

Г. С. ЖУКОВА

**СВЕТОВЫЕ УСЛОВИЯ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЫ У ЯЧМЕНЯ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 14 III 1938)

Физиологические условия, необходимые для нормального формирования пыльцевых зерен и зародышевых мешков, изучены еще недостаточно.

Относительно большое число работ посвящено влиянию температуры. Большинство этих работ (1, 2, 3, 4), имея целью получение полиплоидной пыльцы посредством воздействия на растение в период редукционного деления в материнских клетках пыльцы крайних условий (высокой и низкой температуры преимущественно), выясняло лишь аномальные условия температуры для отдельной фазы в развитии пыльцы—редукционного деления. Температурные условия, обеспечивающие нормальный ход развития пыльцы от заложения археспория до получения зрелой пыльцы, остаются невыясненными до сих пор.

Невыясненным является также и вопрос о световых условиях развития пыльцы. Известно, что свет, в частности длина дня, является важным фактором в фенотипическом определении пола цветка [см. сводку у Корренса (5)]. Имеются указания на то, что недостаточная интенсивность света вызывает стерильность пыльцы у *Capsella* (6). Попыткой выяснить вопрос с позиций теории стадийного развития является работа Краевого и Кириченко (7). Авторы пришли к выводу, что развитие гаметофитов зависит от особых стадийных изменений в их клетках. Эти изменения могут проходить при продолжительности дневного освещения от 6 до 24 час. Выводы авторов носят предварительный характер и не подкреплены достаточным экспериментальным материалом. Отсутствие ясности в вопросе о световых условиях, необходимых для нормального развития пыльцы, и многочисленные указания физиологов (8, 9, 10) и селекционеров на наличие стерильности у злаков при известных световых условиях (недостаточное количество длинных дней, полученных растениями в начале выращивания в физиологических опытах; слабое освещение в условиях зимней селекции в оранжерее и т. д.) послужили нам основанием для проведения настоящего исследования.

**Методика исследования и материал.** В качестве объекта исследования нами были взяты два сорта ячменя—Винер и Золотой, относящиеся к длиннодневным сортам, резко реагирующим на укорочение дня. Схема опыта дана в табл. 1 соответственно девяти вариантам выращивания.

Из приведенной схемы видно, что фактором, варьирующим в опыте, было количество длинных дней, полученных растениями различных групп в начале выращивания. Контролем являлись варианты 1-й и 9-й (8-ч. д. и 18-ч. д.). Посев был произведен яровизированными семенами 7 апреля в отапливаемой оранжерее с температурой днем 25—28° и ночью 10—15°.

Таблица 1

|  | 1       | 2                     | 3                      | 4                      | 5                      | 6                      | 7                      | 8                      | 9                                  |
|--|---------|-----------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------------------|
| Количество длинных дней, полученных в начале выращивания           | 0       | 5                     | 10                     | 15                     | 20                     | 25                     | 30                     | 35                     | Длинный день в течение всего опыта |
| Количество коротких, 8-часовых дней, полученных после длинных дней |         |                       |                        |                        |                        |                        |                        |                        | 0                                  |
| Условное обозначение в последующем изложении                       | 8-ч. д. | 5 д. д.<br>+<br>к. д. | 10 д. д.<br>+<br>к. д. | 15 д. д.<br>+<br>к. д. | 20 д. д.<br>+<br>к. д. | 25 д. д.<br>+<br>к. д. | 30 д. д.<br>+<br>к. д. | 35 д. д.<br>+<br>к. д. | 18-ч. д.                           |

В конце апреля растения были перенесены на открытую площадку и пробыли здесь до окончания опыта. Длинный 18-часовой день в опыте создавался посредством включения над растениями в вечерние часы 250-свечных ламп\*. Короткий 8-часовой день создавался путем накрывания растений ящиками, обтянутыми темной, светонепроницаемой бумагой, на срок с 4 час. вечера до 8 час. утра (16 час.).

В целях получения представления о состоянии точки роста у растений перед перестановкой их с длинного дня на короткий мы из каждой группы в соответствующий срок отпрепаровывали по 3 растения. Точки роста просматривались в бинокулярную лупу и зарисовывались. Исследование состояния пыльца по всем вариантам проводилось посредством приготовления ацето-карминных препаратов. Кроме того особо интересный материал фиксировался по Навашину. Из этого материала в дальнейшем готовились постоянные препараты.

**Результаты исследования.** Различие в количестве длинных дней, полученных растениями различных вариантов в начале выращивания, прежде всего сказалось на сроках выколашивания, а затем на морфологии колосьев и их фертильности.

