



Т. Б. БАТЫГИНА

ХЛЕБНОЕ ЗЕРНО
АТЛАС

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

Т. Б. БАТЫГНИА

ХЛЕБНОЕ ЗЕРНО

АТЛАС

Ответственный редактор

М. С. ЯКОВЛЕВ



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО «СЛАЗКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1987

Батыгина Т. В. Хлебные зерно: Атлас. — Л.: Наука, 1987. — 106 с.

В книге изложены современные сведения о процессах, происходящих в цветке и плоде зерновых основных злаковых злаков (пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, овес и тритикале) как в норме, так и при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды, а также при отдаленной гибридизации. Формирование репродуктивных органов рассматривается на клеточном, тканевом и организменном уровнях с позиций системного подхода. Предложены некоторые методические рекомендации, касающиеся способов получения гаплоидов, выявляющих стадии автономности зародышка и др. Библиогр. 277 назв. Ил. 127. Табл. 2.

Рецензенты:

Н. Н. ЦВЕЗД, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

Batygina T. V. The grain of cereals: Atlas. — L.: Nauka, 1987. — 106 p.

In the book are presented the modern data on processes, occurring in the flower and the fruit-kernel of main cereals (wheat, rye, barley, maize, oats and triticale) both normal and under the influence of damaging factors of the environment and at distant hybridization. The formation of reproductive organs is discussed at the cell, tissue and organism levels from the point of view of system approach. Some methodical recommendations are proposed as to different ways of getting of haploids and determination of the stage of the embryo autonomy and others. Bibliogr. 277 titles. Ill. 127. Tabl. 2.

Reviewers:

N. N. CVELD, A. A. YACENKO-CHMELEVSKY

ВВЕДЕНИЕ

Селекция как научная дисциплина характеризуется высокой степенью конкретности: она опирается на общие биологические методы и законы, а растения и животные, детализируя их, в известности с ее задачами, до сего времени. В управлении селекционностью они все-таки сфокусированы на конкретные аспекты, фото-материалы, эмбриологию.

Н. И. Лавренко. Теоретические основы селекции растений. М., АН, 1966. Т. 1. С. 9

О значении зерновых растений в жизни человека написано много. Раскопки позволяют установить, что зерновые были введены в культуру на заре земледелия. Из первичных центров оседлывания земель они распространились в новые районы вслед за расселявшимся человечеством. Вместе с опытом земледельцев накапливались знания о строении хлебных злаков. С помощью селекции удалось коренным образом изменить габитус растения, существенно повысив долю зерна в общем урожае биомассы, создать сорта, отзывчивые на увеличение доз удобрений, повысить качество зерна и даже приступить к созданию новых сортов путем гибридизации.

Однако попытки дальнейшего вмешательства в жизнь растений ради повышения их продуктивности выявили необходимость привлечения знаний из области, которая еще недавно считалась сугубо теоретической. Речь идет об эмбриологии растений.

Необходимость привлечения эмбриологической информации при разработке селекционных программ или построении индустриальных технологий подтверждается, в частности, тем, что у растений органогенез прикладывается в течение всего онтогенеза, а если говорить, например, о яровой пшенице, то процессы, находящиеся в поле зрения эмбриолога-ботаника, по своей длительности занимают две трети вегетационного периода: от закладки соцветия до формирования зерновки.

Перед учеными всего мира все с большей остротой ставится вопрос о новых нетрадиционных подходах и методах, которые позволили бы раскрыть все потенциальные возможности растительного организма и вместе с тем в более короткие сроки получить новые формы и сорта.

Индивидуальное развитие растительного организма и познание сущности и причин происходящих в этот период формообразовательных процессов — одна из важнейших проблем нашего времени. Эмбриология растений — наука о закономерностях зарождения и развития самых первых этапов онтогенеза — переживает полосу расцвета, обусловленного общим прогрессом естествозна-

ния. Дальнейшее развитие биологии невозможно без знания первых этапов онтогенеза — эмбриологии. Вот почему она оказалась в центре внимания не только эмбриологов, но и генетиков, биохимиков, физиологов, цитологов, биофизиков и селекционеров, и является необходимой основой для экспериментальных и теоретических исследований, касающихся вопросов репродукции. Кроме того, эмбриология располагает целым рядом фундаментальных открытий, имеющих широкий выход в практику (цитоплазматическая мужская стерильность — ЦМС, явление апомиксиса, отдаленная гибридизация и ряд других).

До недавнего времени селекционеры не могли определенно предсказать результаты того или иного скрещивания, его осуществимость и репродуктивную способность потомства. Практически не поддавались контролю процессы, происходящие в цветке — оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша, а также формирование тычинки и завязи. Совершенно очевидно, что возможность управления отдельными этапами развития эмбриональных структур находится в прямой и тесной зависимости от полноты наших знаний о нормальном протекающих в них морфогенетических процессах. Таким образом, описание эмбриологического развития на клеточном, тканевом и организменном уровнях — необходимая теоретическая основа для дальнейшего расширения и углубления исследований в области генетики и селекции. Любая работа, связанная с воздействием био- и абиотических факторов на критические периоды в раннем онтогенезе, также требует знания целостной картины событий, развивающихся на ранних этапах онтогенеза и определяющих весь дальнейший ход его развития.

Такие открытия XX в., как таплоидия, парасексуальная гибридизация и выращивание растений из соматических клеток, имеющие общепромышленное значение, особенно для практики сельского хозяйства, не могут быть использованы в полной мере без знания эмбриологии. Эффективно использовать различные методы исследования, такие как отдаленная гибридизация, выращивание гибридных зародышей на искусственной питательной среде, полиплоидия, экспериментальный мутагенез, влияние ионизирующих излучений и условий выращивания и т. д., также невозможно без глубокого знания эмбриональных процессов.

Иногда нельзя предсказать перспективы использования эмбриологии применительно к злакам — это легко решить тем, кто встретился с трудностями. Дело в том, что все процессы оказываются зависимыми от условий среды, т. е., в первую очередь, от времени прорастания зерна, от применения гербицидов и т. д.

В связи с тем что все процессы, происходящие в цветке, конечным результатом которых является образование хлебных зерен, сложны и многогранны, пришлось проиллюстрировать их большим числом рисунков и фотографий, составляющих «Атлас», в котором нашла отражение эмбриология некоторых хлебных злаков.

Рисунок, по выражению известного эмбриолога С. Г. Павантца, — «язык морфолога», он не только иллюстрирует происходящие процессы, но и вскрывает их глубину, динамику и их интегрированность.

Краткое описание всех эмбриональных процессов в главах данной работы было необходимо для изложения сведений, не отраженных в рисунках. Это позволит более глубоко понять различные аспекты формирования эмбриональных структур, принимающих участие в образовании хлебного зерна.

Многие исследователи неоднократно обращались к изучению эмбриологии хлебных злаков. Изданы монографии Я. С. Модилевского с сотрудниками об основных хлебных злаках, А. А. Чеботари — о кукурузе, Г. Б. Батышиной — о пшенице. Отдельные вопросы эмбриологии хлебных злаков освещены в работах как советских (В. Г. Александров, М. С. Яковлев, В. А. Поддубная-Арнольди, С. Н. Коробова, Г. В. Кандедаки, В. П. Пашенкова и др.), так и зарубежных (K. Norsing, A. Döhl, S. Russell, H. L. Mørgensen et al.) ученых. Методиче-

ские сложности и большой круг вопросов, а также появление новых открытий и запросов практики потребовали создания «Атласа», где рассматривались бы эмбриологические процессы основных хлебных злаков. Идея создания атласа «Хлебные зерна» принадлежит известному ботанику П. А. Баранову.

Анализ литературы по эмбриологии хлебных злаков показал, что большинство процессов, происходящих при развитии эмбриональных структур, подчинено общим закономерностям, согласно закону гомологических рядов Н. И. Вавилова. Поэтому автор в одних случаях умышленно показывает сходство протекания сходных эмбриональных процессов у разных видов, у других ограничивается лишь описанием таковых на одном хлебном злаке.

При написании книги автор встретился с большими трудностями, в частности с разной степенью изученности эмбриологии хлебных злаков. Поэтому автор не претендует на полную изложение эмбриологии всех хлебных злаков; удельный вес глав оказался неодинаковым. Наиболее полно освещены эмбриональные процессы у пшеницы. Основное внимание уделено описанию эмбрионального развития на световом уровне, однако успехи в области электронной и люминисцентной микроскопии также нашли отражение в данной работе. Кроме того, автор попытался осветить прикладные аспекты эмбриологии, где экспериментальный метод исследования (культура изолированных зародышей, гаплоидия и т. д.) получил права гражданства. Более того, на основе разработанных автором с коллегами теоретических принципов культивирования в искусственных условиях (*in vitro*) различных генеративных структур — тыльчика, зародыша и т. д. — предложен ряд методических указаний, которые могут найти применение в селекции. Например, выявлены различные способы получения гаплоидов и разработана схема снятия спорофитной и гаметофитной детерминации, установлена новая закономерность — автономность зародыша — стадия, с которой зародыш в изолированных условиях на простой среде может закончить свое развитие и дать нормальное растение.

С позиций системного подхода, который автор разрабатывает многие годы применительно к эмбриональным структурам, все эмбриональные процессы детерминированы, большинство из них развивается сопряженно, при этом выявляются определенные корреляции в морфогенетических процессах, обуславливающие специфический характер лорсального протекания эмбрионального развития. Нарушение такого системного приводит к нарушению гомеостаза, выражающемуся в различных аномалиях как отдельных органов, так и всей системы растения в целом, где все подчинено единым, но определенным законам развития.

Предлагаемый вниманию читателей «Атлас» посвящен не только описанию основных эмбриональных процессов, происходящих в цветке и плоде (зерновке) хлебных злаков (пшеницы, ржи, кукурузы, ячменя, овса и тритикале), но также и сопряженности эмбриональных процессов с процессами формирования и функционирования отдельных побегов и растения в целом. Понимание закономерностей морфогенеза особенно важно для селекционеров, агрономов, климатических судей и развития растений по фазам.

Автор счел целесообразным для облегчения восприятия сути работы, как это принято при издании атласа, не цитировать в тексте первоисточники, а ограничиться списком литературы, благодаря которому можно получить более подробную информацию по интересующим читателей вопросам.

В «Атласе» использованы оригинальные рисунки, а также фотографии, заимствованные из отечественной и зарубежной литературы.

Автор сердечно благодарен А. А. Чеботарию и А. М. Москвичу, приславшим микрофотографии, иллюстрирующие ход мейоза у диплоидной и тетраплоидной ржи, а также В. И. Огородниковой и А. А. Чеботарию, любезно предоставившим материалы по электронной микроскопии, характеризующие отдельные процессы в различных пыльниках пшеницы, ячменя и овса, семязачатки кукурузы. За помощь

ративный материал, касающийся прорастания пыльцевых трубок, полученных методом люминесцентной микроскопии, автор признателен А. П. Фрумкиной и Н. Д. Тихенко. Автор признателен И. Н. Орловой за микрофотографии, освещающие некоторые процессы развития эндосперма пшеницы, а также некоторые аспекты развития зародыша и эндосперма тритикале. За материалы, предоставленные по эмбриологии тритикале, автор самую искреннюю признательность выражает Г. Я. Петрову. Я очень благодарна и Л. И. Орёл, которая предоставила несколько микрофотографий И. Д. Романова и свои, оригинальные, характеризующие прижизненное состояние пыльца пшеницы, а также некоторые аспекты развития пыльцы при ЦМС. Автор признателен В. К. Симоненко, предоставившему отдельные материалы и фотографии для раздела по ЦМС у злаков, а также сердечно благодарен С. А. Игнатовой, С. В. Лукьянчук и И. И. Приходько за материалы, предоставленные ими по получению гаплоидов. Несомненно интересны иллюстрации различных стадий зародыша и проростка пшеницы, сделанные Н. Н. Рытовой с помощью сканирующего микроскопа, за что автор искренне ей признателен. Оригинальные рисунки О. А. Хведишич раскрыли сложные интимные процессы оплодотворения ячменя и тритикале, за что автор также глубоко благодарен. Работа выиграла благодаря электронно-микроскопическим снимкам, любезно предоставленным И. Г. Шмаревыми, которые включены в раздел «Развитие эндосперма», написанный совместно.

Я искренне благодарна всем сотрудникам Института растениеводства, любезно предоставившим мне для работы образцы различных видов злаков.

Автор признателен за замечания и ценные предложения ответственному редактору книги М. С. Яковлеву, рецензентам А. А. Яценко Хведишичскому и Н. Н. Цылеву, а также С. А. Рудниковой, Ю. В. Гамалю, А. Е. Васильеву и Г. И. Савиной за консультацию и ценные советы по электронной микроскопии.

Автор сердечно признателен Н. L. Mogenssen, M. L. Rusche, I. H. N. Schel, H. Kiehl, Van Lammergen за присланные световые и электронные фотографии по освещению отдельных этапов развития пшеницы и ячменя, а также K. Norstog, S. Russell, A. G. Diboll, D. A. Larsen за материалы, заимствованные из их работ, без которых были бы недостаточно полны сведения о некоторых аспектах эмбриологии злаков.

В «Атлас» включены некоторые методики изучения отдельных эмбриональных процессов применительно к хлебным злакам. Они заимствованы из «Методических указаний...» (под ред. Л. И. Орёл *), разработанных сотрудниками Отдела цитологии и анатомии Всесоюзного института растениеводства им. Вавилова, и их работы З. В. Абрамовой и Е. М. Есипчаевой (Селекция и семеноводство, 1973, № 3).

Издание подобного рода связано с большой технической работой по его подготовке, в которой принимали активное участие сотрудники Лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Автор глубоко благодарен за советы и помощь особенно Г. Е. Колесовой, а также Е. В. Андроновой, Г. М. Анисимовой, В. Е. Васильевой, А. П. Биетер, Е. В. Драгуновой, Л. М. Ротенфельд, И. И. Шмаркову. За микрофотографии и ценные фотографии автор искренне благодарен Б. Т. Шелкову, за акварельные рисунки — Е. П. Батыгиной.

Несмотря на возможные погрешности, имеющиеся в книге, автор надеется, что она будет полезна не только специалистам различных профилей, но и широкому кругу читателей. Кроме того, она может быть использована как учебное пособие для преподавателей, аспирантов и студентов.

* Цитологическая и цитогенетическая техника. . . 1982

INTRODUCTION

Selection as a scientific discipline is characterized by the high degree of complexity it borrows from general disciplines, their methods and laws about plants and animals making them detailed up to the cultivar according to its needs. In managing heredity it is based entirely on the data of genetics, cytology and embryology.

N. I. Vavilov. Thoughts about plant selection. 26; L., 1935. Vol. 1, 2, 3

A lot has been written about the significance of cereals in human life. Excavations permit to establish that the cereals had been introduced in cultivation at the dawn of agriculture. From the primary centres of agriculture the cereals had spread to new regions in the wake of the settling mankind. Together with the experience of ploughiers the knowledge of the cereal structure was accumulated. With the aid of selection it became possible to fundamentally change the plant habits, significantly raising the part of corn in the whole yield of the biomass, to create the sorts reactive to the increase of fertilizer doses, to increase the quality of grain and even set to the forming of new sorts by hybridization.

However, the attempts of further interference into plant life for the sake of increasing its productivity revealed the necessity of getting data from scientific area which has recently been considered strictly theoretical. By this area is meant plant embryology.

The necessity of obtaining embryological information when working out selection programs or constructing industrial techniques is corroborated, in particular, by the fact that in plants organogenesis is continued throughout its ontogenesis. And if, for instance, we take spring wheat, the processes being in the centre of attention of embryologists botanists, by their duration take two thirds of the vegetative period: from the building up of the inflorescence up to the formation of the kernel.

For scientists of the whole world more and more urgent becomes the question of new, untraditional approaches and methods permitting to bring to light all potentialities of the plant organism, as well as to get new forms and sorts in shorter time.

The individual development of plant organism and cognition of the essence and reasons of the formconstructing processes is one of the principal problems of our time.

Plant embryology — the science on regularities of the origin and development of the first stages of ontogenesis is going through its flourishing period determined by the general progress of natural sciences. The further development of biology is impossible without the knowledge of the first stages of ontogenesis — embryology. That is why it appeared in the centre of attention not only of embryologists, but also of geneticists, biochemists, physiologists, cytologists, biophysicists and selectionists and is a necessary basis for experimental and theoretical investigations dealing with the problems of reproduction. Besides that, embryology disposes of a number of fundamental discoveries which can be widely introduced into practice (cytoplasmic male sterility — CMS, phenomenon of apomixis, distant hybridization and some others).

Up to recent time selectionists were unable to predict with certainty the results of some or other crossing, its possibility to be put into practice and reproductive ability of the progeny. As a matter of fact, the processes occurring in the flower —

the fertilization, the development of the endosperm and the embryo, the formation of reproductive organs were practically out of control. It is quite evident that the possibility of regulation of separate stages of the development of embryonic structures is directly and closely dependent on the completeness of our knowledge of the normal morphogenetic processes occurring in them. Thus, the description of embryological development at the cell, tissue and organismic levels is a necessary theoretical basis for further broadening and extending of investigations in the areas of genetics and selection.

Any work connected with the influence of biotic and abiotic factors at the critical periods in early ontogenesis also needs a knowledge of the entire picture of events developing at the early stages of ontogenesis which determine the whole further process of development.

Such discoveries of the XXth century as haploidy, parasexual hybridization and growing plants from somatic cells which are of all-biological significance, especially for the practice of agriculture, cannot be effectively used without the knowledge of embryology. Without deep knowledge of embryonic processes it is also impossible to make effective use of different methods of investigation, such as distant hybridization, growing of hybrid embryos on the artificial nutritive medium, polyploidy, experimental mutagenesis, influence of ionizing irradiation and the conditions of growing and so on.

Sometimes it is impossible to forecast the prospects of using embryology as applied to cereals - it is easier to decide to those who have met with some difficulties. The fact is that all processes appear to be dependent on the environmental conditions, that is, for example, on the time of watering or applying herbicides and so on.

In connection with the fact that all processes occurring in the flower and resulting in the formation of grains are complicated and many-sided, it became necessary to illustrate them by a great amount of drawings and photos which make up the «Atlas» where the embryology of some cereals is reflected.

A drawing, by the expression of a famous embryologist S. G. Navashin, is «the language of a morphologist», it not only illustrates the occurring processes, but also reveals their depth, dynamics and integrity.

A short description of all embryonic processes in the chapters of the given work was necessary for presentation of data not reflected in the drawings. This will enable the reader to understand more deeply the different aspects of formation of embryonic structures taking part in the building up of the corn.

Many researchers repeatedly turned to the study of embryology of cereals. The monographs by Ya. S. Modilevsky with his collaborators, by A. A. Chebotar — on maize, by T. B. Batygina on wheat have been published. Separate questions of embryology of cereals are covered in the works of both Soviet (V. G. Aleksandrov, M. S. Yakovlev and others) and foreign (K. Norstog, A. Diholl, S. Russell, H. L. Mørgensen and others) scientists. The complexity of methods and the great range of problems, as well as the appearance of new discoveries and requirements of practice called for the creation of the «Atlas», where the embryological processes of the main cereals would be considered. The idea of publishing an Atlas «The Grain of Cereals» belongs to the well-known botanist P. A. Baranov.

The analysis of literature on embryology has shown that the majority of processes taking place during the development of embryonic structures is submitted to general regularities according to the law of homologous rows by N. I. Vavilov. That is why the author in some cases specially shows the similarity of some embryonic processes in different species, and in others is restricted only by a description of them in one cereal.

The author met with great difficulties during the process of writing this book, in particular, with different degrees of knowledge of embryology of cereals. Therefore the author does not claim to have fully presented the embryology of all

cereals: the relative significance of the chapters has proved unequal. Most fully are described the embryonic processes in wheat. The main attention is paid to the description of embryonic development at the light level; the successes in the area of electron and luminescent microscopy, however, have also found their reflection in this work. Besides, the author has attempted to show some applied aspects of embryology where the experimental method of investigation (the culture of isolated embryos, haploidy etc.) has become established. Moreover, on the basis of theoretical principles of cultivation in artificial conditions (in vitro) of different generative structures worked out by the author and her colleagues (of the anther, the embryo etc.) some methodical advice has been recommended which could be applied in selection. For instance, various methods of obtaining haploids have been brought out, and there has been worked out a scheme of the effect of the removal of sporophytic and gametophytic determination. A new regularity has been established — the autonomy of the embryo — the stage from which the embryo is able to complete its development and produce a normal plant in isolated conditions.

From the viewpoint of systemic approach which the author has been working out for many years as applied to embryonic structures, all embryonic processes are determined. The majority of them develop in conjunction and certain correlations in morphogenetic processes determining the specific character of normal embryonic development are revealed. The disturbance of such conformity leads to the disturbance of homeostasis, which is manifested in various anomalies both of separate organs and the whole plant system, where everything is subjected to common, but quite certain laws of development.

The «Atlas» intended for the readers' attention is devoted not only to the description of the main embryonic processes occurring in the flower and the fruit (kernel) of the main cereals (wheat, rye, maize, barley, oats and triticale), but also to the embryonic processes being conjugated with the process of formation and functioning of separate shoots and the plant as a whole. The knowledge of the laws of morphogenesis is especially important for the selectionists, agriculturists who judge on the development of the plant by phenophases.

The author found it reasonable for the sake of easiness of perception, not to quote the original works, but to confine herself by the list of literature due to which it is possible to get a more detailed information on questions the reader is interested in.

In the «Atlas» are used original drawings, as well as photographs taken from native and foreign literature.

The author is heartily thankful to A. A. Chebolar, A. M. Mashkevich who have given microphotocoes illustrating the meiotic cycle in diploid and tetraploid rye and also to V. E. Ogrodnikova and A. A. Chebolar who have kindly presented the materials on electron microscopy characterizing the separate processes in the development of wheat, barley and oats anther. The author is very much obliged to A. P. Frumkina and N. D. Tichenko for the illustrative material dealing with the germination of pollen tubes obtained by the method of luminescent microscopy. The author is very much obliged to I. N. Orlova for microphotocoes demonstrating some processes of endosperm development and some aspects of embryo and endosperm development of triticale. By I. N. Orlova was also written the chapter «The method of preparation of the embryo sac of wheat, rye and triticales». The author brings her sincere thanks to G. Ya. Petrov for the materials on triticale embryology. The author is very thankful to L. I. Orel who has presented some microphotocoes by the late I. D. Romanov and her own original microphotocoes characterizing the vital state of wheat pollen and some aspects of pollen development in the case of CMS. The author is grateful to V. K. Simunenko who has presented some materials and photoes for the chapter on CMS in cereals. The author is heartily thankful to S. A. Ignalova, S. V. Lukjanyuk and N. I. Prichodko for the materials on obtaining haploids.

There is no doubt, the illustrations of the cone of growth of wheat made by N. N. Rylova are very interesting and the author is very grateful to her. The original drawings of O. A. Khvedinich have revealed complicated and intimate processes of barley and triticale fertilization and the author is deeply thankful to her. The work has gained from electron microscopic photos kindly presented by I. G. Shmarov, which are included in the chapter «The development of endosperm» written together. The author is sincerely thankful to all collaborators of the Institute of Plantgrowing who kindly presented specimens of various species of cereals for our work. The author is very grateful for the remarks and helpful advice of the executive editor of the book M. S. Yakovlev, to the reviewers A. A. Yalovko-Khmelevsky and N. N. Crelev and also to S. A. Reznickova, Y. V. Gamalei and A. E. Vasiljev for their recommendations and important advice on electron microscopy.

The author is heartily grateful to H. L. Mogensen, M. L. Rusche, I. H. N. Schel, H. Kieft, Van Lammeren for the light and electron photos on separate stages of *Hordeum vulgare* and *Zea mays* development sent by them and also to K. Norstog, S. Russel, A. G. Dihnll, D. A. Larsen and others for the materials from their works without which the data on some aspects of cereal embryology would have been incomplete.

Some techniques of studying separate embryonic processes as applied to cereals are included into the «Atlas». They are taken from «The methodical recommendations...» (ed. by L. I. Orel*) developed and modified by the researchers of the Department of Cytology and Anatomy of N. I. Vavilov All-Union Institute, and from the work of Z. V. Abramova and E. M. Esimbayeva (Selection and Seedbreeding, 1973, N 3).

The preparation of the book like this is connected with much technical work in which actively participated the workers of the laboratory of Embryology of Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR. The author is deeply thankful for advice and aid to G. E. Kolesova especially and also to E. V. Andronova, G. M. Anisimova, V. E. Vasiljeva, A. E. Vinter, E. V. Dragunova, L. M. Rotenfeld, I. I. Shamroy. The author is sincerely grateful for micro- and coloured photos to B. T. Shapkov, and for water-colours to E. N. Ratygina.

In spite of the possible drawbacks which can be met with in the book, the author hopes that it will be useful not only for specialists of different profiles, but also to the wide range of readers. Besides, it can be used as a manual for teachers, post-graduate students and students.

* Cytological and cytoembryological technique... 1982.

1. ЦВЕТОК ЗЛАКОВ

Цветки хлебных злаков развиваются в колосках, которые в свою очередь собраны в общие соцветия — колос, метелку и початок (рис. 1—3). Обычно на оси колоска формируются колосковые и цветковые чешуи, лодикулы, пестик, тычинки (рис. 3).

Число цветков в колоске, так же как и число колосков в колосе, метелке и початке, варьирует у разных видов злаков. Так, каждый колосок ячменя — одноцветковый и образует одну зерновку, что является характерным признаком всех видов рода *Hordeum* в отличие от многоцветковых колосков пшеницы, овса и пшеницы. Кукуруза отличается от других хлебных злаков тем, что она хотя и однодомное, но раздельнополное растение. Мужские соцветия — метелки, женские — початки (рис. 2). В цветке колоска метелки кукурузы кроме тычинок, как и у злаков, имеется недоразвитый пестик, а в цветках початка кроме нормально развитого пестика — рудиментарные тычинки. У кукурузы в 2-цветковом колоске початка плодоносящим чаще оказывается верхний цветок. В колоске пшеницы развиты нормально не все цветки, есть и недоразвитые (их число варьирует и зависит от вида пшеницы), которые проходят только какую-то часть этапов развития. Например, у некоторых форм мягкой пшеницы в колоске закладывается более 10 цветков, но только 2—4 развиваются нормально, образуя зерновки.

Цветок злаков — единая сложная целостная интегрированная система, в которой в процессе приспособительной эволюции создались наиболее благоприятные условия для обеспечения полового размножения. Во время развития в цветке происходит дифференциацию различных взаимосвязанно и взаимобусловленно функционирующих органов и структур, обеспечивающих зарождение и развитие нового организма.

Цветок злаков — совокупность стерильных (лодикулы и цветковые чешуи) и фертильных (пестик и тычинки) структур. Пестик в свою очередь дифференцируется на нижнюю фертильную часть (завязь) и верхнюю стерильную (стилобик и рыльце). У большинства рассматриваемых хлебных злаков столбик отсутствует и формируется простое рыльце. Исключение составляет кукуруза, у которой имеется длинный, слегка опушенный столбик, заканчивающийся раздвоенным рыльцем (рис. 2). В завязи различают гнездо и стенку. В гнезде завязи формируется семязачаток (семяпочка). Тычинки, как и пестик, являются структурами, в которых формируются мужские и женские половые клетки — гаметы. В завязи происходит оплодотворение и развитие зародыша — первые этапы жизни нового индивидуума.

II. РАЗВИТИЕ ТЫЧИЧКИ

Формирование тычинки и пыльника — единый процесс развития сложной интегрированной системы. На ранних стадиях развития цветка закладывается околоцветник. Первой формируется наружная цветковая чешуя, затем внутренняя, и почти одновременно с последней закладываются тычинки в нижних цветках колосков (рис. 4, А, Б). В верхних цветках колоска заложение тычиночных бутонов начинается позднее (рис. 4, В), когда в тычинках нижних цветков происходит мейоз (см. ниже). Развитие тычинки у *Triticum aestivum* L. — от заложения ее до формирования зрелой пыльцы — протекает в среднем в течение 3 нед.

В развитии пыльника различают 3 периода: **премеиотический, мейотический и постмеиотический**. В первый период пыльник характеризуется митотической активностью; формируются стенка пыльника и пыльцевые гнезда. В мейотический период происходит дальнейшая дифференциация слоев стенки пыльника и мейоз в микроспороцитах (материнских клетках микроспор), в результате чего образуются тетрады гаплоидных микроспор. В постмеиотический период созревает пыльца, и, как правило, идет дегенерация отдельных слоев стенки пыльника.

Различают сформированную стенку гнезда пыльника, характеризующуюся окончательным, определенным числом слоев, специфичных для каждого таксона, и стенку гнезда зрелого пыльника — в момент вскрытия.

При созревании пыльника идет процесс дифференциации и специализации клеток всех слоев его стенки, в основном совпадающий с мейотическим периодом.

На первых этапах развития тычиночный буторок состоит из меристематических клеток (рис. 5, 1). Одновременно с обособлением проводящего пучка на поперечном срезе пыльника можно наблюдать образование 4 его полюсов (гнезд; рис. 5, 2—8). Каждая лопать преобразуется в микроспorangий. 2 латеральных гнезда составляют теку. Таки соединены между собой связником (рис. 5, 8, 18).

1. ФОРМИРОВАНИЕ СТЕНКИ ПЫЛЬНИКА

Развитие спорogenous тканей тесно связано с формированием отдельных слоев стенки, поэтому их изучение необходимо проводить сопряженно. В субэпидермальном слое меристемы каждой лопати дифференцируются археспоральные клетки, отличающиеся от остальных величиной, формой и структурой (рис. 5, 2—6). Деление археспория приводит к возникновению паритеального слоя (рис. 5, 5), который в результате делений образует стенку пыльника (рис. 5, 7—11) и спорogenous ткань, формирующую пыльцу в результате сложных преобразований (мейоз и др.) (рис. 5, 8—17, 19—34). Стенка пыльника у злаков характеризуется центростремительным типом развития и тапетумом, производным из паритеального слоя (рис. 5, 2—9, 19—24; 6). Стенка сформированного пыльника пшеницы состоит из экзотеция (эндодерма), эндотеция (фиброзный слой), одного среднего слоя и тапетума (1—2-ядерного) (рис. 5, 10, 11, 24; 6).

В процессе развития все слои стенки пыльника претерпевают значительные изменения. Стенка зрелого пыльника представлена экзотецием, эндотецием, средним слоем и тапетумом (рис. 5, 16, 17, 34). Средний слой у некоторых видов злаков сохраняется в виде дегенерирующих клеток.

Экзотеций (эндодерма) — наружный слой пыльника (рис. 5, 8—17), выполняет в основном защитную функцию. На первых этапах развития его клетки слабовакюолизированы (рис. 5, 9—11), и в этот момент происходит кутикулиза-

ция наружной оболочки клеток. Размеры клеток экзотеция значительно увеличиваются по сравнению с первоначальными. Все клетки связаны между собой плазмодесмами. Ядра клеток эндотеция удлиненные, у некоторых видов ланцетные. В цитоплазме клеток экзотеция имеются лейкопласты разнообразной формы, большое число митохондрий, сосредоточенных главным образом по периферии клетки, эндоплазматический ретикулум (ЭР), слабо развитый аппарат Гольджи, рибосомы, соединенные в полисомы и свободные. В зрелом пыльнике экзотеций имеет сильно развитую кутикулу (рис. 5, 14—17).

Эндотеций (фиброзный слой) прилегает непосредственно к экзотецию (рис. 5, 9—17) и выполняет в основном функцию вскрытия пыльника. Клетки фиброзного слоя отличаются от эндотеция наличием хлоропластов (рис. 7—9). При развитии микроспор у ячменя в клетках эндотеция обнаружена трансформация амилопластов в хлоропласты. Дальнейший ход формирования пыльцевого зерна сопровождается уменьшением числа крахмальных зерен, появлением и строении пластид рибосом и развитием мембранной системы, состоящей из тран и межтранних тилакоидов. Плазмалемма протопласта имеет многочисленные инвагинации, связанные с ЭР. Ультраструктурная организация вакуолярных образований позволяет предполагать, что эндотеций богат гидролитическими ферментами. Ядра клеток фиброзного слоя по мере его дифференциации принимают овальную или ланцетную форму. Оболочка ядра имеет многочисленные поры. У пыльника на стадии микроспоры в клетках эндотеция появляются фибрильные пачки (рис. 5, 14—17).

Средний слой на первых этапах развития пыльника почти ничем не отличается от клеток экзотеция и эндотеция (рис. 5, 9). Ядра клеток среднего слоя в мейозе сильно удлиняются и в процессе дальнейшего развития пыльника приобретают еще более вытянутую форму (рис. 5, 11, 13). Клетки среднего слоя связаны плазмодесмами друг с другом и с клетками тапетума. Цитоплазма клеток слабо вакуолизируется, в ней имеются пластиды (лейкопласты) (рис. 7, 8), крахмал отсутствует, слабо представлены аппарат Гольджи и митохондрии. Плазмалемма метаболически активна, на что указывают многочисленные инвагинации и выросты. Клетки и ядра среднего слоя в процессе развития деформируются, уплотняются и удлиняются. Признаки дегенерации этого слоя отмечаются обычно во время деления ядер микроспор. Индивидуальность клеток среднего слоя сохраняется на поздних этапах развития пыльника (рис. 5, 16—17).

Тапетум — внутренний слой пыльника, прилегающий непосредственно к спорogenous клеткам и в дальнейшем — к пыльце (рис. 5, 9—17). Клетки тапетума имеют табличчатую форму. У ячменя его радиальные стенки клеток пронизаны большим числом плазмодесм. Функции тапетума разнообразны: он обеспечивает поступление веществ к разрастающимся микроспороцитам, микроспорам и пыльцевым зернам. Нарушения в дифференциации тапетума приводят к различным формам стерильности пыльника. Тапетум у злаков секреторного типа, клетки его в отличие от клеток других слоев слабовакуолизованы. На стадии мейоза его клетки становятся 2-, реже 3—4-ядерными (рис. 5, 11—14). Ядра тапетальных клеток крупные, содержат несколько ядрышек. У большинства злаков в тапетальных клетках в период мейоза начинается секреторная активность, максимум которой приходится на фазу слабовакуолизованных микроспор. В этот период клетки тапетума богаты такими органолами, как митохондрии, многочисленные свободные рибосомы, полисомы, аппарат Гольджи, пластиды, имеющие слабо развитые тилакоидные системы, пермисфильные глатбулы (рис. 10, 11). В экстраплазматическом пространстве тапетальных клеток пыльников злаков в этот период обнаруживаются липиды, белки и споропоиленины. Многоядерность клеток тапетума и ультраструктурная характеристика свидетельствуют о его высокой метаболической активности. На более поздних стадиях развития пыльника в тапетуме происходит снижение деятельности аппарата Гольджи,

который развит слабо и представлен небольшим числом дактиосом. Особенность тидетальных клеток — образование новой спорополостенниковой оболочки, формирующейся вокруг каждой клетки после деструкции первичной целлюлозной оболочки (на стадии тетрад микроспор). Окончательное формирование этой оболочки завершается ко времени образования центральной вакуоли в пыльцевом зерне. Детальное исследование тапетума у ржи *Secale cereale*, овса *Avena sativa* и пшеницы *Triticum aestivum* выявило наличие внутренней тапетальной и наружной перитапетальной спорополостенниковых пленок (оболочек). Частично на радиальных стенках клеток тапетума и на тидетальной пленке располагаются орбикулы (рис. 5, 14—17; 12—14), которые служат, по-видимому, для прикрепления пыльцевых зерен и способствуют более легкому их отделению. Тапетальная пленка с орбикулами сохраняется в зрелом пыльнике. Орбикулы разных видов злаков различаются по величине и числу приходящихся на единицу поверхности тапетальных клеток. Обычно размер орбикул обратно пропорционален их числу на единицу площади тапетальной клетки. Это различие — хороший диагностический признак. Одновременное образование спорополостенниковой оболочки с орбикулами вокруг тапетума и эквины у микроспор, а также идентичность их химической природы являются примером сопряженного развития стенки пыльника, спорогенных структур и пыльцевых зерен. Во время мейоза в пыльнике значительно изменяются оболочки клеток его слоев. Первые признаки дегенерации первичной оболочки клеток тапетума обнаружены в конце мейоза. В зрелом пыльнике в результате разрушения протопластов в клетках тапетума происходит сближение внутренней и наружной частей пленки (оболочки). Последние вместе с орбикулами выстилают гнездо пыльника, создавая своеобразный мешок, в котором развиваются микроспоры и пыльцевые зерна.

2. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ

В результате развития спорогенной ткани в пыльнике образуются материнские клетки пыльника (микроспороциты; рис. 5, 10, 11). Для всех злаков характерно своеобразное одностороннее расположение микроспороцитов, тетрад микроспор и пыльцевых зерен в пыльнике. В начальном периоде развития микроспороциты у всех злаков имеют характерную клиновидную форму. В результате расхождения их внутренних концов образуется полость гнезда пыльника, имеющая первоначально вид щели неправильной формы. В процессе дальнейшего развития микроспороцитов щель быстро расширяется и округляется, и микроспороциты оказываются расположенными в один слой в виде кольца, прилегающего к тапетуму (рис. 14, В). Для каждого вида злаков число микроспороцитов строго определено: у пшеницы — спорогенный комплекс состоит из 4—6 микроспороцитов, у ржи — из 11—12, у кукурузы — из 4—5 (на поперечном срезе). Во время мейоза усиленно разрастается пыльник и значительно изменяется форма микроспороцитов. Характерная особенность цитоплазмы микроспороцитов злаков — наличие большого числа мелких вакуолей, возникающих в результате высокой активности дактиосом. У злаков процесс мейоза протекает сходно (рис. 15, 1—7; 16, А—Ж). Профаза мейоза — наиболее продолжительная фаза, что, вероятнее всего, обусловлено высоким ядерно-плазматическим соотношением. В анафизе мейоза I происходит редукция хромосом, телофаза приводит к образованию диады, за интерфазой следует мейоз II, проходящий по типу митоза. Как в первом, так и во втором делении у многих злаков нередко наблюдается отставание хромосом при их расхождении (рис. 17), причем частота случаев аномального расхождения хромосом возрастает с увеличением плотности. Тип образования тетрады микроспор у злаков сундесивный (последовательный) (рис. 5, 12; 15, 6—7; 16). В результате 2 последовательных делений образуется изобилатеральная тетрада микроспор.

Перегорочки в тетрадах всех знаков располагаются перпендикулярно стенкам гнезда, в результате все 4 клетки могут находиться в одной плоскости, и каждая будет прилетать к телетальному слою. Таким образом, в дальнейшем пыльцевые зерна, происходящие из одной тетрады, располагаются рядом (рис. 14, Г). Тетрады микроспор знаков окружены толстой каллозной оболочкой. Как было установлено для пшеницы и ячменя, каллозная оболочка у спорогенных клеток начинает формироваться еще в преемфазической интерфазе (рис. 5, А), и к началу мейоза микроспороциты оказываются изолированными друг от друга. Не obstante, как показали электронно-микроскопические исследования пыльника ячменя, происходит между плазмалеммой и первичной клеточной стенкой спорогенных клеток.

Некоторые данные говорят о том, что в ходе мейоза начинается специализация пластид и митохондрий и восстановление популяции рибосом. У ячменя в пластидах крахмальные зерна отсутствуют. У кукурузы перед мейозом в микроспороцитах наблюдается большое число митохондрий, в то время как другие оргanelлы находятся в минимуме (рис. 18). Это свидетельствует об исключительной интенсификации энергетических процессов, что, вероятно, необходимо для осуществления 2 быстро следующих друг за другом делений мейоза. В микроспороцитах значительно изменяются объемы их ядер. Дескрипированность хромосом в мейотической профазе подвигает их сохранять высокую метаболическую активность. В отличие от профазы митоза в профазе мейоза синтезируются РНК и белки, необходимые как для прохождения мейоза, так и для развития микроспор. Все это обеспечивает нормальное постмейотическое формирование микроспор. Любые нарушения как в стенке пыльника, так и в микроспороцитах могут привести к прекращению или аномальному развитию микроспор. Это наблюдается при разных типах мужской стерильности.

Тетрады микроспор вскоре после образования начинают обособляться; они также окружены каллозной оболочкой. Позже между растворяющейся каллозной оболочкой и плазмалеммой возникает прилегающая, и можно наблюдать несколько другое состояние оргanelл по сравнению с микроспороцитами (рис. 19). В результате энзиматического растворения каллозных оболочек тетрад происходит их распад на отдельные микроспоры (рис. 5, 12; 15, 8, 9), которые проходят длительный (несколько дней) интерфазный период. В развитии микроспоры можно выделить 3 фазы: 1) невакуолизированной микроспоры (ее ядро занимает центральное положение), 2) вакуолизированной микроспоры (ядро занимает разнотное положение по отношению к поре), 3) девакуолизации и усиленного роста микроспоры (ядро, как правило, расположено на стороне, противоположной поре).

В ходе первой фазы микроспоры увеличиваются в размерах, их ядра занимают центральное положение, цитоплазма сильно опущена и слабовакуолизована (рис. 15, 9; 20, 1). В дальнейшем происходит вакуолизация микроспор, характер которой меняется в процессе их развития. В конце интерфазы мелкие вакуоли, сливаясь, образуют одну большую (рис. 15, 10—12; 20, 2—4).

В процессе формирования микроспоры значительно увеличиваются объемы цитоплазмы и ядра. Число ядершек у различных видов знаков варьирует. Вероятно, биосинтез белков в микроспорах на ранних стадиях развития обеспечивается главным образом рибосомами, образующимися в микроспороцитах в период поздней профазы мейоза I. В конце интерфазы в микроспорах обнаруживаются большая вакуоль и ядро, расположенные около стенки пыльцевого зерна (рис. 15, 12; 21). В этот момент ядро достигает значительных размеров по сравнению со слабовакуолизированной микроспорой, заметно увеличивается объем ядрышек, в которых появляются маленькие ядрышковые вакуоли.

В цитоплазме слабовакуолизированных микроспор пыльца, она и ржи имеются в большом числе митохондрии, пластиды удлинённой или неправильной формы, диктиосомы и пузырьки Гольджи, ЭР в основном гранулярного типа. В полости некоторых цистерн обнаруживаются селенофильные глобулы. В микроспорах кукурузы в этот период количество митохондрий резко снижено по сравнению с микроспорами пшеницы.

Основные структуры цитоплазмы вакуолизированной микроспоры злаков — мелкие митохондрии, аппарат Гольджи и ЭР, рибосомы, полисомы, различающиеся по размеру и часто связанные с мембранными структурами, сферосомы и разнообразные везикулы, образующие мультивезикулярные тела и преимущественно агрегулярный ЭР. С большой активности диктиосом можно судить по значительному числу везикул вокруг цистерн. Цитоплазма микроспоры содержит липидные образования (рис. 21).

В оболочке ядра микроспоры имеются многочисленные поры, местами ядерная оболочка расширяется, образуя небольшие выросты, наблюдается также непосредственный переход ядерной оболочки в каналы ЭР. В процессе развития ядра микроспоры организации пор меняется, что связано с передвижением различных веществ.

Изменения в микроспорах тесно связаны с образованием оболочки пыльцевого зерна и формированием единственной поры. У пыльцев злаков пора имеет кольцеобразный ободок, окружающий непроходимость, прикрытое крышечкой (оперкулюмом; рис. 15, 37). Оболочка и крышечка состоит из 2 слоев экзины: внешнего — склизны и внутреннего — пекизны, и интины, которая в районе поры значительно расширена в виде промежуточного тела (рис. 15, 37; 21). Основным компонентом интины — лектоцеллюлоза, экзины — стероидного, относящийся к классу терпеноидов. В ходе формирования микроспор и пыльцевых зерен возникают как количественные, так и качественные изменения в их оболочках. Сильное увеличение толщины экзины происходит в микроспорах в конце интерфазного периода, когда они значительно увеличиваются в размерах. Разные виды злаков характеризуются различным строением оболочки пыльцевого зерна.

Микроспоре и пыльце злаков присуща определенная полярность, возникающая на ранних стадиях развития микроспор и сохраняющаяся до стадии зрелого пыльцевого зерна. Она проявляется в наличии 2 полюсов: внешнего (паружного) — с порой, обращенной в сторону тапетума, и внутреннего — в полость гнезда (рис. 15, 10—36; 20, 1—10), в определенном положении ядра в микроспоре, в распределении цитоплазмы, оргanelл, включений и т. д. Определенное положение ядра в микроспоре и пыльцевом зерне может быть использовано в качестве ориентира при изучении их развития (например, движения клеток и ядер). Полярность зависит от ряда причин, в том числе от архитектуры пыльцевого зерна и самого пыльца. Она обуславливает в сильной степени ход развития пыльцевого зерна.

3. РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА

В колосе пшеницы на этом этапе наблюдается дифференциация всех цветков, однако только в 2 нижних цветках каждого колоска происходит образование пыльцевых зерен (рис. 22). Остальные колоски недоразвиты, и пыльцевые зерна в них не образуются.

Формирование пыльцевого зерна начинается с деления сильновакуолизированной микроспоры (рис. 15, 13—19; 20, 4—5). В результате первого дифференцирующего деления образуются генеративная (меньших размеров) и вегетативная (больших размеров) клетки (рис. 15, 19—22; 20, 7, 8). Особенность первого митоза в пыльцевом зерне злаков — одновременное образование клеточной перегородки. Электронно-микроскопическое исследование показало, что

образовывающаяся стенка состоит почти целиком из каллозы, которая сохраняется очень недолго (рис. 20, б). После исчезновения каллозы генеративная клетка оказывается ограниченной 2 плазмалеммами: своей и плазмалеммой вегетативной клетки. В начале развития пыльцевого зерна ядра вегетативной и генеративной клеток лежат рядом и по размерам, кроме ядрышек, не отличаются друг от друга. Объем ядрышка в ядре вегетативной клетки несколько больше, чем в генеративной. Эти клетки различаются ядерно-плазменными соотношениями. В цитоплазме вегетативной клетки пыльцевого зерна пигменты имеют амидоидный, крахмаловый, число разнообразных по форме митохондрий увеличивается, меняется их морфология. Встречаются и другие органеллы и структуры (рис. 23). Антарз Гольджи представлен 4—6 параллельными кистернами и мелкими пузырьками. По сравнению с микроспорами он малоактивен. Характерная особенность данной стадии развития пыльцевого зерна — быстрый рост органоидов и их связь с ЭР. Помимо органоидов в цитоплазме содержатся осмиофильные образования, лизосомоподобные структуры. Оболочка ядра вегетативной клетки имеет многочисленные поры, связь с ЭР наблюдается редко. На этой стадии развития пинна окончательно сформирована, плазмалемма образует в ее сторону глубокие инвагинации.

Генеративная клетка окружена мембраной (плазмалеммой), в которой находятся поры. В генеративной клетке кукурузы все органеллы находятся в полярной фазе развития и напоминают таковые меристематических клеток. Основными органоидами являются митохондрии, пластиды встречаются редко и представляют собой слабо развитые мембранные структуры без крахмала. Антарз Гольджи представлен в основном единичными диктиосомами. В генеративной клетке ржи содержатся митохондрии с хорошо развитой внутренней мембранной системой, трубчатый ЭР, диктиосомы и многочисленные свободные рибосомы. Микротрубочки появляются только в момент деления генеративной клетки. Пластиды отсутствуют.

Одна из интересных особенностей генеративной и вегетативной клеток злаков — их движение в пыльцевом зерне. В развитии пыльцевого зерна можно различить фазу девакуумизации, во время которой и происходит переключение клеток и их ядер в пыльцевом зерне. Ядро вегетативной клетки перемещается в район поры, тогда как генеративная клетка еще некоторое время остается на месте (рис. 15, 20, 21; 20, 7, 8; 24). При этом ядро вегетативной клетки сильно увеличивается в размерах. Значительно увеличиваются и ядрышки, число которых варьирует. После перемещения ядра вегетативной клетки в район поры начинается усиленный синтез цитоплазмы вегетативной клетки, в ходе которого вакуоль сильно уменьшается (рис. 15, 23, 28; 24), появляется крахмал. Генеративная клетка имеет диполоидную форму, размеры ее у разных злаков могут варьировать. Далее следует фаза движения генеративной клетки к поре (рис. 15, 22; 20, 9, 10; 24), начинающаяся с округления. Дойдя до внешнего конца пыльцевого зерна (где располагается пора), генеративная клетка отходит от оболочки и располагается вблизи ядра вегетативной клетки. В этот момент происходит интенсивный синтез цитоплазмы и образуются крахмал и вегетативной клетке; вакуоль постепенно уменьшается, хотя полностью не исчезает. Затем наступает новая фаза развития, во время которой генеративная клетка вновь удлинится и движется от поры. Ядро вегетативной клетки также отходит от поры, хотя и остается лежать некоторое время в пристенном слое цитоплазмы (рис. 15, 23—28; 24). Объем ядрышка в ядре вегетативной клетки достигает максимального размера в момент подхода генеративной клетки к вегетативной ядру и продолжает оставаться большим до анафазы в генеративной клетке (рис. 15, 23—28; 24). При этом в среднем наблюдается увеличение числа ядрышек во время деления генеративной клетки. Различия в объеме ядрышек вегетативной и генеративной клеток несомненно говорят о неравномерной интенсивности синтеза РНК в истинноотический период развития пыльцевого зерна.

Гаметогенез начинается с деления генеративной клетки (рис. 15, 25—31), в результате у всех злаков образуются спермии — клетки, которые имеют малое количество цитоплазмы, варьирующее у различных видов злаков. Форма спермиев с момента их образования и до попадания в пыльцевую трубку сильно меняется: сразу после деления они слегка вытянуты и имеют 2 конца, различающихся по форме (рис. 15, 31—36), а позже приобретают вытянуто-явериобразную форму.

По данным электронной микроскопии, ядро спермия состоит из электропрозрачной карисомы и заполнено плотно упакованным хроматином. Карисома содержит скопления гетерохроматина, рибосомных частиц и свободных форм РНК и ДНК в виде тонких нитей. Оболочка ядра имеет множество пор, связанных с ЭР.

Цитоплазма мужских гамет состоит из цитоплазмы, основных органоидов и митохондрий. Мембранная система во всех органоидах спермиев развита слабее, чем в генеративной клетке. Аппарат Гольджи также слабо развит, имеются другие структуры и включения. Спермии ограничены 2 плазмалеммами, одна принадлежит гамете, другая — вегетативной клетке. Спермии различных злаков различаются по содержанию пластид. Так, у риса они отсутствуют, а у кукурузы встречаются изредка.

Цитоплазма спермиев ржи содержит митохондрии, диктиосомы, свободные рибосомы, много микротрубочек.

Созревание пыльцевой зерны связано с образованием таких запасных веществ, как крахмал, белки и жиры, сосредоточенных в цитоплазме вегетативной клетки. Генеративная клетка и спермий отличаются от вегетативной клетки характером метаболизма, что находит свое выражение в числе органоидов и запасных веществ. В связи с этим особенно интересны работы по изучению роли последних, в частности липидов, каротиноидов (табл. 1, 2) и углеводов, в генезисе пыльника. У ячменя на стадии ранней профазы мейоза в слоевых стенках пыльника имеются пластиды с крахмальными зернами, причем в клетках эндосперма пластиды крупнее и преобладают в количественном отношении. Затасы крахмала используются в процессе развития микроспор и на стадии сформировавшихся двуклеточных пыльцевых зерен в слоевых стенках пыльника он отсутствует.

Таблица 1

Состав каротиноидов в пыльнике ячменя (мол. %; по Куряченко, 1985)

Слой пыльника	Каротин	Лютеин	Вискаротин	Нормоксантин	Заксантин	Антофоллин
						Каротинол
Профаза мейоза	9.2	72.1	12.8	3.6	2.6	9.86
2-клеточные пыльцевые зерна	34.1	20.4	19.6	10.0	7.9	1.96

Таким образом, развитие мужского спорангия характеризуется следующими особенностями: каждый микроспорангий имеет свою стенку, окружающую споронгенную ткань со всех сторон; развитие стенок гнезда пыльника происходит в центростремительном направлении: все слои стенок микроспорангия являются производными париетального слоя, который имеет двойное происхождение: таретум, как и средний слой, представляет собой конечный этап дифференциации париетального слоя.

Развитие пыльца злаков характеризуется целым комплексом специфических черт: одноклеточным расположением пыльцевых зерен в гнездах пыльника,

Жирнокислотный состав липидов в пылевых личинках (мол. %; по Кириченко, 1985)

Жирные кислоты	Средн. разнотч.		Жирные кислоты	Средн. разнотч.	
	приблиз. мол. %	2-критич. мол. %		приблиз. мол. %	2-критич. мол. %
Линолевая	0.3 ± 0.01	0.6 ± 0.15	Стеариновая	3.7 ± 0.51	4.9 ± 0.67
Мирисиновая	2.4 ± 0.16	3.4 ± 0.09	Олеиновая	5.2 ± 0.52	3.1 ± 0.61
Пентадециловая	1.5 ± 0.07	1.7 ± 0.25	Линоленовая	8.0 ± 0.97	3.4 ± 0.21
Пальмитиновая	20.0 ± 0.64	21.6 ± 0.09	Линоленовая	34.2 ± 0.42	42.6 ± 0.67
Гексадециловая	1.1 ± 0.07	1.0 ± 0.04	Арахидовая	3.5 ± 0.32	4.3 ± 1.25
Пальмитостеариновая	Следы *	Следы	Эйкозеновая	3.8 ± 0.07	2.5 ± 0.27
Пальмитотриолеиновая	3.0 ± 0.12	2.3 ± 0.38	Эйкозодиевая	2.3 ± 0.56	Следы
			Эйкозотриолеиновая	10.5 ± 0.87	8.6 ± 0.90

* Меньше 0.1 мол. %.

порами, обращенными в сторону тапстума, оригинальным образованием каллозных оболочек (гребней) и спорополленниковой оболочки, определенным сопряженным полярным движением и положением клеток и их ядер в пыльцевом зерне и т. д.

III. РАЗВИТИЕ ЗАВЯЗИ, СЕМЯПОЧКИ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

1. ЗАВЯЗЬ

Гинецей злаков разделяют на нижнюю фертильную часть — завязь и верхнюю стерильную — рыльце (рис. 25, 26). В завязи формируется гнездо, в котором развиваются семязачатки (семяпочки); завязь инвагинируется в виде меристематического бугорка, после чего начинается ее инвагинация (рис. 26, А, 2, Б, 4). Формирование и рост бугорка завязи происходят неравномерно, что приводит к дорсовентральности (асимметрии) ее строения с самого начала развития (рис. 26, А, 4, Б, 5, 6). Дорсальная сторона, обращенная к наружной шеечной чешуе, заметно разрастается, тогда как противоположная сторона растет медленнее (рис. 26). На самых ранних этапах развития клетки пыльника и других тканей в основании его завязи появляются отдельные клетки своеобразной формы, расположенные около прокамбияльного пучка (рис. 27, А, Б; 28, А). По мере их возрастания с развитием цветка и достигает максимума к моменту редукционного деления в мегаспороците. Эти клетки имеют от 2 до нескольких иногда слившихся ядер, т. е. деление идет без цитокинеза (рис. 26, Б). У кукурузы они могут делиться (рис. 28, Г), образуя на более поздних стадиях развития мелкие паренхимные клетки. По мере роста завязи «специфические» клетки оказываются все более удаленными от апекса (рис. 27, Б; 28, Б, Г). Положение их в завязи свидетельствует о том, что они являются клетками оболочки проводящего пучка. Их можно рассматривать как передаточные клетки, осуществляющие передвижение веществ от проводящего пучка к спорogenous клеткам. В дальнейшем в завязи образуется хорошо развитая проводящая система. Она представлена 4 пучками, 2 из которых (латеральные) идут в рыльце, а 2 (дорсальный и вентральный) заканчиваются в завязи (рис. 29, А, Б). Вентральный пучок (слившийся из 2) у пшеницы и кукурузы контактирует непосредственно с гипостазой, образующейся в нуцеллусе семязачатка (рис. 27, Б). На стадии зрелого зародышевого мешка за счет его разрастания клетки гипостазы сминаются, при этом проводящий пучок подходит к клеткам халазы, контактирующим с антиподами.

Сифорожаровская семяночка злаков состоит из относительно развитого нуцеллуса (мегаспорангий), 2 интегументов (покровы) и хикрониде (пильце-выход), образованного внутренним интегументом (эндосомой). Развитие завязи тесно связано с развитием семяночки — происходит ряд сложных морфогенетических преобразований. Формирование семяночки начинается с образования буторка, который возникает на брюшной стороне основания завязи (рис. 30, А). Морфологически семяночка у пшеницы выявляется, когда она располагается по отношению к основанию завязи под углом 45° , т. е. семяночка изначально занимает наклонное положение к основанию завязи. Дальнейший рост вентральной края завязи приводит к тому, что семяночка оказывается еще более сдвинутой в боковое положение (рис. 30, Б). В этот период дифференцируются интегументы: сначала формируется внутренний, а затем — наружный (рис. 26, Б, 8, 9). Для злаков характерно взаимно перпендикулярное расположение клеточных слоев в интегументах, что создает определенную прочность их строения. С момента образования внутреннего интегумента быстро разрастаются латеральные области стенки завязи, формирующиеся в допяти рыльца (рис. 26, Б, 8—14). В результате дальнейшего сопряженного развития нуцеллуса и интегументов микропиле семяночки оказывается перпендикулярно к основанию завязи. Этот процесс приводит к отклонению продольной оси нуцеллуса еще на $35—45^\circ$, т. е. общий поворот семяночки к передо составляет $80—90^\circ$ (рис. 30, Б; 32). Таким образом, изменение положения семяночки в завязи является результатом неравномерного разрастания как вентральной стороны завязи, так и самой семяночки, тогда как изменение ее формы и строения обусловлено в основном неравномерным ростом нуцеллуса и интегументов. Для злаков характерно образование плаценти-халазы — соединяющей семяночки с завязью, т. е. семяножка отсутствует. Плаценти-халаза располагается на вентральной стороне завязи (рис. 32).

Следовательно, развитие завязи и семяночки злаков идет очень специфично: отсутствует семяножка, имеется плаценти-халаза, характерно дорсоцентричное строение семяночки и завязи и т. д. Все это свидетельствует о сложности определения морфологического типа семяночки. Согласно имеющимся классификациям типов семяночки, ее можно назвать апрогнойной, поскольку ее микропиле обращено к основанию завязи. По строению она приближается к анакампидорной, однако в настоящее время ни одна из терминов, предложенных в литературе для обозначения типов семяночек, не отражает полностью ее строения и развития, положения в завязи.

Нуцеллус семяночки злаков различается по размерам у разных видов хлебных злаков. У кукурузы, пшеницы и ржи семяночка крассинуцеллатная, у ячменя занимает промежуточное положение между крассинуцеллатным и тегуинуцеллатным типами (рис. 27, Б; 31, 33). На самых ранних стадиях развития семяночки в период формирования археспория нуцеллус представлен однородными мелкими клетками. В процессе развития семяночки происходят специализация и дифференциация одних клеток нуцеллуса и антолиз других. В период метаспорогенеза в клетках нуцеллуса, прилегающих к метаспорам, появляются первые признаки деструкции. На стадии зрелого зародышевого мешка нуцеллус представлен эпидермой и разнотипными типами нуцеллярных клеток, образующих 2 зоны: слабо- и сильновакуолизированных клеток (рис. 33, А, Б). Клетки эпидермы имеют кубическую или столбчатую форму (рис. 33, Б), все стенки клеток пронизаны плазмодесмами, за исключением наружных, примыкающих к клеткам интегумента. Клеткам эпидермы нуцеллуса свойственны гомостомые ядра, митохондрии, пластиды, много свободных рибосом, небольшое количество диктиосом, гранулярный ЭР (рис. 33, В). На 5—6-е сутки после оплодотворения нуцеллус пшеницы представлен в основном эпи-

дермой, клетки которой значительно вакуолизированы и больше, чем клетки интегументов, сохраняют свою интегрированность и на последующих этапах развития семечки. У кукурузы клетки эндермы нуцеллуса делятся периклиально, образуя многослойный пучеллярный водничок. Все клетки нуцеллуса, расположенные под эндермой, как показали исследования, имеют извилистые контуры и соседствуют также многочисленными плазмодесмами. Клетки нуцеллуса, лежащие непосредственно под эндермой, слабовакуолизированы (рис. 33, А, Б); ЭР в них развит сильнее, чем в клетках эндермы, но число других органелл меньше. Обычно в латеральных частях зрелого зародышевого мешка на стадии первых делений эндосперма слабовакуолизированные клетки образуют несколько слоев, в халазальной части они формируют более массивную ткань (рис. 33, А). Увеличение и рост завязи протекает главным образом за счет делений, протекающих в халазальной части семечки (рис. 32).

За зоной мелких слабовакуолизированных клеток формируется зона нуцеллуса с сильновакуолизированными клетками. Они сосредоточены по всей периферии зародышевого мешка, контактируют непосредственно с ним и различаются по морфологии и структуре; в них происходит автолиз, т. е. разрушение всех компонентов клеток — образуется так называемая лизирующая зона нуцеллуса (рис. 33, 34). Сходный процесс наблюдается при образовании вакуолей на ранней стадии формирования зародышевого мешка (2–4-й стадии развития). На первых этапах автолиза в клетках лизирующей зоны нуцеллуса образуются перинуклеарные пространства. В этих клетках еще различаются плазмиды, митохондрии, диктиосомы, рибосомы, фрагменты ЭР и ядра (рис. 34, 35). По мере развития зародышевого мешка органеллы в этих клетках нуцеллуса исчезают, однако еще сохраняются остатки ядерного материала (рис. 34, В, Г). В пучеллярных клетках, примыкающих к зародышевому мешку на отдельных участках, разрушаются плазмалемма и клеточная стенка, в результате чего образуются цитоплазматические каналы между соседними клетками (рис. 36). В пучеллярной ткани, особенно в клетках, примыкающих к зародышевому мешку, обнаружено явление цитомиксиса (миграция ядер или его части, а иногда и цитоплазмы из клетки-донора в клетку-реципиент). Чаще всего миграция ядер происходит через цитоплазматические каналы (рис. 36, Б), но может идти и через разрывы в оболочке на месте плазмодесмы.

Итак, образование в лизирующей зоне перинуклеарных пространств, локальная дегенерация отдельных участков клеточных слоев и плазмалеммы, а также явление цитомиксиса свидетельствуют об автолизе нуцеллярных клеток. Этот процесс коррелирован с активной дифференциацией зародышевого мешка и структур, в нем образующихся.

Следует отметить, что автолиз не всегда заканчивается разрушением клеток, как показывают данные по развитию зародышевого мешка у кукурузы, в являясь лишь этапом в дифференциации отдельных структур и может приводить только к возникновению вакуолей. Характерно, что в клетках эндосперма, контактирующих с лизирующей зоной нуцеллуса, обнаружены митогенационные слои эндосперма и пашимы, обращенные в сторону этого комплекса (рис. 34, А).

Указанные изменения в строении клеток нуцеллуса, а также морфология клеток эндосперма, граничащих с нуцеллярным комплексом, позволяют рассматривать пучеллярные клетки как секреторные или передаточные. Они несомненно играют большую роль в транспорте веществ к развивающимся эндосперму и зародышу.

3. МЕГАСПОРОГЕНЕЗ

Археспорий. Мегаспороцит. Перед образованием гаметофита в субэпидермальном слое апикальной части пучеллуса шишечки дифференцируется одна археспориальная клетка (рис. 37, 1 б) — конечная из уже существующего ряда клеток, расположенных вдоль полярной оси пучеллуса (гипостазы). Клетки, находящиеся около гипостазы, также имеют определенную ориентацию, указывающую на связь с клетками капазальной части семязпочки (рис. 37, 6—1б). Образование археспория сопровождается увеличением размеров клетки, числа оргanelл и мембранных систем. Археспориальная клетка дифференцируется в мегаспороцит — материнскую клетку мегаспор (рис. 37, 4—б; 38; 39, А, Б). В начальной стадии развития мегаспороцит мало отличается от археспориальной клетки. Далее он увеличивается в размерах и у большинства злаков в профазе мейоза I принимает характерную для него цилиндрическую форму (рис. 37, 6—9; 38, 1—2; 39, А). На поперечном срезе мегаспороцит имеет звездообразную форму, в нем четко выражена полярность: в апикальной части в слабовакуолизированной цитоплазме располагаются пластиды, митохондрии, ЭР и другие оргanelлы, в базальной цитоплазма более вакуолизирована и оргanelлы в ней единичны (рис. 39, Г). В профазу мейоза I ядро мегаспороцита имеет большое ядрышко, прикрепленное к прерывистой ядерной оболочке. Стенка мегаспороцита отличается по ультраструктуре от стенок прилегающих к нему нуцеллярных клеток; в ней много фибриллярного материала и каллозоподобного вещества, которое сосредоточено главным образом в апикальной стенке мегаспороцита (рис. 39, Б, В). В апикальной части мегаспороцита обнаружено большое количество ЭР. В базальной стенке мегаспороцита имеются плазмолеммы (рис. 39, В). Пластиды и многочисленные митохондрии имеют типичную для них округлую форму. В отличие от соседних нуцеллярных клеток строение митохондрий упрощено, кристы редкие и обычно периферические (рис. 39, В). В процессе развития зародышевого мотка обычно наблюдаются изменения структуры митохондрий, а в нуцеллусе кукурузы они практически не меняются. Пластиды, в которых нет ламелл (лейкопласты), сходны с пластидами окружающих мегаспороцит клеток пучеллуса. Отмечена низкая концентрация рибосом в профазе мейоза I мегаспороцита.

Особенностью развития мегаспороцита является образование в нем участков литической активности, в которых обнаруживаются липидные тела и другие компоненты цитоплазмы. Мейоз в мегаспороците у большинства злаков длится несколько дней: мегаспороцит при этом характеризуется высокой биосинтетической активностью (интенсивное накопление крахмала и других включений). В результате мейоза I образуется диада, в которой капазальная клетка больше, чем апикальная (рис. 37, 9—11; 38, 2, 3), в результате мейоза II, также дивизиона, тетрада мегаспор (рис. 37, 12). У злаков тетрады обычно линейные, но встречаются и другие типы. У кукурузы отмечены случаи незавершенности делений в мейозе, вследствие чего возникает триада мегаспор (рис. 38, 3—7; 40, А—В). Мегаспоры характеризуются высоким содержанием рибосомальной РНК и сахарных белков, что свидетельствует о высокой активности происходящих в них процессов. В строении оболочки (каллозоподобной) и в составе оргanelл и их концентрации в цитоплазме только что образовавшихся мегаспор видимых различий не наблюдается. Однако вскоре после деления количество каллозы увеличивается в стенках нефункционирующих мегаспор, что видно по интенсивности ее флуоресценции, и уменьшается в функциональной мегаспоре — до уровня слабой флуоресценции нуцеллярных клеток (рис. 40, В). Большинство исследователей считают, что каллозосодержащая оболочка функционирует как молекулярный фильтр и несомненно связана с биосинтезом в развивающихся спорогенных клетках.

Имеющиеся данные также говорят о том, что каллоза способствует определенной изоляции спорогенных клеток друг от друга. Универсальность этого процесса при мега- и микростороженке у злаков и других цветковых растений указывает на существенную роль каллозы и других продуктов, входящих в состав оболочки, при образовании гаметофитов.

4. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Развитие зародышевого мешка у всех злаков обычно происходит из халы залповой мегаспоры. 3 верхние мегаспоры дегенерируют на определенном этапе развития семязпочки. Материнская клетка зародышевого мешка претерпевает значительные изменения как по форме, так и по размерам. Процесс образования функционирующей мегаспоры характеризуется изменением положения стенок в апикальной части всех клеток мегаспор от линейных поперечных к куполовидным (рис. 40, А - В). Функционирующая мегаспора имеет определенную полярность: расположение ядра в халазальной части и специфическое распределение оргanelл и вакуолей (рис. 40, Г). В мегаспоре увеличиваются концентрации рибосом, достигающая уроога расположенных рядом пучковых клеток, а также количество ЭР. В функционирующей мегаспоре присутствуют разнообразные по структуре в связи с их редифференциацией митохондрии. Накопление числа пластид происходит за счет их деления. Форма пластид может быть чашевидной или удлинённой. В некоторых из них имеются масляные крахмальные зёрна. В функционирующей мегаспоре по сравнению с мегаспорой число увеличивается число участков литической активности, которые в дальнейшем сливаются в лизирующий комплекс. Из него образуется центральная вакуоль или вакуоли и плотный когломерат осеинофильных глобул и остатков мембран, что особенно характерно для стадии 2-ядерного зародышевого мешка, образующегося в результате первого деления мегаспоры. Плазмодесмы в оболочке мегаспоры встречаются крайне редко, в ее халазальной части. В стенках нефункционирующих мегаспор плазмодесмы отсутствуют.

В процессе развития одноклеточного одноядерного зародышевого мешка происходит дегенерация остальных, нефункционирующих мегаспор, проявляющаяся в отхождении плазмалеммы от стенки и в деструкции цитоплазмы и оргanelл. В процессе разрушения наблюдаются различные изменения и в ЭР (рис. 41). У всех злаковых зародышевый мешок сначала разрастается в сторону микропиля, в результате чего происходит сближение остатков 3 нефункционирующих мегаспор (рис. 37, 14; 38, 9; 41, А; 43), в последствии — в направлении халазы. Следует подчеркнуть, что дегенерирующая мегаспора, контактирующая с зародышевым мешком, сохраняет свою целостность дольше всех и на стадии 2-ядерного зародышевого мешка в ней видны еще различные структуры (рис. 41, А). Вероятно, что свидетельствует о значительной роли лизирующих мегаспор в развитии зародышевого мешка.

Клетки 2-ядерного зародышевого мешка (рис. 37, 14; 38, 9; 41, А) характеризуются наибольшим числом рибосом, пластид и митохондрий. Последние дифференцированы, с хорошо развитыми кристами, они по-прежнему активны. По сравнению с предыдущей стадией в зародышевом мешке значительно увеличивается количество ЭР, представленного треугольными формами. На более поздних стадиях его развития гранулярный ЭР не обнаружен. В стенке 2-ядерного зародышевого мешка видны единичные плазмодесмы. Дегенерация пучковых клеток, прилегающих к зародышевому мешку, в это время значительно усиливается. В результате второго деления образуется 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 37, 15; 38, 10). Дегенерирующие мегаспоры на этой стадии представлены компактной массой (рис. 37, 16; 42). К этому времени семязпочка сильно разрастается, края внутреннего интегу-

менты смыкаются, образуя кинорисие (рис. 37, 18). В результате быстрого роста 4-ядерный зародышевый мешок пшеницы почти достигает эгидермы нуцеллуса, а у кукурузы — нуцеллярного колпачка. В 4-ядерном зародышевом мешке ядра симметрично (по 2) располагаются на полюсах. В центральной части зародышевого мешка имеется большая центральная вакуоль литического происхождения; на этой стадии она достигает максимума развития (рис. 42). Более мелкие вакуоли имеются также в халазальной части зародышевого мешка. Клеточная стенка зародышевого мешка на этой стадии развития несколько утолщается. Очень редко в ней выявляются плазмодесмы. Органеллы больше не делятся, имеют сферическую форму. Кресты в митохондриях наблюдаются редко. Пластиды содержат мелкие крахмальные зерна, в цитоплазме много штерол ЭР. Таким образом, клетка 4-ядерного зародышевого мешка характеризуется наибольшим его ростом, образованием центральной вакуоли и снижением биосинтетических процессов.

