

К. Ю. КОСТРЮКОВА

НАБЛЮДЕНИЯ *IN VIVO* НАД ОБРАЗОВАНИЕМ МУЖСКИХ ПОЛЮВЫХ КЛЕТОК У *LILIUM MARTAGON* L.

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 24 I 1939)

Lilium martagon является объектом, много раз исследованным крупнейшими цитологами-эмбриологами растений^(1, 2, 3, 4, 5, 6, 7). С появлением работы С. Г. Навашина, признанной классической в мировой литературе, считалось установленным, что в результате деления генеративной клетки в пыльцевой трубке образуются мужские гаметы, представляющие собой голые ядра. Нерешенным в этой работе С. Г. Навашин оставляет вопрос о тельцах, наблюдаемых в цитоплазме генеративной клетки. В виде предположения он высказывает мысль, что они представляют собой некоторый остаток блефаропласта.

Летом 1937 г., как только выяснилось, благодаря предыдущим работам автора, что живые движущиеся и делящиеся генеративные клетки доступны непосредственному наблюдению при сильных увеличениях микроскопа, по крайней мере у некоторых амариллисовых, автором по совету В. В. Финна было предпринято исследование *in vivo* знаменитого объекта цитологических наблюдений *Lilium martagon*. С началом цветения этого растения были произведены посевы пыльцы *L. martagon* на разные искусственные среды, известные по литературным данным и из личных наблюдений автора. Однако, хотя пыльца лилии прорастала на разных средах, пыльцевые трубки раньше или позже погибали, прежде чем заканчивалось деление генеративной клетки.

Лишь в 1938 г., проращивая пыльцевые зерна в камере Boetcher'a на жидкости, выделяемой рыльцем *Lilium longiflorum*, *L. candidum* и *L. regale* над 10% сахарным раствором, автору удалось осуществить благоприятные условия для развития мужского гаметофита *L. martagon* и проследить все развитие непосредственно *in vivo*.

В живых неокрашенных пыльцевых зернах *L. martagon* генеративная клетка не видна. Пыльцевые трубки начинают расти приблизительно через час после посева. Содержимое трубок имеет вид эмульсии, состоящей из капелек разного размера, быстро перемещаемых токами плазмы. Несмотря на малую прозрачность плазмы пыльцевой трубки генеративная клетка в ней бывает довольно часто хорошо видна. Если она лежит непосредственно под стенкой пыльцевой трубки, обращенной к объективу микроскопа, токи плазмы, омывающие ее, не мешают наблюдению. В таком положении генеративную клетку можно видеть достаточно часто, так как она велика и занимает почти весь просвет пыльцевой трубки. Среди

окружающей ее плазмы она имеет вид светлого удлиненного тела. Иногда удается хорошо различить ее задний заокругленный и передний вытянутый концы. На полюсах генеративной клетки видны окрашенные в бледнозеленоватый цвет тела. На этой стадии развития тело, находящееся в заднем конце, округло, в переднем несколько удлинено соответственно вытянутой форме переднего конца.

Несколько позже в ядре появляются структуры иной светопреломляемости—хроматиновые нити. Вначале хроматиновые нити образуют сложный переплет и представляются в одной оптической плоскости изогнутыми, короткими отрезками, идущими в разных направлениях. Фиг., 1 изображает описанную стадию—профазу деления генеративной клетки. В дальнейшем генеративная клетка вытягивается, растет, одновременно сильно удлиняется и ее ядро. Хроматиновые нити, теперь хромосомы, располагаются главным образом вдоль длинной оси вытянутого ядра. Удается иногда разглядеть, что прозрачные тяжи—хромосомы—имеют симметричное расположение в ядре. Окрашенные тела также симметрично лежат на обоих полюсах, симметричной становится и сама форма клетки. Опыт предыдущих наблюдений *in vivo* над процессами деления генеративных клеток амариллисовых позволяет определить указанную стадию как стадию метафазы (фиг., 2). Нужно отметить, что среди всех исследованных мною *in vivo* растений (13 видов лилейных и 8 видов амариллисовых) *Lilium martagon* является тем объектом, у которого эти структуры наиболее ясны. Все же благодаря движению генеративной клетки, движению плазмы пыльцевой трубки и изменению самих этих структур и их прозрачности разглядеть их подробно не удастся, не удастся также проследить изгибы одной и той же хромосомы, как мы это делаем на фиксированном и окрашенном материале.