Из табл. 2 видно, что оба сорта ячменя выколосились по всем вариантам, включая сюда и 8-ч. д. Колошение сопровождалось нормальным завязыванием зерна лишь в 3 последних вариантах. В первых 6 вариантах растения имели стерильные колосья. Таким образом наметилась резкая грань в поведении растений первых 6 вариантов и последних 3. Правда, эта резкость перехода смягчается тем, что у растений варианта 30 д.д. + к. д. мы встречаем единичные стерильные колосья, а у растений варианта 25 д.д. + к.д. — единичные фертильные колосья. В вариантах 8-ч. д. и 5 д.д. + к.д. кроме явления стерильности наблюдалось наличие большого количества уродливых, недоразвитых колосьев. Просмотр точек роста растений перед их перестановкой с длинного дня на короткий показал, что растения вариантов 5 д.д. + к.д., 10 д.д. + к.д., 15 д.д. + к.д. и 20 д.д. + к. д. поступили на короткий день с весьма различной степенью дифференциации колоса. Так, у растений варианта 5 д.д. + к.д. дифференциация выразилась в появлении бороздок на конусе нарастания, а у растений варианта 20 д.д. + к.д. — в окончательном вычленении колоска и выделении цветочных бугорков в колоске. Растения вариантов 10 д.д. + к.д. и 15 д.д. + к.д. по степени дифференциации колоса занимают промежуточное положение между вариантами 5 д.д. + к.д. и 20 д.д. + к.д. Растения варианта 25 д.д. +

\* Одна 250-свечная лампа освещала 1 м<sup>2</sup> площади и отстояла от растений по вертикали на 50—60 см.

Таблица 2

## Результаты фенологических наблюдений

| Вариант      | Сорт        | Появление всходов | Колошение | Дней от всходов до колош. | Запаздывание по сравнению с 18-ч. д. | Состояние колоса | Примечание   |
|--------------|-------------|-------------------|-----------|---------------------------|--------------------------------------|------------------|--|
| 8-ч. д.      | Винер . .   | 11 IV             | 10 VIII   | 121                       | 63                                   | Стер.            | } Встречается большое количество уродливых, недоразвит. колосьев |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 13 VIII   | 123                       | 64                                   | »                |  |
| 5 д.д.+к.д.  | Винер . .   | 11 IV             | 5 VIII    | 116                       | 58                                   | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 7 VIII    | 118                       | 59                                   | »                |  |
| 10 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 30 VII    | 110                       | 52                                   | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 2 VIII    | 113                       | 54                                   | »                |  |
| 15 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 9 VII     | 89                        | 31                                   | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 11 VII    | 91                        | 32                                   | »                |  |
| 20 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 25 VI     | 75                        | 17                                   | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 27 VI     | 77                        | 18                                   | »                |  |
| 25 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 17 VI     | 67                        | 9                                    | »                | } Встречаются единичные фертильные колосья                       |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 17 VI     | 67                        | 8                                    | »                |  |
| 30 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 12 VI     | 62                        | 4                                    | Ферт.            | } Встречаются единичные стерильные колосья                       |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 11 VI     | 61                        | 2                                    | »                |  |
| 35 д.д.+к.д. | Винер . .   | 11 IV             | 8 VI      | 58                        | 0                                    | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 9 VI      | 59                        | 0                                    | »                |  |
| 18-ч. д.     | Винер . .   | 11 IV             | 8 VI      | 58                        | 0                                    | »                |  |
|              | Золотой . . | 11 IV             | 9 VI      | 59                        | 0                                    | »                |  |

+к.д. уже резко отличаются от растений предыдущих вариантов. Здесь обнаруживается дифференциация цветка, выражающаяся в выделении пыльников и завязей. Растения варианта 30 д.д.+к.д. обнаруживают новое качественное отличие от растений всех предыдущих вариантов. Ацет-карминные препараты молодых пыльников из растений этого варианта показывают наличие молодого археспория. Растения варианта 35 д.д.+к.д. уже имеют вполне развитой археспорий в пыльниках.

Сопоставление данных по стерильности колоса (табл. 2) с данными о состоянии точки роста растений тех же вариантов перед перестановкой их с длинного дня на короткий приводит нас к следующему заключению: развитие пыльцы и далее завязывание зерна у ячменя происходит нормально лишь в том случае, если археспориальная ткань в пыльниках успевает заложиться на длинном дне. В самом деле, растения первых шести вариантов поступили на короткий день без внутренней дифференциации в тканях пыльника и оказались стерильными, растения же вариантов 30 д.д.+к.д. и 35 д.д.+к.д. поступили на короткий день с уже заложившимся археспорием и оказались фертильными. Таким образом заложение археспория в тканях пыльника приходится считать тем моментом, когда наступает резкий перелом в условиях развития растения. Если до этого момента (включая его) ведущим фактором в комплексе условий, обеспечивающих нормальное развитие растения, является свет, то после него ведущим фактором становится какой-то другой фактор внешней среды.

