

Г. МЕДВЕДЕВА и В. БАЗАВЛУК

## К ВОПРОСУ О СТЕРИЛЬНОСТИ ВЕТВИСТОЙ ПШЕНИЦЫ

(Представлено академиком Т. Д. Лысенко 25 I 1951)

Хорошо развитый колос ветвистой пшеницы содержит около 300 цветков. При условии нормального развития и опыления всех цветков и обеспечения всех опыленных завязей необходимым питанием из одного колоса можно получить до 300 зерен, что при хорошем наливе даст до 12—15 г зерна. Отсюда видно, как велики возможности ветвистого колоса в смысле урожайности. Несмотря на это, практически в полевых условиях колос ветвистой пшеницы дает 80—100 плохо выполненных зерен. Настоящая работа является попыткой связать недостаточную продуктивность ветвистого колоса с особенностями его строения и развития в нем половых клеток и таким образом наметить пути для ее повышения. Предметом исследования была кахетинская пшеница *Triticum turgidum* v. *Plinianum* Körn., выращенная на приусадебном участке Института генетики АН СССР. На рис. 1 представлена схема строения хорошо развитого колоса ветвистой пшеницы в период цветения. Просмотр его цветков показал, что из 316 цветков только 176 (55%) были полноценными, т. е. имели тычинки и пестик. Остальные цветки не имели генеративных органов и часто состояли из одной или двух зачаточных чешуек. Из схемы видно, что неразвитые цветки расположены по большей части в колосках, наиболее удаленных от основного стержня колоса. Но и из числа цветков с нормально развитыми генеративными органами часть также остается бесплодной. Это особенно заметно на четырехцветковых колосках: большинство из них имеют по три полноценных цветка (см. рис. 1), зерновок же в них развивается по две, а иногда и по одной.

Такая высокая степень стерильности цветков ветвистой пшеницы в условиях Москвы побудила нас предпринять более тщательное исследование особенностей ее цветения. Один из подготовительных к цветению процессов — развитие половых клеток, помимо своей непосредственной связи с цветением, интересен еще и тем, что его можно рассматривать как показатель нормального или нарушенного состояния всего полового аппарата цветкового растения в целом. В 1949 г. были зафиксированы молодые колосья ветвистой пшеницы, выращенной на опытном поле и в теплице Института генетики. Предварительный просмотр тепличного материала обнаружил ряд отклонений от нормального развития половых клеток. Можно было предположить, что их причиной могли быть условия тепличной культуры, но те же отклонения, хотя и в меньшей степени, оказались и в материале, зафиксированном в поле. В третий раз фиксация была произведена летом 1950 г. Были зафиксированы цветки с хорошо развитых растений, выращенных на делянках приусадебного участка института. Расстройства в развитии половых клеток (исследовались материнские клетки

пыльцы) наблюдались снова и притом в значительно большем количестве и в более сильной степени, чем в предыдущий год. Очевидно, для ветвистой пшеницы, выращенной в условиях Москвы, эти расстрой-ства не были случайным явлением и, следовательно, не могли остаться без влияния на ее продуктивность. Краткую характеристику особен-ностей развития пыль-цы ветвистой пшеницы мы даем в настоящей статье.

Цитологическая часть работы проводи-лась искусно-кармино-вым методом, с пред-варительной фиксацией по Карнуа; цветки с главного колоса и с периферических частей фиксировались и иссле-довались отдельно. Наблюдения над отде-льными этапами раз-вития зачаточного ко-лоса проведены с бино-кулярной лупой в жи-вом виде. На кармино-вых препаратах нами был прослежен ход развития пыльцевых зерен, начиная от мейо-тической профазы и до формирования взрос-лых спермиев. Замеча-тельно было то разно-образие, с которым проходил этот процесс в разных цветках коло-са: наряду с картинами вполне нормального

