.
- Heiba A. S. 1949. Nuclear changes in the hair primordial cells of *G. hirsutum*. *Egypt. Cotton Gas.*, 8.
- Heilbrunn L. V. 1956. The dynamics of living protoplasm. New-York.
- Heitz E. 1931a. Die Ursache der Gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nucleolen. *Planta*, 12.
- Heitz E. 1931b. Nucleolen und Chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Planta*, 15.
- Hertwig R. 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. *Arch. Zellforsch.*, 1.
- Hess K., Wergin M., Kiesel H. 1942. Zur Frage des Aufbaues der Baumwollhare (cell wall structure in the cotton fiber). *Planta Arch. Wiss. Bot.*, 33, 1.
- Holfert J. 1890. Die Nährschicht der Samenschalen. *Flora*.
- Horstmann E., Knopp A. 1957. Zur Struktur des Nucleolus und des Kernes. *Ztschr. Zellforsch.*, 46.
- Howard A., Pelc S. R. 1953. Synthesis of desoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage. *Heredity*, 6, Suppl.
- Humbert Thadani K. J. 1921. Records division of plant breeding. *Texas Agr. Expt. Stan.*
- Hutchinson J. B. 1937. The genetics of cotton. XV. The inheritance of fuzz and lintless-hess and associated characters in Asiatic cottons. *Journ. Her.*, 31, 3.
- Hutchinson J. B. 1947. The classification of the genus *Gossypium*. In: *The evolution of Gossypium*. J. B. Hutchinson, R. A. Sillow, S. G. Stephens Oxford University Press, London.
- Hutchinson J. B. 1959. The application of genetics to cotton improvement. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson J. B., Stephens S. G., Dodds K. S. 1945. The seed hairs of *Gossypium*. *Ann. Bot.*, 9, 36.
- Hutchinson J. B., Sillow R. A., Stephens S. G. 1947. The evolution of *Gossypium* and the differentiation of the cultivated cottons. Oxford Univ. Press, London.
- Jørgensen C. A. 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *Jour. Genetics*, 19.
- Iversen O. H. 1961. The regulation of cell numbers in epidermis. A cybernetic point of view. *Acta pathol. microbiol. Scand.*, 148.
- Iversen O. H., Bjerknes R. 1963. Kinetics of epidermal reaction to carcinogenus. *Acta pathol. microbiol. Scand.*, 165.
- Jacob K. T. 1942. Nuclear changes in the lint primordial cells of *G. herbaceum* var. *Typicum*. *Science and Culture*, 7.
- Jacob F., Monod J. 1961. Cold Spring Harbor Sympos. Quant Biol., 26.
- Jacquemart Jean 1953a. *C. r. Acad. Sci.*, 1953, vol. 236, 25.
- Jacquemart J. A. 1935b. *Cotton et fibres trop.*, 8, 12.
- Jacobi W. 1925. Das rhythmische wachstum der Zellen durch Verdoppelung ihrer Volumens. *Arch. Entw. Mech.*, 106.
- Jarosch R. 1964. Theorie der Texturbildung pflanzlicher Zellwände. *Osterr. Bot. Ztschr.*, 111, № 2.
- Jensen W. A., Kavaljian L. G. 1958. An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*. *Amer. Journ. Bot.*, 45.
- Joungman W. 1930. The evolution of the cotton hair. *The Empire Cotton Growing Review*, 7, 1.
- Joungman W. S., Pande S. S. 1927. Occurrence of Branched Hairs in Cotton and upon *G. Stoeckii*. *Nature*, 119.