В результате третьего деления образуется 8-ядерный зародышевый мешок (рис. 38, 11) — ценоцит, имеющий 2 полюса, в каждом из которых по 4 ядра. Ультраструктурные исследования выявили, что основную его часть занимает центральная вакуоль, почти свободная на этой стадии развития от детегерирующих остатков литического комплекса (их можно обнаружить только в отдельных областях по периферии центральной вакуоли). При развитии одно из ядер каждого полюса движется к центру зародышевого мешка, после чего в нем начинается процесс клеткообразования. Таким образом, в результате сложных морфогенетических преобразований халазальной функционизирующей мегаспоры формируется 7-клеточный зародышевый мешок,⁶ состоящий из яйцовой аппаратуры, центральной клетки с 2 ядрами и 3 антипод (рис. 37, 19; 38, 12). Итак, развитие зародышевого мешка у злаков идет по Polygonum-типу. В результате дальнейшей дифференциации и специализации клеток формируется зрелый зародышевый мешок,^{7*} варьирующий у разных видов злаков по размеру, форме, положению и сегментации, а также по характеру строения его элементов (рис. 37, 17—19; 38, 13; 43). В синергидах локализуется цитоплазматический аппарат, число антипод увеличивается, в цитоплазме всех клеток происходят изменения, в частности появляется много лейкопластов с крахмальными зёрнами в яйцеклетке, центральной клетке и т. д. Все клетки зародышевого мешка имеют определенную полярность, расположение цитоплазмы и органелл.

ЯЙЦЕВОЙ АППАРАТ

В зрелом зародышевом мешке яйцевой аппарат обычно состоит из яйцеклетки и 2 синергид (рис. 38, 13; 43, А, Б; 45, А—В), которые лежат над яйцеклеткой у самого входа в зародышевый мешок. Основания имеют зубчатые выросты и литчатый аппарат. Последний представляет собой выросты оболочки базальной части синергид (рис. 45, А). Апоикальные концы синергид опускаются внутрь зародышевого мешка, своими краями как бы охватывая яйцеклетку, и ограничены лишь плазмалеммой. Изучение структуры синергид выявило, что в их апоикальной части располагаются в основном вакуоли, а в базальной — ядро. Вокруг ядра, а также между ним и литчатым аппаратом сосредоточены крупные митохондрии, пластиды (без крахмала), мелкие липидные тела, хорошо развит ЭР (рис. 45, Б). Ядро синергид крупное, сильно хроматизированное, содержит у разных видов разное число ядершек. Яйцеклетка у всех злаков лежит ниже синергид, смещена несколько в сторону и вдаётся в центральную клетку. Форма и размеры ее варьируют у разных

⁶ В таком зародышевом мешке заключены клеткообразование и дифференцировки все его основные элементы.

^{7*} Такой зародышевой мешок «готов» к оплодотворению, все его элементы специализированы.

видов. Яйцеклетки свойственны полярность, отличная от таковой у синергид, — ядра располагаются в апикальной, а вакуоли в основном сосредоточены в базальной части клетки. Вокруг ядра в наиболее плотной цитоплазме локализовано значительное число органелл. Митохондрий в яйцеклетке значительно больше, чем в других клетках зародышевого мешка, пластид меньше, чем митохондрий, они разнообразны по форме и многие из них имеют крахмал; диктиосомы редки, но хорошо сформированы. Имеются липидные тела и ряд других включений (рис. 45, Б). Ядро сильно хроматинизировано. Тип хроматизации ядер у разных видов злаков различен. Число ядрышек в ядре может быть довольно большим, что говорит о высокой метаболической активности этих ядер. В состоянии интерфазы яйцеклетки, которое длится обычно несколько дней, происходят значительные морфогенетические изменения, в частности меняются число и состав органелл, а также изменение состояния и увеличение размеров ядрышек. Оболочка яйцеклетки, так же как и у синергид, имеется в базальной части, в апикальной — представляет лишь плазмалемму. Все клетки яйцевого аппарата имеют гаплоидный набор хромосом, в результате последующего оплодотворения яйцеклетки образуется диплоидная зигота.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ КЛЕТКА

Центральная клетка — самая большая и вакуолизированная клетка зародышевого мешка (рис. 43, А, Б). Обычно в ее центре в густой вязкой цитоплазме расположены 2 полярных ядра. У большинства видов злаков в зрелом зародышевом мешке полярные ядра не сливаются, хотя у некоторых форм кукурузы отмечены случаи их слияния до оплодотворения. Большинство органелл в плотной цитоплазме расположены главным образом вокруг полярных ядер. Они представлены многочисленными митохондриями, диктиосомами, полисомами, мезокулерными образованиями ЭП и включениями. Пластиды с высоким содержанием крахмала также сосредоточены в основном вокруг ядер. Форма и величина ядрышек меняется в процессеogenesis центральной клетки. Как правило, ядрышки увеличиваются в размерах. В периоды интерфазы и тройного слияния происходит изменение не только формы ядрышек, но и их состояния. Вероятно, это является показателем высокой синтетической активности: центральной клетки и первичной клетки эндосперма и связано с накоплением РНК и синтезом белка в цитоплазме. Данные по другим видам растений также говорят о том, что центральная клетка характеризуется максимальной синтетической активностью, что обусловлено функционированием белоксинтезирующей системы. В полярных ядрах у пшеницы и ржи отмечается много дополнительных ядрышек, что также свидетельствует о высокой активности полярных ядер (рис. 44). Центральная клетка диплоидна, после ее оплодотворения образуется триплоидный эндосперм. Высокая метаболическая активность центральной клетки и эндосперма во многом обусловлена их трофической функцией в зародышевом мешке.

АНТИПОДЫ

Число и форма антипод в зрелом зародышевом мешке у разных видов хлебных злаков варьируют. Если в сформированном зародышевом мешке их обычно бывает 3, то в зрелом их насчитывается более 10 (рис. 45, А, Б). Число антипод, таким образом, увеличивается и период «созревания» зародышевого мешка (т. е. до оплодотворения). Однако процесс деления в антиподах у некоторых видов злаков наблюдается во время развития зародыша и эндосперма; в этих случаях число антипод может достигнуть 100 и более (например, у некоторых сортов кукурузы). В большинстве случаев число их

разрушение отмечается к 10--15-м суткам после опыления. У отдельных сортов кукурузы антиподы сохраняются и в зрелой зерновке.

Очень часто антиподальный аппарат злаков характеризуется тем, что в его клетках происходят как хитиз, так и эндомитоз, поэтому антиподальные клетки в стадии зародышевом мешке различаются по величине, форме и строению ядер; для многих из них характерно образование полиплоидных хромосом. Обнаружено, что у тех сортов кукурузы, у которых антиподы сохраняются в зрелой зерновке, они представляют собой гаплоидную массивную ткань; клетки ее содержат крахмал и мало отличаются от лежащих рядом клеток эндосперма. Интересной особенностью развития такой антиподальной ткани является образование в ней эгидермы, не содержащей крахмала.

Исследователи, занимающиеся эмбриологией кукурузы, полагают, что существуют различные способы возникновения антипод у разных форм: образование гаплоидных антипод, формирующихся без аномалии митоза, и гетерогенных, где этот митоз карушкен. Этими авторами объясняют разную продолжительность существования гаплоидной и полиплоидной антиподальной ткани в зрелой зерновке кукурузы. В сильновакуолизированных антиподах обычно нет той структурной поляризации, которая обнаружена в клетках яйцевого аппарата. Ультраструктурное изучение антипод злаков выявило многочисленные оргanelлы: митохондрии, диктиосомы, осмиофильные глобулы и хорошо развитый ЭР. Пластиды антипод немногочисленны и содержат незначительное количество крахмала (ячмень, пшеница).

Антиподы в отличие от клеток яйцевого аппарата имеют клеточную оболочку. У некоторых клеток антипод, расположенных в непосредственном контакте с клетками нуцеллуса, образуются выросты различной формы и папиллы (рис. 34). У антипод пшеницы благодаря инвагинациям клеточные оболочки имеют извилистые очертания (рис. 46, Б). У ячменя в стенках антипод, граничащих друг с другом, обнаружены поры, за счет чего формируется антиподальная ткань, представляющая собой клеточный синцитий.

Данные по ультраструктуре оболочки антипод, а также синергид (рис. 45, Б) позволяют рассматривать их как передаточные клетки, т. е. участвующие в короткодистантном межклеточном транспорте. Хорошо развитая система ЭР, представленная извилистыми цистермами, свидетельствует об участии антипод в синтезе веществ белковой и углеводной природы. Полиплоидные полинуклеотидные ядра, содержащие большое количество хроматина, несколько ядерных и нуклеолярных инвагинаций ядерной мембраны (рис. 46, Б), также подтверждают высокоактивное состояние антипод. Все сказанное выше позволяет считать, что антиподы представляют собой один из элементов сложной проводящей системы семязачатка, завязи, колоска, колоса и растения в целом. Они осуществляют связь между зародышевым мешком и развивающимся в нем зародышем и всей завязью и на более поздних стадиях развития зерновки.

Роль антиподального комплекса в развитии зерновки велика; его топографическое расположение, различное число антипод, разный способ их образования, разное время полной дегенерации показывают, что этот процесс видоспецифичен и обусловлен всем ходом событий, происходящих при развитии эмбриональных структур, развивающихся в тесной взаимосвязи и представляющих собой сложную интегрированную систему, обеспечивающую в конечном итоге нормальное развитие хлебного зерна.

ОБОЛОЧКА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Элементы зародышевого мешка окружены оболочкой на протяжении всего процесса развития вплоть до образования в нем зародыша и эндосперма. Это подтверждается данными по выделению зародышевых мешков злаков путем мацерации семязачатков. Структура оболочки зародышевого мешка является

дискуссионным вопросом. Некоторые авторы полагают, например, что стенка зрелого зародышевого мешка кукурузы состоит из тонкого внутреннего слоя — стенки ранее функционирующей мегаспоры и наружных слоев оболочки — тонких ламелл, прижатых друг к другу, — остатков клеточных стенок нуцеллуса, разрушенных и растопутых разрастающимися зародышевыми мешком. В процессе развития клеточная оболочка претерпевает значительные изменения. На стадии формирования ядерного эндосперма у пшеницы оболочка зародышевого мешка образует многочисленные выросты, формирующиеся на ее внутренней поверхности, т. е. направленные в сторону центральной вакуоли. Морфология выростов полисахаридной оболочки зародышевого мешка сходна с морфологией так называемых секреторных лунок, обычно появляющихся в клетках в момент формирования клеточных оболочек. Максимального развития выросты оболочки зародышевого мешка у пшеницы достигают к моменту формирования первых слоев эндоспермальных клеток (рис. 47); далее они не обнаруживаются.

Особенность развития оболочки зародышевого мешка — отсутствие в ней плазмодесм, связывающих зародышевой мешок с клетками нуцеллуса. Нужно отметить, что у кукурузы и ячменя в хламидальной части зародышевого мешка на ранней стадии его развития были обнаружены единичные плазмодесмы. Стрессе оболочки зародышевого мешка исследованных злаков (пшеница, ячмень, кукуруза) сходно по структуре с оболочкой передаточных клеток, основная функция которых — короткодистантное передвижение веществ.

Анализ строения клеток семязачатка, завязи и зародышевого мешка показывает, что в процессе их развития происходят различные сложные морфогенетические преобразования, связанные с транспортом веществ. На всех этапах развития системы завязь—семязачаток—зародышевый мешок он осуществляется у растений разными структурами (тканью, передаточные клетки, проводящая система и т. п.). Координация всех сложных метаболических процессов, происходящих в зерновке, приводит к нормальному формированию полноценного хлебного зерна.

IV. ОПЫЛЕНИЕ И ОПОДОТВОРЕНИЕ

Разные виды хлебных злаков различаются типами цветения (хизмогамный, ктисмогамный и др.) и его характером (взрывчатый, порционный). Продолжительность цветения колоса обуславливается видом: так, у многоцветковой пшеницы в Ленинградской обл. цветение колоса продолжается 7—8 сут (рис. 48), у 1—2 цветковых — 2—3 сут. Тип и характер цветения в значительной степени зависят от экологических условий. Разные виды злаков характеризуются различным механизмом раскрытия цветка. У пшениц преобладает лодукарный тип (рис. 48, 3), в случае отсутствия опыления происходит вторичное раскрытие цветка за счет разрастания завязи — оварийный тип. Продолжительность раскрытия цветка у разных видов пшениц различная и колеблется от 5 до 30 мин.

Оплодотворение — сложный процесс, включающий в себя 2 основные фазы — протамную (от попадания пыльца на рыльце до прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) и двойное оплодотворение.

Протамная фаза. Прорастание пыльца происходит в результате взаимной активации пыльца и рыльца. Обычно оно начинается на рыльце злаков через несколько минут после опыления (рис. 49, 50). Для каждого вида злаков существуют оптимальные условия (влажность, температура), необходимые для прорастания пыльцевых трубок; так, для пшеницы в условиях Ленинградской обл. это 14—20 °С при влажности 80—90 %. Прорастание пыльца

происходит выпячиванием через аперттуру (пору) интины и дальнейшим ее разрастанием, в результате чего образуется пыльцевая трубка (рис. 49, А; 50, А, Б). В нее переходят спермий и ядро вегетативной клетки, которое обычно остается в цитоплазматическом черве и дегенерирует, что подтверждено электроно-микроскопическими исследованиями по ячменю (рис. 49, А; 50, В, Г). Размеры пыльцевых трубок варьируют у разных видов злаков (рис. 51). Пыльцевая трубка растет в тканях рыльца и столбика, раздвигая при этом плотно сомкнутые клетки проводниковой ткани, что приводит к деформации последних, а при массовом прорастании — к разрушению многих клеток (рис. 49, А; 50, А). В семязачатке кукурузы обнаружен секрет (дающий положительную реакцию на белки, декстриновые полисахариды) в межклеточных проводниковой ткани после опыления, а также в области микропиле и кунцеллусе до опыления. Вероятно, он участвует в регуляции роста пыльцевых трубок и их трофике, что дает возможность регулировать число пыльцевых трубок, необходимых для оплодотворения. Рост пыльцевой трубки осуществляется в основном за счет ее кончика, в котором идет синтез веществ. На некотором расстоянии от него в цитоплазме пыльцевой трубки сосредотачиваются оба спермия и ядро вегетативной клетки. Такие исследования цитоплазмы пыльцевой трубки обнаруживают в ней многочисленные пластиды, осmioфильные глобулы и другие включения. Кроме того, в цитоплазме выявлен фибриллярный материал, наличие которого, возможно, объясняет движение ядра вегетативной клетки и спермиев у злаков. Известно, что любые формы движения связаны с существованием микрофибрилл и микрофиламентов, в состав которых входят белки актомиозинового типа. По мере роста пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика спермии претерпевают изменения как по форме, так и по структуре (рис. 49, 50); у пшеницы в пределах каждой пары спермиев обычно различаются размеры и формой. Чаще они представлены ленто- или червеобразными, слабо или сильно скрученными в виде спирали структурами. Спермии разнохромосомных видов полиплоидного ряда имеют различия по размерам и строению (рис. 51).

Семязачатка у пшеницы по положению в завязи апогизмат, и путь пыльцевых трубок от рыльца до микропиле довольно длинный. На столбике пыльцевые трубки подымаются к завязи, проходя между ее стенкой и наружным интегументом; затем они достигают внутреннего интегумента, образующего микропиле, через которое пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок (рис. 49, Б). Как в завязь, так и в зародышевый мешок могут входить не одна, а несколько пыльцевых трубок.

Двойное оплодотворение (сингамия* и тройное слияние**). Входя в зародышевый мешок, пыльцевые трубки выделяют свое содержимое в синергиды, при этом одна из них или обе разрушаются (рис. 52, 53). Процесс дегенерации спермиев происходит в течение длительного отрезка времени и они сохраняются еще на стадии проэмбрио. Ядра синергид распадаются на отдельные структуры, имеющие сходство с мужскими гаметами; часто их принимают за спермии дополнительных пыльцевых трубок. Обнаружить спермий первой пыльцевой трубки трудно (рис. 52, А) из-за быстроты излияния содержимого пыльцевой трубки в окружающую ее среду яйцевым аппаратом в центральной клетке зародышевого мешка, откуда спермий «расходится» в противостоющих направлении. Через 30—40 мин спермий пшеницы попадает в цитоплазму обеих клеток (рис. 54, 1). После проникновения в яйцеклетку спермий в течение 1 ч находится в ее цитоплазме, что дает возможность проследить все дальнейшие фазы его изменений (рис. 54, 1, 2; 55, А). По пути к ядру яйцеклетки, находящейся в интерфазе, в спермиех становится отчетливо виден их хромати-

* Сингамия — объединение спермия с ядром яйцеклетки.

** Тройное слияние — объединение спермиев с содержимым ядрами центральной клетки.

зация. Цитохимическое изучение процесса оплодотворения у ячменя выявило, что в ядре яйцеклетки после его контакта со спермием происходят большие структурные перестройки. Ослабляются связи ДНК с белками и усиливается связь с липидными компонентами и, вероятно, с ядерной мембраной. Хроматин деконденсируется, переходит в диффузное состояние; только после такой перестройки начинается процесс объединения ядер гамет.

У ячменя спермий имеет 2 явно различающихся по форме конца: широкий конец более рыхлый, чем узкий. Потружение спермиев и деспирализация его в ядре яйцеклетки, как правило, начинаются с широкого конца, теряющего свой очертания, что особенно явственно наблюдается при слиянии второго спермиев с полярными ядрами (рис. 53, Б). Весь процесс объединения спермия с ядром яйцеклетки занимает 5-6 ч (рис. 54, 3-7). В этом процессе хроматин спермия постепенно деспирализуется, выявляются одно или 2 ядрышка, которые сливаются с женским ядрышком, а иногда остаются необъединенными (рис. 54, 7, 8).

Электронно-микроскопические исследования у некоторых ферм ячменя показали, что спермий имеет плотное ядро, окруженное цитоплазмой. Последняя содержит органеллы, в основном митохондрии, диктиосомы, рибосомы, ЭП, липидные тела и маленькие вакуоли (см. рис. 127). Слияние спермиев с яйцеклеткой и центральной клеткой начинается с контакта цитоплазматических мембран. Попадая в женские клетки, спермии теряют свою цитоплазму, причем никаких различимых органелл спермиев не обнаружено. Вероятно, при слиянии мужская цитоплазма не входит в яйцеклетку. Слияние ядер спермия с ядром яйцеклетки с полярными ядрами происходит после контакта ядерных мембран и образования мостиков между ними. После окончательного слияния спермия с ядром яйцеклетки зигота длительное время находится в интерфазном периоде, продолжаясь у пшеницы 16-18 ч. В ядре зиготы нельзя отличить мужской хроматин от женского, и поэтому в профазу зиготы выступает как единое целое (рис. 54, 9; 55 - 60).

Процесс погружения спермия в ядро центральной яйцеклетки сходен с таковым в яйцеклетке, но протекает значительно быстрее (рис. 54, 1-3; 55, Б). Если в цитоплазме яйцеклетки спермий пшеницы находится около 1 ч, то в цитоплазме центральной клетки - 15-30 мин. Как уже отмечалось, полярные ядра, как правило, до оплодотворения облизаны, но не слиты. С началом контакта спермия с полярными ядрами происходит их быстрое объединение, вследствие чего между ними можно наблюдать цитоплазму центральной клетки, которая затем дегенерирует (рис. 54, 4; 55, Б). Наличие цитоплазматических «связей» может служить показателем начала объединения полярных ядер, которое полностью еще не завершилось. Процесс их объединения со спермием происходит за 1,5-2 ч. У пшеницы через 2-3 ч после оплодотворения, как правило, он уже закончен и в интерфазе видно ядро. Особенности этого процесса в центральной клетке - отсутствие объединения мужских и женских ядрышек в полярных ядрах и разделение (асинхронное) вступающие спермий в профазу внутри первичного ядра эндосперма (рис. 54, 5; 55). Полное объединение хроматина спермия и полярных ядер центральной клетки происходит в метафазе (рис. 54, 6; 55, Б). Этот феномен асинхронного преобразования хроматина мужских и женских гамет во время оплодотворения у некоторых видов растений, в том числе и злаков, является общеполовостическим. Некоторые исследователи объясняют его разными темпами прохождения мужскими и женскими гаметами различных периодов (G_1 , S, G_2) митотических циклов.

Темп прохождения сингамии и тройного слияния неодинаков. Вероятно, дело в разных условиях, существующих в яйцеклетке и центральной клетке. В полярных ядрах в момент контакта со спермием хроматин находится в диффузном состоянии, поэтому не происходит сложных перестроек, как в яйцеклетке, и процесс объединения совершается быстро. По-видимому, разная ско-

рость процесса объединения спермий с женскими ядрами зависит также от плоидности клеток: яйцеклетка имеет гаплоидный набор хромосом, а центральная клетка — диплоидный. Различные размеры и строение этих 2 клеток обуславливают также и то, что у них и период интерфазы разной длительности: в зиготе — около 17—18 ч, а в первичной клетке эндосперма — всего 0,5—1 ч. Переход покоя зиготы характеризуется значительными изменениями структур интерфазного ядра и цитоплазмы, что проявляется в заметном росте зиготы и ее ядра, в характере вакуолизации, в почти полном исчезновении крахмала в амилопластах, в изменении распределения митохондрий и других оргanelл. В первичной клетке эндосперма в отличие от зиготы в период короткой интерфазы не происходят такие изменения: присутствуют пластины с крахмальными зернами и т. п. Различная продолжительность интерфазы и этих клеток объясняется, вероятно, разным характером процессов их дедифференциации. Как было отмечено ранее, половые клетки являются высокоспециализированными, а зигота, вступающая в митоз, характеризуется скорее приликами, присущими меристеме, и в определенном смысле т о т и п о г е н н а (рис. 56). В интерфазный период происходит сложнейшие морфоструктурные преобразования, в результате которых «стерится» специализация, присущая половым клеткам. Сравнительное электронно-микроскопическое изучение цитоплазмы яйцеклетки у кукурузы до и после оплодотворения выявило исчезновение поляризации оргanelл, формирование агрегатов рибосом, увеличение числа митохондрий и глатист в зиготе и изменения их внутренней организации свидетельствуют об интенсификации метаболической активности. Разный период покоя в зиготе и первичной клетке эндосперма у некоторых представителей цветковых растений, вероятно, можно объяснить также различным строением этих клеток, которые в свою очередь обусловлены исходным строением семязачек, завязи и цветка в целом.

Процесс двойного оплодотворения у всех класовых злаков происходит сходным образом (рис. 57—60). Различия касаются типов, форм, размеров и строения половых клеток. Так, у кукурузы в зародышевом мешке спермии имеют округлую, несколько вытянутую форму (рис. 57, б), у пшеницы и ржи все половые клетки значительно меньших размеров, чем у пшеницы.

Таким образом, процесс двойного оплодотворения у злаков идет по и р е м ю т о т и ч е с к о м у типу, т. е. объединение половых ядер происходит до митоза. Следует отметить, что объединение спермий с поллярными ядрами центральной клетки не соответствует классическому премитотическому типу. Первый этап, т. е. объединение спермий с ядрами центральной клетки, происходит до митоза, что соответствует премитотическому типу. Второй этап, т. е. объединение мужского и женского хроматина, не происходит до митоза, поскольку хроматин спермий вступает в профазу раньше, чем хроматин поллярных ядер. Полное их объединение происходит в метафазе.

Исходя из этого, можно полагать, что в центральной клетке объединение половых гамет, вероятно, правильнее отнести к промежуточному типу оплодотворения, а весь процесс двойного оплодотворения охарактеризовать все же как премитотический.

Соприженность процессов сингамии и тройного слияния. Несмотря на различие темпов сингамии и тройного слияния, имеется корреляция в их прохождении. Определенному состоянию яйцеклетки и зиготы всегда соответствует определенное состояние поллярных ядер и эндосперма (рис. 54, 59). Так, через 3 ч после опыления в первичной клетке эндосперма пшеницы наступает профазы, а в яйцеклетке происходит объединение спермий с ядром яйцеклетки (рис. 54, б). Через 7 ч после опыления зигота находится в локусе, а в эндосперме прошло первое деление. Эта корреляция мало подвержена влиянию внешних факторов и практически от них не зависит, т. е. **детерминирована**. Естественно, что имеется определенная асинхронность колебания во времени и процессе двойного

оплодотворения. Скорость протекания эмбриологических процессов в целом зависит от внешних условий, поэтому процесс двойного оплодотворения может либо замедляться, либо ускоряться. Нарушение сопряженности процессов сингамия и тройного слияния (рис. 61) может проявляться при экстремальных условиях, что часто вызывает аномальное развитие зародыша и эндосперма.

V. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША

Оплодотворенная яйцеклетка — **зигота** — образует в результате слияния гаплоидных гамет (см. рис. 55—58). Она представляет собой одноклеточный зародыш — **новый растительный организм (спорофит)** — на самой ранней стадии развития. В результате многочисленных делений и сложных морфологических преобразований он становится высокоорганизованным индивидуумом. Зигота — полерная интегрированная система с высокой метаболической активностью, что подтверждается световыми и электронно-микроскопическими исследованиями, выявившими в ней пластиды с крахмальными зернами, многочисленные митохондрии, рибосомы, ЭР и различные включения (осмиевые фиксаты, глобулы и т. д.). После оплодотворения зигота вступает в интерфазу (дикуя), во время которого в ней происходит сложные преобразования (подробнее см. раздел «Опыление и оплодотворение»).

Среди однодольных растений зародыш злаков выделяется формой и строением (рис. 62). Такие специфические органы, как щиток, колесоник, мезокотиль, coleoptila, хорошо сформированный эпикотиль, лигула, характерны только для зародышей представителей сем. *Poaceae* (*Gramineae*). В литературе высказываются различные взгляды на морфологическую природу органов зародыша злаков. До сих пор дискуссионным остается вопрос о том, что представляет собой щиток, coleoptila, щиток: является ли главный корень злаков главными или адвентивными. Зародыши хлебных злаков различаются по форме и строению, хотя в основном имеют большое сходство. Зародыши пшеницы, ржи, ячменя и овса относятся к фестукоидному типу развития, а кукурузы — к паникоидному. У первых имеется эпифизис, у последних он отсутствует. В зерновке злаков зародыш находится в пристенном положении и занимает незначительную часть ее общего объема. В зрелой зерновке злаков зародыш соприкасается с эндоспермом только с одной стороны — щитком, и не окружен его тканью, как у большинства однодольных (рис. 62, 15).

В развитии зародыша злаков можно выделить 2 этапа: **первичной дифференциации (бластомеризация)** и **органогенеза**, складывающегося из начального обособления зачатков органов и последующей их тканевой дифференциации (рис. 63). Нельзя провести границы между **проэмбрио**, **зрелым зародышем** и **проростком**, строение которого связано с образом жизни, а строение зародыша является ранней стадией проростков, поэтому, чтобы понять **морфологическую природу органов**, нельзя рассматривать их в отрыве от их функций.

I. БЛАСТОМЕРИЗАЦИЯ

Через 1 сут после опыления зигота, как правило, приступает к делению. Форма зиготы у разных злаков различна: у пшеницы она обычно грушевидная, имеет дорсовентральное строение. Вследствие неравномерной вакуолизации зиготы фигура зернового деления, расположенная наклонно к продольной оси зиготы, оказывается сдвинутой к апикальному ее концу. В результате такого неравного деления, которое является следствием полярности зиготы, образуются 2 неравные клетки (рис. 63, 1, 2, 22; 64, А, Б). Вторая клеточная пере-

тородка также располагается хаотично, обычно в плоскости, перпендикулярной к первой перегородке, при этом верхний ее край соединится с перегородкой, разделяющей клетку *cd* от *cb* (рис. 63, 3, 23, 24). Это деление, как и предыдущие, тоже дифференцирующее. Для всех знаков характерна дорсовентральность строения зародышей уже с первых этапов их развития — зиготы. Определенную роль в ее становлении играет асимметричность структур (зародышевого мешка, семяночки, эмбрио), в которых они развиваются. Следует отметить, что дорсовентральность проявляется на всем протяжении формирования зародыша, получая на следующих этапах все более осязательное морфологическое выражение. Однако, если в процессе развития зиготы и проэмбрио она устанавливается вследствие различной степени растяжения клеточной оболочки на дорсовентральной и вентральной сторонах зиготы и проэмбрио, то на этапах органогенеза дорсовентральность зародыша проявляется в специфической ориентировке клеточных делений, в их частоте и в растяжении клеточных оболочек. В силу своей асимметричности зародыш эмбриона представляет собой большую трудность для изучения (см. подробное «Методическое указание», с. 81). Зародышу эмбриона присущ особый тип тетрады клеток (рис. 62, 7; 63, 4, 25). 4-клеточный зародыш в билатеральной плоскости имеет типичное Т-образное строение, однако такое определенное строение не отражает его действительной дорсовентральной структуры (рис. 63, 4, 24; 64, 5). Истинное взаимное расположение перегородок может быть выявлено лишь при сопоставлении картины деления проэмбрио в дорсовентральном и билатеральном сечениях. В результате последующих делений образуется многоклеточный зародыш (рис. 62, 8; 63, 5—8, 26—28; 65). Электронно-микроскопическое изучение первых этапов его развития (рис. 66, 67) выявило, что все его клетки вакуолизированы; в клетках сусисенора вакуоли более крупных размеров. На этой стадии развития в цитоплазме клеток обнаружены пластиды с крахмальными зернами, митохондрии и другие органеллы. Клетки эндосперма окружают зародыш и плотно прилегают к нему (рис. 67). На этой же стадии в зародышесвом мешке еще сохраняется желтковое содержимое (рис. 66). Характерно отсутствие плазмодесм между клетками развивающегося зародыша и окружающими его клетками эндосперма и нуклеуса (рис. 68, 5—7). Между клетками зародыша плазмодесмы присутствуют (рис. 68, 11). В цитоплазме клеток зародыша по сравнению с эндоспермом наблюдается меньшая концентрация рибосом, диктосомы имеют пузырьки значительно меньших размеров (рис. 68, 7, Ж).

2. ОРГАНОГЕНЕЗ

В процессе роста и развития зародыша сильно меняется его форма (рис. 62, 63). Во всех сложных преобразованиях в ходе органогенеза определяющую роль играют последовательные изменения ритма и темпа митотической активности в разных областях зародыша (рис. 62, 63). Эти различия обуславливают своеобразное положение и строение органов зародыша эмбриона. Там, где темп клеточных делений выше, клетки меньше и богаче цитоплазмой; там, где митозы происходят реже, — крупнее и более вакуолизированы, беднее цитоплазмой. По степени окрасиваемости можно судить об очагах меристематической активности в развивающемся зародыше. Следует отметить, что в нем существуют определенные «волны» митозов. В ходе развития зародыша, когда он достигает значительной степени дифференциации и сформируются все его органы, митозы обнаруживаются только в верхних их частях и в отдельных небольших зонах зародыша (рис. 63).

Через 5—6 сут после опыления разрастается одна из апикально-латеральных областей проэмбрио в сторону плацента-хилазы (рис. 62, 3, 5—8; 63, 9—13, 27,

28). Начинается образование семидольного зародыша злаков — щитка зла. Своим образованием этот орган получил благодаря щиткообразной форме (рис. 62, 10—15; 69). Клетки этой области зародыша активно делятся, они несколько крупнее, чем клетки с противоположной стороны зародыша, где вскоре будет формироваться точка роста. Дальнейшее разрастание одной из латеральных областей зародыша позволяет идентифицировать ее со щитком (рис. 62, 7—11, 13, 15). В это время значительное увеличение размеров клеток наблюдается и в центральной части перкутики зародыша.

Эмбриодерма, которая в зародыше пшеницы развивается базипетально, сначала дифференцируется в апикальной части зародыша, но вскоре распространяется в базальную область (рис. 63, 8—13).

В процессе последующего развития в зародыше происходят сложные преобразования, в результате которых щиток из латерального образования переходит в терминальное положение, свойственное зрелому зародышу (рис. 62, 11, 13, 15; 69). Форма и размеры щитка различаются у разных видов злаков. В процессе развития зародка и при ее прорастании в клетках щитка происходят значительные изменения. Щиток состоит из гетерогенных клеток. Поверхностный (эпителиальный) слой щитка, прилегающий непосредственно к эндосперму, имеет специфическую форму и строение. В нем имеется большое количество бесковых тел в виде айироновых зерен и других включений. В щитке дифференцируется проводящая система. Основная функция щитка — осуществление связи между эндоспермом и всеми структурами зародыша. Посредством специализированного эпителиального слоя, в котором имеется большое количество ферментов, происходит изменение веществ, поступающих из эндосперма в зародыш, а в дальнейшем и в проросток. У некоторых сортов пшеницы и кукурузы он руминирован, а у кукурузы в нем могут образовываться железки. Его клетки можно рассматривать как передаточные и секреторные; они играют большую роль в транспорте веществ. На щитке у некоторых видов злаков формируется дигула (пронная чешуя), представляющая собой выросший щиток (рис. 62, 13, 15; 69). Немного позднее, после начала разрастания щитка, наблюдается увеличение митозов в зоне образования точки роста (рис. 62, 7, 10; 70). Дальнейшее развитие этой области приводит к появлению перетяжки, разделяющей семидольку и точку роста, а затем — к обособлению колесоптиля и дифференциации листьев к точке роста (рис. 62, 9—11, 13, 15; 69). В процессе развития колесоптиль чаще приобретает конусообразную форму, на вершине его имеется отверстие, через которое появляется первый настоящий лист (рис. 69). Обычно на обеих поверхностях колесоптиля сосредоточено большое число устьиц. Главная функция колесоптиля состоит в защите конуса нарастания при «пробивании» корки почвы прорастающим семенем.

Затяжение колесоптиля и дифференциация трохлеального тяжа в щитке совпадают по времени с началом образования главного зародышевого корня (рис. 62, 10, 11а; 63, 15, 16), поэтому область интенсивной окраски, а следовательно, и митотической активности щитка в это время и в центральной части зародыша — в зоне образования корня. Корень закладывается эндогенно в базальной части зародыша в основании щитка, где начинается дифференциация прокамбия. Наличие самостоятельных гистогенов птериды, перитиды и чехлика у корня зародыша злаков позволяет полагать, что развитие корня у них можно отнести к закрытому типу.

У различных видов злаков в зародыше может закладываться разное количество эвстемных (придаточных) корней (рис. 63, 19). Так, у пшеницы их бывает 2—4, у ржи — 3—4, а у кукурузы — 5. Озимые и яровые сорта часто также различаются их числом. Происхождение доопшительных корней может быть различным. Так, у пшеницы (озимой) пара корней образуется из гипокотыля, а у некоторых форм яровой — первая пара — из гипокотыля, вторая — из эвкотиля.

Эмбриогенез шишечки показывает, что чешлик и колеориза (корневое щитовидное образование) возникают и развиваются как единое образование, и лишь в конце эмбриогенеза, когда зародыш созревает, происходит отделение колеоризы от чешлика (рис. 62, 10—13). В клетках колеоризы шишечки обнаружены алейроновые зерна. Основная функция колеоризы — защита зародышевого корня. Кроме того, она является источником воды и питательных веществ, необходимых для роста корня (или корешка) при прорастании. В этот же период изменяется и соотношение (подбесок) зародыша: клетки значительно увеличиваются и сильно вакуолизируются. Самые нижние клетки супротория к моменту дифференциации колеоптиля (а иногда и несколько раньше) становятся пустыми и впоследствии сдушиваются (рис. 62, 106).

Эпибласт дифференцируется несколько позже, чем корень (рис. 62, 110; 63, 16, 17; 69), и располагается на стороне, противоположной шитку, образуя типусвидный вырост (рис. 62, 13, 136; 63, 18, 19; 69). Эпибласт не контактирует, как шиток, с эндоспермом; возможно, этим и определяется его функция. По характеру строения клеток он близок колеоризе. У пшеницы (сорт Дамант) в отдельных его клетках обнаружены алейроновые зерна. Судя по изогнутой форме и размерам клеток при прорастании зерновки, он, так же как и колеориза, поставляет воду развивающемуся зародышу. Некоторые исследователи рассматривают эпибласт как вторую редуцированную семядолю. Размеры и форма эпибласта различаются у разных растений: у кукурузы он отсутствует. Шиток, эпибласт, колеориза и колеоптиль представляют собой как бы одно целое, внутри которого развивается будущий побег.

