

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. И. УСТИНОВА

**К ФИЗИОЛОГИИ ПРОРАСТАНИЯ ПЫЛЬЦЫ ЛИСТВЕННЫХ  
ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 3 VII 1951)

Изучение физиологии прорастания пыльцевых зерен лиственных древесных пород и кустарников с целью анализов качества пыльцы и степени ее фертильности представляет известный научный и практический интерес для генетики и селекции этих растений. Литературные данные по исследованию физиологии прорастания пыльцы у древесных пород крайне ограничены; кроме кратких отрывочных сведений по некоторым видам древесных пород, изложенных в сводках А. В. Дорошенко<sup>(5)</sup> и Maheshwari<sup>(9)</sup>, нам известна работа П. Л. Богданова по проращиванию пыльцы 4 видов сережкоцветных в связи с различными способами ее хранения<sup>(1)</sup>.

В соответствии с поставленной задачей была проведена серия опытов по проращиванию на искусственных питательных средах пыльцы наиболее распространенных видов древесных пород и кустарников. Материал для изучения собирался во время массового цветения древесных пород ранней весной 1949—1950 г. в дендрологическом саду Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева и Ботаническом саду МГУ.

Для посева во всех случаях бралась свежая пыльца. Проращивание пыльцы проводилось по общепринятой методике, разработанной В. В. Финном, К. Ю. Кострюковой и др.<sup>(6,7)</sup>, на предметных стеклах, помещенных во влажные камеры. В качестве питательных сред были взяты 1% растворы агар-агара в смеси с различными концентрациями тростникового сахара от 5 до 25%. Просмотр препаратов производился через 2, 4, 6, 8, 12, 24, 48 час. после посева пыльцевых зерен на тонкую пленку застывшего агар-агара.

Из литературы известно, что большое влияние на прорастание пыльцы оказывает густота посева пыльцевых зерен благодаря взаимостимулирующему влиянию последних друг на друга<sup>(2-4,8)</sup>. Лучшие результаты для подсчета и измерения дали посева пыльцы группами (гнездами) по 20—30—50 пылинкам.

Зрелая пыльца у лиственных древесных пород и кустарников обычно двуклеточна. Спермиогенез проходит в пыльцевых трубках. Морфологическая структура пыльцевых зерен у различных видов древесных пород чрезвычайно разнообразна и является ценным систематическим признаком при определении видов.

Исследование зрелых пыльцевых зерен, проведенное на материале изученных нами видов (см. табл. 1), показало, что форма генеративной клетки довольно изменчива; чаще она линзовидной или серповидной формы со слабо заостренными концами. Положение ее в зрелом

пыльцевом зерне чаще центральное близ вегетативного ядра, нежели боковое. Положение генеративной клетки в пыльцевом зерне зависит от обмена веществ, совершаемого в процессе онтогенеза пыльцевого зерна.

При просмотре живых пыльцевых зерен в нейтральной красной (1 : 10 000) и вазелиновом масле иногда удавалось отчетливо рассмотреть контуры генеративной клетки благодаря разнице в консистенции и зернистости плазмы, отграничивающей генеративное ядро от общей плазмы пыльцевого зерна. Плазма генеративной клетки густая с сетью крупных зернышек, располагающихся по краям, генеративное ядро имеет узко овальную или вытянутую форму более плотной консистенции, обнаруживается только в фиксированном состоянии. Плазма пыльцевого зерна довольно жидкая, малозернистая, в ней имеются мелкие вакуоли, наполненные клеточным соком.

Анализ пыльцевых трубок позволил проследить процесс деления генеративной клетки и образование спермиев в пыльцевых трубках, так как в прижизненном состоянии наблюдать этот процесс в пыльцевой трубке не представляется возможным.

Скорость прорастания пыльцевых зерен и динамика роста пыльцевых трубок оказалась у различных древесных пород на оптимальных средах сильно изменчивой. Наиболее быстро (через 4—6 час. после посева) прорастали пыльцевые зерна у тополя белого, рябины, сирени, ольхи клейкой, орешника, ивы белой, акации желтой. Медленнее (через 8—12 час. после посева) прорастала пыльца березы бородавчатой, черемухи обыкновенной, жимолости татарской, клена ясенелистного, каштана обыкновенного, бересклета европейского. Наиболее медленно (через 24 часа после посева) прорастала пыльца дуба черешчатого и липы мелколистной.

