

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. В. АНИКИЕВ и Е. Н. ГОРОЩЕНКО

**ДЕЙСТВИЕ НЕДОСТАТКА ВОДЫ В ПОЧВЕ НА ПЫЛЬЦУ
ЯЧМЕНИ В СВЕТОВОЮ СТАДИЮ РАЗВИТИЯ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 5 VII 1950)

Более 50 лет назад П. И. Броунов ввел понятие о «критическом периоде» у растений по отношению к недостатку воды в почве. Последующие исследования не только подтвердили наличие «критического периода», но и еще более указали на практическую важность изучения этого вопроса. Вопрос о месте «критического периода» в онтогенезе культурных растений и его физиологических особенностях был предметом многочисленных работ (2-6, 8-10). Однако существенные противоречия у разных авторов по вопросу о месте «критического периода» в онтогенезе растений могли быть решены лишь на основании теории стадийного развития растений.

Имеется попытка наибольшую чувствительность растений к недостатку воды в окружающей среде, у злаков связанную с периодом формирования в колосках колоса половых элементов и с последующим периодом протекания процесса оплодотворения, объяснить с исторической точки зрения (9). В далеком прошлом половой процесс совершался у растений в водной среде. При выходе растений на сушу произошло приспособление их к наземному существованию, и спорофит, приспосабливаясь к сухим условиям местообитания, начал занимать все более ведущее положение. Гаметофит же, более приспособленный в результате своего исторического развития к водной жизни, оказался более требовательным и к сильному увлажнению почвы и к большему насыщению парами атмосферы.

Таким образом, у наземных покрытосеменных растений «критический период» по отношению к недостатку воды в окружающей среде представляет собой период образования гаметофита и последующего за ним процесса оплодотворения.

Мужской гаметофит меньше защищен от неблагоприятных условий внешней среды и поэтому наиболее сильно должен страдать от недостатка водоснабжения (9). Более сильное страдание мужского гаметофита от засухи в сравнении с женским можно объяснить и исходя из известного биологического факта меньшей устойчивости мужских особей к неблагоприятным воздействиям по сравнению с женскими (7).

Опытная проверка показала (3), что наибольшее снижение урожая от засухи у злаков наблюдается в период формирования пыльцы и за счет большого процента ее стерильности. «Критический период» у злаков (9) приходится на время после окончания световой стадии и связан в значительной мере с повреждением мужских половых элементов (11).

При засухе в стадию формирования половых клеток (после образования тетрад) пыльца оказывается недоразвитой, неравномерной по ве-

личине, слабо выполненной протоплазмой и крахмалом⁽³⁾. Женские же элементы развиваются нормально, о чем свидетельствует искусственное опыление. Засуха в более ранний период (в световую стадию) меньше действует на пыльцу, чем в более поздний период. Напротив, пыльца страдает больше всего при действии засухи в момент редукционного деления⁽¹²⁾, т. е. еще в световую стадию развития.

Изучение влияния засухи на пыльцу в период ее формирования представляет как теоретический, так и практический интерес, ибо, только хорошо зная характер повреждения, можно думать о практических мерах по снижению повреждающего действия неблагоприятного фактора.

Мы поставили своей задачей изучить действие недостатка воды в почве на образование и стерильность пыльцы у ячменя в период световой стадии развития. В качестве объекта был взят ячмень сорта Винер. Контроль выращивался при оптимальном увлажнении (60% от полной влагоемкости). Засуха давалась в период световой стадии прекращением полива и доведением влажности до 25% от оптимальной.