В цитоплазме клеток эпибласта шишечки обнаружены алейроновые зерна, сходные с таковыми шитка и колеоризы. Различия в функциях шитка (выполняющего гаусторальную роль) и эпибласта (поглощающего воду в момент прорастания зерна) позволяют понять и более позднее заложение и развитие последнего, обусловленное разновременным проявлением функциональной активности шитка и эпибласта. Следует отметить, что размеры эпибласта, а также его отсутствие или наличие зависят от места и условий прорастания, той или иной группы злаков и что эпибласт имеет существенное значение при прорастании зерновки.

Таким образом, эпибласт, колеориза и шиток представляют собой как бы единую структуру, окружающую зародышевый корень. В силу большого разнообразия точек зрения на структуру и функцию всех органов зародыша злаков эти вопросы обсуждаются в литературе более двухсот лет. В связи с рассмотрением природы эпибласта мы приведем некоторые соображения, касающиеся строения апекса побега зародыша. Полученные данные о развитии зародыша шишечки позволяют присоединиться к точке зрения, согласно которой апикальные части проэмбрио может быть уподоблена апикальной меристеме стебля и рассматриваться как первый апекс побега растения. Функционирование этой меристемы дает либо одну, либо 2 семядоли, подобно тому как на вегетативном апексе стебля возникают приростки листьев. Противопоставить апикальный побег зародыша апикальной меристеме побега нельзя, так как они являются производными апикальной клетки са. Семядоли — продукт деятельности апикальной меристемы зародыша, поэтому шиток и эпибласт можно рассматривать как семядоли и первую, модифицированную пару листьев. Нельзя согласиться с тем, что не следует гомологизировать эпибласт с листом (семязошей), поскольку он не имеет прокамбиальных тяжей. У редуцированных листьев (чешуйчатых) не образуется прокамбиальных тяжей, так как из-за редукции они не достигли состояния «критической массы», при котором начинается дифференциация проводящей системы; известно, что проводящий пучок возникает на определенном уровне дифференциации листового зачатка. На одном из этапов развития зародыша идет

дальнейшая дифференциация п о ч е ч ки (подушечки) (рис. 62, 11, 13, 13а, 15). Внутри нее дифференцируются листья, закладывающиеся валиком, число которых у разных видов злаков различно (от 2 до 4). Листовые примордии формируются акригетально, т. е. снизу вверх. Зачаточный побег представляет собой ось, на которой дифференцируются узлы и междоузлия (рис. 70). Междоузлия, сближаясь, имеют вид пачки плоских дисков; при интеркалярном росте в каждом междоузлии формируется лист; размеры их зависят от вида растения, а также от условий произрастания, что практически обуславливает высоту растения. Рост конуса нарастания прекращается за счет ингибирующих клеток апикальной меристемы, находящихся на самой верхушке побега. Всею почку, т. е. зачаток побега, называют э п и к о т и л ь ю, или п а д е м ь ю д л я н ь м ко л е с о м. Г и п о к о т и л ь у злаков — это часть стебля в зародыше, расположенная под семязадельным узлом, т. е. в месте перехода стебля в корни. В зародыше и проростке некоторых злаков имеется м е з о к о т и л ь — часть оси, заключенная между «узлами» шипка и колосоптиля (рис. 63). Таким образом, зародыш злаков в зерновке представляет собой маленькое растение. Вообще о приходе его органов продолжает оставаться дискуссионным.

Для многих видов злаков характерно развитие назущных почек, из которых впоследствии развиваются боковые побеги (рис. 63, 19). Число назущных почек может быть различным у разных видов злаков. У пырейницы (мягкой) дифференцируются 2—3 примордии листа, при этом назущная почка, закладывающаяся в основании листа позднее, ближе к конусу нарастания, менее дифференцирована.

Детальнее исследования зародыша пырейницы, а также соесть выше данных по другим видам хлебных злаков выявили доросентральность строения зрелого зародыша, проявляющуюся как в специфическом расположении клеточных перегородок в проэмбрию, так и в сложных преобразованиях его органов, в которых направляющую роль играют последовательные изменения темпов диффузионной активности в определенных областях зародыша, ориентации клеточных делений и различия в скорости роста и растяжения клеток. Весь эмбриогенез злаков — прекрасная иллюстрация того, что у однодольных апекс побега (точка роста) закладывается терминально, как и у двудольных (рис. 63, 5).

Смещение локуса точки роста в латеральное положение идет в эмбриогенезе разных групп однодольных с различной скоростью. У большинства примитивных однодольных это смещение происходит в эмбриогенезе относительно медленно и поздно, поэтому его легко наблюдать. Напротив, у групп, специализация которых продвинулась далеко (злаки), доросентральность зародыша протекает настолько быстро, что создается ложное впечатление, будто точка роста с самого момента ее появления формируется сбоку (рис. 62, 63, 71). В настоящее время некоторые французские исследователи выдвинули положение о том, что у однодольных могут встречаться различные варианты расположения локуса точки роста (покоящейся зоны) от терминального до латерального (рис. 71, E—H). Однако необходимы детальные исследования ранних этапов развития зародыша с применением новейших методов исследования для выяснения и уточнения истины.

Понимание эмбриогенеза злаков невозможно без учета особенностей эволюционного становления зародыша как однодольных, так и двудольных, а также филогенетического положения злаков (рис. 71, A—D). Сравнительное изучение эмбриогенеза злаков и других однодольных показывает, что терминальное и латеральное — точки роста в зародыше злаков — явление кажущееся. Шипок (семядоля) с самого начала закладывается латерально, а точка роста — терминально, но в результате сложных морфогенетических преобразований внутри зародыша они изменяют свое положение в процессе эмбриогенеза, т. е. такое их положение в зрелом зародыше — вторичное.

Таким образом, в отношении происхождения злаков побега и морфологического значения семязлоей, по-видимому, не существует глубоких различий между однодольными и двудольными. Эти различия — исключительно вторичные результаты специализации. Однако имеется точка зрения, что у большинства двудольных формирование почечки происходит при прорастании, тогда как у однодольных она дифференцируется в семени (рис. 71, *E—H*). Как полагают авторы, вследствие антогенетической экскерации, приводящей к формированию зародыша в семени с почечкой, изеклей несколько листьев, происходит ускорение прорастания.

Своеобразный способ развития и строения раннего протембриона наряду с особенностями органогенеза и строения зрелого зародыша позволили нам выделить развитие зародыша злаков в особый *Graminad* (= *Poac* = *Poaceae*)-тип эмбриогенеза (рис. 71), что было подтверждено последующими исследованиями зародыша разных типов злаков. Таким образом, высокая специализация злаков проявляется в строении не только зрелого зародыша, но и в оригинальном способе его развития, поэтому *Graminad*-тип характеризуется специфическим положением сарни каклодных (косты) перегородок в раннем периоде развития зародыша г спецификой его органогенеза на следующих этапах развития.

Эволюция злаков привела к высокой их специализации, которая выражается в дорсовентральности (асимметричности) строения их зародыша. Это проявляется с первых этапов развития нового организма — зиготы — и обуславливается дорсовентральностью строения тех структур (завязи, семязпочки, зародышевого мешка и др.), в которых формируется новый индивидуум.

VI. РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА

Эндосперм занимает большую часть зерновки злаков; в нем аккумулируются вещества (углеводы, жиры и белки), необходимые для развития нового организма. У злаков эндосперм выполняет в основном трофическую функцию и различается по строению у разных видов. В зависимости от соотношения белков, жиров и крахмала, а также от строения крахмальных зерен он бывает твердым или мягким. У овса, например, в зерновках, находящихся в состоянии полной зрелости, эндосперм остается мягким.

Эндосперм у злаков, как и у большинства цветковых растений, — результат двойного оплодотворения (тройного слияния) и имеет триплоидный набор хромосом. Цитологический анализ растений-регенерантов, полученных из эндосперма в условиях *in vitro*, подтверждает его половую природу, поскольку в ядрах клеток имеется 3n хромосом.

Развитие эндосперма у хлебных злаков происходит по иукарному (ядерному) типу, характеризующемуся тем, что на первых этапах его формирования имеется свободноеядерная стадия, т. е. деление ядер идет без цитокinesis (рис. 72, 73). После достижения определенной плотности ядер в цитоплазме происходит процесс клеткообразования. Темп развития эндосперма у разных видов хлебных злаков в основном сходен, хотя и зависит от условий произрастания.

Ядерная стадия развития эндосперма. Рассмотрим особенности развития эндосперма у разных видов злаков. Почти у всех видов это первичное ядро приступает к делению намного раньше зиготы (рис. 72, *A—B*). У шпелыцы первичное ядро эндосперма делится через 2—3 ч после опыления, у ржи — через 3—5, у ячменя — через 6—8, у кукурузы — через 2—4 ч после тройного слияния. Как правило, деление начинается в микро-

лилярной части зародышевого мешка, где ранее находилось первичное ядро эндосперма. При этом веретено деления располагается обычно перпендикулярно оси зародышевого мешка. С помощью метода вычленения целых зародышевых мешков (см. «Методические указания») было выявлено, что у ржи и пшеницы деление перитического ядра происходит в латеральной части семязачки, т. е. на стороне, противоположной плаценто-халазе. Через 6—7 ч после оплодотворения уже видны 2 ядра эндосперма (рис. 72, Б). В результате второго деления, которое происходит в направлении, перпендикулярном по отношению к первому, образуется 4 ядра (рис. 72, В). Данные, касающиеся распределения ядер в зародышевом мешке после первых из делений, несколько противоречивы, поэтому необходимы дополнительные исследования. У большинства злаков первые деления ядер в эндосперме протекают синхронно; число синхронных делений в значительной степени зависит от вида и сорта (например, у пшеницы). В отдельных случаях с помощью метода вычленения зародышевых мешков выявлена определенная тенденция к асинхронности делений (рис. 73, Б).

В целом в эндосперме вместе с нарастанием общей массы цитоплазмы происходит увеличение числа ядер и образование центральной и микролилярной вакуолей. Высокий темп первых делений выражается в их коротком интерфазном состоянии, проявляющимся в сильной хроматизации интерфазных ядер, в наличии большого числа ядрышек (от 3 до 5) разной формы и размера (рис. 72, Г). Последующие деления протекают медленнее.

Особенность ранних этапов развития эндосперма у пшеницы — неравномерное распределение ядер в латеральных частях ценоцита (с преобладанием в микролилярной стороне). Большая часть их сосредоточена со стороны плаценто-халазы. Вероятно, это можно объяснить взаимопомощиями эндосперма с архиподами, а также с проводящей системой семязачки, расположенными в ее халазальной части. Несколько позднее на этом этапе максимальная плотность ядер в ценоците наблюдается в микролилярной части семязачки (рис. 74, А—Б). Она различна у разных видов злаков. Так, у пшеницы *Triticum durum* плотность ядер в микролилярной части в 3 раза выше, чем в остальных частях эндосперма, у ржи — в 4—5 раз. Различна и вакуолизация цитоплазмы в разных частях ценоцита, что особенно хорошо выявляется при окражке цитоплазматическими красителями.

Электронно-микроскопические данные выявили, что в первый день после оплодотворения в цитоплазме ценоцита эндосперма формируются вакуоли (рис. 75, А, Б). Органеллы представлены незначительным числом диктиосом, митохондрией и пластид, последние практически лишены внутренней мембранной системы (рис. 75, В, Г). Некоторые пластиды имеют мелкие крахмальные зерна, число которых варьирует у разных видов злаков. ЭР представлен параллельными диктетами и кольцеобразными структурами.

В ценоцитном эндосперме наблюдаются группы ядер, одновременно находящихся на последовательных фазах митотического цикла — так называемые митотические волны. Они обнаруживаются вскоре после первых делений ядер в ценоцитном эндосперме и, как правило, у пшеницы и ржи направлены от микролисы к халазе (рис. 74, А). В конце ядерной стадии эндосперма появляются переткулярные митотические волны, которые могут распространяться в разных направлениях.

Особенность развития ценоцитного эндосперма — перемещение ядер в тристенном слое цитоплазмы, образование вакуолей и последующая девакуолизация. Таким образом, ядерная стадия эндосперма злаков характеризуется следующими особенностями: различной степенью синхронности первых делений; образованием ценоцитной структуры с большим числом ядер; неодинаковой плотностью их распределением; обусловленной разницей ядерно-плазменным соотношением в разных частях ценоцита, и полиморфизмом ядер. Все это можно объяснить различным темпом делений, зависящим от строения зародышевого

мешка, его дорсовентральность (асимметричность) и непосредственной связью только одной из латеральных частей ценоцита с плаценто-халазой. Основной причиной образования полиморфных ядер, проявляющейся еще в большей степени на клеточной стадии развития эндосперма, являются нарушения митозов, которые можно классифицировать как функциональные и спонтанные.

Клеточная стадия развития эндосперма. Переход эндосперма в следующую стадию — клеточную — обычно начинается у большинства видов знаков через 40–50 ч и продолжается несколько дней после оплодотворения (рис. 74, А). В этот период в цитоплазме ценоцита пшеницы (около 100 ядер, иногда более) обнаруживается большое число пластид различных размеров, характерной чашеобразной формы и кольцеобразных на поперечных срезах. В них выявляются мелкие крахмальные зерна. При этом увеличивается число диктиосом в аппарате Гольджи и крист в митохондриях.

Вопрос об образовании клеток в эндосперме знаков остается дискуссионным. На примере различных видов пшеницы было показано, что процесс клеткообразования начинается с возникновения фраттипластов как между сестринскими (сопроизводными), так и несестринскими (несопроизводными) ядрами эндосперма, т. е. путем цитокинеза (рис. 76). Формирование клеток начинается в разных частях эндосперма, обычно раньше в микропиларной части (рис. 74, А; 76, Б, В): темпы деления в микропиларной и халазальной областях заметно ускорены. На высокую активность этих районов указывает также и увеличение количества РНК, что свойственно ткани с повышенным уровнем жизнедеятельности.

Этот этап развития характеризуется утолщением оболочки зародышевого мешка, формированием из нее многочисленных выростов (протуберанцев), направленных в цитоплазму ценоцита эндосперма и достигающих иногда границ центральной вакуоли (рис. 77, А; 78, А, Б). Максимального развития они достигают к моменту появления клеточных стенок, а после завершения образования 1–2 слоев эндоспермальных клеток выросты оболочки исчезают. Основу таких выростов составляют нецеллюлозные полисахаридной природы, которые, вероятно, используются при последующем формировании оболочки зародышевого мешка. Наималейшие эндоспермальные ценоциты плазмы и ядра также имеют инвагинации (рис. 77, Б, В).

Процессы девакуолизации и образования клеточных стенок в эндосперме — сложные и еще дискуссионные. Ввиду разной структуры микропиларной, халазальной и латеральной частей ценоцита закладка клеточных стенок в них идет неодинаково. Образованию стенок в микропиларной части, так же как и в латеральной и халазальной, происходит центростремительно, т. е. от оболочки зародышевого мешка в сторону вакуолей — центральной и микропиларной (рис. 76; 78, А–Г). Стенки между всеми ядрами в последней закладываются почти синхронно. Процесс образования стенок в латеральных частях, согласно представлениям, основанным на данных электронного микроскопа и сочетанию со световой, протекает следующим образом. Во внешнем тонком слое цитоплазмы ценоцита сначала происходит постепенное увеличение вакуолизации, ядра перемещаются в сторону центральной вакуоли (рис. 78, А, Б); далее радиально закладываются стенки, которые иногда доходят до тономаста (рис. 78, Б; 79, А, Б). Ядра делятся, после чего стенки формируются в тангентальном направлении, соединившись друг с другом и завершая процесс образования клеточной оболочки (рис. 78, В). Изучение на ультраструктурном уровне процесса образования клеточных стенок показало, что в нем принимают участие пузырьки, являющиеся производным функционирующего аппарата Гольджи и ЭР. На основе слияния этих пузырьков формируются стенки клеток в эндосперме (рис. 79).

После того как сформировался первый слой клеток, во внутренней части

цитоплазмой цитопита, граничащей с тонопластом, лежат свободные ядра (рис. 78, В). Образование второго, третьего и последующих слоев происходит сходным образом (рис. 78, Г: 80, А—Г). В результате активных делений во всех частях эндосперма центральная вакуоль заполняется клетками и полностью исчезает (рис. 81, А—В). Интересная особенность формирования клеток — отложение каллозы в их стенках (рис. 77, Г).

3-и и 4-е сутки после опыления характеризуются началом синтеза крахмала и появлением первых крахмальных зерен А-типа в клетках эндосперма. До недавнего времени оставался дискуссионным вопрос об образовании и происхождении мелких (В-тип) и крупных (А-тип) крахмальных зерен у злаков. Электронно-микроскопические исследования показали, что оба типа крахмальных зерен образуются в пластидах.

Процесс клеткообразования и исчезновения вакуоли заканчивается у хлебных злаков к 5—7-м суткам после опыления, хотя деление ядер и цитосток продолжается.

Вторая стадия развития эндосперма — клеткообразование — характеризуется формированием клеток и активным увеличением их массы, разрастанием самой завязи (рис. 82). На данном этапе сильно изменяется цитоплазма клеток, что проявляется в разных частях эндосперма в неодинаковой степени ее вакуолизации и в различном соотношении оргanelл, большинство которых находится в активном состоянии (рис. 79). Часто встречаются крупные многоклеточные цилиндрические клетки, возможные деления цитодикinesis.

Вскоре после завершения образования клеточного эндосперма (10—12-е сутки) начинается дифференциация алейронового слоя (рис. 83, А), клетки которого приобретают специфическую форму с характерным типом вакуолизации. Ультраструктурное изучение алейронового слоя Пленцки выявило, что в цитоплазме его клеток содержится большое число дифференцированных оргanelл (рис. 83, В) — митохондрий и пластид; большинство последних содержит крахмальные зерна. Аппарат Гольджи представлен незначительным числом диктиосом. Имеются липидные капли, глобулы и кристаллоиды (рис. 83, Б). По мере дифференциации алейронового слоя значительно изменяется как форма клеток, так и строение оболочки и цитоплазмы. Оболочки сильно утолщаются, хотя все клетки алейронового слоя соединены плазмодесмами. Липидные капли окружают каждое алейроновое зерно, а крахмальные гранулы исчезают. Все алейроновые зерна заключены аморфным белком, в котором находятся глобулы и кристаллоиды. В клетках алейронового слоя сосредоточено большое количество ферментов, которые способствуют гидролизу запасных веществ эндосперма.

Следует отметить, что у пшеницы и у некоторых других видов злаков наблюдается образование субалейронового слоя (рис. 83, А, В), который по характеру вакуолизации и исключений напоминает алейроновый. Его развитие происходит позднее — к 10—15-м суткам после опыления. Затем в нем идут значительные изменения, связанные с исчезновением глобулов, липидных капель и с появлением крупных крахмальных зерен, в результате чего эти клетки становятся похожими на лежащие ниже клетки крахмалистого эндосперма (рис. 83, В). Вероятно, многие исследователи, рассматривая созревающие зерновки, приписывают субалейроновый слой за алейроновый, поскольку на ранних стадиях развития они сходны по морфологии. Однако разные виды хлебных злаков имеют разное число алейроновых слоев.

Необходимо отметить, что некоторые клетки эндосперма, в частности шпанды, также отличаются по своей морфологии от остальных клеток эндосперма. Это клетки в маргинальной области эндосперма, прилегающие к развивающему зародышу, и клетки вентральной области эндосперма в зоне борозды, характеризующиеся более густой цитоплазмой, большим количеством клеточных оргanelл и своеобразным развитием системы ЭР (рис. 84).

На 10-е сутки после опыления, когда в периферических слоях эндосперма прекращаются деления, во всех клетках эндосперма начинается белковый синтез (рис. 85). Существуют различные точки зрения относительно механизма синтеза и заложения запасных белков у злаков. Все гипотезы основаны на данных электронной микроскопии. В настоящее время большинство исследователей склоняется к тому, что система ЭР играет основную роль в белковом синтезе (рис. 85, В). Аппарат Гольджи, по-видимому, также принимает участие в синтезе белковых тел. Запасные белки, как доказали большинство исследователей, откладываются в полостях гликтерн ЭР (рис. 85, В). Это характерно для эндосперма ячменя, кукурузы, пшеницы и овса. Таким образом, все эти данные свидетельствуют о том, что специфических органоидов — «протеосомастов», в которых синтезируется белок, в эндосперме злаков нет. В процессе развития зерна происходит увеличение размеров белковых тел, а также их числа. В результате увеличения количества белка в клетке наблюдаются сближения, а в дальнейшем, по-видимому, и объединение белковых тел (рис. 86, А).

Образование крахмала в центральной клетке пшеницы обнаруживается еще до оплодотворения и сохраняется в течение всего развития эндосперма. Крахмал, возникший на первых его этапах (1-е сутки), используется в процессе первых этапов формирования (рис. 75, В). На 3—4-е сутки после опыления вновь появляются мелкие крахмальные зерна в амилопластах, остальная часть стромы занята ламеллярными структурами. При последующей дифференциации крахмальные зерна становятся линзовидными и занимают весь объем амилопласта; обычно они круглые, поэтому их классифицируют как зерна А-типа (рис. 86, Б—Д). Как известно, в эндосперме злаков имеются крахмальные зерна и меньших размеров (крахмальные зерна Б-типа). Показатели они, как правило, позже зерен А-типа (рис. 86, Б—Д). Детальные электронно-микроскопические исследования эндосперма пшеницы показали, что синтез мелкозернистого (Б-типа) и крупнозернистого (А-типа) крахмала происходит в амилопластах, поэтому говорить о митохондриальном происхождении зерен Б-типа нельзя (рис. 86, Б—Д). Было уточнено, что гранулы мелкозернистого крахмала образуются в амилопластах, отпочковываясь от пластид, имеющих зерна А-типа; зерна Б-типа формируются на 10—15-е сутки после опыления. Деление крахмальных зерен на А- и Б-типы носит условный характер, поскольку меньшие размеры зерен Б-типа могут быть объяснены более поздним началом их синтеза.

Итак, на начальных этапах эндоспермогенеза (ядерная стадия и начало клеточной) осуществляется процесс дифференциации и формирования эндосперма (у пшеницы, риса и ячменя он длится 5—6 сут). С 5-х по 10-е сутки после опыления происходит увеличение числа клеток эндосперма и их размеров. С 10—12-х суток начинается заполнение клеток эндосперма крахмалом и белками; от соотношения последних зависит тип эндосперма (крахмалистый или стекловидный). Таким образом идет «наращивание» зерна, который продолжается до 15—20-х суток (молочная спелость). К концу фазы молочной спелости содержание воды снижается до 50—70 %, большинство растворимых форм соединений переходит в запасные. В это время зародыш пшеницы и риса способен к прорастанию, т. е. выполняет и в определенном смысле не зависит от материнского организма. Затем происходит завершение процесса налива зерна и наступает фаза восковой спелости. В этой фазе содержание воды снижается до 20—30 %, размер зерна еще не увеличивается, но оно затвердевает. Образование крахмала и белка прекращается. В эту фазу при неблагоприятных погодных условиях зерно способно прорасти на растении. Далее наступает фаза полной спелости, который характеризуется сокращением размеров зерна и снижением содержания воды в нем до 15—20 %.

VII. ПЛОД И СЕМЯ

Плод злаков — зерновка, односемянный, с тонким пленчатым или кожистым околоплодником (перикарпием), плотно облегающим семя. На центральной стороне плода в месте срастания краев плодоложника часто образуется бороздка, хорошо выраженная по всей длине зерновки. Имеется рубчик (рис. 87, 1, II).

Большую часть зерновки занимает эндосперм, мякисую — зародыш и покровы. В зрелой зерновке у различных видов злаков эти соотношения сходны (так, например, в зерновке ржи зародыш составляет 3,7 %, эндосперм — 77,7, а покровы — 18,6 %). Покровы зерновки состоят из перикарпия и семенной кожуры. В перикарпии имеются: покрывная кутикулой наружная эпидерма, состоящая из основных и ризальных специализированных клеток, образующих микроски и т. д. (эпикарпий); один или несколько слоев частично сдвинутой паренхимы; частично резорбированная паренхима; поперечные клетки, вытянутые поперек длиной оси зерновки и имеющие одревесневшие клеточные оболочки; у некоторых видов образуется хлорофиллоносный слой (мезокарпий); остатки внутренней эпидермы в виде одревесневших клеток, вытянутых параллельно длине оси зерновки (трубчатые клетки) (эндокарпий). В процессе развития зерновки клетки внутреннего и наружного эндосперма, образующих семенную кожуру, деформируются и сдвигаются. Внутренний эндосперм с обеих сторон покрыт кутикулой и содержит пигмент, дающий положительную реакцию на жировые вещества.

Основные запасные вещества зерновки хлебных злаков. Они находятся в эндосперме, который может быть твердым, мягким и т. д. Различные его типы от твердого до мягкого характерны для видов злаков. Твердый эндосперм в свою очередь бывает разным по плотности, что обусловлено соотношением в нем белка и крахмала. По химическому составу запасные вещества зерновки отличаются у разных видов злаков. Основными компонентами — углеводы, белок, жир; основные органические вещества — углеводы, которые у большинства хлебных злаков занимают в зерновке большой объем. Так, например, в зерновке ржи в среднем содержится 82 % углеводов, у кукурузы (крахмалистой) — более 82, у пшеницы — 83 (в % на сухое вещество). Все эти показатели относительны, поскольку виды, формы и сорта естественно различаются соотношением этих компонентов.

Химический состав зерен хлебных злаков очень сложен. По многолетним данным биохимический лабораторий ВИА, основные хлебные злаки характеризуются следующими показателями (в % на сухое вещество; по: Ильянов, 1961).

	Содержание в ржи	Пшеница продов.	Ячмень	Овес
Крахмал	51,8—62,6	52,0—71,0	41,7—69,7	35,9—49,4
Белок	9,0—19,6	12,4—21,8	7,9—14,7	9,6—15,7
Жиры	1,6—1,9	Сред. 2,6	1,7—4,6	3,1—6,6
Кальций	2,3—2,5	> 2,5	1,7—5,1	11,4—14,2
Зелен	1,9—2,6	1,5—2,1	2,0—3,1	3,5—4,7

Крахмал. Поскольку основной компонент в углеводах — крахмал (например, у ржи из 82 % углеводов крахмал составляет около 60 %, сахароза — 3, редуплицирующая сахара — 0,3, клетчатка — 2,5, пентозаны — 8,8 %), то он же — важнейший источник питания людей (питательнее муки в среднем на $\frac{1}{4}$ состоит из крахмала), остановимся на его строении подробнее. Крахмал

представляет собой α-1,4 Д-глюкан-полисахарид, содержащий около сотни глюкозных остатков. Крахмальные зерна имеют разную форму, но чаще бывают сферические, линзовидные или яйцевидные. Как было отмечено ранее, запасной крахмал синтезируется в листьях (хлоропластах). Формирование крахмального зерна начинается в так называемых образовательных центрах стромы пластида.

Данные светового и электронного микроскопов показывают определенную сложность крахмальных зерен. Полагают, что она возникает вследствие чередования 2 углеводов — амилазы и амилопектина. Они имеют различный показатель преломления, что хорошо видно в поляризованном свете, выявляющем двойное лучепреломление. Крахмальному зерну присущи свойства сферокристаллов, глыбух в поляризованном свете и виден в пересечении лучей черный крест в его центре (так называемый мальтийский крест). Известно, что сложность в крахмальных зернах хлебных злаков в сильной степени зависит от суточной ритмики. Другая особенность крахмальных зерен — их коллоидные свойства.

Крахмальные зерна бывают простые — ими, иногда содержит одно крахмальное зерно (рожь, пшеница) и сложные — в амилوپласте синтезируются исключительно крахмальных зерен (овес, рис). Различаются они в размерах: так, у пшеницы и ржи они мелкие — 2—9 мкм (В-тип) или крупнее — 25—40 мкм (А-тип), у кукурузы в основном только мелкие — от 5 до 30 мкм.

Следует отметить, что форма и размеры крахмальных зерен в значительной степени обусловлены видовой принадлежностью. Поскольку крахмальные зерна составляют большую часть муки, то по их структуре можно легко установить, из какого вида хлебного злака получена мука. Строение и форма крахмальных зерен, их расположение в клетке и соотношение с другими компонентами клетки (например, белком) могут быть диагностическим признаком для селекционных целей.

Анатомическое изучение эндосперма некоторых хлебных злаков показало, что они различаются соотношением системы крахмал (сложный — простой) — белок, т. е. выражаются мозаикой эндосперма, являющейся видоспецифической. Тип мозаики характерен не только для определенных видов злаков, но и для отдельных сортов; он может быть использован в селекционной практике для определения характеристики сорта и выявления хлебопекарных качеств.

Соотношение различных типов крахмала (простого и сложного, крупного — А-типа и мелкого — В-типа), белка и липидов определяет структуру зерновки (стекловидность и мушкетерность) и ее выделенность (из пшеницы со стекловидных типов зерна получают муку круччатку, из которой изготавливают макароны, изделия и манную крупу). Любые нарушения этого соотношения приводят к ухудшению зерновки, а нарушения синтеза крахмала В-типа — к невыполненности. Поэтому выявление критических периодов в развитии эндосперма, связанных, в частности, с синтезом запасных веществ (например, крахмала), даст возможность устранить нарушения, вызывающие аномальное развитие зерновки.

Белки. Наиболее ценная составная часть хлебного зерна — белки. Различные виды хлебных злаков различаются качественным составом белка; в состав комплекса входят и небелковые вещества — аминокислоты, аз-амиды и некоторые другие. В эндосперме злаковых являются следующие белки: альбумины, глобулины, проламины, глютеины, глиадины и др. В хлебопекарных производствах наиболее важны глиадин и глютеин. Особенно ценны белки эндосперма наличием в них важнейших аминокислот: лизина, изолейцина, метионина, тирозина, треонина, триптофана. Соотношение компонентов, входящих в состав белкового комплекса, различно. Запасные белки представлены аморфными и кристаллическими отложениями. Форма белковых включений разнообразна, но обычно она сферическая, а величина их колеблется

от 0,2 до 20 мкм. Белковые тела имеют аморфный хитрик, который, например у пшеницы, содержит кристаллоид белковой природы и аморфный небелковый глобул, состоящий из фитина. Для эндосперма злаков характерно наличие специализированной периферической зоны, в клетках которой аккумулируется наибольшее количество белковых тел — алейроновых зерен. Поэтому эти слои в эндосперме получили название алейроновых. Из-за своих малых размеров алейроновые зерна в эндосперме злаков на световом уровне почти неразличимы.

Жиры. Во всех структурных зерновках имеются жирные массы. Кроме них в зерновках некоторых видов злаков содержатся и жироподобные вещества (например, фитостерин). Стерины играют большую роль в образовании витамина Д. Поскольку в жирных массах имеются в значительном количестве ненасыщенные кислоты (например, у ржи до 62 %), то масла, находящиеся в эндосперме злаков, особенно ценны для человека, так как они обладают способностью растворять холестерин, влияющий на сердечно-сосудистую систему.

Жиры накапливаются обычно в липидных каплях и представляют собой глобулы различной величины. Обычно они очень малы и в световом микроскопе выглядят, как точки, преломляющие свет. Вопрос о происхождении и месте образования липидных глобул является дискуссионным. Большинство исследователей склоняется к тому, что глобулы образуются в цитоплазме. Липидные глобулы отождествляют с ортиссалами (сферосомами), в которых находятся гидролазы, связанные с триглицеридами. Естественно, что основной компонент глобулы — липиды.

На химический состав зерновки злаков большое влияние оказывают условия, в которых произрастают растения, и это в свою очередь сказывается и на выпосеивности зерновки. Интересным фактом является наличие в целом зерне больше количества белка, масла и золь, и крахмала — меньше, чем в хорошо выпосевном, т. е. соотношение компонентов меньше, но незначительно.

Немаловажное значение запасных белков, жиров и углеводов в жизни растений, особенно на первых этапах онтогенеза хлебных злаков — в зерновке, поскольку фактически они определяют весь дальнейший ход развития этих растений, играющих столь большую роль в жизни человечества.

VIII. СОПРЯЖЕННОСТЬ ОРГАНООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Вопрос о взаимосвязях различных морфологических процессов — один из важнейших в морфологии: исследование идет на уровне организма, органа, ткани и клеток. Для хлебных злаков еще нет достаточно полного представления о сопряженности эмбриональных процессов с процессами формирования и функционирования отдельных побегов и растения в целом. Понимание закономерностей онтогенеза важно и для селекционера, и для агронома, которые судят о растении по фенотипам. Знание сопряженности морфогенетических процессов необходимо при определении по внешним морфологическим признакам периодов наибольшей чувствительности растения к действию повреждающих факторов, при изучении штамменных гибридов, при возникновении мужской стерильности, получении гаплоидов и т. д. В связи с этим важно определить критические периоды в развитии эмбриональных структур (тычечек, пестика) при различных условиях выращивания. Это позволит подойти к управлению отдельными этапами онтогенеза.

Известно, что онтогенез начинается с зиготы, поэтому с биологической точки зрения несомненно правильнее рассматривать все этапы онтогенеза начиная

с зиготы, однако в селекционной практике пришло осветить фазы и этапы развития с момента образования почков (рис. 88,* 89**).

Развитие соцветия сопровождается переходом вегетативного апекса побега в репродуктивное состояние. Вегетативный апекс преобразуется во флоральный, при этом протекают сложные морфогенетические преобразования.

На первом этапе органогенеза идет процесс дифференциации конуса нарастания, выражающийся в образовании различных тканей. Обычно он протекает очень быстро — в течение нескольких дней. У пшеницы первый этап завершается разворачиванием 2—3-го листа (рис. 88, 2; 89; 90). Этот этап зависит в значительной степени от качества зерна, поскольку питание происходит в основном за счет эндосперма; однако решающее значение имеют и условия, в которых протекает это развитие. Прохождение первого этапа, т. е. прорастание семени и развитие первых листьев, в экстремальных условиях часто приводит к образованию химерных растений.

Второй этап органогенеза характеризуется дальнейшей дифференциацией конуса нарастания на узлы, междоузлий стебля и примордии листьев (рис. 88, 3; 89). На этом этапе в пазухах листьев закладываются бутоны осей 2-го порядка. Листовые примордии на конусе нарастания развиваются в определенном порядке. Продолжительность первого и второго этапов органогенеза и значительной степени определяет число метаксерных органов, узлов, междоузлий, листьев, что в свою очередь в будущем определяет габитус растений. Условия прохождения первого и второго этапов в основном и определяют весь дальнейший морфогенез.

На третьем этапе органогенеза происходит дифференциация осей соцветия, кроющих листьев (брактей) и колосовника (конус фазы кушения и начало выхода в трубку). Конус нарастания на этом этапе у злаков значительно увеличивается, образуются сегменты (членики) осей соцветия. Tempo прохождения этого этапа определяет как число члеников в колосе, так и нормальное развитие верхних его сегментов. Неблагоприятные условия на этом этапе приводят не только к сокращению числа члеников в колосе, но и к полной гибели всего побега. Это наблюдается при засухе, длительной оттепели и т. д.

Четвертый этап характеризуется появлением на осей соцветия в пазухах члеников (брактей, примордий предостежков — колосковых чешуй) бутонок, лопастей или веточек соцветия, конусов нарастания 2-го порядка (рис. 88, 4; 89; 91). К этому времени прекращается дифференциация листьев на главной оси побега. Таким образом, на этом этапе дифференцируются оси 2-го порядка (колоски) с четко выраженными точками роста (рис. 89).

Позднее, в фазе стеблевания происходит закладывание осей 3-го порядка — цветочных бутонок, сопровождающееся появлением наружной цветковой чешуи (пятый этап органогенеза — рис. 89; 91, 2—4). Он характеризуется началом образования и дифференциации цветков. Вслед за наружной цветковой чешуей появляются 3 тычиночных бутонок и лодулка (рис. 89; 91, 4—7). Спустя некоторое время в центре между тычиночными бутонами формируется пестичный буторок; почти одновременно с ним в виде валика закладывается внутренняя цветковая чешуя. Таким образом, этот этап характеризуется дифференциацией колосковых чешуй и закладыванием цветковых, которые в колосе обычно покрывают тычинки и пестик нижних цветков. Тычинки и пестик на этом этапе развития в пределах как колоса, так и каждого колоска колоса претерпевают значительные изменения. В начале пятого этапа у пшеницы тычинки в нижних цветках колоски имеют вид бутонок, и в конце его наблюдается образование

* Так как фазы развития всех узлов и стеблей в целом длительны, мы используем для их обозначения аббревиатуры в селекционной практике термин «фаза стеблевания».