- Joungman W., Pande S. S. 1929. The epidermal outgrowth of the genera *Tespesia* and *Gossypium*. A morphological study throwing some light upon the evolution of the hairs constituting commercial cotton. *Annals of Botany*, 43, Oktober.
- Karasaki S. 1959a. Electron microscopic studies on cytoplasmic structures of ectoderm cells of the triturus embryo during the early phase of differentiation. *Embryologia*, 4, 3.
- Karasaki S. 1959b. Changes in fine structure of the nucleus during early development of the ectoderm cells of the triturus embryo. *Embryologia*, 4, 3.
- Kearney T. H. 1928. Variation in seed fuzziness on individual plants of Pima cotton. *Journ. of Agric. Research*, 37, 8.
- Kearney T. H. 1930. Cotton plants tame and wild. *Journ. Heredity*, 21.
- Kearney T. H., Harrison G. I. 1927. Inheritance of smooth seeds in cotton. *J. Agric. Res.*, 35, 3.
- Kerr T. 1937. The structure of the growth rings in the secondary wall of the cotton hair. *Protoplasma*, v. 27, 2.
- Kerr T., Tharp W. H. 1956. Effect of environmental factors of fiber. *Cotton Gin and Oil Mill. Press*, v. 57, 26.
- Kiefer J. 1968. A model of Feedback—controlled cell populations. *Journ. Theoret. Biol.*, 18.
- Kisser J. 1932. Fibre sections preparation. *Faserforschung*, 9.
- Koshal S., Nazir A. 1932. Variations in the properties of the cotton fibre in relation to its position on the surface of the seed. *Ind. Centr. Cott. Comm. Text. Bull.*, Ser. B., 14.
- Kottur G. L. 1923. Studies in inheritance in cotton. *Agric. Ind. Bot.*, ser. 12.
- Lafontaine I. G. 1938. Structural components of the nucleus in mitotic plant cells. In: *Ultrastructure in biological Systems*. 3. The nucleus. N.-Y.—London, 152—187.
- Lance A. 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, II, 13.
- Lang A. G. 1938. The origin of lint and fuzz hairs of cotton. *Journ. of Agr. Research*, 56, 7.
- Lauber H. 1947. Untersuchungen über das Wachstum der Früchte einiger Angiospermen unter endomitotischer Ayploidisierung. *Ost. Bot. Z.*, 94.
- Leahy Lohn. 1948. Structure of the cottonseed. In: *Cottonseed and cottonseed Products*. New-York.
- Lettre R., Siebs W. 1955. Beobachtungen zur struktur des Nucleolus in normalen Zellen sowie in Tumorzellen. *Z. Krebsforsch.*, 60.
- Lettre R. 1956. Beobachtungen über dem Nucleolus. *Strahlentherapie*, 34, 1, Diskuss.
- Lier F. G. 1955. The origin and development of cork cambium cells in the stem of *Pelargonium hortorum*. *Amer. Journ. Bot.*, v. 42, № 10.
- Linsbauer A. 1930. Die Epidermis. *Handb. d. Pflanzenanatomie* hrsg. V. K. Linsbauer. Berlin.
- Lohde G. 1874. Über die Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Naumburg.
- McClintock B. 1934. The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*, 21, 2.
- Magazanik B. 1958. The chemical basis of Development. J. Hopkins Univ. Press.
- Marinozzi V. 1964. Cytochimie ultrastructurale du nucleole-RNA et proteine intranucleolaires. *J. Ultrastruct. Res.*, 10.
- Matchett W. H., Nance J. F. 1932. Cell wall breakdown and growth in pea seedling stems. *Amer. Journ. Bot.*, 49.
- Mazia D. 1956. In: *Advances in biological and medical physics*. N.-Y., 69—118.
- Mateyko C. M., Kapas M. I. 1956. Cytochemical studies of nucleoli in human ovarian neoplasms. *J. Histochem. Cytochem.*, 4, 5.
- Minot C. S. 1907. The problem of age, growth and death. *Popular Sci.*, monthly, 71, June, 481—496; Aug. 97—120; Dec. 509—523.
- Minot C. S. 1908. The problem of age, growth and death. London.