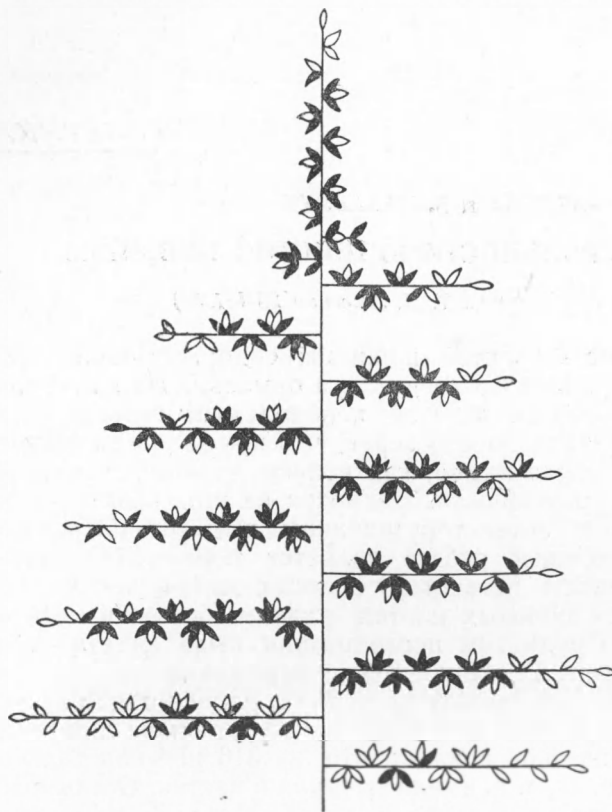


Рис. 1. Схема строения колоса ветвистой пшеницы. Черные цветки — нормально развитые, белые — без репродуктивных органов

мейозиса постоянно встречались то отдельные пыльники, то целые цветки с очень резкими отклонениями от нормы. Такое разно-образие в ходе мейозиса в отдельных частях колоса, очень затрудня-ющее количественную оценку наблюдавшихся ненормальностей, заста-вило ограничиться качественными характеристиками отдельных фаз.

Нарушение мейозиса, несмотря на разнообразие вызывающих его причин, внешне обычно выражается довольно однообразными карти-нами. Все они, чередуясь с картинами нормального развития пыльцы, зарегистрированы нами у ветвистой пшеницы, зафиксированной во все три срока. Но в материале, зафиксированном летом 1950 г., кроме них, наблюдалось еще одно, более редкое цитологическое явление, а именно, переход ядерного вещества из одной материнской клетки пыльцы в дру-гую — соседнюю. Рис. 2 дает представление об этом явлении. Про-цесс начинается с того, что ядро, теряя правильную округлую форму, вытягивает остроконечный отросток и, попадая концом его в пору клеточной оболочки, начинает как бы перетекать через нее в соседнюю клетку, в которой появляется второе дополнительное ядро (рис. 2, б). Процесс перетекания может или остановиться в самом начале, или продолжаться до почти полного ухода ядра в соседнюю клетку. На рис. 2, а видно, что из верхней клетки ядро почти полностью перешло

в среднюю, в верхней осталось только ядрышко с небольшим количеством ядерного вещества, а из средней клетки ядро, в свою очередь, переходит в нижнюю. Перешедшее вещество иногда сохраняет строение исходного ядра, в других случаях оно превращается в бесструктурные капли. В нашем материале переходы ядер чаще встречались в стадии ранней профазы, но картины перехода наблюдались и в более поздних профазы и, гораздо реже, в метафазах и анафазах первого деления, когда переходили целые оформленные хромосомы. Явление переползания ядер из клетки в клетку не ново и не раз описывалось в цитологической литературе. Впервые описание его было сделано В. М. Арнольди<sup>(1)</sup>, который наблюдал у хвойных переползание ядер в яйцеклетку из прилегающих к ней выступающих клеток.

Из его предварительного сообщения остается невыясненным, представляют ли переходы ядер в яйцеклетку патологическое явление или оно происходит в норме. В 1928 г. картины переползания ядер из клетки в клетку, совершенно сходные с теми, которые мы наблюдали у ветвистой пшеницы, описал Г. А. Левитский<sup>(2)</sup> в материнских клетках пыльца подорожника (*Plantago major* L.); он поставил их в связь с раневыми раздражениями, так как во время приготовления препаратов он сначала раздавливал живые пыльники, а потом фиксировал и окрашивал их. Переходы ядер в материнских клетках пыльца наблюдались одним из авторов этой статьи у итальянской конопля при культуре ее под Москвой<sup>(3)</sup>. Так как при исследовании итальянской конопля, выращенной в Закавказье, переходов ядер ни разу не наблюдалось, то было сделано предположение, что они представляют собой

одну из реакций клетки на неблагоприятные температурные условия. Это объяснение кажется нам наиболее вероятным и для ветвистой пшеницы. В пользу него говорят, во-первых, южное происхождение ветвистой пшеницы и, во-вторых, то обстоятельство, что переходы ядер не встречались в цветках, зафиксированных в 1949 г., и, наоборот, были довольно частым явлением в 1950 г., лето которого отличалось дождливостью и исключительно низкими температурами.