** Этапы органогенеза даны по схеме, разработанной Ф. М. Куперман (1977), поскольку в этой схеме наиболее рассмотрены все периоды, интересующие практиков сельского хозяйства; описание на этапах достаточно усложнено.

4-гнездного пыльника и тычиночной нити. В завязи в начале этого этапа формируется семязпочка, а в колосе его происходит поворот ее к интенсивно растет внешний край паружной цветковой чешуи, дающий впоследствии зачаток ости (рис. 89; 91, 8, 9). В пыльниках в это время интенсивно дифференцируется стенка микроспорогенеза, в ней различаются 3 слоя клеток (рис. 91, 16, 18). Позже быстро разрастается край пестичного буторка, в результате чего он приобретает бокаловидную форму. При интенсивном делении клеток на внутренней (по отношению к колосковой стержню) стороне стенки завязи формируется семязпочка, в которой дифференцируется археспориальная клетка (рис. 91, 14—16). Далее изменяется положение семязпочки по отношению к стенке завязи и паружной цветковой чешуе. В это время в семязпочке можно наблюдать заложение валика внутреннего интегумента. Наружный интегумент дифференцируется несколько позднее, когда уже хорошо различим примордий внутреннего.

К концу этого этапа в пыльниках наблюдаются окончательно сформированная стенка и сорогенная ткань, в семязпочке происходит дальнейшая дифференциация археспория (рис. 91, 3—16). Первое междоузлие стебля приостанавливает рост, второе начинает разрастаться. Соцветие к этому времени достигает 0.5—0.7 см длины. А в колоске мягкой пшеницы *Triticum aestivum* сорта Дилмант к этому времени уже имеются 4—6 достаточно хорошо сформированных цветков (у этого вида могут закладываться до 10—12 цветков, но формируется зерно лишь в 2—5 цветках в зависимости от условий). У *T. polosissim* и *T. dicoccum* закладываются 8—10 цветков, развитыми оказываются только 1—2. С этого начала формирования цветков можно отметить разные темпы развития нижних и верхних колосков. В дальнейшем этот разрыв в темпе увеличивается, и неразвитые верхние цветки отмирают. Таким образом, пятый этап характеризуется началом дифференциации генеративных структур в цветке.

Шестой этап органогенеза (фаза стеблевания) — дальнейшее развитие соцветия и его элементов (рис. 89; 92, 1—7). Этот этап — один из важнейших, так как определяет весь дальнейший ход формального протекания образования базовых клеток — гамет. В эту фазу разрастаются 3-е и 4-е междоузлия стебля. Колос у мягкой пшеницы к концу фазы разрастания достигает 1.5—2 см длины. На данном этапе развития значительно увеличиваются размеры тычинок (пыльника), завязи, лодик, а также цветковых чешуй, формируются ости на цветковых чешуях. Во всех цветках колоска колоса идет дифференциация тычиночных и пестичных буторков. В пыльниках и семязпочках происходит процессы микро- и мегаспорогенеза (рис. 91, 16—16). Как правило, у пшеницы этот процесс происходит синхронно, хотя иногда отмечается ускорение микроспорогенеза, что наблюдается и у других злаков. В результате мейоза образуются тетрады микро- и мегаспор (рис. 89; 92, 10, 16). Эта фаза развития очень длительная и занимает обычно несколько дней. Стадия развития пыльника на этом этапе является наиболее оптимальной для получения гаплоидов.

В конце фазы стеблевания и в фазе колосения начинается седьмой этап органогенеза. На этом этапе наблюдается значительное увеличение размеров колоса и всех его элементов, особенно увеличиваются семязпочки и завязи. В это время образуются и развиваются эндоспермное зерно и зародышевый мешок (рис. 89; 93, 2—2). Следует отметить, что распад тетрад микростер на отдельные микроспоры и образование материнской клетки зародышевого мешка происходит либо в конце пятого этапа, либо в начале седьмого. Таким образом, на седьмом этапе органогенеза, который длится у пшеницы более 10 сут, идут сложные эмбриологические процессы как в тычинке, так и в завязи. В результате микростера, образовавшаяся при распаде тетрады, претерпевает сложные процессы вакуолизации и девакуолизации, образуя в конечном счете 2 клеточное эндоспермное зерно, а зародышевый мешок проходит путь от одноклеточного одноядерного до сформированного 7-клеточного 8-ядерного. Особенностью этого этапа является то, что гаметогенез завершен, но оплодотворение еще

не может произойти, так как необходимо время (от 2 до 5 сут) для созревания почковых элементов (рис. 93, a^1 , a^1). Это важно знать селекционерам при работе по гибридизации. Таким образом, к концу седьмого этапа с помощью эмбриологических методов можно выявить все основные мутации, наблюдающиеся при развитии мужских и женских репродуктивных структур (например, мужскую стерильность).

Условия произрастания (питание, освещенность, влажность и т. д.) в значительной степени определяют типичность соцветия. При слабой освещенности членики оси соцветия вытягиваются в длину, и колос становится рыхлым. При более интенсивном освещении, высокой температуре, повышенной сухости почвы и воздуха развивается плотный колос.

Восьмой этап органогенеза характеризуется дальнейшей дифференциацией зародышевого мешка и пыльца. Продолжительность этого этапа зависит от вида злака. Он совпадает у пшеницы с колошением, у кукурузы — с выбрасыванием стиллоидей, у овса — с выметыванием метелки. В пыльцевом зерне происходит деление генеративной клетки, в результате чего образуется 3-клеточная пыльца, состоящая из вегетативной клетки и 2-х еех стермиев (рис. 90; 93, a^1 , a^1). В зрелом зародышевом мешке идет дальнейшая специализация половых клеток (рис. 93, a^1 , a^1). Обычно у злаков на восьмом этапе тычинки еще незрелые — незрелые, а завязь не имеет «распущенных» рылец.

Зреющую пыльцу и зрелый зародышевый мешок, готовые к оплодотворению, можно обнаружить на следующем, девятом этапе (рис. 90, 93), характеризующемся процессами цветения и оплодотворения и образования нового организма. В процессе восьмого и девятого этапов происходит сильный рост колосковых и цветковых чешуй, ветвей и колоскового стержня. К концу девятого этапа соцветия достигают максимальной величины. Отсутствие оптимальных условий для развития даже в течение нескольких часов приводит в этот период к сильному нарушению формирования всех генеративных структур и их элементов, особенно пыльца, поэтому в конце этапа можно выявить результативность опыления и оплодотворения. В случае отсутствия последних наблюдаются высыхающие и дегенерация неопыленных цветков.

Таким образом, результатом дальнейших фаз развития (процессы оплодотворения, эмбриогенез, эндоспермогенез), включающих девятому-двенадцатому этапам органогенеза, являются образование и развитие нового организма в материнском организме.

На девятом этапе приходят процессы роста и формирования зерновки. В течение нескольких дней завязь злаков значительно увеличивается, еще сохраняя зеленую окраску. На этом этапе ведущая роль в образовании семени принадлежит зародышу и эндосперму. Зародыш семени типичен в фазе молочной спелости характеризуется уже сформированным щитком и стеблем побега (см. рис. 62, 63, 90). У мягкой пшеницы сорта «Диамант» конец этой фазы наблюдается через 8—10 сут после опыления. Одним из четких признаков окончания фазы молочной спелости — возможность прорастания зерновки. Необходимо отметить, что на этом этапе формирования зерновки зародыш становится автономным, т. е. независимым от материнского организма. Это особенно важно знать селекционерам для работы при отдаленной гибридизации. С этой стадии развития зародыш может быть извлечен из зерновки и посажен в культуру *in vitro*. На простой безгормональной среде он пройдет весь дальнейший ход развития, сформируются все остальные структуры, в результате чего образуется нормальный проросток. Это один из методов преодоления несовместимости при отдаленной гибридизации. Десятый этап в значительной мере зависит от условий, в которых он протекает. При неблагоприятных условиях (недостаток питания, влаги и т. д.) зерновки часто оказываются пустыми, недоразвитыми. На одиннадцатом этапе происходит окончательное формирование зародыша. В это время в эндосперме усиленно накапливаются питательные вещества

и идут сложные преобразования в его структуре (синтез белков, жиров и углеводов). В фазе покояющей спелости завершаются все биохимические и структурные изменения, обеспечивающие переход зерновки в состояние покоя. Обычно у пшеницы эти процессы совершаются через 20—25 дней после оплодотворения. Когда фаза покояющей спелости завершена, озимые, например, могут быть высеяны сразу же после обмола. Этот этап обычно называют «наливом» семян.

Таким образом, в процессе прихождения десяти и одиннадцатого этапов формируется плод — зерновка, в которой большая часть занята эндоспермом и меньшая — зародышем. Последний у всех злаков представляет собой миниатюрное растение, имеющее почечную форму, состоящую из нескольких листьев и апекса побега, корня (корешка), щитка, coleoptily, лигулы, эпибласта (у кукурузы он отсутствует). Различные виды злаков различаются числом явочных почек и корней в зародыше.

Последний, двенадцатый этап органогенеза характеризуется процессом превращения питательных веществ в запасы. Он завершается полной зрелостью семян. Особенность этого этапа — уменьшение содержания воды в плодах. В это время определяются масса и полноценность семян, влияющие на репродуктивность растений. Таким образом, продуктивность зависит от нормального протекания всех этапов и в первую очередь от сопряженности и корреляционной зависимости всех процессов и взаимодействий.

IX. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Отдаленная гибридизация растений имеет, как известно, большое теоретическое и практическое значение, однако использование этого метода в селекции связано с рядом трудностей. Главные из них — нескрещиваемость и стерильность гибридов. Проблемы нескрещиваемости давно привлекали внимание многих исследователей, тем не менее в этих вопросах остается много невыясненного. Понять причины неудач скрещиваний и нескрещиваемости при отдаленной гибридизации и значительную помощь оказывает знание эмбриологии.

В настоящее время можно выделить ряд общих закономерностей развития, присущих процессам, происходящим при отдаленной гибридизации. Несовместимость может выявляться на 3 этапах: 1) при взаимодействии пыльца и палыцевых трубок с тканями пестика, 2) во время двойного оплодотворения (сплошное и тройное слияние), 3) при развитии зародыша и эндосперма. Проявление несовместимости на последующем этапе не всегда связано с протеканием процессов на предыдущем; например, относительно нормальный рост палыцевых трубок не всегда обеспечивает успех двойного оплодотворения.

Сопоставление характера нарушений эмбриональных процессов с нормальным ходом развития позволяет выделить 2 основных типа: обратимый и необратимый. К первым относятся такие отклонения, которые не нарушают взаимодействия в системе пыльца—пыльцевая трубка—яйцеклетка—антета эндосперма—обружающие материнские ткани семяпочки и завязи; связаны они в основном с общим замедлением темпа развития и в редких случаях — с ускорением развития всей корреляционной системы. Ко вторым относятся нарушения, выходящие корреляции в развитии тех или иных структур и процессов, происходящих при их развитии. Эти отклонения выходят за границы синхорегуляции. Необратимые нарушения в свою очередь можно разделить на несколько групп, которые могут встретиться на 3 указанных выше этапах.

Взаимоотношения пыльника и пыльцевых трубок с тканями пестика (нарушения, связанные с прорастанием пыльника и ростом пыльцевых трубок). Несовместимость пыльцевых трубок и пестика при скрещивании *Trifolium monoglossum* с *T. aestivum* выявляется, например, уже через 15—30 мин после опыления. Около 75 % пыльцы прорастает, большинство пыльцевых трубок образует воздушия («бульбы»), некоторые из них при прорастании сгибаются; часть пыльцевых трубок прекращает рост (рис. 94). В апокальную часть пыльцевой трубки переменяются спермии, что никогда не встречается в норме. При обратном (реципрочном) скрещивании большинство пыльцевых зерен отмирает на рыльце и прорастают лишь единичные, также дающие аналогичные воздушия. Аномалии роста пыльцевых трубок могут иногда проявляться и их обратном росте — по направлению к рыльцу.

Сингамия и тройное слияние. а) Нарушения, связанные с аномальным излиянием содержимого пыльцевой трубки в полость зародышевого мешка и механическим расхождением спермиев (рис. 95, 96); например, один или несколько спермиев задерживаются в синергиде, где постепенно деградируют (эндосперм не образуется); все спермии оказываются в центральной клетке; яйцеклетка не оплодотворяется — зародыш не образуется (рис. 95, 6, 8). б) Нарушения корреляции при сингамии и тройном слиянии. Такого рода аномалии при отдаленной гибридизации встречаются довольно часто, что связано как с нарушением общего темпа сингамии и тройного слияния, так и с корреляцией между ними. Например, при скрещивании *T. monoglossum* с *T. aestivum* (сорт Диамант) через 3 ч после нанесения пыльника иногда можно наблюдать спермий на обоих женских ядрах, тогда как при нормальном опылении через 3 ч мы увидим совсем иную картину (рис. 96, А, Б). В данном случае происходит как общая задержка процесса оплодотворения, так и нарушение корреляции в развитии яйцеклетки и первичной клетки эндосперма. Сходную картину мы наблюдали и через 7 ч после опыления (рис. 97). Нередко при отдаленных скрещиваниях в зародышевый мешок входят 2 и более пыльцевых трубок (рис. 98). В обоих случаях нарушается корреляция, которая приводит к дальнейшему несоответствию в развитии зародыша и эндосперма, если они вообще образуются, и в конечном счете — к их гибели.

Развитие зародыша и эндосперма. При развитии гибридного зародыша и эндосперма также встречаются 2 вида нарушений; обратимые и необратимые. К саморегулируемым (обратимым) процессам в развитии зародыша и эндосперма можно отнести те, которые связаны с замедлением или ускорением их общего темпа развития. Такие нарушения встречаются нередко при гибридизации. К необратимым процессам относятся нарушения корреляций при развитии зародыша и эндосперма. Такие аномалии при гибридизации встречаются довольно часто. Так, например, через 6 сут после опыления можно видеть хлоропластный зародыш, а эндосперм при этом все еще остается ядерным.

Следует остановиться на тех аномалиях, которые встречаются при развитии гибридного зародыша и эндосперма. В эмбриогенезе, как уже было отмечено ранее, имеются 2 этапа: бластомеризация и органогенез (см. раздел «Развитие зародыша»). При отдаленной гибридизации нарушения могут проявляться на обоих этапах развития. При этих критических периодах развития гибридного зародыша могут быть различные фазы его развития. Они видоспецифичны. Например, при реципрочном скрещивании *T. monoglossum* с *T. aestivum* и *T. aestivum* с *T. zuckerskyi* нарушения отмечаются в течение всего эмбриогенеза. В разных гибридах они выражаются в нарушении митозов, т. е. в выбросе хроматина, образовании мостов, заложении перетородок и темпов деления в различных клетках зародыша. Эти отклонения единичны. Более существенные аномалии (массовое нарушение митозов, сильное изменение темпа деления клеток в различных частях зародыша и т. д.) наблюдаются в развитии гибридного зародыша на разных этапах органогенеза. Все это приводит к нарушению

дифференциации, к искажению формы зародыша и его отдельных органов (рис. 99). Эти аномалии сначала локализуются в районе шитка, а затем распространяются и на другие структуры зародыша (рис. 99, 13, 14), что приводит к его гибели.

Почти всегда при удаленной гибридизации реципрокные скрещивания эффективны в одном направлении, например при скрещивании *T. monospermum* с *T. aestivum* гибридный зародыш в большинстве случаев останавливается в своем развитии на стадии перехода от blastomerизации к органогенезу (рис. 99, 13, 14). При обратном скрещивании у большинства зародышей обычно наблюдается формирование всех органов, однако как их закладка, так и развитие протекают аномально (рис. 99, 13). Чаще всего встречаются зародыши с сильно измененным прижком, который может быть разной формы и величины. Проводящая система в гибридном зародыше либо совершенно отсутствует, а если развивается, то очень слабо; при этом можно видеть лишь небольшие участки прокамбиального тяжа. Кроме того, отмечается аномальное развитие точки роста (рис. 99, 13). У аномальных зародышей почти всегда формируется корень. В этих случаях в зерновках относительно хорошо развит эндосперм, хотя в нем также наблюдается много отклонений. Особенности гибридных зародышей — наличие в их клетках большого количества крахмала как на ранних, так и на средних этапах эмбриогенеза, что свидетельствует о нарушении метаболизма, поскольку в норме это не наблюдается.

При удаленной гибридизации сильные нарушения отмечаются при образовании эндосперма на всех этапах его развития и связаны с аномальным течением митозов (выбросы фрагментов хромосом, образование мостов, отставание целых хромосом, неэквивалентное их расхождение и т. д.), приводящих к нарушению синхронности делений, заложению клеточных стенок и темпов развития эндосперма. Кроме того, аномалии митозов в эндосперме приводят к образованию реституционных ядер неправильной формы с большим количеством хроматид. Полиплоидизация ядер в гибридном эндосперме происходит, вероятно, в результате эндомитозов и образования реституционных ядер. Могут формироваться многоклеточные клетки, различающиеся величиной, строением (характером вакуолизации и т. д.) и полиморфизмом ядер. Все указанные выше аномалии могут наблюдаться в разных частях эндосперма, иногда он представляет собой ткань, состоящую из отдельных фрагментов, не связанных между собой.

Особого внимания при гибридизации заслуживает процесс дифференциации алевронового слоя. Как известно, этот слой у злаков формируется из поверхностных клеток эндосперма и является физиологически активным слоем, играющим большую роль в общем метаболизме зерновки. При удаленной гибридизации нарушения в формировании алевронового слоя проявляются в изменении его числа, а иногда и в полном отсутствии.

Представляет интерес образование нескольких рядов клеток алевронового слоя в эндосперме в районе шитка зародыша; в этом случае алевроновый слой отделяется бы барьер между зародышем и эндоспермом, что нарушает нормальную между ними взаимосвязь.

Большие аномалии отмечены в образовании запасных веществ в эндосперме, что выражается как в изменении синтеза крахмала и белка, так и в их биохимическом составе. Данные электрофореза выявили в гибридном эндосперме изменение соотношения кислых и основных белков, а также появления новых белков, отсутствующих у родительских форм. Изменение соотношения 2 типов крахмала (А и Б) в белковых тел при удаленной гибридизации приводит к незначительности строения эндосперма и его функциональному нарушению.

Главная причина аномального развития зародыша и эндосперма при удаленной гибридизации — нарушение синхронности их развития. Это нарушение может проявляться на разных этапах формирования, причем характер и степень

выраженности аномалий при различных скрещиваниях подосецифичны. При разработке методов получения жизнеспособных семян при несовместимых скрещиваниях важно учитывать не только характер нарушений, но и время их проявления.

Для создания новых форм зерновых культур наиболее перспективным является получение гибридных растений между рожью и ячменем, между пшеницей и ячменем. В настоящее время особенно ценных и селекций является применение дигамнодных линий с использованием гаплоидосредоточителя *Hordeum bulbosum*. При скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* в зародышевом мешке происходят адвентивные хромосомы *H. bulbosum*, в результате чего формируются гаплоидные зародыши *H. vulgare*. Как указывают исследователи, наиболее сложная проблема в этой работе — получение растений из гаплоидных зародышей, которые прекращают развитие на очень ранних стадиях. Эмбриологические исследования выявили сильные нарушения в эндосперме, приводящие к полной гибели зародыша. Этот пример — прекрасная иллюстрация того, что развитие гибридного зародыша обусловлено развитием эндосперма. Для выживания таких зародышей необходимо извлечение их из семян, поэтому метод культуры изолированных зародышей — один из наиболее перспективных для преодоления нескрещиваемости, и только эмбриология может дать селекционеру точные сведения, на каких этапах развития необходимо извлекать зародыш (об использовании метода культуры *in vitro* см. подробнее в разделе «Прикладные аспекты эмбриологии»).

Существуют различные гипотезы, объясняющие причины нескрещиваемости различных видов. Одна из наиболее вероятных причин — несовместимость иммунологических отношений между тканями материнского растения, пыльцой и пыльцевыми трубками, гибридным зародышем и эндоспермом, что приводит к нарушению регуляции развития как отдельного органа, так и всей системы в целом, поэтому нет оснований утверждать, что аномальное развитие только эндосперма или зародыша является причиной гибели гибридных семян.

Морфологические картины позволяют установить не только то, на каком этапе проявляется несовместимость, но и вскрыть ее механизмы. В последнее время на основании имеющихся данных по электронной микроскопии и цитохимии предложена гипотеза, объясняющая взаимодействие в системе пестик — пыльца. Согласно этой гипотезе, белки и другие вещества, содержащиеся в стенке пыльника, являются носителями информации. Макромолекулы, сосредоточенные на пыльнике и клеточных стенках пестика, представляются как система, сплывающая информацию пыльника. Обе системы работают под контролем генетического кода пестика палочного узла (S-локус). От степени соответствия действия этих 2 систем и зависит успех протекания первых этапов оплодотворения. Успехи в этой области эмбриологии еще раз иллюстрируют, что изучение отдельных этапов оплодотворения является теоретической базой для работ в области генетики и селекции.

Следует отметить, что как характер, так и степень выраженности рассмотренных выше нарушений (например, в случае прямых и обратных скрещиваний) различны, и в каждом отдельном растении, используемом в качестве материнской формы, складывается специфическое взаимодействие гибридных и материнских тканей в разных органах.

1. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ ТРИТИКАЛЕ

Тритикале — новая перспективная зерновая культура, полученная от одделенного скрещивания ржи с ячменем. В настоящее время площади под ее посевами в нашей стране составляют свыше 200 тыс. га. Новая гибридная зерновая культура привлекает внимание исследователей своей высокой потенциалом

ной продуктивностью (многокочисленность, множественность и т. д.), устойчивостью к болезням и вредителям, повышенным содержанием в зерне белки и аминокислот, высокой отзывчивостью на внесение удобрений. Однако из-за генетической нестабильности, выражающейся в изменчивости и слабой выносливости зерновок, эта культура пока еще не нашла широкого применения. Необходимы дальнейшие эмбриологические исследования различных форм тритикале, происходящих в различных природных условиях СССР. Знание эмбриологических процессов позволит выявить основные закономерности и критические периоды в их развитии. Все это даст возможность искать причины низкой зерновой продуктивности и приблизит к возможности управления отдельными этапами онтогенеза.

Разные формы тритикале характеризуются различным числом аномалий и их характером. Они могут встречаться на разных этапах формирования эмбриональных структур и быть обратимыми и необратимыми.

Развитие пыльника. Развитие стенки пыльника у тритикале происходит по *Umbelliferae*-типу, и аномалии в ее развитии не наблюдаются (рис. 100). Основные нарушения касаются формирования спорочной ткани и образования пыльцевых зерен (рис. 100—102). При дифференциации спорочной ткани наблюдаются аномалии при возникновении каллозы, которая на одном и том же этапе ее развития либо формируется со всех сторон спорочной каллозы, либо не образуется совершенно (рис. 100, 2—5). Также явление было обнаружено у *Triticale* АД 537. Большие нарушения выявляются в мейозе, связанные с аномальным его протеканием. Некоторым формам тритикале, например АД 537, присуща асинхронность развития спорочной ткани вдоль пыльника, что приводит также к асинхронности формирования пыльцевых зерен и их полиморфизму. Нарушения проявляются и в положении пыльцевых зерен по отношению к стенке пыльника: либо побор в сторону тапстума, либо побор внутрь гнезда пыльника. Такая особенность наблюдается при развитии пыльника *Triticale* АД 537 (рис. 100, 8). Процесс спермиогенеза происходит без особых аномалий. Обычно в пыльниках тритикале образуется много дефектной пыльцы (рис. 101, 102). У некоторых форм тритикале, например у АД 537, встречаются пыльники, большая часть которых содержит стерильную пыльцу (рис. 102, А). У *Triticale dicoccoides* × *Secale cereale* обнаруживаются пыльники, в одном гнезде которых произошла полная дегенерация спорочного комплекса, а в другом формируется относительно горизонтальная пыльца, но различной формы и размеров (рис. 102, В, Е). Сопоставленное изучение фенологических фаз и эмбриональных процессов, в частности пыльника, выявило у *Triticale* АД 537 не только различные аномалии, но и очень замедленный темп по сравнению с таковыми у ржи и пшеницы. Одна из причин низкой плодородности тритикале — отсутствие достаточного количества жизнеспособной пыльцы в период цветения; подсчет стерильной пыльцы в зрелых пыльниках *Triticale* АД 537 выявил, что она составляет 31,1 % по отношению к фертильной при 7,7 у пшеницы и 2,8 у ржи.

Развитие завязи и семяночки. В отличие от развития мужских репродуктивных структур развитие женских происходит без особых аномалий (рис. 103). Все процессы идут в замедленном темпе. Единичные нарушения связаны с переходом дифференциации архестории и формирования зародышевого мешка, которые касаются в основном клеток ткани нуцеллуса и проявляются в их дегенерации на разных этапах развития. Наблюдалась активизация нуцеллярной ткани, окружающей зародышевый мешок, в результате чего произошло «зарастание» зародышевого мешка нуцеллярной тканью. Впоследствии также семяночки и завязи дегенерировали. Эти аномалии могут также влиять на продуктивность тритикале.

Процесс оплодотворения (прогамная фаза). У тритикале, как и у пшеницы и ржи, пыльца начинает прорастать сразу же после попадания

на рыльце пестика (рис. 104). При самоопылении у *Triticale* пыльцевые зерна прорастают быстрее и более дружно, чем при перекрестном опылении. При последнем у пшенично-ржаных амфидиплоидов, за исключением гексаплоидного тритикале АД Накадзукэ, пыльцевые зерна прорастают менее интенсивно, чем при самоопылении. Особенно медленно прорастает пыльца и растут пыльцевые трубки в тканях рыльца у пшенично-ячменного сепялотрикума АД 350 и вторичного гексаплоидного тритикале АД 206, у которого массовое прорастание пыльцевых зерен при перекрестном опылении наблюдается только через 2 ч после опыления.

При прорастании пыльцевых зерен у тритикале наблюдаются различные аномалии, выражающиеся в следующем: пыльцевые зерна образуют как эпидемные пыльцевые трубки, которые впоследствии лопаются; образуются спиралевидные пыльцевые трубки, не внедряющиеся в ткань рыльца; фертильные дуплородные пыльцевые зерна прорастают 2 пыльцевыми трубками. Кроме того, можно наблюдать прорастание пыльцевых зерен, содержащих дегенерирующие тяжёлые или гаптеосидные споры. Значительная часть пыльцевых трубок у всех образцов тритикале, как и у пшеницы и ржи, врастает в ткань рыльца и растёт по направлению к завязи. Однако наблюдаются массовые аномалии, которые проявляются в нарушении роста пыльцевых трубок (рис. 104): пыльцевые трубки закручиваются спирально в тканях рыльца пестика и образуют булавовидные вздутия вследствие изливания в них содержимого пыльцевого зерна и прекращения их роста; изменяется направление роста пыльцевых трубок, когда они растут в тканях рыльца в сторону, противоположную семяпочке. Эти типы нарушений, возникающие при прорастании пыльцевых зерен и росте пыльцевых трубок, встречаются почти у всех форм *Triticale*. В зависимости от генотипа образца и способа опыления (перекрестное или самоопыление) преобладает тот или иной вид нарушения.

Процесс оплодотворения (сигамия и тройное слияние). Процесс двойного оплодотворения у изученных форм тритикале обычно идет в замедленном темпе по преимущественному типу (рис. 105, 1—8). Форма *Triticale* АД 206, у которой наиболее полно изучен процесс оплодотворения, характеризуется незначительным числом аномалий, проявляющихся при прорастании пыльцевых трубок, слиянии гамет, а также при первом митозе в первичной клетке эндосперма (рис. 105, 9, 10).

Развитие зародыша и эндосперма. Развитие зародыша тритикале, так же как у ржи и пшеницы, протекает по Graminad-типу (рис. 106). Аномалии наблюдаются на стадиях как blastomerization, так и organogenesis. Критический период в эмбриогенезе тритикале, например у формы АД 537, — стадия перехода от blastomerization к organogenesis. Нарушения проявляются в темпах митотической активности в разных зонах зародыша, что приводит к аномальному развитию всех его органов. Часто наблюдаются разрастание и увеличение отдельных органов и подавление развития других, а иногда — полное отсутствие их дифференциации. Отставание в темпах развития происходит с первых этапов гибридного зародыша, и наиболее существенное — в период organogenesis. Однако у некоторых форм тритикале зародыш может развиваться нормально (рис. 106), например у АД 537 и АД 206.

Эндосперм у тритикале развивается по пухляковому типу, и обычно у большинства форм с большими аномалиями, наблюдающимися на разных его этапах (рис. 106, 1—3; 107; 108). На ядерной стадии наблюдаются типичные картины аномалий митоза: анафазное отставание, нерасхождение митотических фигур, асинхронное расхождение хромосом, единичные и множественные хромосомные мостики, трехлопастные митозы. В результате этих нарушений образуются полиплоидные и анеуплоидные ядра эндосперма различной формы и величины с большим числом ядрышек (рис. 108). Эти аномалии встречаются и на более поздних стадиях развития эндосперма при закладывании и нем клеточ-

ных стенок. Такое резкое уменьшение иногда приводит к развитию аномальных полиморфных ядер, а в дальнейшем — к атлактинизации хроматина и дегенерации отдельных клеток и областей эндосперма (рис. 108, А, Е—З). Одна из особенностей развития эндосперма тритикале *T. dicoccoides* × *S. cereale* — нарушение распределения ядер, а в дальнейшем — и кисток в разных зонах эндосперма. У этой формы тритикале обнаружено сосредоточение большого числа ядер эндосперма в микропиларной зоне эндоспермального цемента (рис. 108). Чрезвычайно плотность ядер в этих районах в свою очередь ведет к нарушению цитотических делений, в результате чего образуются полиплоидные ядра и нередко идет дегенерация хроматина и цитоплазмы (рис. 108). Такое аномальное развитие эндосперма отражается на развитии и дифференциации гибридного зародыша тритикале. У некоторых форм тритикале, например АД 206, наблюдается относительно нормальное развитие эндосперма (рис. 108), что естественно приводит к нормальному развитию зародыша.

Характерными для развития эндосперма тритикале являются аномалии в синтезе запасного крахмала и белки, что, как полагают некоторые авторы, связывается с высокой активностью амилазы.

Основная причина многочисленных нарушений в развитии зародыша тритикале — изменение детерминированных корреляций между зародышем и эндоспермом и материнскими тканями. Так, аномальное приращение двойного оплодотворения (неполное расхождение спермиев к женским клеткам) приводит к тому, что большинство ядер остаются неоплодотворенными (рис. 110, А, Б); второй спермий либо дегенерирует в синергиде, либо может слиться с ее ядром, образуя дополнительный синергидный зародыш (рис. 110, Б). Описанные явления в развитии эндосперма у тритикале особенно отчетливо видны на выделенных зародышевых мейках (см. «Методические указания»).

Все указанные выше аномалии, встречающиеся при формировании гибридных зародыша и эндосперма, приводят к нарушению гомеостаза, существующего при нормальном опылении.

Таким образом, все нарушения, которые наблюдаются при формировании эмбриональных структур, связаны с генетической нестабильностью новой гибридной культуры и могут проявляться на разных этапах ее онтогенеза. Эти аномалии при развитии эмбриональных процессов сходны с аномалиями, имеющимися при отдельной гибридизации, и являются видоспецифичными.

Зная критические периоды в развитии эмбриональных процессов можно применить различные методы воздействия для снятия этих нарушений (например, внесение микроэлементов в период развития пыльника — в конце фазы кушенина — начале фазы трубкования).

Х. НАРУШЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ

Исследование реакции растений на действие каких-либо факторов среды позволяет вскрыть критические периоды на разных этапах онтогенеза. Выявление этих периодов приближает нас к возможности управления индивидуальным развитием организма. Соприкоснутое изучение органогенетических процессов необходимо для использования экспериментального метода в этой области. Следует подчеркнуть, что любые факторы среды больше всего влияют на развитие генеративных органов (тычинки, пестик); при неблагоприятных условиях этот процесс нарушается, что снижает продуктивность растения и фактически определяет урожай. Потери урожая зерна зависят от длительности действия неблагоприятных факторов.

попятных факторов (высоких температур и засухи); в фазе кущения — это укрупнение числа продуктивных побегов кущения и некроз закладывающихся колосов и колос; в фазе трубкования — повреждение ткани закладывающихся цветков и генеративных клеток; в фазе цветения — нарушение процессов опыления и оплодотворения; в фазе налива зерна — снижение его массы.

1. ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ И ВОЗДУХА

Вопрос о роли избытка или недостатка влаги и оптогенезе растений решался по линии поиска критических периодов, когда отклонения указанного фактора от оптимума способны снизить урожай. Только после того как наряду с агрофизиологическими методами регуляризации в учети урожай были использованы эмбриологические, исследователи смогли ответить на вопросы, привлекавшие внимание селекционеров в течение длительного времени.

Были установлены границы критического (в отношении обеспечения влагой) периода у различных видов хлебных злаков. Такими периодами оказались в развитии пыльца *мейоз* и *формирование пыльца*. Снижение урожая зерна при засухе связано с возрастанием количества стерильной пыльцы, появляющейся в результате нарушения редукционного деления. Процесс микроспорогенеза наиболее подвержен губительному влиянию засухи (причем необратимо), поскольку образуется стерильная пыльца.

При длительном и глубоком дефиците влаги возможны нарушения и в женской генеративной сфере. Было установлено, что у ячменя при полной засухе в большинстве случаев деформируется зародышевый меклок и может наступить полная дегенерация всех элементов. Наблюдается так называемый процесс зарастания зародышевого мекла. Заслуживает внимания и факт снижения степени нарушения микроспорогенеза в условиях недостатка воды в почве при внесении дополнительного количества азота. Эффективное защитное средство в критические периоды — вскорневая подкормка растений, страдающих от недостатка воды в почве, микроэлементами (в частности: бором) в период формирования репродуктивных органов.

В период спорогенеза столь же губителен и избыток влаги в почве, который может иметь место при неправильных поливах, во время длительных дождей и при близком стоянии грунтовых вод. Например, затопление пыльцы начиная с фазы выхода в трубку приводит к резко выраженной череззернице.

Влажность воздуха также определяет урожай зерна. Эксперименты показали, что в период формирования цветка и его элементов наиболее опасна воздушная засуха. Дефицит влаги в период формирования гамет резко снижает фертильность пыльцы, что приводит к бесплодию большого числа цветков и к череззернице.

2. ТЕМПЕРАТУРА ПОЧВЫ И ВОЗДУХА

При относительно холодной почве, что имеет место на северных границах возделывания хлебных злаков, физиологи уделяли достаточно внимания изучению тем процессов роста и развития растений. Наблюдение за реакцией растений пшеницы (сорт Диамант) на снижение температуры в почве до 5—7 °C в различные периоды онтогенеза показало, что на холодной почве их развитие резко задерживается (на 5—14 сут); колосья формируются мелкими, снижается число цветков и зерен. Таким образом, охлаждение почвы в период формирования цветков является критическим.

Характер формирования соцветий, спорогенеза и гаметогенеза при разных температурных режимах в почве (8—10 или 15—20 °C) значительно меняются. При 8—10 °C митотическая активность в конусе нарастания пыльцы уменьшается

в 2 раза по сравнению с нормой. Эмбриологические исследования показали, что на холодных почвах уменьшаются размеры завязи и семяпочатка, а это обычно выражается в худшей зерновке. На холодной почве происходит задержка формирования зародышевого мешка, наступающего позднее на 7—8 сут по сравнению с этим процессом на теплых почвах. Особенность развития растений, выращенных на холодных почвах, — накопление большого количества крахмала в миксеплеме. Мужские генеративные структуры — пыльники — развивались без существенных отклонений, если не считать более замедленного темпа и незначительного уменьшения размеров пыльцевых зерен. Сумма эффективных температур для нормального спорогенеза неодинакова для сортов и форм различного происхождения. Например, сибирские пшеницы, естественно, требуют меньше тепла, чем индийские.