- Mironescu S., Dragomir C. 1967. Number, Volume surface and inner structure of the rat liver cells nucleoli. *Exper. Cell Res.*, 48.
- Mollenhauer H. H., Whaley W. G., Leach J. H. 1961. Incorporation of radioactivity into wheat Xylem walls. *Planta*, 71, 1.
- Montgomery Th. H. 1899. Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. *J. Morphol.*, 15, 3.
- Moor I. H. 1939. Measuring the diameter of the cotton fiber. *Journ. Amer. Soc. Agr.*, 30, 7.
- Morgan T. H. 1920. The physical basis of heredity. N.-Y.
- Morris D. A. 1952. Branched lint hairs in cotton. *Gossypium hirsutum*. *Nature*, 196, 4859.
- Mühlethaler K. 1961. Plant cell walls. In: *The cell II*. Acad. Press. New-York.
- Mühlethaler K. 1963. Feinstruktur der Cellulosefaser. *Papier*, 17, 10a.
- Munshi V. G., Jengar R. L. N. 1964. The variation of fibre bundle strength at different regions of cotton seed. *Indian cotton Growing Rev.*, 18, 6.
- Murrey C. C. 1947. Inheritance of length of fibre in American Upland cotton. *Plant Breed. Abstr.*, v. 18.
- Nagl W. 1962. Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen in Suspensor von Angiosperme und einer Gymnosperme. *Osterr. Bot. Ztsch.*, 109.
- Nagl W. 1968. Der mitotische und endomitotische Kernzyklus bei *Allium carinatum*. I. Struktur, Volumen und DNS-Gehalt der Kerne. *Osterr. Bot. Z.*, 115.
- Nawaschin S. 1912. Über den Dimorphismus der Zellkerne in den somatischen Zellen von *Callonia candidans*. *Bull. Acad. Sci. Petersbourg*, 6, 6.
- Nawaz S. M. 1949. Development of cotton seed and lint during the second phase of boll maturation. *Indian Journ. Agric. Sci.*, 19, 1.
- Nemec B. 1905. Studien über Regeneration. Berlin.
- Netolitzky F. 1921. Die Anatomie der Angiospermensamen. *Handb. d. Pflanzenanatomie*. hrsg. V. K. Linsbauer. Berlin.
- Netolitzky F. 1932. Die Pflanzenhaare. *Handb. d. Pflanzenanatomie*, hrsg. V. K. Linsbauer, Bb. 4. Lief. 29.
- Netolitzky F. 1935. Das tropische Parenchym. *Handb. d. Pflanzenanatomie*, hrsg. V. K. Linsbauer. Berlin.
- Oberth I. 1925. Ostmatische Untersuchungen an Trichomen. *Osterr. Bot. Zeitschr.*, 74.
- O'Kelly I. F., Hull W. W. 1930. Cotton inheritance studies lint percentage. *Technical Bull.*, 18.
- O'Kelly I., Perev H. 1954. An electron micrographic study of the cell walls of elongating cotton fibers, root hairs and pollen tubes. *Amer. Journ. of Botany*, 41, 3.
- Paeck K., Über die Lichtkeimung *Lythrum salicaria*. *Planta*, 4, 6.
- Palkovits M., Fischer I. 1968. Karyometric investigations. *Akademiai kiado Budapest*.
- Perry R. P. 1967. The nucleolus and the synthesis of ribosomes. *Progr. nucl. acid res. molec. biol.* N.-Y.-London, 6.
- Person N. L. 1955. Seedcoat fragments in cotton — an element of yarn quality. *U. S. Dept. Agric. Techn. Bull.* 1116.
- Pickett — Heaps J. D. 1968. Further ultrastructural observations on Polysaccharide localization in plant cells. *Journ. Cell Sci.*, 3.
- Prescott D. M. 1968. Regulation of cell reproduction. *Cancer res.*, 28.
- Preston R. D. 1963. The biophysics of wall structure and cell growth. In: *Vistas in Bot.*
- Ramiasch K., Nath B. 1946. The inheritance of seed fuzz in cotton Upland (*G. hirsutum* L.). *Indian J. Genetics*, 6, 2.
- Rao C. V. 1955. Embryological studies in Malvaceae — Fertilization and seed development. *Proc. Nat. Inst. Sci. India*, 21/3, 2113.