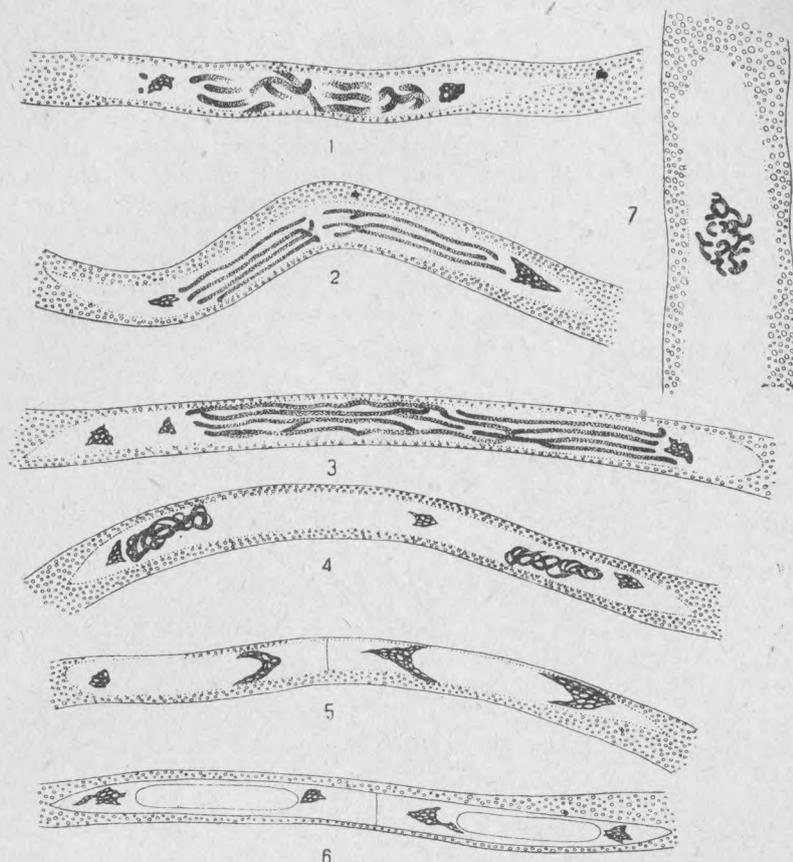
В следующей стадии развития генеративная клетка еще удлиняется. Прозрачные тяжи—хромосомы—тянутся вдоль длинной оси сильно вытянутой клетки параллельными рядами. На этой стадии уже не видно поперечных тяжелей или изгибов, которые наблюдаются в средней части клетки на предыдущей стадии. Окрашенные тела разбиваются на участки и видны не только на полюсах, но и в средней части клетки. Фиг., 3 изображает эту стадию, стадию анафазы деления генеративной клетки.

Фиг., 4 воспроизводит генеративную клетку лилии в стадии телофазы. На этой стадии хроматиновые нити образуют дочерние клубки. Окрашенные тела разбиты на участки, лежащие и в прозрачной средней части клетки.

Деление генеративной клетки заканчивается образованием хорошо сформированных, многоплазменных мужских половых клеток (фиг., 5 и 6). На ранних стадиях формирования спермиев ядра-клеток округлы, в них видны хроматиновые структуры. В дальнейшем ядра значительно удлиняются, между спермиями закладывается образование, подобное перегородке, которое видно, как весьма отчетливая светлая полоска иной светопреломляемости, чем цитоплазма клетки. На обоих полюсах дочерних ядер расположены окрашенные тела. Часто, когда контуры ядер не очень отчетливы, форму ядер можно установить благодаря форме окрашенных тел, как бы обтекающих ядра (фиг., 5). Окрашенные тела и на этой стадии развития мужского гаметофита вполне отчетливы, но часто бывают бледнее окрашены, чем на стадии генеративной клетки.