В самом начале прорастания пыльцевого зерна в пыльцевую трубку первым переходит вегетативное ядро пыльцевого зерна; иногда наблюдались случаи перехода вегетативного ядра вслед за генеративной клеткой, что имело место у желтой акации и дуба. Генеративная клетка у одних видов переходит в пыльцевую трубку только через некоторое время, когда последняя достигает  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  своей длины. В этом случае опорожнение пыльцевых зерен при прорастании происходит сравнительно медленно (дуб, береза, липа и др.). У других видов, как, например, орешник, ольха, осина и др., опорожнение пыльцевых зерен идет ускоренно, благодаря раннему переходу генеративной клетки в пыльцевую трубку вслед за вегетативным ядром, когда последняя достигает только 15—20  $\mu$ .

Деление ядра генеративной клетки начинается вскоре после перехода ее в пыльцевую трубку. Наиболее длительными фазами в процессе митоза генеративного ядра являются профазы и телофазы, причем из них наиболее продолжительна телофаза. Сравнительно редко наблюдались другие стадии деления (метафаза и анафаза); повидимому, они проходят очень быстро во времени.

Небезынтересно привести здесь наблюдения, касающиеся поведения вегетативного ядра в пыльцевой трубке во время прохождения спермиогенеза. У большинства изучаемых нами видов вегетативное ядро к концу спермиогенеза становится невидимым благодаря постепенной дегенерации, начинающейся с момента выхода его в пыльцевую трубку; иногда оно дегенерирует еще в пыльцевом зерне. В этом отношении чрезвычайно интересны наблюдения, отмеченные у тополя и осины, где приходилось наблюдать вегетативное ядро на поздних стадиях развития пыльцевых трубок, когда спермиогенез уже закончен и спермии сформированы; в данном случае оно легко различимо по светлым контурам в конце пыльцевых трубок близ спермиев (см. рис. 1 в). Спермии у исследованных нами видов представляют типичные клетки, форма

их чаще вытянутая, реже округлая или овальная. Спермии чаще располагаются в нижней части пыльцевых трубок вблизи друг друга, нежели разобщенно (рис. 1). Если пыльцевые трубки на концах давали вздутия, то часто спермии попадали в эти вздутия, что приходилось наблюдать у многих древесных пород, как то: ясень, липа, ольха и др. (рис. 1). При образовании ветвистых пыльцевых трубок, что отмечалось у бересклета, спермии всегда находились в основной пыльцевой трубке и не попадали в отростки.

Сравнивая строение спермиев у различных видов древесно-кустарниковых растений, можно заключить, что как величина спермиев-клеток, так и форма их довольно изменчивы у различных видов; особенно варьирует количество плазмы, окружающее ядра спермиев. Так, наряду со спермиями с малым количеством плазмы, окружающей ядра тонким ободком, которые типичны для таких пород, как тополь, осина, рябина, бересклет и др., наблюдались спермии с большим количеством плазмы, как, например, у ольхи, липы (рис. 1).

Данные по прорастиванию пыльцы исследованных видов древесных пород и кустарников суммированы в табл. 1, в которой приводятся только оптимальные концентрации сахара, дающие лучшие показатели по скорости прорастания пыльцевых зерен, по длине пыльцевых трубок и темпу прохождения спермиогенеза в последних.

Как видно из данных табл. 1, оптимальными концентрациями сахара для большинства видов оказались слабые концентрации сахара (5—10%), дающие 65—87% прорастания пыльцевых зерен и длинные тонкие пыльцевые трубки (см. табл. 1). В некоторых случаях хорошие результаты давала концентрация 15% сахара, как, например, для бересклета, акации, черемухи, рябины. Более высокие концентрации сахара (20—25%), как правило, являлись угнетающими и всегда давали плохие результаты, а именно, только единичные пыльцевые зерна образовывали короткие, толстые пыльцевые трубки, отличающиеся очень малой жизнеспособностью и замедленным ростом. Часто приходилось наблюдать на концах таких пыльцевых трубок булавовидные вздутия. Картин деления ядра генеративной клетки в таких пыльцевых трубках не наблюдалось, и обычно они быстро лопались и изливали в окружающую среду свое содержимое с неподелившейся генеративной клеткой.

В процессе работы были поставлены опыты по взаимовлиянию пыльцевых зерен разных видов при совместном прорастивании, для чего в одном случае была взята смесь пыльцы орешника и ольхи, в другом — смесь пыльцы осины и березы в пропорции 1:1, контролем служили чистые посевы пыльцы этих пород. Прорастивание велось на оптимальных концентрациях сахара (5—10%). Выявлено более интенсивное прорастание пыльцевых зерен и более длинные трубки у орешника и ольхи в смеси по сравнению с чистым посевом. Смешанные посевы пыльцы осины и березы совсем не дали прорастания пыльцевых зерен.

