

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

М. М. ЛОДКИНА

**О НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ ТЫЧИНКИ ПШЕНИЦЫ  
И ЛИЛИИ В СВЯЗИ С ТЕОРИЕЙ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ**

*(Представлено академиком Н. А. Максимовым 15 II 1952)*

Формирование тычинки на ранних этапах ее развития почти одинаково описывается как в монографиях, так и в многочисленных руководствах по ботанике (1-5), а именно: тычинка закладывается в виде бугорка на конусе нарастания. Толщу ткани растущего бугорка одни авторы называют меристематической, другие — паренхимной (3). В ней под эпидермисом «появляются», «закладываются» археспориальные клетки. Они «увеличиваются» в размере и умножаются в числе. Затем тангентальными перегородками отделяют кнаружи паризетальный слой, а внутрь — вторичные археспориальные клетки, которые тоже умножаются в числе и превращаются, наконец, в материнские клетки пыльцы. Как правило, всегда приводятся рисунки только поперечных срезов молодых тычинок.

Предпринятое исследование развития тычинки лилии и пшеницы на продольных срезах заставляет притти к несколько иному пониманию пути формирования тычинки и материнских клеток пыльцы в ней. В свете данных настоящей работы археспориальная ткань предстает не как «возникшая», «заложившаяся», «появившаяся» из окружающей ткани — не как новообразование, а как остаток верхушечной меристемы, не израсходовавшей целиком на дифференцировку (что мы встречаем в листе). Окружающая археспорий ткань — продукт дифференцировки верхушечной меристемы (сходный с тканью молодого листа), а материнские клетки пыльцы — результат ее дальнейшего развития.

Следует заметить, что в процессе изучения развития тычинок оказалось необходимым четко различать клетки верхушечной меристемы от клеток, перешедших на путь дифференцировки, чтобы иметь возможность установить зону перехода между ними. В качестве видимых морфологических особенностей клеток верхушечной меристемы были приняты следующие признаки: 1) активность делений; 2) состояние плазмы — густое, без вакуолей, с относительно крупным ядром (этот признак был основным при исследовании); 3) отсутствие зеленых пластид; 4) отсутствие межклетников; 5) наличие тонкой оболочки. Размер клеток оказался слишком относительным и ненадежным признаком, так как клетки, перешедшие к специализации, могут быть меньше (например эпидермальные) или больше (например паренхимные у лилии).

Как известно, бугорок тычинки вскоре после своего возникновения приостанавливается в своем росте, и начинает образовываться тычиночная нить (см. рис. 1). Аналогичную задержку в росте претерпевает и

бугорок листа. Для выяснения причин этого явления обратимся к рис. 2. На нем изображен конус нарастания колоска пшеницы с бугорками цветков по бокам (1-го слева и 2-го справа), еще не отделившихся частей цветка, кроме нижних цветковых чешуй. По мере роста конуса все новые участки ткани верхушечной меристемы начинают свою дифференцировку, приобретая признаки паренхимной ткани (более светлые части конуса нарастания). Это — фаза растяжения и следующая за ней фаза специализации по Н. А. Максимова (6). Эта переходная зона постепенно перемещается вверх и в стороны, охватывая, наконец, основания нижних (старших) бугорков. При этом верхушечная меристема бугорков (затемненные участки рисунка) оказывается разобщенной от меристемы конуса нарастания. На рисунке меристемы верхушки конуса и бугорка 2-го цветка (и его цветковой чешуи) еще объединены. Между затемненными частями 1-го цветка (с его цветковой чешуей) и верхушкой конуса уже вклинился участок паренхимной ткани.

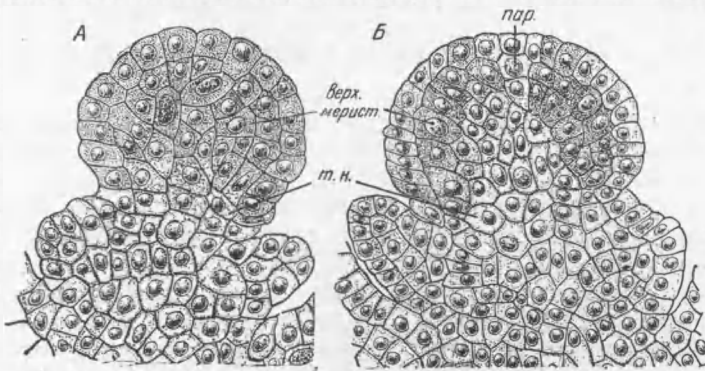


Рис. 1. Бугорок тычинки пшеницы Лютеценс 062 в момент образования тычиночной нити (т. н.). А — все клетки бугорка имеют характер верхушечной меристемы; Б — клетки у основания бугорка, в середине и под самой верхушкой приобрели паренхимный характер (пар)