Фиксируя пыльцевые трубки *Lilium martagon* хондриосомным фиксажем с осмиевой кислотой по Г. А. Левитскому, мне удалось и на фиксированном материале установить наличие многоплазменных спермиев—клеток. Что же касается образования, подобного перегородке, между спермиями, а также окрашенных тел, то они на фиксированном мате-

риале плохо сохраняются, повидимому растворяются даже таким тонким фиксажем, который позволяет сохранять нежные плазменные структуры. Иногда на полюсах клеток, в местах расположения окрашенных тел, видны небольшие участки, почерневшие от осмиевой кислоты. Нужно полагать, что это остатки разрушенных фиксажем окрашенных тел, тем более, что эти почерневшие участки изредка сохраняют общую форму



этих тел, расширенную к ядру. Вероятно С. Г. Навашин и описывает эти тела в плазме генеративной клетки лилии, как «некоторый остаток блефаропласта».

Таким образом только исследование *in vivo* позволяет выяснить структуру окрашенных тел. Уже в самом начале исследования удалось установить, что эти тела не являются компактными образованиями. Мне представлялось, что они состоят из зерен или капель, скученных на небольшом участке на полюсах ядер. Такое строение этих тел казалось тем более вероятным, что они окрашивались прижизненно Neutralrot, как зернышки в цитоплазме генеративной клетки амариллисовых. Однако, наблюдая эти тела *in vivo*, я не была уверена, что такое толкование их структуры правильно. Лишь летом 1938 г. мне удалось в особенно удачных, необычайной прозрачности культурах, пользуясь большими увеличениями микроскопа ($\times 1500$), рассмотреть извивающиеся, сложно перепутанные канальцы, наполненные зеленоватоокрашенным веществом, тесно сбитые в комок, названный мною «окрашенным телом». Фиг., 7 воспроизводит конец генеративной клетки с окрашенным телом округлой формы, как это часто можно наблюдать вскоре после выхода генеративной клетки

в пыльцевую трубку. Извитые каналцы изображены так, как они видны в одной оптической плоскости. Если вращать микрометрическим винтом, можно убедиться, что они, изгибаясь, опускаются или поднимаются, образуя сложный компактный переплет.

Тонкая структура окрашенных тел, их отношение к осмиевой кислоте, поведение во время деления клетки удивительно напоминают обнаруженное Golgi в 1898 г. в нервных клетках образование, вызванное им *apparato reticulare interno* и расшифрованное в новейшее время Guillermond'ом⁽⁸⁾ по крайней мере для растений, как вакуум на ранних стадиях развития клетки.

Мне кажется весьма вероятным, что описанные мной необычайно нежные структуры, различаемые опытным глазом *in vivo*, благодаря их естественной окраске соответствуют структурам, описанным многими авторами в животных и растительных клетках под именем сетчатого аппарата Golgi. Это подтверждается также отношением этих структур к прижизненной окраске *Neutralrot*.

Классическая работа С. Г. Навашина, описывающая у *Lilium marginatum* спермии, представляющие собой голые ядра, до последнего времени используется как серьезный довод в защиту теории монополии ядра в явлениях наследственности (Гришко и Делоне, Курс генетики, гл. I, 1938).

Все фигуры сделаны с рисовальным аппаратом Abbe с увеличением: св. 100 Zeiss \times ос. 5, кроме фиг., 7—св. 100 Zeiss \times ос. 10.

Поступило
26 XII 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. Guignard, Nouvelles sur la fécondation, Ann. Sc. Bot. (1891). ² D. Mottier, Jahrb. f. wiss. Bot. (1897). ³ D. Mottier, Jahrb. f. wiss. Bot. (1898). ⁴ N. Koernicke, Flora (1906). ⁵ E. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. (1908). ⁶ S. Navaschin, Bull. Acad. Imp., St.-Petersb. (1898). ⁷ S. Navaschin, Ann. Jard. Bot., Buitenzorg. (1910). ⁸ A. Guillermond, Revue de cytologie et de cytophysiologie végétales (1935). ⁹ D. C. Cooper, Bot. Gaz. (1936).