Высказывались противоположные точки зрения на причины различных аномалий, наблюдаемых при развитии генеративных структур, при выращивании растений в условиях пониженных температур. Некоторые исследователи считают главной их причиной нарушение в холодных почвах азотного и фосфорного питания. Другие полагают, что одна из важнейших причин снижения урожая — недостаточное образование витаминов В₁, РР и др. Экспериментально подтверждено, что внесение никотиновой кислоты оказывает положительное влияние на урожай пшеницы.

Перегрев почвы в южных районах, как правило, сопровождается засухой. Это приводит к резкому подавлению всех процессов жизнедеятельности растения и очень часто — к их гибели, поэтому исследование состояния развивающихся генеративных органов в условиях высоких температур — одна из важнейших проблем, особенно в южных районах нашей страны при орошаемом земледелии. В данном случае отрицательное действие высоких температур воздуха обычно усиливается обезвоживанием растений в условиях засухи почвы, что, естественно, и вызывает нарушения формирования генеративных структур. Экспериментально было установлено, что повышение температуры воздуха нарушает развитие генеративных органов у пшеницы. Наиболее чувствительным периодом в онтогенезе растения к высокой температуре оказался процесс формирования колоса (V—VI этапы органогенеза; см. раздел «Сенсорность органовообразовательных процессов в онтогенезе»). Аномалии обнаруживаются главным образом при развитии пыльника: в мейозе — неправильное расхождение хромосом и асинхронность деления клеток во втором мейотическом делении, передразнившие и аномальные строение пыльника. Все это снижает жизнеспособность пыльцевых зерен. Повреждения пыльника, вызванные при воздействии высоких температур, обычно приводили к увеличению стерильности колоса, уменьшению его гирдинности и тем самым к снижению урожая.

Следует отметить, что развитие женских генеративных структур происходит без особых аномалий. Изучение физиолого-биохимических процессов в колосе в условиях повышенных температур выявило значительные изменения: возростание температуры тканей, ослабление интенсивности дыхания, снижение содержания полисахаридов и макроэрического фосфора. Все эти нарушения сказались главным образом на развитии половых клеток; оказалось также, что корневая подкормка микроэлементами (цинк, бор, кобальт) благоприятно влияет на развитие генеративных структур и является одним из возможных путей ослабления их повреждения у пшеницы при высокой температуре воздуха.

3. ИНТЕНСИВНОСТЬ ОСВЕЩЕНИЯ

Данные эмбриологии доказали, что снижение освещенности в полуденные часы — с 29 до 16 тыс. лк — приводит к резким нарушениям в развитии генеративных органов, особенно в период воздействия на начальной стадии формирования тычилок — при образовании архиспоральной ткани. Снижение интенсивности освещения до 6 — 8 тыс. лк (при норме 4 тыс. лк) в период редукционного деления ведет к стерильности цветков. Однако аналогичное уменьшение количества света после редукционного деления почти не отражается на формировании генеративных структур, т. е. на качестве урожая.

Васкисевая подкормка калием при слабой освещенности заметно снижает ее отрицательное действие: например, при слабой освещенности урожай зерна может снизиться на 50 %, при опрыскивании же растения 1 %-ным раствором калия снижается только на 23 %. Предполагают, что калий играет большую роль в обмене веществ и способствует притоку питательных веществ в соцветие.

4. ЭЛЕМЕНТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Энергичные поиски критических периодов и минимальном питании позволили установить те переломные моменты в жизни растений, когда ощущается острая потребность в каком-либо элементе.

Так, дефицит азота в фазе кулдения приводит к резкому уменьшению числа колосков у всех видов злаков. У пшеницы исключение азота из питательной среды в этой фазе (заложение колосковых лопастей, т. е. развитие колоска) ведет к резкому снижению урожая. В отдельных случаях были установлены факты полной стерильности колоса пшеницы сорта Диамант при недостатке азота в питательной среде в период заложения колоса. При достаточном количестве азота в почве в фазе кулдения обеспечивается нормальный урожай зерна, дополнительное же внесение азота перед фазой цветения существенно повышает завызываемость зерен. Исследователи единодушно пришли к выводу, что в период формирования колоса растения испытывают резко выраженную потребность в фосфоре, что совпадает с прохождением световой стадии. При отсутствии фосфора на этом этапе развития урожай зерна снижается по сравнению с контролем в 2—4 раза. При этом резко уменьшается масса одного зерна. У пшеницы исключение фосфора из питания в этот период сказывается на процессе цветения и оплодотворения цветков; уменьшается процент завызываемости зерен.

Дискуссионным продолжает оставаться вопрос о критическом периоде (острой недостаточности калия) при формировании генеративных органов растения. По одним данным, пшеница более всего нуждается в этом элементе только в фазе кулдения, по другим — в период дифференциации гаметофита и начале заимеропения (фаза стеблевания и колошения). В последних случаях потребность в калии связывают с усиленным оттоком эластических веществ в соцветия.

В образовании урожая хлебных злаков и повышении устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды большую роль играют микроэлементы. Известно, что при «медном» голодании растения пшеницы, особенно на торфяных почвах, часто не способны перейти к дифференциации колоса, продолжают усиленно куститься, однако отмечены случаи формирования соцветий, которые оказываются уродливыми и недоразвитыми, не дающими зерна. Бор давно известен как элемент, крайне необходимый для формирования генеративных органов и осуществления оплодотворения. Его отсутствие приводит также к аномальному органогенезу. Установлено, что при недостатке бора резко нарушаются процессы образования колосов, их выход из трубки, а также диф-

ферментами клеточев (рис. 111). Число клеток в колосе уменьшается, меньше завязывается цветков в колоске и нарушается развитие тыльчика.

Развитие тыльчика при недостатке бора. Специальные эксперименты показали, что особенно остро необходимость в боре у злаков ощущается на время микроспорогенеза. Этот этап является критическим в развитии тыльчика растений, испытывающих борное голодание. На примере овсяного сорга Джеммит было выявлено, что темпы дифференциации репродуктивных структур на среде без бора значительно ниже, чем на среде с бором: так, в первом случае за 25–26-е сутки с начала вегетации пыльник представляет меристематический бугорок, тогда как в норме в нем имеется дифференцированная стенка, состоящая из 3–4 слоев и спорогенной ткани. Через 30–32 сут в пыльниках растений, выращенных без бора, наблюдается дифференциация слоев их стенки и спорогенной ткани, в то время как в норме заканчивается мейоз, а в стенке пыльника идет сложная специализация всех слоев. Кроме основного развития тычинки и пыльника у растений, не получивших бора, обнаружены значительные нарушения в спорогенной ткани и в стенке пыльника (рис. 112). Многие одра спорогенных клеток полиплоидные (рис. 112, А, Б, Д), образовавшиеся, вероятно, в результате эндомитоза. В отдельных гнездах пыльника наблюдается хроматиновое вещество, представленное в виде галек с большим количеством ядрышек (рис. 112, Г). В аномальных пыльниках часто отмечается шизолизис (рис. 112, Б). Особенность развития спорогенной ткани — неравномерное деление в отдельных ее клетках. На ранних этапах развития спорогенной ткани образование оболочек спорогенных клеток часто нарушено, иногда они не формируются совсем (рис. 112, В, Г).

В пыльниках наряду с клетками, в которых нарушен мейоз, имеются отдельные участки с относительно нормальным развивающейся спорогенной тканью. Однако в дальнейшем на разных этапах мейоза обнаруживаются различные аномалии (нерасхождение хромосом к полюсам, выброс хроматиды, образование гигантских микроспор — рис. 112, Е).

Нарушения в мейозе и мейозе в спорогенной ткани приводит в дальнейшем к полной дегенерации гнезд пыльников и к отмиранию всей тычинки. Вследствие этого у растений, выращенных без бора, полностью отсутствуют тычинки (рис. 113, А, Б).

Развитие женских генеративных структур при недостатке бора. Этот процесс идет также в замедленном темпе; например, через 48 сут после посева зародышевый мешок у растений, выращенных без бора, находится на 2-ядерной стадии, в то время как в норме формируется 7-клеточный 8-ядерный зародышевый мешок. Развитие его протекает в основном нормально, отмечаются лишь единичные случаи нарушения редукционного деления, в результате чего происходило аномальное образование женского гаметофита. Дегенерация зародышевого мешка и его элементов наблюдалась на самых поздних стадиях развития зарыва и ооэмбры; и явилась, по-видимому, следствием того, что они не были оплодотворены. Отмеченные задержки растений, выращенных на среде без бора, аномальной пыльной других растений вынуждают скорее запылять зерновку. Таким образом, стерильность колоса в условиях недостатка бора является следствием аномалий, происходящих в пыльнике.

Нарушение репродуктивной сферы при недостатке бора наблюдалось и у чины (рис. 113, А). Следует отметить, что все хлебные злаки очень чувствительны к колебанию борного объема. Ячмень, кукуруза и пшеница отличаются наибольшей потребностью в боре по сравнению с другими видами злаков.

Существует 3 метода применения бора: предпосевная обработка семян, внесение подкормки и внесение в почву. Все они используются с учетом свойств почвы и условий, в которых выращиваются растения. Однако в настоящее время установлено, что в результате предпосевной обработки семян борной кислотой

урожаи ячменя значительно повышается на различных почвах почти в 3 раза по сравнению с контролем. Аналогичные явления наблюдаются и при обработке бором семян кукурузы. Метод внекорневого питания может быть использован в любой период роста и развития растения. Было показано особое значение внекорневой подкормки в фазы колошения и цветения. Цитозамбринотоксические данные показали необходимость бора для формирования оболочки пыльца, а также спермиев, в которых с помощью флуоресцентного анализа установлено его наличие. Недоразвитая пыльца, например опеночно-рябых гибридов, не содержит бора.

Внекорневая подкормка бором способствует резкому повышению фертильности пыльцы при отдаленной гибридизации (например, у опеночно-рябых эмфитилоидов борная кислота усиливает прорастание пыльцы к рост пыльцевых трубок). Кроме того, такие эмфитилоиды характеризуются низкой озерненностью и дуплостью зерновки, в которых отмечается сморщенный недоразвитый эндосперм.

Обрызгивание 0,05 %-ным раствором борной кислоты раз в неделю начиная со времени выхода растений в трубку резко повысило число колосков в колосе и озерненность всех колосков (число зерен в одном колосе увеличилось с 1,4 до 41,3).

Отмеченные нарушения в пыльце у разных злаков при недостатке бора вызваны, вероятно, изменениями в нуклеиновом обмене. Опыты, проведенные с внесением нуклеиновой кислоты в питательный раствор, не содержащий бора, выявили, что алломанин в пыльце пшеницы в значительной степени может быть устранен, и тогда образуются пыльники, в которых развивается большое количество нормальной зрелой пыльцы. Таким образом, процессы развития генеративных органов у хлебных злаков осуществляются на основе синтеза нуклеопротеидов в комплексе с активным метаболизмом минеральных элементов, в частности бора. Стерильный колос формируется вследствие нарушения синтеза нуклеопротеидов на стадии микроспортогенеза.

Особенно остро ощущается потребность растений в боре в условиях высокой температуры и недостаточной влажности почвы. Поскольку критическими периодами в развитии репродуктивных структур являются мейоз, оплодотворение и эндоспермообразование, то внекорневая подкормка бором при засухливых условиях особенно важна в эти периоды.

Недостаток меди проявляется в интенсивном кушени злаков, поедании кузачком листьев, в задержке формирования репродуктивных органов, приводящих к «пустозерности» колоса. Очень чувствительны к недостатку меди ячмень, яровая и озимая пшеница и белые сорта овса. Мало реагирует на внесение меди озимая и яровая рожь. Дискуссионным остается вопрос о причинах больших различий в чувствительности растений к недостатку меди, однако следует отметить, что имеющиеся сведения свидетельствуют о значительном влиянии «железных» удобрений на качество урожая, проявляющемся у хлебных злаков в увеличении количества белка в зерне, а также в весомой прибавке урожая. Например, на болотных почвах Латвийской ССР после применения лигнитных удобрений, в которых содержится медь, получены значительные прибавки урожая овса — с 4 до 9, яровой пшеницы — от 2 до 5, ячменя — от 2 до 3,4 ц/га.

Способность меди повысить холодо- и морозостойкость растений имеет большое значение для хлебных злаков, особенно для кукурузы и пшеницы, в связи с продвижением их в северные районы.

XI. ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ

Стерильность пыльцы, вызванная цитоплазматическими факторами, носит название цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС). Свое название ЦМС получила потому, что этот признак наследуется по материнской линии, через цитоплазму яйцеклетки, и не передается спермиями, т. е. через мужского родителя. ЦМС возникла в ходе эволюции цветковых и проявляется обычно у поступающих растений спонтанно. Она обуславливается определенными ядерно-цитоплазматическими отношениями и выражается в деградации большинства пыльцевых зерен и пыльчинок на определенных этапах их развития (рис. 114, 115). У многих видов, наиболее четко это показано для кукурузы, признак ЦМС, или стерилизующие свойства цитоплазмы, закодирован в митохондриальном геноме, а у некоторых видов растений ЦМС связывают с геномомoplastид. Этот вопрос еще не совсем ясен, поскольку некоторые исследователи полагают, что ЦМС обусловлена вирусной природой.

В настоящее время это явление обнаружено у сотен видов растений и используется в связи с гетерозисом для получения гибридных семян первого поколения по принципу восстановления. Отцовская линия, как правило, несет доминантные гены и при массовой гибридизации восстанавливает фертильность в потомстве. Таким образом, посеяв гибридные семена, можно получить гетерозисное потомство и фертильные семена, дающие высокий урожай растений.

Наиболее четко этот признак изучен у кукурузы, где, имея источник стерильности — стерильную линию, можно путем обратных скрещиваний перевести любую женскую линию на стерильную основу, т. е. сделать ее стерильной. Генетические условия получения стерильной линии — наличие рецессивных мутантных генов ct_1 , ct_2 в гомозиготном состоянии и соединение их в зиготе со стерилизующей цитоплазмой. Растения такого типа образуют abortивную пыльцу, а то время как их семечки совершенно нормальны и фертильны.

По генетическим признакам и реакция на различные линии, закрепляющие в потомстве признак ЦМС, и линии, восстанавливающие фертильность, а также по характеру и времени abortивности пыльцы выделяют различные типы ее стерильности: тексасский — Т-тип, молдавский — М-тип, «С»-стерильность пыльцы у кукурузы и др.

Источником ЦМС у пшеницы могут служить различные виды эпитопсы и такие виды пшеницы, как *T. timopheevi*, *T. zhukovskii*, *T. timopheovii*, *T. araraticum*, *T. dicoccoides* и др. Восстановление фертильности у пшеницы осуществляется полигенной системой главных факторов и генами-модификаторами.

Характерным цитологическим признаком развития стерильной пыльцы для большинства растений является начало деструктивных процессов в постмейотический период, т. е. сразу же после освобождения микроспора из клеточной оболочки тетрады. У кукурузы, в частности тексасского типа стерильности, это выражается в ненормальной вакуолизации цитоплазмы микроспора и в отсутствии развития центральной вакуоли; дифференцирующего митоза не происходит. При других типах стерильности, как например S-тип у кукурузы, развитие идет до образования 2-клеточного пыльцевого зерна, а затем наступает его дегенерация.

Детальное эмбриологическое исследование ЦМС у пшеницы выявило, что фаза вакуолизации микроспоры наиболее уязвима при развитии пыльцевого зерна.

Изучение цитологии мужской стерильности у различных культурных растений показало, что процесс стерилизации пыльцевых зерен в пыльнике происхо-

дит неспихроно. Для пылевых зерен с ЦМС характерны апохизация вакуолизации генеративных и вегетативных клеток, гидратация карисплазмы ядра вегетативной клетки, нарушение движения генеративной клетки, нарушение движения ядер в микроспоре и вегетативной клетке. Кроме того, в пыльце ЦМС отмечается уменьшение количества крахмала, а также пикоз ядер и цитоплазмы.

Характерный признак развития пыльника при ЦМС — задержка лизиса талетального слоя клеток, а для многих растений с ЦМС свойственны его гипертрофия, многоядерность и активное разрастание в полость гнезда пыльника. Это наблюдается у пшеницы, сорго, подсолнечника, сахарной свеклы и т. д.

Все указанные выше нарушения приводит к тому, что в момент созревания пыльца у кукурузы, пшеницы, ржи, ячменя и других видов растений с ЦМС наблюдается масса «пустых» зерен (без цитоплазмы и ядер) в дегенерирующих пыльниках.

В настоящее время интенсивно ведутся работы по изучению генетической, цитологической и эмбриологической природы ЦМС. Это явление охватывается у всех видов пидей культурных растений и широко используется в селекционной семеноводческой практике для массового получения гибридных семян первого поколения.

При исследовании ЦМС нужно помнить, что пыльник — сложная интегрированная система, где развитие пыльца тесно связано с окружающей его тканью (стенка пыльника), поэтому изучать это явление необходимо усилиями специалистов разного профиля — генетиков, селекционеров, цитологов и обязательно эмбриологов.

ХИ. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ

1. НЕТРАДИЦИОННЫЕ МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ В СЕЛЕКЦИИ, ТЕРМИНОЛОГИИ

Все более пристальное внимание для получения новых форм и сортов заслуживает создание экспериментальных систем, которые давали бы воспроизводимые результаты при строго определенных условиях. Моделью для изучения механизма дифференциации и путей морфогенеза в системе воспроизведения является культура растительных клеток, органов и зародышей (эмбриокультура). Применение этого экспериментального подхода открывает новые перспективы для создания форм растений, а также для познания и управления онтогенезом. В связи с этим особый интерес представляет разработка теоретических основ культивирования *in vitro* как вегетативных, так и различных генеративных структур, таких как пыльник, зарызок, семязачатки, зародыш, эндосперм и др. В настоящее время широко обсуждается, например, значение стадий развития генеративных структур, используемых в культуре *in vitro*, состояние донорных растений, приводятся данные относительно влияния различных абioticеских факторов на морфогенез, описываются возможные способы образования эмбрионов и т. д. Однако в подавляющем большинстве случаев мы не можем пока с достоверностью сказать, например, каков будет выход регенерантов из пыльника, по какому пути морфогенеза пойдет их развитие, почему пути морфогенеза различны у разных видов, какая стадия зародыша является оптимальной для эмбриокультуры и т. п.

В большинстве случаев, к сожалению, генеративные и репродуктивные структуры с их элементами не рассматриваются экспериментаторами как сложные интегрированные системы, поэтому мало изучается их реге-

низ, морфогенетические и морфофизиологические корреляции, обуславливающие специфику развития отдельных органов. Используя метод культуры клеток тканей и органов, экспериментатор-селекционер не должен забывать, что работает не просто с клеткой, тканью или органом, а с частью целого организма, т. е. с системой, где все подчинено определенным законам развития. В результате разработанного системного подхода применительно к генеративным структурам, используемым в культуре *in vitro*, нами сформулированы отдельные теоретические положения. Эти разработки могут быть применены в селекционной работе.

Прежде всего во избежание разночтения и понимания тех процессов, о которых пойдет дальше речь, мы предлагаем использовать **единую терминологию** для различных, связанных с вопросами морфогенеза процессов, происходящих *in vitro*, *in vivo* и *in vitro*, поскольку они универсальны. **Ониотелез** — индивидуальное развитие организма от зарождения до естественной смерти. **Тотипотентность** (эмби-) — свойство клетки (или клеток), имеющей все морфогенетические возможности (т. е. весь потенциал), присущие данной особи, и реализующиеся различными путями морфогенеза. Конечный результат проявления этого свойства, его способы и формы реализации могут быть различными и обусловлены степенью тотипотентности клетки (или клеток). Степень тотипотентности клеток видоспецифична и определяется совокупностью факторов и в первую очередь системой (ткань, орган, организм), из которой взята была клетка (клетки). **Критическая масса** — наименьшая масса делящихся клеток, необходимая для процесса дифференциации отдельных эмбриональных структур. **Дифференциация** (дифференцировка) — процесс, при котором относительно однородное становится все более различным. Дифференциация может происходить на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. **Дедифференциация** — процесс, при котором относительно различное становится все более однородным. Дедифференциация может происходить на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях. На клеточном уровне дедифференциация — процесс, способствующий снятию специализации, т. е. утраты приобретенных различий и перехода к меристематическому состоянию. **Детерминация** — процесс развития клетки (или клеток), предопределенный условиями, свойственными организму. Понятие детерминации необходимо связывать не только и не столько с единичными клетками, сколько с их взаимодействием в ходе развития систем (зародыша, пыльника, семечки и т. д.). «Систем» детерминации поному л первую очередь связано с нарушением межклеточных связей и т. д. **Морфогенез** — формообразовательный процесс различных структур (не только органов), совершающийся на субмолекулярном, молекулярном, надмолекулярном, клеточном, тканевом (гистогенез), органном (гематогенез, ризогенез) и организменном (эмбриогенез, эмбриондотенез, теморизогенез) уровнях. **Инициальная клетка** — клетка, дающая начало тканям, органам, организмам. **Эмбриональная клетка** — инициальная клетка, образующаяся в результате эмфимиксиса (зигота). **Эмбриональная клетка** — {экрисетная клетка и др.} — инициальная клетка, дающая эмбрионд непосредственно или через каллус. **Зародыш** — биполярная структура (с сопряженным развитием апексов побега и корня) с самых первых этапов своего развития, образующаяся в результате полового процесса. **Эмбриогенез** — процесс развития зародыша, образующегося путем эмфимиксиса, т. е. объединения гамет. **Эмбрионд** (зародышоподобная структура, двуставный зародыш и т. д.) — биполярная структура (с сопряженным развитием апексов побега и корня) с самых первых этапов развития, образующаяся асексуально из соматической и половых клеток (в случае аномиксиса), способы сто

образования различны. Эмбриогенез (эмбриогенез,* соматический эмбриогенез) — процесс развития эмбриона. Автокомпульс зародыша см. с. 116. Геммогенез — процесс развития почки: 1) вегетативный геммогенез — процесс развития вегетативной почки, 2) репродуктивный геммогенез (генеративный, фиоральный) — процесс развития цистогонной почки. Ризогенез — процесс развития корня. Эмбриональный клеточный комплекс (ЭКК, эмбрионные массы, проэмбриональные массы, эмбриональные группы, клеточные агрегаты, проэмбриональные скопления, микрокелусы и т. д.) — комплекс разнородных клеток, который может инициировать эмбрионы, преобразовываться в эмбрион или давать почки и корни. Каллусогенез — процесс образования каллуса из клеток вегетативных и генеративных органов.

В связи с различием термина «каллус» остановимся на нем более подробно. Каллус — гетерогенная структура (система), образующаяся в результате пролиферации клеток на раневой поверхности отдельных структур растительного организма. Чаще он состоит из неоднородных клеток (ЭКК), гомогенность которых может быть различна, что и обуславливает их разный путь морфогенеза (эмбриогенез, органогенез и гистогенез). Не совсем точным является представление о каллусе как аморфной структуре или ткани, возникшей путем неорганизованного роста. Каллус представляет собой гетерогенную интегрированную систему (не обязательно ткань), поскольку формируется, как правило, из исходно разных клеток генеративных или вегетативных органов. Его морфогенетические потенции видоспецифичны и могут меняться в процессе генезиса и в определенной степени от различных факторов (температуры, влажности, времени культивирования и т. д.). Имеются факты, позволяющие утверждать, что морфогенетические потенции как самого каллуса, так и его составных элементов — групп клеток — и их регенерационная способность, а также пути морфогенеза могут быть различны (органогенез, эмбриогенез или гистогенез). Все это в значительной степени определяется условиями выращивания каллуса, а также характером связей между группами в каллусе, что в свою очередь обусловлено их формой, размером (критической массой), соотношением различных ЭКК и т. д.

Вероятно поэтому не следует использовать так много различных терминов («морфогенетический каллус», «клеточная дифференциация», «эпизодическая дифференциация», «компактный эмбрионный каллус», «зеленый каллус» и т. д.) для обозначения групп клеток в каллусе, имеющих регенерационные потенции, реализующиеся разными путями морфогенеза (эмбриогенез, органогенез и гистогенез). Предлагаем эти структуры именовать э м б р и о н а л ь н ы м к л е т о ч н ы м к о м п л е к с о м, добавляя к нему различные определения, подчеркивающие его специфичность, — ЭКК «белый», или «зеленый», «лиловый», «компактный» и т. д.

Необходимо отметить, что многие исследователи негачно используют для описания морфогенеза в культуре *in vitro* такие термины, как «эмбриогенез», «адвентивный зародыш», «эндоргенез», «этиогенез» и др.

Под терминами «эмбриогенез» следует, очевидно, понимать только развитие полового зародыша, а для развития эмбрионов правильно использовать только термин «эмбриогенез». Эмбриологи под термином «адвентивный зародыш» понимают дооплодотворенные зародыши, возникающие из разных клеток зародышевого мешка, нуцеллуса или интегумента, помимо основного (полового) зародыша, занимающего определенное положение в зародышевом мешке. Этот термин не следует использовать для эмбрионов, формирующихся в каллусной и суспензионной культурах, поскольку неизвестно, какой из них — основной,

* В своей книге автор встречавшийся в литературе термины, используемые различными авторами для обозначения одних и тех же структур.

а какой — дополнительный. Согласно существующей терминологии, биолог (как ботаник, так и зоолог) подразумевает под «андрогенезом» (мужской партеногенез), так же как и под «гигогенезом» (женский партеногенез), развитие растений из гамет, поэтому применение термина «андрогенез» для обозначения процесса образования гаплоидных растений *in vitro* из микросперм и пыльников неправомерно.

Термины «дифференциация» и «дифференцировка» по сути отражают одно и то же, так же как и термины «едифференциация» и «редифференциация». Берингии, поэтому термины «редифференциация» и «индифференцировка» употребляться не стоит, так как это вносит дополнительные сложности в понимание процесса дифференциации. Кроме того, термин «редифференциация» не совсем уместен еще и потому, что он не отражает сущности явления, поскольку нет абсолютного базиса к исходному состоянию. Термины «дифференциация» и «индифференцировка» являются, по видимому, вариантами перевода единственного латинского слова *differentia*, что служит еще одним доводом для применения только термина «дифференциация», т. е. более правильного перевода.

Следует также отметить и то, что термин «онтогенез» (*ontos* — существо, титалис — происхождение) неправильно использовать применительно к пластиде, талассальной пленке и т. д., поскольку этот термин в других значениях не отражает сути явлений, которые обычно вкладываются в это понятие.

2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ (ЭМБРИОКУЛЬТУРА)

Изучение всех этапов развития зародыша злаков — необходимая теоретическая предпосылка прикладных исследований, таких как преодоление лесоуместности при отдаленной гибридизации, получение гаплопродукта, выбор оптимального срока уборки урожая, сокращение периода покоя семян и ряд других. Культура зародышей на ранних стадиях эмбриогенеза является одной из сложнейших, а вместе с тем важнейших проблем современной биологии, в частности экспериментальной ботаники, генетики и селекции. В большинстве работ по культуре зародышей последние используются изолированными от осемянки на относительно поздних стадиях развития и прошедшими на материнском организме основной путь формирования. До сих пор никому не удавалось вырастить дохвальные растения в условиях культуры *in vitro* из изолированной злоты и зародышей на самых ранних этапах их развития. Вопрос о самостоятельности зародышей растений обсуждается в литературе в связи с вытекающими проблемами ланси, однако, как правило, решается односторонне. Зависимость зародышей от материнского организма рассматривают либо только в аспекте физиологической самостоятельности (метаболическая независимость) и способности прорастания, либо только в аспекте морфогенетических взаимодействий с эндоспермом. Следует отметить, что подбор сред, выращивание зародышей производят без учета стадий развития как самого зародыша, так и окружающих тканей, которые имеют свою специфику на каждом этапе.

В связи с этим при формулировании системного подхода к проблеме дифференциации зародыша растений мы рассматривали 3 аспекта: 1) зародыш, как и любой объект, это система, состоящая из определенных структурных элементов, между которыми существует строго определенные морфофизиологические корреляции; 2) дифференциация зародыша протекает в системе зародыш — окружающая среда (как правило, среда — ткани материнского растения); 3) зародыш любого растения — система также и потому, что он принадлежит системе зародышей определенного типа, например к *Cerealia*. При этом определенный тип зародыша входит в общую систему классификации зародышей злаковых растений. Зародыш как организм относится к определенному таксону — виду, роду, семейству, порядку и т. д., т. е. к системе.

Системный подход к дифференциации зародыша позволил выделить ряд критических стадий в эмбриогенезе цветковых растений, в том числе и стадию автономности.* Под автономностью в теоретическом (абстрактном) смысле мы понимаем независимость организма от всех внешних факторов среды, включая материнский организм. Говоря об автономности зародыша как нового организма, мы рассматриваем независимость его от материнского организма. Таким образом, автономность зародыша — особое структурно-функциональное состояние, отражающее его независимость от окружающих тканей и проявляющееся в его способности завершить нормальный эмбриогенез вне материнского организма и развиться в нормальное растение. Следует выделить полную автономность, при которой зародыш-проросток (т. е. новый организм) не зависит от тканей материнского организма. Полная независимость достигается по завершении прорастания и образования проростка, т. е. когда все связи с материнским организмом (плодом, семенем) исчезают. У различных видов эта связь прекращается в разное время, что обусловлено конкретным строением семени (пелликула перисперма, питекум, эндосперм и т. д.) и плода (плодопояс, оболочка). Учитывая, что взаимоотношения зародыша с материнским организмом очень сложны и многосторонни, следует выделить и по отношению к автономности зародыша (с. е. независимости относительно конкретных факторов материнского организма — гормонов и других физиологически активных веществ, углеводов и т. д.).

В этом смысле становление автономности — сложный длительный многоступенчатый процесс. В каждом конкретном эксперименте, когда мы ставим задачей приблизиться к управлению процессом становления автономности, для удобства познания мы расчленим этот процесс на отдельные ступени, подразумевая под ними определенную связь зародыша с материнским организмом. В связи с этим следует внести понятие степеней автономности, являющиеся в основном количественными и ясным выражением зависимости зародыша от «материнского» фактора. Стадию автономности можно выявить методом культуры *in vitro*, когда мы моделируем условия материнского организма. Она может рассматриваться как один из этапов автономизации онтогенеза, характеризующийся комплексом морфофизиологических показателей, специфичных для каждого вида растений. Вероятно, можно говорить о прогрессивной автономизации онтогенеза и рассматривать ее у отдельных таксонов как направленный процесс эволюции живых систем. Естественно, как мы полагаем, стадии автономности зародыша для разных цветковых будет совершенно различна, поскольку определяется в основном генетикой, специфичной для каждого вида. Под генетикой в данном случае мы понимаем все разнообразие структур материнского организма, которые окружают зиготу и зародыш и обуславливают как специфику их стрессов и развития, так и особенности формирования проростка и растения в целом. Например, в развивающемся и зрелом семени злаков имеется хорошо развитый эндосперм (у орхидных он вообще не образуется). Разнообразны и физиологически активные вещества, находящиеся в семени и плоде и играющие большую роль в развитии зародыша и проростка.

Особо следует отметить, что развитие растений в эмбриокультуре у различных видов начинается со стадии, когда зародыш становится независимым от экзогенных гормонов, т. е. в нем к этому времени имеется определенный уровень эндогенных регуляторов роста, обеспечивающих в сочетании с другими веществами дальнейшую нормальную дифференциацию зародыша и его прорастание.

* Подробнее см. работы Т. Б. Баттисгей и др. в 1974—1985 гг.

Экспериментальные данные выявили, что автономность зародышка у злаков проявляется в момент формирования щитка и апекса побега (точки роста) (рис. 116).

Перспективным направлением селекции, как было указано, является гибридизация. Известно, что гибридные зародышки часто гибнут в зародышесвом мешке и поэтому для успешного дальнейшего развития необходимо высеивать зародышки из зародышеского мешка и высаживать их на искусственную питательную среду. Экспериментатор должен знать, что в культуре *in vitro* зародышек разовьется в нормальное растение лишь в том случае, если он будет извлечен на стадии автономности. Сегодня нам неизвестны условия культивирования, при которых проявляется относительная автономность зиготы или зародышка, выделенного на более ранних стадиях развития. Эти зародышки гибнут, либо отдельные их клетки пролиферируют (интенсивно делятся), образуя каллус.

В настоящее время перспективно получение диплоидных линий ячменя с использованием при гибридизации гилопродюсера *Hordeum bulbosum*. Экспериментальные исследования показали, что при скрещивании *H. vulgare* с *H. bulbosum* в зародышесвом мешке происходит элиминация (исключение) хромосом *H. bulbosum*, в результате чего получают гаплоидные зародышки *H. vulgare*, которые впоследствии диплоидируют. Своевременная изоляция зародышей в культуре *in vitro* и успешная диплоидизация полученных растений дает возможность создать гомозиготные линии, которые представляют собой ценный исходный генетический материал для селекции (рис. 117). Узким местом в этой работе является гибель гаплоидных зародышей на ранней стадии их развития вследствие ранней дегенерации эндосперма. В естественных условиях гаплоидные зародышки в зерновках не смогли бы пройти дальнейшую нормальную дифференциацию, не достигли бы стадии автономности и погибли бы вследствие ненормального развития эндосперма и нарушения корреляции между развивающимся гаплоидным зародышем, эндоспермом и материнскими тканями. Вычленив зародыш и поместив его в пробирку, мы компенсируем недостаток эндосперма добавлением в среду различных физиологически активных веществ, в частности гормонов, и добиваемся тем самым относительной автономности зародыша уже в искусственных условиях (имеется в виду автономность гаплоидного зародыша относительно гормонов). Таким приемом можно преодолеть несовместимость при отдаленной гибридизации между зародышем и эндоспермом и окружающими тканями.

Детальное исследование автономности гаплоидных и диплоидных зародышей ячменя, осуществленное во Всесоюзном селекционно-генетическом институте в Одессе С. Ф. Лукьянюк и С. А. Игнатовой (1980), выявило ряд интересных закономерностей их развития. Установлено, что диплоидный зародыш становится автономным к 13—14-м суткам после опыления, когда достигает размеров более 2 мм. Эмбриологические исследования подтвердили, что это — стадия формирования щитка и точки роста (апекса побега). Гаплоидные зародышки таких размеров не могут перейти к дальнейшей дифференциации на простой безгормональный среде, на которой цело нормальное развитие диплоидных зародышей. Они нуждаются в средах с добавлением различных физиологически активных веществ. Эти среды были разработаны сотрудниками Всесоюзного селекционно-генетического института (см. работу «Методы культуры тканей и органоидов селекция растений», 1980), в котором в настоящее время с помощью гибридизации с гилопродюсером *H. bulbosum* получены новые формы ячменя. В условиях Алма-Аты и Саратова эти сроки несколько другие, что в первую очередь связано с генетикой сорта.

Работы по выявлению автономности зародыша риса также подтвердили, что эта фаза видоспецифична и является одной из важнейших фаз эмбриогенеза, с которой зародыш проходит нормальную дальнейшую дифференциацию и

развивается в нормальное растение. Исследования, проведенные в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в лаборатории эмбриологии по комплексному изучению автономности у различных цветковых растений, позволили не только впервые вскрыть новый признак (свойство) — автономность, но и указать возможные пути управления отдельными этапами эмбриогенеза. Таким образом, выявление нового признака — автономности зародыша является иллюстрацией положения, когда теория и практика идут рука об руку и могут рассматриваться как один из новых подходов нетрадиционной технологии к селекции. Следует еще раз подчеркнуть, что детальное исследование эмбриологии изучаемого объекта дает возможность перейти к научному обоснованному подбору сред для культивирования генеративных структур, в том числе зародышей.

В последнее время зародыши злаков используются как объект для получения массового количества регенерантов. В этом случае берут либо зародыш на разных стадиях развития, либо отдельные его органы. При их культивировании на различных средах образуется каллус, который используется как материал для получения регенерантов разного происхождения. В отдельных случаях до посева на искусственную среду на изолированный зародыш, соцветие либо на целое растение воздействуют различными факторами (облучение, температура и т. д.). Это также является одним из нетрадиционных приемов получения большого количества генетически неоднородного материала для создания новых форм и сортов растений.