- Rattenbury I. A. 1952. Specific staining of nucleolar substance with acetocarmine. *Stain. Technol.*, 27, 2.
- Ray P. M., Baker D. B. 1965. The effect of auxin on synthesis of oat coleoptile cell wall constituents. *Plant Physiol.*, 40, 2.
- Reeves R. G. 1935. Origin of the Fringe Tissue of the Cotton seed. *Bot. Gaz.*, 97, 1.
- Reeves R. G. 1936a. Comparative Anatomy of the seed of Cottons and other Malvaceous Plants. I. Malvaceae and Ureneae. *Amer. Journ. of Bot.*, 3, 4.
- Reeves R. G. 1936b. Comparative anatomy of the seeds of cottons and other Malvaceous Plants. II Hibisceae. *Amer. Journ. of Botany*, 23, 6.
- Reeves R. G., Wall C. C. 1932. Anatomy and Microchemistry of the cotton seed. *Bot. Gaz.*, 43, 3.
- Resch A. 1952. Untersuchungen über Kerndifferenzierung in peripheren Zellschichten der Sprossachse einiger Blütenpflanzen. *Chromosoma (Berl.)* 5.
- Richardson I. A. 1961. Structure and growth of plant cell wall. *J. Physics in Botany*.
- Richmond T. R. 1949. The genetics of certain factors responsible for lint quantity in American Upland cotton. *Bull. Texas Agric. Expt. Sta.*, 716, 42.
- Ridley H. B. 1930. The dispersal of plants through the world. Ashford (Kent).
- Risueno M. C., Gimenez — Martin G., Lopes — Saez J. F. 1968. Role of Galgi vesicles in plant cell elongation. *Experientia*, 24, 9.
- Rocuro K. 1951a. Studies on the origin of fiber cell on the seedcoat of Asiatic and Upland cotton. *Bull. Physiograph. Sci. Res. Inst. Tokyo Univ.*, 7. *Ref. Biol. abstr.*, 1953, 27, 8, abs 23232.
- Rocuro K. 1951b. On a period of continual differentiation of hair cells on the cotton seed. *Bull. Physiograph. Sci. Res. Inst. Tokyo Univ.* 9. In: *Ref. Biol. Abstr.*, 1953, v. 7, № 10, abc, 28272.
- Rodkiewicz B. 1959. The nucleous structure in some plant cells. *Exptl. Cell Res.*, 18, 2.
- Roland J. C., Santoz D. 1969. Dedection cytochemique des sites de formation des polysaccharides pri-membranaires dans les cellules vegetales. *Journ. Microsc.*, 8, 2.
- Rotta H. 1949. Untersuchungen über Tagesperiodische Vorgänge in Spross- und Wurzelvegetationspunkten. *Planta*, 37.
- Saunders J. H. 1961. The wild species of *Gossypium*. Oxford University Press. London.
- Scheffield F. M. 1936. The early development of the cotton fibre. *Emp. Cott. Grow. Rev.*, 13, 4.
- Schlichtinger T. 1956. Karyologische Untersuchungen an endopolyploiden Chromozentrenkernen von *Gibbaeum heathii* in Zusammenhang mit der Differenzierung. *Osterr. Bot. Ztschr.*, 103: 485—528.
- Schnarf K. 1937. Anatomie der Gymnospermensamen. *Handb. d. Pflanzenanatomie*, hrsg. V. K. Linsbauer. Abt. III. Bd. 1.
- Serra I. A. 1958. Interpretation of nucleolar inclusions. *Nature*, 181, 4623.
- Setterfield G., Bailey S. 1959. Deposition of cell walls in oat coleoptiles. *Canad. Journ. Bot.*, 37, 5.
- Setterfield G., Bailey S. T. 1961. Structure and physiology of cell walls. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 12.
- Singh T. C. N. 1931. Notes on the early stages in the development of the cotton fibre and the structure of the boll and seed. *Annals Bot.*, 45.
- Sinnot E. W., Bloch R. 1939. Changes in intercellular relationship during the growth and differentiation of living plant tissues. *Amer. Journ. Bot.*, 26.
- Sorokin H. 1957. Distribution of Intercellular Material in the Apical Part of Pea Seedlings. *Physiologia Plantarum*, 20.
- Sotelo I. R. 1959. An electron microscope study on the Cytoplasmic and nuclear components of rat primary oocytes. *Z. Zellforsch.*, 6.
- Souèges R. 1907. Développement et structure du tégument seminal chez les Solanacées. *Ann. Sci. Nat.*, 9 me série, t. 6, p. 1.
- Souèges R. 1934. Embryologie végétale: la physiologie embryonnaire. Extrait de la „Revue gen. Sci“.