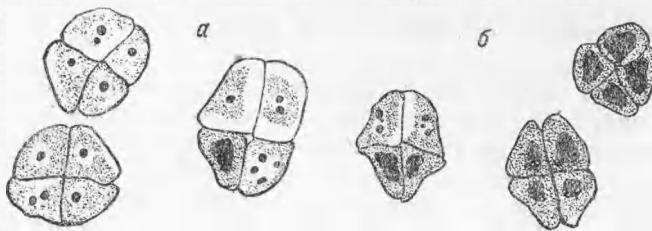


Рис. 1. Тетрады контрольных (*а*) и опытных (*б*) растений. $\times 600$

Изучение хода развития пыльцы производилось путем рассматривания ее в окрашенном виде (ацетокармин) под микроскопом. Колоски фиксировались фиксатором Карниа, и из них приготавливались микротомные препараты. Систематические наблюдения над пыльцой проводились начиная с момента редукционного деления. На первых стадиях своего развития пыльца не переполнена крахмалом, содержимое пыльцевого зерна легко просматривается, легко наблюдаются картины первого деления ядра. Однако уже двухлеточное пыльцевое зерно густо заполнено крахмалом, который мешает видеть дальнейшие этапы развития пыльцы, однако не делает это совершенно невозможным.

В нашем случае полное формирование пыльцы (с двумя характерными спермиями) наблюдалось только ко времени колошения. Конечно, скорость формирования пыльцы находится в зависимости от метеорологических условий вегетационного периода.

С момента дифференцировки конуса нарастания часть сосудов с растениями была переведена на недостаточное увлажнение вплоть до формирования пыльников. Пыльники этих растений также систематически просматривались при окраске ацетокармином и фиксировались по Карниа. Недостаточное увлажнение почвы продолжалось с 28 мая по 8 июня, после чего растения снова были переведены на оптимальный полив. После возобновления полива над пыльниками и позже над пыльцой продолжались те же наблюдения. Через два дня после возобновления полива у опытных растений было обнаружено редукционное деление, которое протекало без заметных аномалий. На следующий день было отмечено образование тетрад. Уже на этой стадии обнаруживаются некоторые уклонения у опытных растений, которые гораздо ярче заметны на фиксированных препаратах.

Картину различий тетрад контрольных и опытных растений дает рис. 1. Видно, что тетрады опытных растений имеют меньшие размеры, слегка деформированы и значительная часть их имеет содержимое густо

черного цвета. Возможно, что последние представляют собой дегенерирующие клетки, дающие в будущем пустую пыльцу.

У контроля пыльца обнаружена 11 июня, когда у опытных растений еще продолжалось образование тетрад. Впервые у опытных растений сформировавшаяся пыльца обнаружена 16 июня, причем она имела очень мелкие размеры (0,2 деления окуляр-микрометра, при увеличении 120). В это время пыльца контроля достигла размеров одного деления окуляр-микрометра. В дальнейшем пыльца опытных растений все время продолжала отставать как в росте, так и в развитии на 4—5 дней, причем и вполне сформированная пыльца опытных растений не достигала

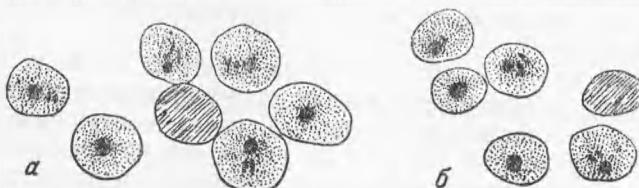


Рис. 2. Пыльца контрольных (а) и опытных (б) растений.
Рисов. призма. $\times 480$

размеров пыльцы контрольных. На рис. 2 представлена пыльца опытных и контрольных растений на одной и той же стадии ее развития, высыпавшаяся из пыльников (ацетокармин). Видно, что большинство пыльцевых зерен растений обоих вариантов трехклеточно. Хорошо видны генеративные клетки с ядрами, принимающими форму спермиев. Пыльца опытных растений имеет меньшие размеры. Неожиданным для нас ока-

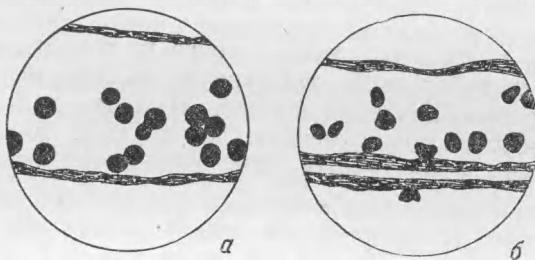


Рис. 3. Рисунок с микрофотографии микротомных препаратов пыльников контрольных (а) и опытных (б) растений