Для использования эмбриокультуры в селекционных целях желательно применить системный комплексный подход, который и позволил нам выделить стадию автономности. Он осуществляется только при определенном сочетании разнообразных способов и методов (описательные и экспериментальные): изучение эмбриогенеза и динамики и самостоятельные кинетики морфологических процессов с кинетикой физиологических и биохимических процессов, происходящих в зародыше; изучение процесса формирования зародыша во взаимосвязи с окружающими тканями материнского организма; сравнение закономерностей роста и дифференциации зародыша *in vivo* и *in vitro*; использование в качестве объектов исследования видов растений, контрастирующих по типу эмбриогенеза (например, по числу осемядоль, клеточному или цитоплазматическому строению прорембрио, наличию или отсутствию эндосперма, перисперма и т. д.); моделирование условий для каждого этапа развития зародыша и проростка. Такой подход позволяет глубже понимать механизмы дифференциации, моделирование эмбриогенеза и, следовательно, управление онтогенезом в целом.

3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЫЛЬНИКОВ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГАЙЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ

Как известно, получение гайлоидов *in vivo* и *in vitro* из мужских и женских генеративных структур, таких как пыльник, завязь, семязачаток и др., имеет огромное значение для создания новых форм и сортов растений и, в частности, хлебных злаков.

Все исследования, проводимые с использованием генеративных структур в культуре *in vitro*, в частности пыльников, тесно связаны со сложнейшей проблемой морфогенеза. Несмотря на то что в последние годы получения гайлоидов из пыльников занимались многие исследователи (Бутенко, 1964, 1975; Sunderland, Dunwell, 1975; Хохлов, Тырнов и др., 1976; Лукьянюк, Игнатьева, 1981; Maheshwari et al., 1982; Hu Han, 1983; Лукьянюк, 1983; Суханов, 1984, и др.), продолжает оставаться неясным, из каких микроспор и пыльцев образуются гайлоиды: из нормально развивающейся (участвующей в оплодотворении) или аномальной пыльцы и микроспор (дегенерирующих на разных этапах

своего развития), определенный процент которых в силу пестоморфизма* пыльника поражен присутствующим в сформированном и зрелом пыльнике. Дни сужения остаются вопросы: какие клетки нормальной пыльцы участвуют в формировании гаметоидов; какова стадия пыльника, взятого из пыльника растения (призрастающего в естественных условиях) для посадки и культуру *in vitro*, является оптимальной для получения гаметоидов из нормальной пыльцы, т. е. какая стадия микроспорогенеза (включая образование микроспор) и развития пыльцевого зерна (2- и 3-клеточная) более эффективна и насколько она детерминирована. Является ли эта стадия видоспецифичной? Возможно ли экспериментальным путем (т. е. воздействием различных факторов на растение, отдельный цветок или пыльник) изменить детерминацию с целью получения большого количества гаметоидов из пыльников, получавшихся в норме? И каковы тогда будут оптимальная стадия воздействия? Не ясно также, какой тип пыльниковых зерен (возможно, правильнее называть их аномальными структурами) развивается в гаметоиды. Какова роль вегетативной и генеративной клеток (или спермиев в случае с 2- и 3-клеточными пыльцевыми зернами) в образовании эмбриондов при формировании гаплоидных растений? Каковы пути морфогенеза (эмбриондогенез или гемматоризогенез) при образовании гаплоидов и насколько они зависят от стадии развития пыльника (спорофитной и гаметофитной детерминации)? Какие пути (эмбриондогенез, гемматоризогенез) и способ (без ЭКК, через ЭКК) являются более эффективными для получения гаптоидов? Все приведенные выше вопросы говорят о том, насколько сложна эта проблема и как много нужно еще знать, чтобы подойти к управлению морфогенезом.

В литературе данные о способе образования гаплоидных растений из пыльника, микроспоры, особенно об их гегезисе, фрагментарны. Для получения единичных гаптоидов у некоторых культур, например злаков, необходима трудоемкая работа — посадка тысяч пыльников в культуру *in vitro*.

Известно, что у злаков, несмотря на большое количество пыльцы в пыльнике (например, у ржи сорта Ярославна — 11 000—12 000 пыльцевых зерен, у яровой пшеницы Ленинградка — 3000—3100, у яровой ячменя Рассвет — 3300—3500, а у кукурузы — 1,5 млн пыльцевых зерен), выход гаптоидов очень мал и высчитывается обычно долями процента или несколькими процентами.

Проблема получения гаптоидов — морфофизиологическая проблема, поэтому все перечисленные вопросы должны решаться усилиями ученых разных специальностей и в первую очередь эмбриологов.

Необходимо еще раз уточнить понятия «микроспора» и «пыльцевое зерно». Микроспора (спорофит) — клетки с гаплоидным набором хромосом, образовавшихся в результате редукционного деления. Стадия микроспоры длительна и продолжается до первого митоза. Для удобства можно выделить следующие фазы развития микроспоры: 1) ненакулирированная микроспора (ее ядро занимает центральное положение), 2) вакуолизирующаяся микроспора (ядро и вакуоль занимают раздвоенное положение по отношению к поре), 3) девакулизирующаяся микроспора (ядро расположено на стороне, противоположной поре). Такое деление на фазы необходимо учитывать, так как, игнорируя их и говоря лишь о стадии микроспоры, не детализируя ее, исследователь зачастую приходит к невозможности повторить в точности опыт и его результаты. Считают, что с началом деления микроспора начинает прорастать, т. е. она переходит к стадии формирования пыльцевого зерна (гаметофит). Следует указать, что в спор и в пыльцевое зерно злаков имеет 2 стадии развития — 2- и 3-клеточную, а не «2-» к «4-ядерную», как часто пишут. Этот момент принципиально важен при рассмотрении получения гаптоидов из зрелых пыльников, поскольку,

* Пестоморфизм — термин «лиморфизма» вместо «гетероморфизма» нецелесообразно, так как гаметогенез возникает из пыльника различного размера, в том числе и из пыльника типа S (small) (Lindberg, 1958).

касаясь вопросов дедифференциации пыльцевого зерна, исследователь имеет дело не с одной клеткой, а со сложной системой клеток тыльцевого зерна.

Однако, как было указано выше, в пылинке имеются различные формы и процент аномалий. Качества аномалий, а также характер их проявления генетически детерминированы и видоспецифичны. Размах модификационной изменчивости количества аномалий также видоспецифичен. Так, например, у некоторых видов злаков известны случаи изменения сексуализации пыльца и образования в ней зародышевых мешков, что может быть одной из причин образования гаплоидов, как полагают некоторые исследователи. Кроме того, встречаются аномальные пыльцевые зерна, представленные многоядерными или многоклеточными образованиями. При формировании многоклеточных образований первый хитоз часто бывает не дифференцирующим (форма), а равным.

Следует отметить, что существует генный контроль, обуславливающий видоспецифичность развития спорофита и гаметофита. В пользу этого говорят экспериментальные данные о спорофитной детерминации — способности микроспор in vitro к развитию по определенному пути морфогенеза (Суханов, 1984; Тугнов, Sukhanov, 1984).

Идея изменения формирования растений путем воздействия, в частности, рентгеновским излучением на споро- и гаметогенез впервые была выдвинута Л. Н. Делоне (1930, 1960). Позднее другими исследователями (подробнее см.: Басыгин и др., 1975) на различных объектах было установлено, что эффект воздействия зависит от периода развития генеративных структур. Наиболее чувствительной у большинства растений оказались стадии хейоза. Например, была выявлена корреляция: процент нормальной пыльца резко снижается при облучении растений с аномалиями на стадии хейоза.

В связи с тем что возникновение гаплоидной фазы также связано с процессом хейоза, особое внимание уделяется его изучению. По современным литературным данным, существует его генный контроль, фундаментальные основы которого разрабатываются в Советском Союзе и за рубежом. Анализ сведений о мейотических мутациях (мей-мутациях) привел к выводу о сходстве характера мутаций при нарушении мейоза у растений и животных. Выделено 7 ключевых этапов мейоза — вступление в хейоз, конъюгация гомологичных хромосом, мейотическое рекомбинирование, хиазмообразование, расхождение гомологов, диточкация, второе деление мейоза, в отношении которых установлен конкретный генный контроль (Голубовская, 1983). Рассматриваются 3 ранга мейотических генов: 1) включающие целые блоки мейоза, 2) контролирующие отдельные этапы в пределах этих блоков и 3) гены, запускающие второе деление мейоза и выключающие его. Выявлен ряд закономерностей генетического контроля мейоза: относительно автономный контроль указанных выше 7 основных этапов и принцип иерархии действия генов в ходе хейоза. Многие естественные аномалии развития пыльники, по предположению И. Н. Голубовской (1983), представляют собой фиксированные хейотические мутации, а полученные в эксперименте их проявления являются феноексизмами.

Эти исследования делают возможным экспериментальное изучение множественных аномальных структур и регуляцию характера митоза в микроспоре, приводящего к образованию мужского гаметофита (2- или 3-клеточного пыльцевого зерна).

Некоторые данные (Ремникова, 1984) говорят о том, что в ходе мейоза происходит дифференциация пластид и митохондрий и восстановление популяции рибосом. У кукурузы перед хейозом в микроспороцитах находится большое количество митохондрий, в то время как другие оргanelлы находятся в минимуме (Королева, неслуб. данные). Это свидетельствует об исключительной интенсификации энергетических процессов, что, вероятно, необходимо для

осуществления 2 быстро следующих друг за другом делений мейоза. В микро-споридитах происходят значительные изменения объема их ядер. В отличие от профазы мейоза в профазе мейоза синтезируются РНК и белки, необходимые как для протекания самого мейоза, так и для развития микроспор. Вероятно, белки синтезируются в микроспорах на ранних стадиях развития обеспечиваясь главным образом рибосомами, образующимися в микроспорицитах в период поздней профазы первого деления мейоза. Все это обеспечивает нормальное постмейотическое формирование микроспор. Любые морфоблохимические нарушения на этих этапах развития как в стенке пыльника, так и в микроспорицитах могут привести к прекращению развития или аномальному развитию микроспор. Это наблюдается при разных типах мужской стерильности.

Таким образом, мейоз, а, возможно, и более ранняя стадия развития генеративных структур являются именно теми стадиями, воздействуя на которые каким-либо фактором, в том числе используя разные среды в культуре *in vitro*, можно изменить детерминацию дальнейшего развития спорогенной ткани.

Для получения гаплоидов, вероятно, можно использовать 3 подхода (пути,² или 3 возможности): 1) естественные аномалии, имеющиеся в пыльнике (рис. 118, А), 2) искусственно вызванные аномалии (рис. 118, Б), 3) коренным образом развивающиеся микроспори и пылевые зерна (рис. 118, В).

1. Получение гаплоидов из естественных аномалий. В пыльнике цветковых растений преобладают различные аномалии в развитии микроспорицита, микроспор и пылевых зерен. Их характер, количество и время проявления детерминированы и видоспецифичны. Аномалии могут проявляться в: нарушении полиархности микроспор и пылевого зерна, нарушении характера мейоза (вместо дифференцирующего происходит рашиный), нарушении ориентации пылевого зерна в пылевом гнезде, в образовании многоядерных или хилоклеточных структур разной пloidности, изменении сексуализации пылевого зерна и образующая в нем зародышевого мешка и т. п.

Например, у злаков имеется специфическое расположение микроспор и пыльцы в гнезде пыльника (однослойное расположение микроспорицитов, тетрада микроспор и пылевых зерен, обращенных перами в сторону гинегума). На стадии распада тетрады (а отдельные микроспори и дифференциацию нормальной пыльцы отчетливо выявляются аномальные структуры, которые часто располагаются в центре пылевого гнезда, не имеют контакта со стенкой пыльника и некоторые из них начинают активизироваться благодаря посадке пыльника в культуру *in vitro*, давая гаплоиды.

Некоторыми исследователями показано, что определенный процент гаплоидов у отдельных видов цветковых растений связан именно с определенными процентами аномальной «пыльцы», имеющейся в пыльнике.

Китайские исследователи, детально изучавшие у пшеницы зависимость образования гаплоидов от стадий начиная от прегейотической до 3-ядерной (3-клеточной пылевого зерна, — Т. Б.) развития пыльника при посадках в культуру *in vitro* (посажено 15000 пыльников), подчеркивают, что при культивировании пыльников на стадии зрелой 3-клеточной пыльцы гаплоиды развиваются только из аномальной пыльцы. Таким образом, используя пыльники злаков на вышеуказанных стадиях развития (без дополнительного воздействия, без сенсибилизации и культуры *in vitro*), экскерментатор работает с растениями-гаплоидами, образующимися вероятно всего из аномальной (дефектной) пыльцы. Подтверждением этого является также и тот факт, что все остальные микроспори у большинства цветковых и пылевые зерна в культивируемом пыльнике обычно гибнут.

² Но *ways* и *paths* синоним с точки зрения биологии (= pathways).

11. Получение галлоидов из искусственно вызванных аномалий. Этот способ состоит в посадке в культуру in vitro пыльников на разных фазах, на которые было оказано прямое воздействие различными факторами или косвенное через донорное растение. В этих случаях, как мы полагаем, снимается детерминация нормального хода микроспорогенеза и образования пыльцы, в результате чего получается большой процент различных, искусственно вызванных аномалий.

Для получения аномалий из исходно нормальной спорангной ткани могут быть использованы такие факторы, как среда, температура, биологически активные вещества, магнитные поля, облучение и т. д. Так, воздействие He-лазером или концентрированным импульсным белым светом на одноядерной стадии пыльцы (микроспоры, — Т. Б.) пыльников позволяло усилить выход галлоидов. Сходные результаты были получены при воздействии на пыльник анергичных видов растений высокой температурой. Для изменения споробластной и гаметофитной детерминации возможны следующие варианты воздействия: 1) донорное растение; время воздействия может быть различным: кратковременным — на один этап развития растения (либо выход в трубку, либо стеблевание и т. д.) или длительным (пробитированным); в значительной степени это зависит от фактора воздействия, а также от вида растения; 2) локальное — на пыльник или соцветие, на изолированный спорангальный комплекс. Независимо от способа воздействия, во всех случаях, вероятно, снимается детерминация нормального хода микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна. В результате этого спорангная ткань, которая в норме (т. е. в естественных условиях) дает бы нормальную фертильную пыльцу (способную к оплодотворению), при воздействии на нее даст аномальные структуры с разным делением, многоядерные, многосекционные и т. д.

Можно предположить, что у большинства двуклассных растений, в том числе у злаков, оптимальной фазой для искусственного индуцирования аномалий, а значит, и получения наибольшего выхода галлоидов, является стадия мейоза, а в некоторых случаях и более ранняя стадия в развитии спорангной ткани.

Современные данные, касающиеся ядерно-клеточных отношений, продолжительности митотического цикла, скорости накопления РНК, активности белоксинтезирующей системы и т. д. у разных покрытосеменных, показали, что сплотив, происходящее в мейозе, часто детерминировано еще в премоитотической фазе.

Следует отметить, что при воздействии факторов на гибридные формы надо всегда учитывать, что течение мейоза у них происходит с большими аномалиями.

Классификация различных типов аномалий заслуживает специального внимания, поскольку характер их развития, течение, обуславливает определенный путь морфогенеза, по которому идет дальнейшее образование галлоидов. В связи с отсутствием детальных исследований по выявлению механизма образования естественных и индуцированных аномалий, а также и их классификаций, в настоящее время трудно сказать, на какой стадии мейоза целесообразнее воздействовать, чтобы получить максимальное количество галлоидов. Однако для отдельных видов известно, что разные группы генов обуславливают различные формы аномалий. Дальнейшее поведение этих аномалий (многоядерных, митосекционных и др.) неясно, поэтому остается неопределенным и путь морфогенеза (гибридогенез или гемматризмозис через каллус), т. е. путь воспроизведения галлоидных растений. Следует подчеркнуть, что эмбриональный несомненно является более прямым и выгодным путем для получения галлоидов, поскольку он связан не только со сложным многоступенчатым процессом микроспорогенеза через каллус и случаи гемматризмозиса, требующим трудоемкого процесса среды и пересадок, но и с генетическим одноклассным материалом. Однако не исключено, что в дальнейшем для более эффективного получения регенерантов можно будет считать оба пути, т. е. из одного пыльцевого зерна или микан-

сферы плазмала получить каллус (каллусогенез), а потом вызвать образование массового количества эмбрионидов.

Наша предпосылка об оптимальной стадии пыльника, воздействуя на которую можно изменить процент выхода гатландов, в определенной степени согласуется с некоторыми литературными данными. Например, китайскими учеными было показано, что чем более ранняя стадия развития пыльника переносит посадку в культуру *in vitro*, тем больше полыхает с равным делением (т. е. анормальным) образуется в выкаленном зерне пыльника пшеницы, тем, следовательно, больше получается гатландов. При этом частота равного деления пыльцы пшеницы больше, чем в пыльнике *in situ*. Кроме того, как указывается в литературе, культивирование *in vitro* пыльников на стадии хебоза вызывает образование аномальных многосидерных клеток, т. е., как мы полагаем, изменение характера течения мейоза. Заслуживает внимания и тот факт, что существует зависимость между стадиями развития пыльника, выходом каллуса и процентом образования жизнеспособных гатландов.

Технически образцы, используя пыльники цветковых, в частности злаков, на ранних стадиях развития при экспериментальном воздействии (включая посадку пыльников в культуру), исследователь получает растения-гатланды, вероятно, из искусственно вызванных аномальных структур.

III. Получение гатландов из исходно нормальных микроспор и пыльцевых зерен. Получение гатландов из 2- и 3-клеточного пыльцевого зерна возможно, но связано со сложным процессом дедифференциации таких высокоспециализированных клеток, как вегетативная, генеративная и гаметы-спермии. Это в определенной степени относится и к поздним стадиям развития микростеры. Поскольку, этот путь получения гатландов реален, но в настоящее время очень сложен. Если гатланды и образуются из нормальной пыльцы, в их формировании могут участвовать вегетативная и генеративная клетки, либо одна из них, либо даже гаметы (рис. 119).

Следует подчеркнуть, что с нашей точки зрения это пока только теоретические соображения, поскольку отсутствуют детальнее исследования по генезису структур, образующихся в культуре *in vitro*. Кроме того, पहले и даже вторые деление генеративной клетки или спермиев в пыльцевом зерне еще не говорит о том, что их производные будут обязательно участвовать в образовании гатландов регенерантов. Как известно, возможна их аннигиляция на разных этапах развития гатландов.

Для получения гатландовых растений из исходно нормальных (после воздействия) микроспор и пыльцевых зерен необходима разработка специальных методов для выделения цитоплазматических комплексов, пыльцы из пыльника, спермиев и их посадка без стенки пыльника в культуру *in vitro*. Особенно важна будет разработка такого метода для культивирования артеид пыльника. Это даст возможность получения только гатландовых растений, поскольку в их образовании не будут участвовать ткани материнского организма — стенки пыльника, что обычно создает дополнительные трудности, так как могут получаться и негатландные регенеранты.

Получение гатландов вышеуказанными путями представляет собой сложный многоступенчатый процесс, поскольку связан с изменением детерминации, что в свою очередь связано с дедифференциацией и дифференциацией.

Следует остановиться на некоторых методических неточностях, которые, с нашей точки зрения, вносят определенную путаницу в трактовку стадий пыльника, используемого для получения гатландов. Эмбриологически грамотная идентификация стадий развития пыльника имеет большое значение как с теоретической, так и с практической точек зрения.

Большинство исследователей определяют фазу развития пыльника перед посадкой путем просмотра их в микроскопе. Естественно, что они распределяют эту стадию по большинству пыльцы, которую они видят в пыльчке, ни одна не

дает гаплоиды (без воздействия). Малый процент аномалий обнаружить этим ускоренным методом сложно, отсюда и неточность выводов, которые делают некоторые исследователи. Большинство исследователей полагают, что они получают гаплоиды в этом случае из потенциально нормально развивающихся микроспор и пыльников. Подтверждением сказанного является то, что авторы ссылаются на различные пути образования гаплоидов (А, В, С, Д) и основываясь только на нормально развивающейся пыльце. Вероятно, в этом и кроется неточность определения стадии пыльника, поскольку на самом деле они получают гаплоиды из аномальных микроспор и пыльников. Кроме того, отсутствие в литературе характеристики пыльцевых клеток и последовательных стадий развития эмбриона как из аномальных структур, так и из нормально формируемых, а также всего теневого регенерантов и настоящих время не дает возможности приосеждаться к типу арески исследователей. считаящих, что стадия микроспора является оптимальной для получения большого количества гаплоидов. Между тем с эмбриологической точки зрения это легко объяснимо. Именно на вышеуказанных стадиях развития пыльника при посадке его в культуру *in vitro* начинает «работать» дефектная пыльца. Подтверждается это также тем, что для получения единичных гаплоидов необходима посадка тысяч пыльников в культуру *in vitro*, а также фактами, свидетельствующими, что чем более ранняя стадия развития пыльника берется для посадки, тем больше образуется гаплоидов.

Следует еще раз подчеркнуть, что стадии развития пыльника, используемые для получения гаплоидов (рис. 118, А—В), у различных цветковых в определенном смысле видоспецифичны. Прочитавши видоспецифичности являются: разный тип образования стенки пыльника (разное число слоев, различное их происхождение и т. д.), а отсюда разное ее строение на одной и той же стадии развития микроспоры и пыльника; разный тип формирования тетрады (сукцессивный, симультанный); разный тип строения тетрады (изобилатеральный, тетраэдрический) и т. д. Однако, несмотря на вышеуказанное, вероятно, можно говорить об универсальности стадии развития пыльника для индукции и получения оптимального количества гаплоидов из нормально нормально развивающейся спорангальной ткани (рис. 118, А, В).

В настоящее время пыльники являются структурами, наиболее часто используемыми в экспериментальной эмбриологии не только для получения гаплоидов, но и для изучения проблем морфогенеза. Этому способствует и то, что в сущности в пыльнике находят отражение основные морфогенетические процессы растения в целом (например, передованте поколений). Более глубокое целенаправленное изучение пыльника как модельной системы позволит быстрее разработать способы управления морфогенезом сначала в искусственных, а затем и в естественных условиях обитания растений. Это в первую очередь касается получения гаплоидов (рис. 120, 121). Несмотря на то что пыльник является сложной интегрированной системой, с методической точки зрения пыльник несомненно более простая модель для исследования *in situ*, *in vivo* и *in vitro*, поскольку при изучении пыльника легче выявить и моделировать отдельные морфогенетические процессы и их корреляции. Для более успешного изучения пыльника как модельной системы необходима прежде всего разработка методических основ его изучения: унификация терминологии стадий развития, унифицированное изучение путей морфогенеза при культивировании пыльника у различных видов цветковых растений, разработка вопросов сопряженного изучения всех структур тычинки, пыльника и женской репродуктивной сферы растения и, наконец, рассмотрение основных проблем, затрагиваемых в исследовании т. е. в данном случае связанных с получением гаплоидов. В связи с этим нами разработана определенная стратегия исследования: 1) изучение тычинки *in vivo* и *in vitro* в целом, в сочетании с изучением кинетики биохимических процессов, 2) исследование тычинки в естественных условиях с уче-

том биологии развития всего растения и особенно андроэогамии, 3) изучение тычинки у видов, контрастирующих по способу опыления (например, хазмогамия и ксеногамия), 4) сопоставление фактов, полученных при изучении развития тычинки в естественных условиях и при ее культивировании *in vitro*, 5) моделирование условий для каждого этапа развития пыльника с учетом данных, полученных в результате комплексных морфологическо-анатомических и генетических исследований.

Предложенный «блок изучения» дает выход на «блок упрощения», что позволяет вскрыть критические периоды (в том числе и оптимальную стадию развития для получения гаметогоний) в развитии тычинки, обуславливающие специфическое развитие отдельных ее структур (микроспоры, пыльца и т. д.). Все это дает возможность одновременно взаимодействовать с определенными факторами, необходимыми либо для нормального развития пыльника в условиях культуры *in vitro*, либо для получения гаметогоний и т. д. Выделение определенных триггеров в среду при культивировании пыльников на различных этапах их развития у различных видов покрытосемянных позволит выявить корфогенетические потенциалы различных клеток пыльника, а также пути морфогенеза (эмбриогенез, органогенез, гистогенез), из которых пойдет развитие (рис. 123).

4. ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

Важным моментом для понимания путей морфогенеза и способов образования различных морфологических структур *in situ*, *in vivo* и *in vitro* является характеристика их инициальных клеток. Например, инициальные клетки эмбрионды, как показала анализ литературы, мериستمатичны, с чем свидетельствуют данные также и по ультраструктуре. Они сходны также с зиготой, латентной головкой зародыша, с клетками зародышевого мешка, цителлуса и интегумента, образующими эмбрионды (двухклеточные зародыши) в случае адрингеса. Исходные инициальные клетки *in situ* и *in vitro* часто связаны с нарушением связей на определенном этапе их развития с окружающими клетками (например, несбалансированные взаимодействия). Поредко это обусловлено, как показали литературные данные, деградационными процессами и окружающими тканями. Можно полагать, что имеется универсальность строения всех инициальных клеток, дающих данные организмы, несмотря на их онтогенетичность.

Независимо от того, какие структуры (репродуктивные или вегетативные) используются для регенерации растений, перед исследователями встает вопрос, какими путями морфогенеза идет регенерация растений. В связи с необходимостью управления в моделировании отдельных этапов онтогенеза все большее внимание уделяется выявлению и изучению путей морфогенеза в системе воспроизведения у различных видов цветковых растений как в естественных условиях, так и *in vitro*. До настоящего времени дискуссионными являются вопросы, сходны ли они *in situ*, *in vivo* и *in vitro* и каковы они.

В результате разработанного нами системного подхода применительно к изучению эмбриональных структур была установлена универсальность путей морфогенеза *in situ*, *in vivo* и *in vitro* (рис. 122). Независимо от типа культивируемой структуры (цели ее части) (генеративной и вегетативной), от способа ее репродукции (вегетативной и аsexual) и от условий произрастания **м о р ф о г е н е з** *in situ*, *in vivo* и *in vitro* может реализовываться 4 путями: **эмбриогенез**, **эмбриогенез**, **органогенез** (гемогенез, резогенез, гомоморфогенез) и **гистогенез**, по сути это аномальный морфогенез (рис. 123). Воспроизведение растений в культуре *in vitro* может идти любым из 3 путей морфогенеза (эмбриогенез, эмбрио-

идогенез, геммориогенез), которые сопровождают, естественно, этапы листогенеза и органогенеза. Все эти пути могут осуществляться разными способами и иметь различные морфогенетические проявления при получении регенерантов. Реализация конкретного пути морфогенеза как в естественных условиях, так и в культуре *in vitro* детерминирована, т. е. в значительной степени определяется генетическими и физиологическими характеристиками каллуса, от которого получен исходный материал, а также условиями выращивания, например соотношением цитокинина и ауксина. Например, при культивировании генеративных и детергивных структур большинства злаков и паслен обнаруживаются все 3 пути морфогенеза, в то время как у картофеля, независимо от состава среды и различных структур, используемых в культуре *in vitro*, только один — эмбриогенез, у орхидей — геммориогенез, который свойствен развитию орхидейных в естественных условиях.

5. КРИТИЧЕСКАЯ МАССА

Критическая масса — неизбежная закономерность прохождения любого пути морфогенеза (эмбриогенеза, эмбриодогенеза, органогенеза и листогенеза) как *in situ* и *in vivo*, так и *in vitro* (рис. 124). Дифференциация эмбриональных структур и организма в целом может сопровождаться образованием нескольких критических масс, которые определяют «тироп факторов», необходимый для осуществления одного из путей морфогенеза и наиболее видоспецифичным. Например, возникновению эмбриода в каллусе обычно предшествует формирование первой критической массы (эмбрионального клеточного комплекса — ЭКК). Вторая критическая масса — масса инициальной клетки — предшествует делению. Третья критическая масса (например, плобулярная стадия эмбриода) необходима для его дифференциации — заложения эмбриодермы, так же как и для полового зародыша. У большинства двуклассных цветковых критическая масса необходима для образования семидлей и т. д. Почти аналогичную ситуацию можно наблюдать при эмбриональных процессах *in situ*. Основное отличие — зародышевый мейоз (первая критическая масса — ЭКК) — сложная кистеризованная система, в которой дифференцируется зигота (перед делением) — вторая критическая масса (— эмбриональная клетка), преобразующаяся в зародыш. В отношении морфологии установлена корреляция между степенью дифференциации эмбриодов, их жизнеспособностью и степенью разбавления иницианта, т. е. критической массой клеток.

Все рассмотренные выше вопросы — общегенетические, и для целей управления отдельными этапами онтогенеза необходимы широкие теоретические разработки, которые могут быть успешно выполнены только специалистами разных наук — селекции, генетики, морфологии, эмбриологии, цитологии, физиологии, биохимии и т. д. Сегодня уже трудно представить себе, что проблема воспроизведения растений и создания новых форм и сортов хлебных злаков решалась бы без участия ботаника-эмбриолога. Необходимо создание целевых комплексных программ с привлечением ученых указанных специальностей.

Кроме рассмотренных аспектов, где совершенно необходимо знание эмбриологии, можно упомянуть еще и следующие: определение жизнеспособности зиготы; применение метода опыления и оплодотворения в культуре *in vitro*; использование нуклеарной и антегументальной обимэмбрионии; микроклональное размножение с помощью отдельных клональных структур в культуре *in vitro* (пыльнок, семязачатков и т. д.); создание новых форм растений из каллуса (в том числе под действием различных факторов), полученного из различных репродуктивных структур (зародыш, пыльник и т. д.); создание

бляшка растительных тканей целых и поврежденных злаков (из различных генеративных структур); сокращение и снятие периода покоя семян с учетом стадии автономности зародыша и др.

Все перечисленные подходы и методы позволяют интенсифицироваться селекционный процесс.

ХИИ. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

1. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТОДИКИ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЗЛАКОВ

При эмбриологическом исследовании злаков обычно используют ту же методику, что и при изучении большинства других растений (Навашин, 1934; Грозина, 1960). Вместе с тем злаки имеют ряд специфических особенностей. В связи с этим была усовершенствована техника эмбриологического исследования и использованы некоторые новые способы подготовки материала (Романов, 1970а, 1970б; Батыгина, 1974; Абрамова и др., 1981).

Ниже описаны используемые нами наиболее рациональные приемы подготовки и наиболее эффективные методы фиксации и окраски материала. Изучение можно проводить как на постоянных препаратах, так и на временных. В некоторых случаях отдельные процессы быстрее и удобнее изучать на живом материале.

Для исследования самых ранних стадий развития цветка и его элементов производят фиксацию всего колоса. После образования члеников колоса фиксируют отдельные колоски. На более позднем этапе развития колоса (перед колошением и в процессе колошения), когда колосковые и цветковые чешуи легко снимаются, удаляют их пинцетом. Чешуи снимают очень осторожно, так как легкое надавливание на завязь или пыльник ведет к повреждению и получению искаженных структур.

Для одной фиксации берут цветки с нескольких одинаково развитых колосков, тычинки и завязи — из 2—3 цветков средней части колоса. В верхних и нижних колосках, а также с верхних цветков колоска завязь и пыльники отстают по развитию, нередко остаются недоразвитыми, и в них наблюдаются много различных аномалий.

Иногда довольно трудно точно определить и найти нужную стадию изучаемого процесса. В этих случаях применяется метод темпоральных фиксаций, предложенный М. С. Навashiным (1934). Промежутки между последующими фиксациями устанавливаются в зависимости от продолжительности каждого процесса. В некоторых случаях для установления необходимого момента фиксации цветка какой либо конкретной стадии предварительно делают серию препаратов этого карминового препарата. В качестве фиксирующей жидкости можно использовать различные фиксаторы. Наиболее простые в обращении — фиксаторы Карну и ФАА. Хорошие результаты дает фиксатор Карну (б : 3 : 1) и его модификация (3 : 1), обладающие способностью быстро проникать в объекты с опусканием и восковым налетом, характерным для злаков, и поэтому они часто используются при изучении почти всех эмбриологических процессов в злаках. Для исследования более поздних этапов, зафиксировав процессы оплодотворения, лучше использовать смесь Навашина (10 : 4 : 1), а для изучения отдельных эмбриональных структур — и другие фиксирующие жидкости. Об этом будет рассказано ниже. Учитывая, что фиксация является весьма ответственным моментом, независимо от метода следует соблюдать следующие условия.

1. Перед фиксацией материал (в силу наличия опускания и воскового налета на завязь) предварительно помещают на 1—2 мин в раствор мочевины —

0.5 г/100 см², или сахарозы — 1.0 г/10 см², или в смесь 96 %-ного спирта с уксусной кислотой (3 : 1), или же в 70 %-ный спирт.

2. Лучший результат дает холодный фиксатор, поэтому в жаркую погоду пробирки прищипывают между ладонями (если фиксация проводится в поле).

3. Замена фиксатора свежей порцией через 20—30 мин.

4. В фиксаторе Карнуа материал держат не более 2—3 ч, после чего промывают в 100 %-ном спирте до исчезновения запаха уксусной кислоты (1.5—2 ч при 3—4 кратной смене спирта). Если обстоятельства не позволяют, можно оставить на 1—2 сут.

5. В фиксаторе Навашина материал держат от 4 до 24 ч.

6. Строго выдерживают соотношение объемов материала и фиксатора, которое должно быть не менее чем 1 : 10.

7. Нужно следить, чтобы материал не плавал на поверхности и был полностью погружен в фиксирующую жидкость.

В случае применения смеси Карнуа материал промывают в 100 %-ном спирте и подвергают следующей проводке: через 100 %-ный (I) спирт — 60 мин, через 100 %-ный (II) спирт — 60 мин, через смесь I (спирт 75 %, хлороформ 25 %) — 2 ч, через смесь II — 2 ч, через хлороформ — 1—2 ч, через хлороформ III — 1 ч. Далее переносят в чистый хлороформ и заливают парафином.

Из рекомендаций различных авторов мы предпочитаем следующую методику обезвоживания и проводку через смеси (при фиксации смесью Навашина): промывка в воде в течение 1.5—2 ч, проводка через 10 %-ный спирт — 10 мин, 20 % — 20 мин, 30 % — 30 мин, 40 % — 40 мин, 50 % — 50 мин, 60 % — 60 мин, 70 % — оставить на ночь, 80 % — 60 мин, 90 % — 60 мин, 96 % — 60 мин, 100 %-ный (I, II) — 60 мин, проводка через смесь I (спирт 75 %, хлороформ 25 %) — 2 ч, через смесь II (50 и 50 %) — оставить на ночь, через смесь III (25 и 75 %) — 2 ч, проводка через хлороформ (I, II) — 1—2 ч и заливка парафином. Парафин лучше брать с точкой плавления 54—56 °С, а для тонких срезов — 60—62 °С.

Для цитохимических реакций можно использовать смесь Карнуа и некоторые другие.

Отдельные этапы развития цисты можно изучать при помощи инсектарного метода. Более подробно эта методика будет описана ниже. Для окраски препаратов используют следующие красители: генцианвиолет по Ньютону, танин—хлороф. желто-сафрани по Ногарсену, гематоксилин по Гейденгайну, Эрленку и Дезафилду, основный фуксин по Модишевскому. Эти красители, кроме того, лучше всего использовать с различными подкрасками: уксусом, уранжем Ж, кинг-коринтом. Для выявления ДНК и РНК препараты окрашивают реакцией Шиффа и по Уинна (рис. 125).

Говоря о фиксации и окраске, нельзя не отметить те особенности методики, которые способствуют более правильному пониманию отдельных эмбриональных структур эмбриона.

Ряд исследуемых структур (зароды, семяночка, зародышевый желток, зародыш) имеет дорсентрально-латеральное строение. Поэтому такие структуры следует изучать в дорсентральном, билатеральном и трансверсальном сечениях. Без выделения срезов, сделанных в разных сечениях, правильно понять развитие некоторых структур сложно. Кроме того, отдельные моменты развития лучше выявлять на поперечных срезах, чем на продольных (например, расположение пыльника и гнезда пыльника и образование каллозы).