- Souèges R. 1936. La différenciation. Actualités scient. et Industr. 381. Exposé d'embryol., et de morphol. végétales. 7.
- Souèges R. 1937. Les lois du développement. Actualités scient. et Industr. Exposé d'embryol., et de physiol. végétales. 8.
- Steffen K. 1955. Kern- und Nukleolenwachstum bei endomitotischer Polyploidisierung (Ein Beitrag zur karyologischen Anatomie von *Pedicularis palustris* L.). *Planta* (Berl.) 45.
- Stein E. 1942. Cytologische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* mit *canceroides*. Endomitosenentwicklung. *Chromosoma*, 2, 3.
- Stiles I. E. 1948. Reactions of water to the germination of corn and cotton seeds. *Plant Physiology*, 23, 2.
- Stiles I. E. 1949. Relationship of water to the germination of bean seeds. *Plant Physiology*, 24, 3.
- Stomps T. J. 1910. Kernteilung und Synapsis bei *Spinosa oleraceae*. *Biol. Zbl.*, 31.
- Strasburger E. 1875. Über Befruchtung und Zellteilung. Jena.
- Strasburger E. 1880. Zellbildung und Zellteilung. Jena.
- Strasburger E. 1882. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Fischer, Jena, 264.
- Thadani K. J. 1925. Inheritance of certain characters in *Gossypium*. *Agric. J. India*, 20, 37.
- Tschermak-Woess E. 1956a. Karyologische pflanzenanatomie. *Protoplasma*, 46, Wien.
- Tschermak-Woess E. 1956b. Notizen über die Riesenkerne und „Riesenchromosomen“ in den Antipoden von *Aconitum* L. *Chromosoma*, 8.
- Tschermak-Woess E. 1957a. Über der regelmässige Auftreten von „Riesenchromosomen“ in Chalazahaustorium von *Rhynanthus*. *Chromosoma*, 8.
- Tschermak-Woess E. 1957b. Über Kernstrukturen in den endopolyploiden Antipoden von *Clivia miniata*. *Chromosoma*, 9.
- Tschermak-Woess E. 1963. Strukturtypen der Ruhkerne von pflanzen und Tieren. *Protoplasmatologia*, 5, 1.
- Tschermak-Woess E. 1971. Endomitose. In: Sonderdruck aus *Handbuch der Allgemeinen Pathologie*. Berlin-Heidelberg-New-York.
- Tschermak-Woess E., Dolezal R. 1953. Durch Seltenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. *Osterr. Bot. Z.*, 100.
- Tschermak-Woess E., Hasitschka G. 1953. Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose. rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. *Chromosoma* (Berl.) 5.
- Tschermak-Woess E., Hasitschka G. 1954. Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichocyten bei Angiospermen. *Osterr. Bot. Zschr.*, Bd. 101. H. 1/2.
- Tschistiakoff I. D. 1874. Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale. *Nouv. Giorn. Bot. Ital.* 1874, 10, 1.
- Trombetta V. 1939. The cytonuclear ration in developing plants cells. *Am. Journ. Bot.*, 7.
- Trombetta V. 1942. The cytonuclear ratio. *The Botanical review*, 8, 5.
- Turner A. J. 1929. Ginning percentage and lint index of cotton in relation of the number of cotton fibers per seed. *Journ. Text. Inst.*, 20.
- Verhålen, Loyal M., Murrey J. 1969. Adiale analysis of ceacral fibre property traits in Upland cotton *G. hirsutum* L. *Crop Sci.*, 9, 3.
- Vincent W. S. 1955. Structure and Chemistry of Nucleoli. *Internat. Nat. Rev. Cytol.*, 4.
- Wardrop A. B. 1962. Cell wall organization in higher plants. I. The primary wall. *Bot. Rev.*, 28.
- Ware J. O. 1940. Relation of Fuzz Pattern to lint in on Upland Cotton *Goss.* *The Journ. of Heredity*. Baltimore, 31, № 11.
- Ware J. O. 1941a. Seed cover and plant color and their interrelations with lint and seed in Upland Cotton. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, 33, 5.
- Ware J. O. 1941b. Genetic relations of spare lint maked seeds and some other character in Upland Cotton. Fayetteville. Univ. of Arkansas Coll. Agr. Exp. Sta. Bull., 406, 32.
- Ware J. O., Benedict L. I., Rolfe W. H. 1947. A recessive nakedseed character in Upland Cotton *J. Heredity*, 38, 10.