Выше уже указывалось, что нами проводилось микроскопическое наблюдение за развитием пыльцы. В этих исследованиях мы хотели найти ответ на вопрос: каковы же ближайшие причины стерильности растений, выращиваемых при неблагоприятных для развития условиях освещения.

Исследование археспориальной ткани и редукционного деления в материнских клетках пыльцы не обнаружило никакой разницы между растениями стерильными и фертильными.

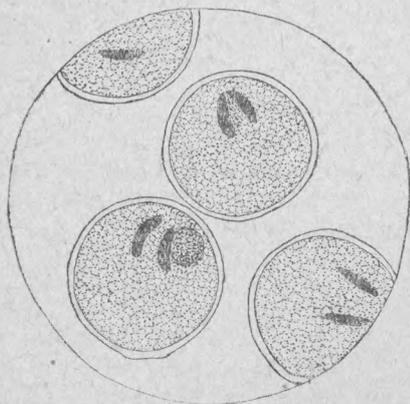
Наиболее интересный материал получили мы при исследовании пыльников, зафиксированных перед выколашиванием ячменя. В то время как пыльца контрольных растений имела округлую форму, была заполнена содержимым и обладала перед высypанием нормальным вегетативным ядром и 2 спермиями (фиг. 1), пыльца стерильных впоследствии растений была сморщенной, бедной содержимым и состояла из смеси 1-, 2- и 3-ядерных, а иногда и совершенно пустых пыльцевых зерен (фиг. 2 и 3).

Исследование пыльцы привело нас к заключению, что ближайшей причиной стерильности ячменя, в некоторых условиях светового режима, является ненормальность в строении пыльцы, возникающая на поздних этапах ее формирования—при переходе от 1-ядерной к зрелой 3-ядерной.

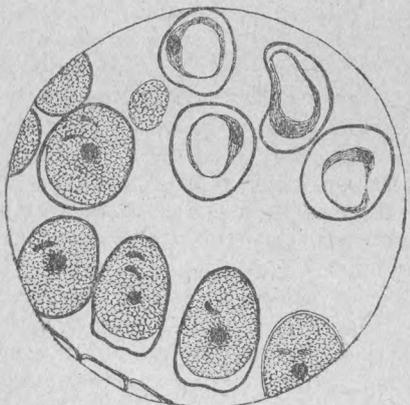
Выводы: 1. Необходимым условием для нормального развития пыльцы у ячменя является выращивание его на длинном дне до момента выделения археспоральной ткани в пыльниках цветка.

2. Уменьшение срока пребывания растений на длинном дне и помещение их на 8-часовой день в стадии формирования колоса, предшествующей выделению археспория в пыльниках, ведет к стерильности растений.

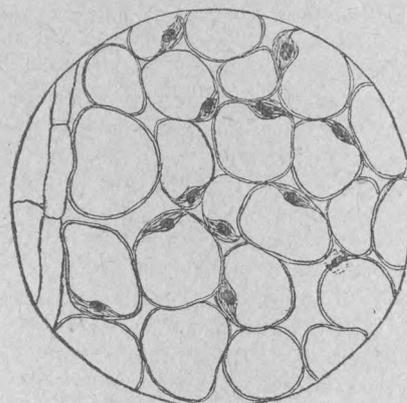
3. Основные нарушения в развитии пыльцы, приводящие к ее стерильности, падают на период перехода 1-ядерной



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.

пыльцы в 3-ядерную и сводятся к обеднению пыльцы содержимым и остановке ее в развитии на 1- или 2-ядерной стадии.

Отдел физиологии растений.  
Всесоюзный институт растениеводства. Пушкин.

Поступило  
17 III 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. Belling, Journ. Gen., 15 (1925). <sup>2</sup> E. Borgenstam, Arkiv för Botanik, 17, № 15, 1—27 (1922). <sup>3</sup> T. Sakamura a. J. Stow, Jap. Journ. Bot., III, № 2 (1926). <sup>4</sup> F. Takagi, Sci. Rep. Tôhoku, Imp. Univ. Sendai, 4th ser., III, № 3, Fasc. 2 (1928). <sup>5</sup> C. Correns (1928). <sup>6</sup> G. Shull, Mem. Hort. Soc. N. Y., 3 (1927). <sup>7</sup> С. Я. Краевой и Ф. Г. Кириченко, ДАН, № 6, 171—175 (1935). <sup>8</sup> В. И. Разумов, Соц. растениеводство, № 15 (1935). <sup>9</sup> В. И. Разумов и М. И. Смирнова, Проблемы северн. растениеводства, IV (1934). <sup>10</sup> В. И. Разумов и М. И. Смирнова, Тр. прикл. бот., сер. 15, № 5 (1936).