В бугорке нижней колосковой чешуи вся ткань, кроме своего кончика, носит паренхимный характер. Вполне реальным будет предположение, что причина остановки в росте бугорка своей верхушкой заключается именно в том, что сокращается (или прекращается) влияние на его меристему соседней более крупной массы этой ткани благодаря разъединению их паренхимой. Со свойством крупных массивов меристематической ткани (в синтетических пучках) стимулировать деятельность мелких ее участков знакомит нас работа В. Г. Александрова и др. (7) на примере факта затухания камбиальной деятельности в стебле с широкими сердцевинными лучами, затрудняющими взаимовлияние меристем друг на друга. В особом положении находится бугорок бокового побега, который, как известно, продолжает свой рост верхушкой. Но ведь он не случайно находится в пазухе листа, причем вначале их меристемы объединены, так же как и в бугорках цветка и его нижней цветковой чешуи (рис. 2, 2-й цветок).

Пользуясь указанными выше морфологическими признаками верхушечной меристемы и ткани, начавшей свою дифференцировку, проследим развитие бугорка тычинки. На рис. 1 можно видеть, что в момент образования тычиночной нити бугорок тычинки пшеницы еще целиком состоит из ткани верхушечной меристемы. Вскоре клетки, расположенные у основания, в середине и под самой верхушкой бугорка приобретают паренхимный характер, тогда как боковые части его сохраняют первоначальный вид. Еще позднее два боковых участка меристемы в свою очередь разделяются паренхимой на две части.

Таким образом, внутри бугорка мы видим такую же постепенную дифференцировку, как и в конусе нарастания, и различие в характере и размере его клеток не может свидетельствовать об «увеличении» субэпидермальных клеток или «появлении» особых клеток археспория. У лилии переход от клеток верхушечной меристемы настолько постепенен, что на поперечном срезе трудно различить с четкостью слой «первичных археспориальных клеток». Именно этот факт зародил подозрение об условности понятия «археспорий» (у пшеницы этот слой гораздо более резкий).

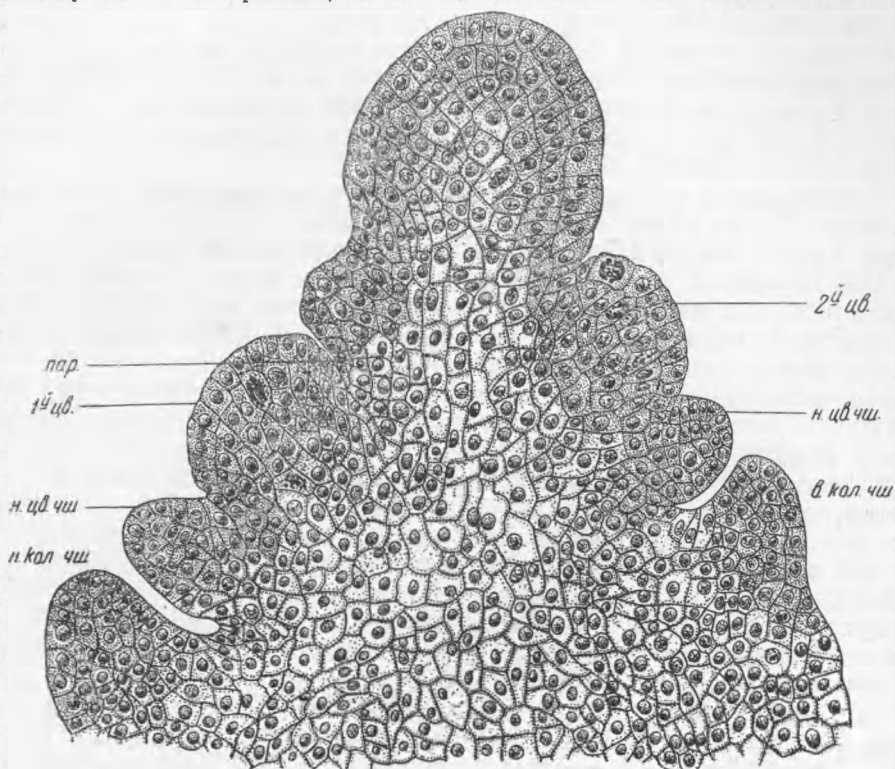


Рис. 2. Конус нарастания колоска пшеницы Лютесценс 062 с бугорками цветков (1-й и 2-й цв.) и соответствующих им нижних цветковых чешуй (н. цв. чш.). У основания конуса — нижняя и верхняя колосковые чешуи (н. кол. чш. и в. кол. чш.); пар — соседние бугорки уже разделены тканью паренхимного характера