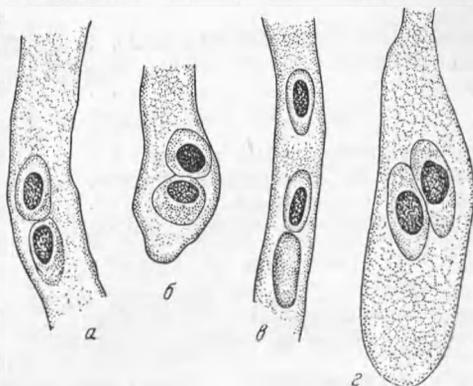


Рис. 1. Спермии-клетки у лиственных древесных пород: *а* — береза бородавчатая, *б* — ольха клейкая, *в* — тополь белый, *г* — липа мелколистная

Таблица 1

Название вида	Дата сбора и посева пыльники	Концентрация сахара в %	% проросших пыльцевых зерен	Средн. длина пыльцевых трубок в $\mu$ (из 50 измерений)	Примечание
Дуб черешчатый ( <i>Quercus robur</i> L.) . . .	24 V	10	73	316,5	
Береза бородавчатая ( <i>Betula verrucosa</i> Ehrh.) . . . . .	4 V	5	67	272,5	
Тополь белый ( <i>Populus alba</i> L.) . . . . .	20 IV	10	72	515,0	
Ясень американский ( <i>Fraxinus americana</i> L.) . . . . .	7 V	5	66	266,0	Пыльц. трубки имеют вздутия на концах
Клен ясенелистный ( <i>Acer negundo</i> L.) . .	6 V	5	76	705,0	
Ольха клейкая ( <i>Alnus glutinosa</i> L.) . . .	20 IV	5	81	337,5	
Осина ( <i>Populus tremula</i> L.) . . . . .	25 I V	5	85	302,0	
Каштан обыкнов. ( <i>Aesculus hippocastanum</i> L.) . . . . .	19 V	5	65	276,0	Пыльц. трубки имеют вздутия на концах
Липа мелколистная ( <i>Tilia cordata</i> Mill.) . .	20 VI	10	75	425,0	
Черемуха обыкнов. ( <i>Padus racemosa</i> Schneid.) . . . . .	14 V	15	69	411,0	
Сирень обыкнов. ( <i>Syringa vulgaris</i> L.) . .	28 V	10	69	625,0	
Рябина обыкнов. ( <i>Sorbus aucuparia</i> L.) . .	20 V	15	67	432,5	
Жимолость татарская ( <i>Lonicera tatarica</i> L.)	14 V	10	73	673,5	
Акация желтая ( <i>Caragana arborescens</i> L.) .	21 V	15	82	412,0	
Бересклет европейский ( <i>Evonymus europaea</i> L.) . . . . .	25 V	15	67	558,5	Пыльц. трубки с отростками
Ива белая ( <i>Salix alba</i> L.) . . . . .	4 V	5	69	635,0	
Орешник обыкнов. ( <i>Corylus avellana</i> L.) .	22 IV	10	78	310,0	
Спирея средняя ( <i>Spiraea media</i> Schmidt)	20 V	10	72	505,0	
Калина обыкнов. ( <i>Viburnum opulus</i> L.) . .	13 VI	10	65	552,0	
Боярышник колючий ( <i>Crataegus oxyacantha</i> L.) . . . . .	31 V	10	87	445,0	
Ирга круглолистная ( <i>Amelanchier rotundifolia</i> Dum.) . . . . .	18 V	5	82	379,5	

На основании проведенных опытов можно считать, что проращивание пыльцевых зерен у лиственных древесных пород и кустарников легко удается на искусственных средах при слабых концентрациях сахара (5—10%, реже 15%). Исследование спермиогенеза в пыльцевых трубках позволило выяснить морфологическую структуру спермиев. Спермии являются типичными клетками с довольно разнообразной величиной и формой у различных видов древесно-кустарниковых растений.

Таким образом, наши данные подтверждают основное положение о клеточной природе спермиев у покрытосемянных, доказанное работами Финна, Кострюковой и многих других исследователей.

Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова

Поступило  
21 VI 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. Л. Богданов, Сов. бот., № 1 (1935). <sup>2</sup> И. Н. Голубинский, Агробиология, № 3 (1946). <sup>3</sup> И. Н. Голубинский, ДАН, 48, № 1 (1945). <sup>4</sup> И. Н. Голубинский, ДАН, 53, № 1 (1946). <sup>5</sup> А. В. Дорошенко, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 18, в. 5 (1928). <sup>6</sup> К. Ю. Кострюкова, Сов. бот., 13, № 1 (1945). <sup>7</sup> В. В. Финн, Бот. журн., 25, № 2 (1940). <sup>8</sup> Н. И. Якушкина, ДАН, 56, № 5 (1947). <sup>9</sup> P. Maheshwari, Bot. Rev., 15, No. 1 (1949). <sup>10</sup> K. Schnarf, Vergleichende Embryologie Angiospermen, Berlin, 1931.