залось то, что пыльца, кроме нескольких меньших размеров, не выявляет видимых аномалий, процент пустых пыльцевых зерен у обоих вариантов практически одинаков (7% у контроля и 6% у опытных растений). Наблюдения на стадии тетрад заставляли ожидать значительно больших уклонений. Однако при рассматривании микротомных срезов пыльников, изображенных на рис. 3, оказалось, что в пыльниках растений, перенесших засуху, пыльца имеет не только меньшие размеры, но многие пыльцевые зерна деформированы. Данная картина повторялась на целой серии препаратов.

Очевидно, пустые пыльцевые зерна не столь легко высыпаются из пыльников, задерживаются там, и в результате просмотр препаратов высыпавшейся пыльцы дает ложное представление о проценте пустой и деформированной пыльцы.

Просмотр микротомных препаратов пыльников на более ранних стадиях (до образования тетрад) не дал определенных указаний на уклонения в нормальном ходе развития пыльцы у опытных растений.

Далее возник вопрос: является ли пыльца растений, перенесших засуху, по виду вполне нормальная и отличающаяся от контрольной только размерами, физиологически полноценной, fertильной? Опыты по витальной окраске пыльцы нейтральной красной с целью установить повреждения клетки, удававшиеся нам на других объектах (¹), с пыльцой ячменя не привели к определенным результатам. Поэтому мы прибегли к испытанию fertильности пыльцы, производя искусственное перекрестное опыление кастрированных цветов.

Результаты получились следующими: в том случае, когда для опыления использовалась пыльца контроля, из 134 опыленных цветов 104 завязали плоды (77,6%). Когда же для опыления использовалась пыльца опытных растений, то из 175 опыленных цветов завязали плоды только 71 (40,6%).

Учет урожая контрольных и опытных растений показал, что недостаток воды в почве, хотя и повлиял на ростовые процессы, уменьшив длину стебля, ибо он действовал в период его роста, совершенно не оказал влияния на длину колоса, так как во время его интенсивного роста растения уже не подвергались действию недостатка воды в почве. Увеличилось продуктивное кущение.

Число же зерен в главном колосе у опытных растений снизилось почти на 26% против контроля. Это снижение мы склонны приписать в значительной мере действию засухи на пыльцу, тем более, что у боковых побегов, развившихся позже и, следовательно, испытавших недостаток воды в более ранний период, чем образование тетрад, подобного явления не наблюдалось.

Таким образом, недобор урожая при недостатке воды в почве в период образования тетрад идет, главным образом, за счет снижения числа зерен в главном колосе. Продуктивный же подгон в известной мере может компенсировать этот недобор. Подобные явления были отмечены в литературе (³).

Следовательно, недостаток воды в почве в конце световой стадии развития оказывает губительное действие на пыльцу ячменя, развивающуюся уже после возобновления полива. Пыльца, как наиболее чувствительный элемент растения, испытывает на себе таким образом последствие засухи, в результате чего образуется много стерильной пыльцы.

Ленинградский государственный
педагогический институт
им. А. И. Герцена

Поступило
3 VII 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. В. Аникиев, Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 82 (1949). ² П. А. Генкель, Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения, Изд. АН СССР, 1946.
³ Г. В. Заблуда, Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития, Свердловск, 1948. ⁴ Н. А. Максимов, Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926. ⁵ Н. А. Максимов, Тез. докл. совещ. по физ. раст., 1940.
⁶ Н. А. Максимов, Докл. Сельхоз. акад. им. К. А. Тимирязева, в. 7 (1948).
⁷ В. П. Наугольных, ДАН, 57, № 4 (1947). ⁸ Ф. Д. Сказкин, Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 12 (1938). ⁹ Ф. Д. Сказкин, Сов. бот., № 5, 6 (1940).
¹⁰ Ф. Д. Сказкин, ДАН, 27, № 9 (1940). ¹¹ Ф. Д. Сказкин и С. Е. Шпилинья, Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 46 (1947). ¹² Н. Л. Удольская, Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы, Омск, 1936.