Судьба дальнейшего развития «археспория» также не говорит о существовании его как особой ткани. Как известно, лилии, а также злаки имеют тычинки с качающимися пыльниками, и тычиночная нить прикрепляется к середине связника. Однако первоначально формируется только верхняя часть пыльника. Затем образуется тычиночная нить (рис. 1), которая выносит пыльник немного вверх. При этом он занимает терминальное положение на тычиночной нити. Лишь позднее пыльники начинают разрастаться вниз от места прикрепления тычиночной нити к связнику, продолжая в то же время удлиняться вверх. Естественно было предполагать наличие двух «вершук», обеспечивающих увеличение пыльников в длину. Однако их не оказалось. Не нашлось также и двух очагов образования археспориальных клеток. Четыре участка верхушечной меристемы, соответствующие четырем будущим пыльцевым гнездам, растут всей своей массой, удлиняясь вверх и вниз, и, наконец, клетки их превращаются в материнские клетки пыльцы. Одновременность этого перехода по всей длине пыльника указывает на одновременность изменения процессов обмена

во всем пыльцевом гнезде. Где же причина этого изменения? Ее следует искать в специфике обмена в тканях тычинки, так как в тесном взаимодействии с ними, в их окружении происходит развитие ткани верхушечной меристемы. Одной из особенностей является нарушение ее контакта с внешней средой. В самом деле, ведь от самого прорастания семени и до формирования стенки пыльника верхушечная меристема всегда граничит с атмосферным воздухом, как бы плотно она ни была укрыта в почке или в бутоне. Не является ли это условие ведущим для всего развития верхушечной меристемы до превращения ее в материнские клетки пыльцы? Не объяснит ли это допущение и сам факт образования бугорков на конусе нарастания, приводящего к увеличению поверхности соприкосновения растущей массы ткани с внешней средой? Не окажется ли здесь применимым в не меньшей мере, чем для отдельных меристематических клеток, принцип удельной поверхности, характеризующий определенный тип обмена <sup>(8)</sup>?

Органы цветка — последние этапы дифференцировки верхушечной меристемы. С образованием семяпочек она исчерпывается нацело <sup>(11)</sup>. Имея в виду, что стадийные процессы осуществляются именно в верхушечной меристеме, что морфологические изменения всегда возникают на базе стадийных изменений <sup>(9, 10)</sup>, это последнее превращение ткани верхушечной меристемы, уже не способной дать новый орган, можно рассматривать как завершение ее стадийного развития.

На основании вышеизложенного трудно согласиться с тем, что понятие «археспориальная ткань» имеет свое морфологическое выражение, и с «возникновением», «заложением» ее под эпидермисом молодых спорофиллов. Материалы исследования приводят к заключению, что клетки верхушечной меристемы в бугорке тычинки дали постепенно весь его мезофилл со всеми его чертами начала специализации, а остатки меристематической ткани, минуя обычный до этого момента путь дифференцировки, целиком превращаются в материнские клетки спор; верхушечной меристемы в первоначальном ее виде больше не остается совсем. В пользу этого говорит: 1) отсутствие четкой границы «археспория» в некоторых случаях (лилия), иллюстрирующих более постепенный замедленный процесс дифференцировки клеток верхушечной меристемы при образовании стенок и мезофилла пыльника; 2) отсутствие новообразования «археспориальных» клеток в определенных пунктах по мере роста пыльников в длину; 3) то, что все характерные признаки, придаваемые «археспориальной ткани», являются признаками самой меристемы; они обычно бросаются в глаза как отличительные, потому что окружающая ткань — уже не та верхушечная меристема, которая первоначально составляла бугорок спорофилла; наконец, 4) логически вернее допустить возникновение клеток, стоящих на пути к специализации, от клеток верхушечной меристемы, т. е. клеток мезофилла, окружающего «археспорий» от ткани будущих пыльцевых гнезд, чем обратное.

Отдел анатомии и морфологии  
Ботанического института им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР

Поступило  
4 X 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> В. Г. Александров, *Анатомия растений*, 1937. <sup>2</sup> П. М. Жуковский, *Ботаника*, 1949. <sup>3</sup> Р. Н. Van Tieghem, *Traité de botanique*, 1891. <sup>4</sup> К. Schnart, *Embryologie der Angiospermen*, 1927. <sup>5</sup> Р. Maheshwari, *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*, 1950. <sup>6</sup> Н. А. Максимов, *Краткий курс физиологии растений*, 1948. <sup>7</sup> В. Г. Александров, К. Ю. Абесадзе, В. Г. Насонов и М. С. Яковлев, *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.*, сер. 3, № 2 (1932). <sup>8</sup> М. С. Навашин, *Тр. БИН АН СССР*, сер. 7, в. 2 (1951). <sup>9</sup> Т. Д. Лысенко, *Агробиология*, 1948. <sup>10</sup> Н. В. Турбин, *Генетика с основами селекции*, 1950. <sup>11</sup> М. С. Яковлев, *Тр. БИН АН СССР*, сер. 7, в. 2 (1951).