- Watson D. P. 1948. Structure of the testa and its relation to germination in the Papilionaceae tribes Trifoliales and Lotae. *Ann. Bot.*, new ser. 5, 12; 48.
- Watt G. 1907. The wild and cultivated cotton plants of the world. London.
- Weiss P. 1959. Biological Organization. Cellular and Subcellular. Pergamon Press. New-York.
- Went F. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Res. Trav. Bot. Neerl.* 25.
- Wergin W. 1940. Cotton seed epidermal cells structure. *Planta*, 30.
- Wessel W., Bernhard W. 1959. Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchung von Ehrlich- und Goshida-Asцитestumorzellen. *Ztschr. Krebsforsch* 62.
- William S., Bullough S. W. 1967. The evolution of differentiation. London Academic Press.
- Wilson E. B. 1925. The cell in development and heredity. Vol. 1. New-York.
- Wooding F. B. R. 1968. Radioautographic and chemical studies in incorporation into sycamore vascular tissue walls. *Journ. Cell Sci.*, 3.
- Wulff H. D. 1936. Polysomatie der Chenopodiaceen. *Planta*, 26.
- Yamada E., Myta T., Motomura A., Koga H. 1957. The fine structure of the oocyte in the mouse ovary studied with electron microscope. *Kurume Med. J.* 4, 3.
- Yasuzumi G., Yamanaka T. 1952. Electron microscope observations on nucleolar structure. *Japan Journ. Genetics*, 27.
- Yasuzumi G., Sawada T., Sugihara R., Kiriya M., Misake S. 1958. Electron microscope researches on the ultrastructure of nucleoli in animal tissues. *Ztschr. Zellforsch.*, 48, 1.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Морфологические особенности развития семени и семенной кожуры у разных видов хлопчатника	6
Развитие семени и семенной кожуры у сорта 108-Ф (<i>G. hirsu-</i> <i>tum</i> L.)	6
Развитие и строение семенной кожуры у различных видов хлоп- чатника	18
Глава II. Ранняя фаза развития волоконца и корреляционная связь их с митотически активными клетками эпидермиса	30
Морфологические особенности развития клеток эпидермиса и волоконца семяпочки хлопчатника	30
Суточная периодичность митотической активности эпидермиса семяпочки	36
Взаимосвязь между митотической активностью клеток эпидер- миса с числом клеток, дифференцирующихся в волоконца	39
Действие предпосевного облучения семян гамма-лучами на ми- тотическую активность клеток эпидермиса семяпочки и обра- зование волоконца	49
Глава III. Взаимодействие ядра и цитоплазмы в онтогенезе клеток эпидермиса и волоконца семяпочки хлопчатника	56
Изменение цитоядерного отношения митотически активных и дифференцирующихся клеток эпидермиса семяпочки	57
Изменение цитоядерного отношения клеток эпидермиса и воло- конца в связи с их дифференциацией на микропилярной части семяпочки хлопчатника	68
Дифференциация клеток эпидермиса семяпочки голозерной безволоконистой формы хлопчатника А-720	79
Взаимодействие ядра и цитоплазмы в онтогенезе клеток воло- конца	84
Глава IV. Эндополиплоидия и биологическое значение волоконца хлоп- чатника	89
Эндомитоз в дифференцирующихся волокнах	89
Строение ядрышек волоконца и их возможное значение в про- цессе эндополиплоидии	96
Эндомитоз и биологическое значение волоконца хлопчатника	102
Глава V. Строение клеточной стенки волоконца у разных видов хлоп- чатника	105
Заключение	118
Литература	124

Нина Александровна Власова

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РАЗВИТИЕ ВОЛОКОНЦА ХЛОПЧАТНИКА

Утверждено к печати

Ученым советом Института экспериментальной биологии растений,
Отделением биологических наук АН УзССР

Редактор Р. Рубан
Художник А. Ошейко
Технический редактор В. Тарахович
Корректор Л. Мазурина

Р05390. Сдано в набор 26/VII-74 г. Подписано к печати 21/VIII-74 г. Формат
60×90^{1/16}. Бумага типограф. № 1. Бум. л. 4,5. Печ. л. 9,0. Уч.-изд. л. 10,5.
Изд. № 690. Тираж 1000. Цена 1 р. 5 к. Заказ 142.

Типография издательства «Фан» УзССР, Ташкент, проспект М. Горького, 21.
Адрес издательства: Ташкент, ул. Гоголя, 70.