Остановимся кратко на характеристике главных фаз мейозиса в материнских клетках пыльца ветвистой пшеницы. Нормальные метафаза были характерны для 1949 г. В 1950 г. они встречались гораздо реже, более обычными здесь были редукционные метафаза с варьирующими числами хромосом, от 15 до полного соматического числа 28. Наряду с метафазами, где биваленты нормально уплотнены и укорочены, в 1950 г., особенно в цветках из периферических частей колоса, наблюдались очень необычные редукционные пластинки, состоящие из длинных и тонких хромосом, и по форме и по числу (около 28) очень напоминающих соматические. Очень резко ненормальности мейозиса проявлялись в анафазах первого деления. Анафаза с дружным, одновременным расхождением хромосом в 1950 г. и в периферических цветках 1949 г. составляли редкое исключение. Чаще всего хромосомы

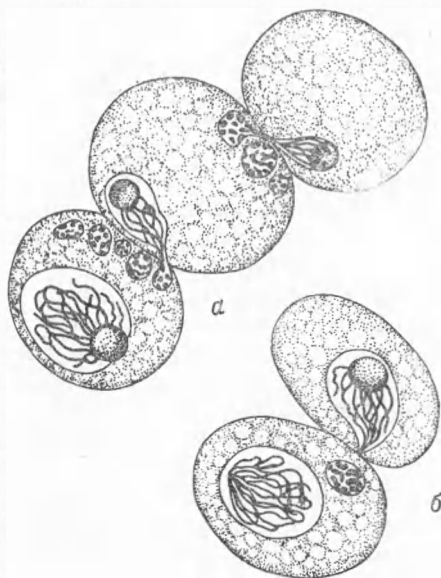


Рис. 2. Разные стадии перехода ядра из одной материнской клетки пыльца в другую. Профаза

располагаются на веретене в полном беспорядке: в то время как одни уже дошли до полюсов клетки, другие находятся на пути к ним, а третьи еще остаются в экваториальной плоскости. По форме анафазные хромосомы часто сохраняют тот же «соматический» тип, причем некоторые из этих длинных и узких хромосом в виде тонких вытянутых мостиков растягиваются через всю клетку, соединяя оба полюса. Во многих клетках на этой стадии, кроме целых хромосом, видны многочисленные фрагменты. Иногда хромосомы не только в беспорядке расходятся по веретену, но и переходят в рядом лежащие клетки. В одних случаях неправильности в расхождении хромосом к концу анафазы выравниваются, отставшие хромосомы подтягиваются к полюсам и успевают включиться в дочерние ядра. В других случаях часть хромосом не доходит до полюсов и дает начало добавочным карликовым ядрам — микроядрам. Микроядра — частое явление в цветках боковых веточек, они постоянно встречаются здесь как в телофазах первого и второго деления, так и в молодых пыльцевых зернах. Второе деление проходило со значительно меньшими отклонениями. Переходов хромосом из клетки в клетку не наблюдалось, но анафазы сохраняли свой беспорядочный характер. Во время обоих мейотических делений среди делящихся материнских клеток постоянно присутствовало некоторое количество отмерших, сжатых в комок бесформенных клеток, потерявших живое содержимое. Особенно часто такие обедненные плазмой или почти вовсе лишенные ее клетки наблюдались на стадии молодой одноядерной пыльцы. Несмотря на невозможность провести количественный учет частоты цитологических ненормальностей, можно с уверенностью утверждать, что они во много раз чаще встречались в цветках боковых веточек, чем в цветках главной колосовой оси. Пыльники с боковых веточек часто полностью содержали только отмирающие материнские клетки или пыльцевые зерна, состоящие из одних оболочек, а иногда пыльники вообще были пустыми и состояли из одних стенок. Это обстоятельство заставляет предполагать, что цитологические ненормальности, столь частые в боковых цветках, стоят в связи с недостаточным притоком питательных веществ к периферическим частям колоса. Обеспечение растений ветвистой пшеницы пищей и влагой в период, решающий для заложения цветков и развития в них половых клеток, должно повысить число развитых цветков с нормальными половыми клетками, а следовательно, повысить завязывание семян. Систематический просмотр вытягивающейся и дифференцирующейся точки роста в период световой стадии позволил установить, что заложение цветков в зачаточном колосе начинается (в условиях лета 1950 г.) около 40-го дня после всходов, незадолго перед выходом колоса в трубку. Этот период — от выхода колоса в трубку до выколашивания — и следует считать решающим для заложения полноценных цветков и развития в них нормальных половых клеток.

С другой стороны, сравнение частоты цитологических аномалий в 1949 и 1950 гг. убеждает, что какие-то неблагоприятные факторы оказывали влияние и на цветки, расположенные на главной оси колоса, и что эти факторы действовали в 1950 г. с гораздо большей силой, чем в 1949 г. Очевидно, этими неблагоприятными факторами, вызвавшими столь резкие отклонения мейозиса от нормы, были погодные условия холодного и дождливого лета 1950 г.

Поступило  
11 I 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> W. M. Arnoldi, Flora, 1387 (1900). <sup>2</sup> Г. А. Левитский, Журн. Русск. бот. об-ва при АН, 13, в. 1—2 (1928). <sup>3</sup> Г. Б. Медведева, Тр. Ин-та нового луб. сырья, 6, в. 1 (1934).