Многие структуры (яичевой аппарат, яичные ядра, актиподы и др.) располагаются хотя и на одной продольной оси, но на разных уровнях, поэтому их надо изучать на серии срезов и в разных плоскостях. В связи с этим на рисунках лучше давать «сдвигнутый» срез, на котором изображаются все структуры, хотя они и лежат на разных уровнях. Один медиальный срез через зароды, сделанный в билатеральном, дорсентральном или трансверсальном сечениях,

не отражает положение и строение всех ее структур. Это касается и изучения материала под электронным микроскопом; при этом желательно давать срезы, сделанные при малом увеличении схем или фотографию для ориентировки в представленных микрофотографиях.

К сожалению, большая часть исследователей не обращает должного внимания на то, в каком сечении они изучают те или иные структуры, а это приводит к разной трактовке наблюдаемых явлений, к противоречивым выводам и затрудняет анализ существующих данных.

Генеративные структуры. Для исследования ранних стадий развития генеративных структур эдаков фиксируют весь колюс, для более поздних — отделы с пыльниками и завязи. Изучают пыльники в 2 сечениях — продольном и поперечном.

Для исследования развития пыльника следует использовать как постоянные, так и временные препараты (толщина срезов 10–15 мкм). Изучение микростерогенеза и выявление различных корреляций в развитии всего пыльника следует проводить на постоянных препаратах, окрашенных гематоксилином по Дезафиллду, Эрлиху и Гайделрайну, а также реактивом Шиффа с подкраской диэтилрином. Некоторые моменты развития андыды (например, расположение ядер и клеток, фертильности) изучали в ацетокармине и на живом материале, используя при этом культуру *in vitro* (жизнеспособность андыды). В связи с тем что развитие пыльны характеризуется рядом специфических особенностей, которые плохо выявляются на постоянных препаратах, следует использовать методику, разработанную И. Д. Романовым и его сотрудниками (Романов, 1970а, 1970б; Абрамова и др., 1981).

До настоящего времени практически нет совершенной методики исследования микростерогенеза и развития женского гаметофита на живом материале. Вследствие этого женские генеративные структуры изучают в основном на постоянных препаратах. Это необходимо еще и потому, что завязь и все структуры, развивающиеся в ней, имеют сложное строение.

Как уже было отмечено, при дорсовентральнойности строения семпочки, а также зародышевого мешка и его элементов особое внимание необходимо обратить на расположение завязи в блоке. Исследование завязи, семпочки и зародышевого мешка проводили в основном в 3 плоскостях — билатеральной, дорсовентральной и трансверсальной. Единственным ориентир на завязи для определения плоскости сечения — бороздки, а в семпочке — положение плаценты-халазы и расположение в ней проводящей системы. На медиальных дорсовентральных срезах очень хорошо видна вся плацента-халаза, а в ней — длинные ветки спиральных сосудов. При косых срезах обнаруживается часть плаценты-халазы, а в ней просматриваются лишь отдельные фрагменты веток сосудов.

Расположение синергид, яйцеклетки и полярных ядер в зародышевом мешке пшеницы с самого начала их образования выявляется только при сопоставлении срезов, сделанных в разных плоскостях. Для ранних стадий развития завязи и семпочки лучшими являются фиксаторы Навашина и Карнуа. Толщина срезов может колебаться от 10 до 15 мкм. Для изучения редукционного деления можно использовать реактив Шиффа с подкраской диэтилрином и генициановым цветом с подкраской оранжем Ж и др.

Как мы уже отметили, методика для изучения женской репродуктивной сферы на временных препаратах далеко не совершенна. Тем не менее некоторые данные были получены как нами, так и другими исследователями (Mogensen, 1955, и др.).

Для приготовления давленного препарата на предметное стекло берут завязи, фиксируют по Карнуа или по Навашину, с предварительной обработкой смесью 96 %-ного спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1), окрашенные реактивом Шиффа по Фельгену (при подкраске 10–15 мкг). Затем лезвием бритвы завязь разрезают на 2 половинки по бороздке, кладут срезами

поверхностью вверх и прикрывает покровным стеклом, которое легко надавливают карандашом с резанкой на конце. Эту процедуру можно сделать осторожно кончиком пальца, предварительно накрыв препарат фильтровальной бумагой. Недостаток описанного метода состоит в том, что в толще тканей завязи ружьны структуры плохо обнаруживаются.

Временные препараты изготавливают и другим способом. Сначала гвездируют семяночки из зерных завязей с помощью препаровальных или лущ биологической лупой. Извлечение проводят в 5—10 %-ном растворе сахарозы, чтобы семяночки не лопались. Потом семяночки фиксируют по Каруа и Навашину, окрасивают по Фейлдецу или ацетокармином и исследуют давленные препараты под микроскопом.

Процесс оплодотворения. За 2—3 сут до открытия цветка в утренние и вечерние часы производят кастрировку, при этом удаляют пестик и держат колоски. В средине развитых колосках оставляют только 2—3 длинных цветка (число цветков определяется видом хлебного злака). Опыляют цветки пылью, собранной со зрелых колосков за 1 ч до опыления, или свежесобранными пыльюками ярко-желтого цвета, помещенными в цветок.

Материал после опыления фиксируют темпореально: сначала через каждые 5 мин в течение 1,5 ч, а затем в течение 1 сут через 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 24 ч. Фиксацию материала производят по Навашину и Каруа.

Процесс оплодотворения, как правило, начинают исследовать с прорастания пыльника на рыльце. Для прослеживания всего хода пыльцевых трубок в завязи приготавливают густоинъектные препараты. Срезы делают толщиной от 7 до 15 мкм. Окрасивают препараты гематоксилином по Гайденштайну и фуксином по Моделевскому с подкраской диэтилроном. Использование этих красителей позволяет проследить весь ход пыльцевых трубок в рыльце и завязи. Выявлять пыльцевые трубки можно с помощью люминесцентного микроскопа (рис. 49, В). Для исследования структуры спермиев в пыльцевых трубках применяют реакцию Фейлдена с подкраской диэтилроном. Для выяснения пути содержимого пыльцевой трубки в зародышевом мешке и положения в нем спермиев завязь разрезают в основном в 2 сечениях: дорсовентральном и латеральном. Толщина срезов может варьировать в зависимости от вида пшеницы (от 15 до 25 мкм). Для всестороннего изучения процесса оплодотворения следует использовать несколько красителей.

Гематоксилин и гениантинсианет с различными подкрасками хорошо выявляют структуру зародышевого мешка, однако лучшие результаты можно получить при использовании гениантинсианета с подкраской оранжем Ж (это позволяет выявить оболочку клеток и нитчатый аппарат спермид). Для изучения структуры ядер клеток зародышевого мешка и спермиды предпочтительнее использовать реактив Шеффа, а для выявления ДНК и РНК — метилгроздиансин по Уилли.

Эмбриогенез. Первую фиксацию завязей производят через 1 сут после опыления. В дальнейшем этот интервал выдерживают в течение 30 сут. Следует иметь в виду, что завязи в первые дни после опыления фиксируются плохо. На поздних стадиях развития зерновки приходится делать наконцы завязи или снимать часть покровов, или же стрезать верхнюю часть зерновки, чтобы ускорить проникновение фиксатора. Лучший фиксатор в данном случае — смесь Каруа. Фиксатор Навашина для изучения средин и поздних стадий эмбриогенеза менее пригоден.

Зародыши злаков очень трудны для исследований. Для составления правильного представления об эмбриогенезе злаков следует изучать средине зародыша в 3 плоскостях: дорсовентральной, латеральной и трансверсальной (рис. 126). Для получения дорсовентрального среза зародыша бирозетка завязи (в дальнейшем зерновки), совпадающая в основном по своему расположению с областью плаценты-халазы, должна быть расположена параллельно лезвию

микротомного ножа, а при латеральном — перпендикулярно. При трансверсальных срезах микротомный нож пересекает завязь, образуя по отлошению в бороздке угол в 90°.

Положение перегородок в преембрисе и процессы заложения и развития органов зародышка (например, «семяпочки» локуса апекса кобеля из терминального положения в латеральное) можно выявить лишь при сопоставлении срезов, сделанных в разных плоскостях. Плоскости срезов уточняют путем сравнения топографического взаиморасположения зародыша, элементов семяпочки и завязи.

Для изучения стадий развития зародыша срезы делают толщиной от 5 до 35 мкм, однако на срезах, толщина которых не менее 25—35 мкм, структуру зародыша и других элементов зародышевого мешка можно наблюдать на одном срезе и легче избежать ошибки при толковании их строения. Более поздние стадии предпочтительнее изучать на срезах, толщина которых не превышает 10—15 мкм. Это позволяет лучше исследовать анатомию зародыша и специфику клеток и тканей на разных его воз. Кроме того, ранние этапы эмбриогенеза изучают и в семяпочках, извлеченных с помощью острой иглы из завязи и зафиксированных по Паладину или Каргуа. Для того чтобы избежать «слепания» семяпочек, их извлекают в изотоническом (5—10 % ном) растворе сахаразы.

Для окраски препаратов можно применять генцианвиолет (с подкраской еригеном Ж) и танин—мирьас желтого—сафранин и другие красители. Последняя окраска очень контрастная, дает яркий рисунок клеточных оболочек, цитоплазмы и ядра.

Эндоспермогенез. Фиксацию по Каргуа после опыления проводится темпорально через 3, 3.5, 4, 4.5, 5, 7, 8, 10, 12, 18, 24, 30, 36, 42, 48, 60, 72 и далее через 24 ч в течение 30 сут. Такие интервалы позволяют детально исследовать деление ядер эндосперма, заложение перегородок, образование вакуолей и т. п. Формирование эндосперма изучают в основном на продольных и поперечных срезах сдвинутых препаратов, толщина срезов которых составляет 10—15 мкм. Для изучения ранних стадий развития эндосперма можно использовать генцианвиолет по Николу без подкраски и танин хлорное железо—сафранин и другие красители.

Некоторые этапы развития эндосперма можно исследовать на пленках эндосперма, извлеченных из семяпочек по методике, разработанной Т. Ф. Петровой (1956, 1970).

Крахмал в генеративных структурах выявляют с помощью поляризационных фильтров в растворе Люголя. Для обнаружения каллозы используют антилюновый синий с последующим наблюдением во флуоресцентном микроскопе в 5—10 %-ном растворе сахарозы. Нектиновые оболочки выявляют рутением красным. Паличие жира определяют суданом III и IV.

Для более точного и глубокого изучения отдельных эмбриональных процессов и структур ниже приведены подробные методики, разработанные З. В. Абрамовой, И. П. Орловой, М. А. Вишняковой, Л. П. Константиновой, Л. И. Орёл и В. Ф. Огородниковой (цит. по: Цитологическая и цитоэмбриологическая техника... 1982⁴).

Методика подсчета хромосом в пыльцевом зерне. «Хромосомы в пыльцевом зерне удобнее считать во время первого митоза. У различных растений митотические деления в пыльцевых зернах наблюдаются в разное время суток, а это зависит прежде всего от температурных факторов. Поэтому время сбора

⁴ Приведенные в цитатах фотомикрографические снимки см. в указанной работе.

материала устанавливается экспериментально для каждого объекта (известно, что при теплой погоде митоз начинается в более ранние часы и протекает активнее). Размер пыльников, в пылевых зернах которых можно обнаружить первый митоз, зависит от объекта исследования.

Окрашивание ацетокармином. Способ приготовления препарата зависит от размера пыльника. Крупный пыльник помещается на предметное стекло в каплю ацетокармина, у него отрезается широкий конец и содержимое выдавливается в краситель. Оболочки пыльника удаляются, после чего капля красителя с материалом накрывается покровным стеклом. Мелкий пыльник целиком помещается в каплю ацетокармина. Приготовленный препарат несколько раз нагревается над пламенем спиртовки. При этом необходимо следить, чтобы подогреваемая жидкость не закипела. Избыток ацетокармина убирается фильтровальной бумагой после того как пыльник окрасится. Мелкие пыльники хорошо мацерируются при нагревании в красителе и легко раздавливаются при постукивании пинцетом по покровному стеклу. Если этого постукивания недостаточно, можно, накрыв препарат полоской фильтровальной бумаги, слегка на него надавить, не допуская при этом сжатия материала.

Для более интенсивного окрашивания хромосом в пылевом зерне бутону с пыльниками, находящимися в гужевой стадии деления, лучше зафиксировать в фиксаторе Карнуа (3 : 1) или Батталья (5 : 5 : 1 : 1) и уже затем окрашивать. В стадии метафазы первого митоза после окрашивания ацетокармином ярко-красные хромосомы четко видны на фоне светло-розовой цитоплазмы (с. 16—22).

Техника исследования мейотических хромосом в микроспорогенезе культурных злаков. Поведение хромосом в мейозе дает возможность судить о характере конъюгации, а следовательно, степени гомологичности хромосом исследуемых форм, о цитологической стабильности, помогает делать выводы о генетической полноте генома и причинах стерильности микроспор.

Для приготовления хороших препаратов мейотических хромосом следует выдавливать совокупности материнских клеток пыльники из покровной пленки в каплю 45 %-ной уксусной кислоты. Удалив оболочку пыльника с предметного стекла, нужно равномерно распределить выдавленные материнские клетки пыльца, слегка размешав содержимое лопаткой препаровальной иголки. Каплю с материалом накрыть покровным стеклом. Легкое надавливание на него делает протопласты клеток достаточно плоскими, а хромосомные конфигурации — доступными для наблюдения в большом количестве материнских клеток пыльника одного пыльника. Способ выдавливания содержимого пыльника описан выше.

Обработка материала. Фиксация. В районе Ленинграда материал следует фиксировать с 8 до 10 ч утра, а в юге, например в Дербенте, в 5—6 ч утра. Выбирают растения в фазе выхода в трубку, когда колос находится еще глубоко в трубке. Для определения нужной стадии мейоза следует отщипнуть колосок из трубки и извлечь пыльник из колоска, сидящего в середине колоса. Окрашивают пыльник, нагревая его 3—4 раза почти до кипения в капле ацетокармина на предметном стекле, раздавливают, предварительно накрыв его покровным стеклом, и просматривают. Обнаружив нужную стадию мейоза, в фиксирующую жидкость опускают весь колос или фиксируют только по 2—3 срединных колоска с каждой стороны колоса, аккуратно обламывая их с уступом колоскового стержня. Для более быстрого и успешного проникновения фиксирующей жидкости ости с верхними частями колосковых чешуй лучше всего срезать ножницами. Следует иметь в виду, что в колосках, сидящих ниже в вышней срединной части колоса, пыльники несколько отстают по стадиям мейоза от пыльников срединных колосков.

Обычно материал фиксируют в смеси Карнуа (3 : 1) в течение нескольких

(3—5) часов, затем перекладывают в 70 %-ный спирт на 1 сут, после чего помещают в новую порцию 70 %-ного спирта и оставляют в нем до момента исследования.

Окрашивание. При необходимости исследовать большое количество материала удобнее окрашивать пыльники ацетокармином. Препараты лучшего качества получаются из материала, фиксированного по Ньюкомеру, так как при фиксации легче добиться равномерного уплотнения протоплазмы клетки, в следовательно, наилучшего распределения хромосомных конфигураций в метафазной пластинке.

Освобожденные от колосковых и цветочных чешуй зафиксированные пыльники помещают в фарфоровый тигель с несколькими каплями ацетокармина. Тигель нагревают последовательно 5—7 раз над спиртовкой, не доводя ацетокармин до кипения и полного испарения. Накрывают тигель часовым стеклом и оставляют в нем материал не менее чем на 1 сут при комнатной температуре. Окрашенный материал можно оставлять в тигле под часовым стеклом в течение 2 нед, добавляя при частичном испарении несколько капель ацетокармина. Качество окраски при этом не ухудшается.

Для детального исследования конфигураций мейотических хромосом пыльники лучше окрашивать по Фёльгену. Освобожденные от колосковых и цветочных чешуй пыльники переносят из фиксатора в дистиллированную воду, затем их спускают в 1 н. растворе соляной кислоты и помещают в 50 %-ную соляную кислоту (от продажной) на 20 мин для гидролиза. После этого пыльники помещают в реактив Шиффа на 1—2 ч. Окрашенные хромосомы приобретают интенсивный фиолетовый цвет, а цитоплазма клетки остается бесцветной или с едва заметным розовым оттенком. Хромосомы кукурузы хорошо окрашиваются только по Фёльгену.

Приготовление препарата. После окрашивания пыльников ацетокармином каждый из них промывают на предметном стекле последовательно в 2—3 каплях 45 %-ной уксусной кислоты, отсчитывая загрязненную осадком ацетокармина уксусную кислоту полоской фильтровальной бумаги.

Окрашенный по Фёльгену пыльник сразу переносит в каплю 45 %-ной уксусной кислоты на предметное стекло и выдавливают материнские клетки пыльника из гнезд пыльника следующим образом: придерживая один конец пыльника пинцетом, отрезают лезвием безопасной бритвы другой его конец и проводят тонкой упругой иглой в направлении от пинцета к отрезанному концу пыльника. Чтобы распределить материнские клетки пыльника равномерно, содержащее капли слегка размещивают иглой. Каплю закрывают покровным стеклом, на которое кладут полоску фильтровальной бумаги, и очень легко надавливают на него, не допуская скользкого его движения покровного стекла по предметному. Просматривают препарат. При недостаточном уплотнении клеток легкое надавливание на покровное стекло повторяют.

Для работы с временным препаратом в течение 1—2 дней можно окантовать покровное стекло расплавленным парафином. Предварительно следует тщательно удалить уксусную кислоту вокруг него фильтровальной бумагой, а затем, окунув концы шпатель в расплавленный парафин, легко провести им по краям покровного стекла. При работе с таким препаратом необходимо садить за сохранностью парафиновой окантовки.

С помощью приведенной методики, проверенной нами на ржи, пшенице, пшенице-рожаных гибридах, межвидовых гибридах пшеницы, тритикале и кукурузе, представляется возможным определить число биваасетов и унивалентов, тип конъюгации хромосом, число киаз, вторичные ассоциации хромосом, число микроядер в тетрадах микроспор и другие детали микроспорогенеза у культурных злаков» (с. 45—51).

Методы исследований пыльников и пыльцевых трубок на рыльце и в пестике различных растений. «Окрашивание пыльцевых трубок ацетокармином. Для окрашивания используется ацетокармин, приготов-

ленный по стандартной методике, или смесь его с глицерином в равных частях. Предварительно фиксированные по Карнуя или другими фиксаторами пестик пощипывают в эцетофеноле или в смеси его с глицерином и слегка подотрываются (не доводя до кипения). Время окрашивания может сильно варьировать в зависимости от объекта.

В результате окраски трубки окрашиваются в красный цвет и хорошо видны на светло-розовом фоне проводящей ткани пестика.

Окрашивание хлопчатобумажным синим и мальцевых трубок по Уэллсу (Watkins, 1942). Чистые пылинки по сравнению с рыльцами столбиков других растений тонкие, поэтому нет необходимости его нагревать. Растворяется 0,5 г хлопчатобумажного синего (cotton blue) в 100 см³ лактофенола (молочная кислота + фенол + глицерин + вода все в равных количествах). Фиксированные рыльца окрашиваются на стекле в растворе красителя. В случае переокрашивания дифференцируют их в лактофеноле. Для приготовления постоянного препарата рыльце можно заключить в глицерин-желатину или, обработав спиртом и кислотой, — в балзаме.

Для сохранения препарата в течение нескольких суток края покровного стекла окатывают расплавленным парафином.

Окрашенные в синий цвет пыльцевые трубки хорошо видны на фоне просветленной проводящей ткани столбика. На рыльце пестика пыльцевые зерна, образующие пыльцевую трубку, бесцветны. Непроросшие пыльцевые зерна окрашены в синий цвет. Сосочки рыльца часто также окрашиваются.

Исследование роста пыльцевых трубок в пестике при наблюдении в ультрафиолетовом свете. В последние годы при исследовании характера прорастания пыльцевых трубок в тканях пестика широкое признание нашел метод люминесцентной микроскопии. Он сочетает в себе быстроту приготовления препаратов с простотой исследования. С помощью люминесцентной микроскопии в довольно короткие сроки как на свежем, так и на фиксированном материале можно проследить за особенностями прорастания пыльцевых трубок и возможными нарушениями их роста в случаях несовместимости при скрещиваниях или само-несовместимости (булабо-видные вздутия пыльцевых трубок, их ветвление, поворот в обратную сторону и т. п.).

Метод основан на специфической способности флуорохрома анилинового синего соединяться с каллозой, которая входит в оболочки пыльцевых трубок и образует каллозные пробки.

Препараты надо наблюдать сразу после изготовления. Исследование проводится с помощью люминесцентных микроскопов МУФ-2, МУФ-3, с лампами ДРИП-250 или СВЛ-120А, фильтрах УФС-3 или УФС-6, пропускающих УФ-лучи в области 365 мμ. Можно также использовать осветитель ОИ-18 с люминесцентным микроскопом (фильтры те же).

Приготовление препаратов пыльцевых трубок аляков в столбике после окрашивания флуорохромом и наблюдение их люминесценции в ультрафиолетовом свете (Lalculte, 1967). Свежесобранные или фиксированные рыльца слабо подтравливают в лактофеноле на предметном стекле, затем несколько раз рыльца промывают дистиллированной водой (лактофенол и вода отгоняются фильтровальной бумагой). После оттигивания фильтровальной бумагой последней порции воды на пестик ипсеткой накладывают раствор анилинового синего и накрывают покровным стеклом.

Для приготовления раствора флуорохрома используют только подкисляемый анилиновый синий. Сначала готовится 0,05 М раствор K_2HPO_4 , в котором и растворяется анилиновый синий (0,1 %). Первоначально раствор красителя имеет густой синий цвет. Для его подщелачивания (увеличения рН от 9 до

12) необходимо осторожно по каплям добавлять 1 н. раствор едкого калия или аммиака до получения светло-зеленого раствора.

Наблюдение рылец и столбиков под микроскопом может проводиться либо в растворе красителя, либо в 50 %-ном растворе глицерина в воде (с. 56, 57).

Исследование живой пыльцы злаков. «В каплю 5—10 %-ного раствора сахарозы в воде на предметном стекле помещают пыльник, который разрезают лезвием безопасной бритвы на 2 половинки. Из каждой половинки содержащее пыльника выдавливают в раствор. Стенки гнезд пыльника оставляют в капле раствора, чтобы избежать раздавливания пылевых зерен. Каплю раствора с содержащейся в ней пылью накрывают покровным стеклом. Препарат исследуют под микроскопом. При увеличении объектива $\times 40$, окуляра $\times 10$ в пылевом зерне хорошо видны ядра с ядрышками, вакуоли и некоторые оргanelлы цитоплазмы. Иногда можно наблюдать движение цитоплазмы. В растворе сахарозы можно наблюдать стадии развития пыльцы начиная от тетрады микроспор и весь процесс вакуолизации одноядерного пылевого зерна (микроспор. — Т. Б.), первый митоз, генеративную клетку и вегетативное ядро (в пылевом зерне, — Т. Б.). Дальнейшие фазы развития пылевых зерен (до и после второго митоза) на живом материале наблюдать невозможно, так как интенсивное накопление крахмала делает протопласт пылевого зерна непрозрачным.

В тетрадах микроспор, рассматриваемых в растворе сахарозы, хорошо видны каллозные оболочки и калловые гребни.

Выявление каллозы анилиновым синим с последующим наблюдением под флуоресцентным микроскопом. Приблизительно к злакам этот способ окрашивания модифицирован Н. Д. Романовым. Им подобрана оптимальная для пыльников злаков концентрация флуорохрома.

Для исследования могут быть использованы свежие и фиксированные пыльники. Готовится 0,0025 %-ный раствор водорастворимого анилинового синего в 0,15 М растворе K_2HPO_4 (рН 8,2). Содержимое пыльника выдавливается иглой в каплю раствора на предметном стекле. Стенки пыльника удаляют. Объект накрывают покровным стеклом.

Анилиновый синий низкой концентрации и при среднефизиологическом значении рН является vitalным красителем. Для того чтобы проводить наблюдения продолжительное время и пылевое зерно при этом оставалось живым, в каплю раствора с флуорохромом добавляют каплю 5—10 %-ного раствора сахарозы.

Наблюдение ведется под флуоресцентным микроскопом либо к обычному микроскопу приставляется люминесцентный осветитель ОИ-18. При наблюдении рекомендуется пользоваться фильтром УФС-6, пропускающим ультрафиолетовые лучи 365 нм. Анилиновый синий окрашивает каллозу и дает желтовато-зеленую флуоресценцию.

Выявление каллозы микроспороцитов и тетрад в 5—10 %-ном растворе сахарозы. Благодаря тому что показатель преломления у каллозы несколько иной, чем у раствора сахарозы, калловую оболочку микроспороцитов и тетрад можно наблюдать в световой микроскоп. Калловая оболочка микроспороцитов и тетрад микроспор бесцветна и прозрачна.

Пыльники кукурузы помещаются в каплю раствора сахарозы на предметном стекле. Верхушку пыльника отрезают лезвием бритвы и выдавливают тонкой иглой его содержимое. Накрывают покровным стеклом. Остатки стенки пыльника лучше оставить под покровным стеклом, чтобы предотвратить раздавливание микроспороцитов и тетрад.

Просветление пыльников злаков для исследования расположения пылевых зерен в гнездах. Пыльники, соб-

рашине в момент цветения (содержащие зрелую пыльцу), фиксированные или свежие, разрезаются по связке на 2 теки под бинокулярным микроскопом МБС-1. Половинки пыльников помещают в 5—10 %-ный раствор КОН в воде или в 5—10 %-ный раствор КОН в 70 %-ном спирте (последний обеспечивает более быстрое просветление).

После просветления половинки пыльников помещают в глицерин, разбавленный водой в соотношении 1 : 1, диэтиленол или 50 %-ный раствор молочной кислоты. В этих растворах материал находится и во время микроскопического исследования.

Благодаря тому что щелочь, используемая для просветления, разрушает протоплазматические стенки пыльника, последний становится оптически прозрачным и через нее можно наблюдать слой пыльцевых зерен, выстилающий пыльцевое гнездо изнутри. Пыльцевые зерна злаков прикреплены к танкету и при правильном приготовлении препарата слой их не разрушается, пыльцевые зерна лежат на месте образования.

Чтобы приготовить раствор диэтиленола, смешивают 20 г химически чистой кристаллической карболовой кислоты, 20 г молочной кислоты, 10 г глицерина и 20 г дистиллированной воды. Смесь сохраняют в склянке из темного стекла.

Окраска пыльцы кукурузы для подсчета фертильных и стерильных пыльцевых зерен (Kowles, 1971). 1 г атара растворяют в 50 мл дистиллированной воды и кипятят 3 мин. К раствору добавляют 6 мл йода и йодистого калия (0,3 г I_2 и 1 г KI в 100 мл воды), затем 14 мл 1 н. соляной кислоты. Раствор следует хорошо перемешать. Горючий раствор переливают в небольшую колбу, из которой его удобно брать стеклянной палочкой. Перед приготовлением препарата раствор разогревают на водяной бане.

Пыльцу из пыльника помещают на предметное стекло, на нее каплют каплю разогретого раствора. Пыльцу следует равномерно распределить в капле, после чего все закрыть покровным стеклом» (с. 54—64).

Окрашивание клеточных оболочек аллиановым синим. «Аллиановый синий относится к красителям с широким диапазоном действия. Он окрашивает клетчатые мукополисахариды, каллозу, клеточные оболочки, оболочку пыльцевых зерен и некоторые другие клеточные компоненты.

Химизм окрашивания аллиановым синим полностью не раскрыт. Считают, что процесс взаимодействия связан с карбоксильными группами — COOH (Пирс, 1962; Колонский, 1976).

При исследовании окрашивания аллиановым синим оболочек растительных клеток установлено, что окрашивающее действие красителя блокируется при воздействии пектиназой и метилированием, но восстанавливается при деметилировании. На основании этого предполагают, что окраска клеточных стенок основывается на связи красителя со свободными группами галактуроновой кислоты, входящей в состав пектиновых веществ (Велес, 1968). Кроме того, свободные кислотные группы имеются и в другом компоненте матрикса клеточных оболочек — гемицеллюлозах, в состав которых входят урсонные кислоты (гидрокурановая и глюкуроновая) и которые также могут вступать во взаимодействие с аллиановым синим.

Аллиановый синий может быть рекомендован для исследования оболочек растительных клеток как самостоятельный краситель, а также в качестве подкрасивающего реагента. Хорошие результаты дает окрашивание препаратов тематоксином Эрлиха или Гайделгайма с последующей подкраской аллиановым синим.

Окрашивают парафиновые и замороженные срезы после фиксации их жидкостями Каруа, Ньюкомера или формалиновыми фиксаторами.

Срезы, отмытые после окраски тематоксином, помещают в 0,1 %-ный раствор аллианового синего в 3 %-ном растворе уксусной кислоты на 1—2 мин.

Можно производить окраску только аллиановым синим. В этом случае срезы освобождают от парафина, обрабатывают спиртом и водой и помещают в краситель на 1—2 мин. Затем промывают в дистиллированной воде и дифференцируют в 1 %-ном растворе спирта, промывают в водопроводной воде, обезживают в спиртах и после обработки ацетоном закладывают в баллаж. В результате клеточные оболочки окрашиваются в ярко-голубой цвет» (с. 85).

Фиксация и заливка пыльников растений для электронно-микроскопических наблюдений. «В настоящее время наиболее распространенный метод сохранения тканей для исследования их в электронном микроскопе — метод двойной фиксации, т. е. фиксации в глутаральдегиде с последующей дофиксацией в четырехокиси осмия. Этот метод сочетает в себе преимущества обоих фиксаторов. При такой фиксации сохраняется структура оргanelл цитоплазмы и наиболее полно сохраняются химические компоненты, чем при фиксации только четырехокисью осмия. Дополнительная фиксация тканей в четырехокиси осмия стабилизирует некоторые нейтральные липиды и большую часть фосфолипидов.

Перед фиксацией с помощью светового микроскопа определяют фазу развития пыльника. Для этого из каждого бутылки вынимают пыльник или часть его и окрашивают в ацеткармин. Установив фазу развития на одном пыльнике, остальные фиксируют 2,5 %-ным свежескороженным раствором глутаральдегида на 0,1 М фосфатном буфере (рН 7,1—7,3) при комнатной температуре в течение 1,5—3 ч или оставляют в холодильнике при 4 °С на ночь (16 ч). Зафиксированный материал промывают охлажденным до 4 °С 0,1 М фосфатным буфером (рН 7,1—7,3) не менее 3 раз, держа по 1 ч в каждой смене или оставляют в 3-й смене на ночь при 4 °С. Затем пыльники дофиксируют 2 %-ным раствором четырехокиси осмия, приготовленным на том же буфере, что и фиксатор, при 4 °С от 4 до 16 ч. После дофиксации материал промывают охлажденным 0,1 М фосфатным буфером или помещают сразу в 30 %-ный этанол при 4 °С на 10 мин. Обезвоживание проводят сначала в спиртах возрастающей концентрации, затем в смеси спирта с ацетоном и в абсолютном ацетоне в следующем порядке: 50 %-ный спирт — 15 мин, 70 %-ный — 15 мин, 85 %-ный — 15 мин, 96 %-ный — 15 мин, 100 %-ный спирт — 30 мин, смесь абсолютного спирта и абсолютного ацетона (3 : 1) — 30 мин, 1 : 1 — 30 мин, 1 : 3 — 30 мин, абсолютный ацетон первый раз — 1 ч, второй раз — 1 ч.

До 96 %-ного спирта обезвоживание проводят при 4 °С в холодильнике, даже вся обработка проходит при комнатной температуре.

Если в процессе фиксации материал требует дополнительного контрастирования, то его окрашивают 2 %-ным раствором уранилацетата в 70 %-ном спирте в течение 3—16 ч при 4 °С.

Обезвоженный материал помещают в смесь абсолютного ацетона и эпоксидных смол (эпон или аралдит) на ночь (16 ч) в термостате при 37 °С. Затем добавляют одну часть смолы и оставляют при той же температуре на 6 ч. После этого на ночь оставляют пузырек с материалом без пробок, и снова добавляют одну часть смолы и оставляют в термостате при 37 °С на 4 ч или при комнатной температуре на ночь.

Далее материал заливают в свежую смолу (эпон или аралдит) в желатиновые капсулы или в ячейки из-под таблеток. Пролитка и полимеризация проводятся в термостате при температуре 37 °С 1 сут, затем при 60 °С еще 1 сут.

Эпон для заливки готовят по рецепту Уикли (1975)» (с. 88, 89).

Сходным образом фиксируют материал для изучения завязи, семязпочки, зародышко почки, зародыши и эндосперма.

Приготовление препаратов целых зародышевых мешков пшеницы, ржи и тритикале. «Методики, включающие мацерацию тканей семяпочки. Эти способы основаны на разрушении оболочек клеток фермен-

таких: целлюлозой, пектиной, а также комплексов ферментов пищеварительных желез выходящей удитке, условно называемым цитазой.

Матерация тканей семяночек применяется в исследовании шлов как с микки, так и с крупными семяпочками. Если работают с злаками, содержащими большое количество сравнительно мелких семяночек (например, виды семейства *Solanaceae*, *Parasitaceae*, *Asteraceae* и др.), целесообразно материровать ткани семяночек и приготовить их суспензию, состоящую из соматических клеток и зародышевых мешков. С помощью центрифугирования из суспензии выделяется наиболее тяжелая фракция, содержащая зародышевые мешки.

Этот метод разработан на кафедре генетики и цитологии Саратовского университета и с успехом применяется в других лабораториях.

Метод С. С. Хохлова, М. И. Зайцевой и Н. И. Куприяновой. Зафиксированные ацетатхололом (1:3) злаки помещают в насыщен- ный раствор двууглекислого натрия, затем обезжиривают их дистиллированной водой. Препаровальной иглой семяпочки отделяют от плаценты под лупой и опускают в пробирки с цитазой. Объем жидкости должен превышать объем семяночек не менее чем в 2 раза. Пробирки, плотно закрытые резиновыми пробками, ставят в штатив, закрепленный на оси электромотора. Вращение пробирок происходит так, что жидкость с материалом перемещается вдоль пробирки. Оптимальное число оборотов электромотора 10—20 в 1 мин. Матерация тканей семяночек наступает через 24 ч. Цитазу удаляют после 3-минутного центрифугирования (5000 об./мин). Материал промывают, встряхивая осадок, в дистиллированной воде и снова центрифугируют. В тех же пробирках суспензию клеток протравливают вкисляем в течение 3 мин, споласкивают дистиллированной водой и окрашивают в ацетокармине. Каждая операция сопровождается центрифугированием и удалением надосадочной жидкости. Время окрашивания в ацетокармине устанавливается эмпирически. В пробирку с окрашенным материалом добавляют несколько капель смеси ледяной уксусной кислоты и глицерина (1:1). Суспензию материала в смеси ледяной уксусной кислоты и глицерина переносят пипеткой на предметное стекло и накрывают покровным, получая временный препарат. Среди клеток, расположенных в один слой, встречаются зародышевые мешки.

Метод М. И. Зайцевой и В. П. Левковского. После ацетатной ферментативной матерации (Хохлов и др., 1978) проводится пренарирование каждой семяпочки в отдельности. Эта методика пригодна для видов со сравнительно крупными семяпочками, например для диких злаков.

Материал диких злаков фиксируют по Чемберлену (состав фиксирующей жидкости см. на с. 89). Материал через 1 сут после фиксации переводят в 70 %-ный этиловый спирт или оставляют в фиксаторе, где он может находиться 1—3 мес. Ферментативной обработке предшествует окрашивание материала по Фельтгену. Для этого зафиксированные колоски промывают дистиллированной водой 4—5 ч. Гидролиз проводят в 3 этапа: в 1 н. HCl — 1,5 ч, в 5 н. HCl — 1,5 ч, в 1 н. HCl — 1 ч. В реактиве Шиффа материал выдерживают в холодильнике 16—17 ч. После окрашивания его промывают в 3 порциях сернистой воды по 30 мин в каждой порции. Затем промывают водопроводной водой в течение 3 ч и подкисляют цитоплазму клеток гексаметиленам Эрдиха (1,5 ч). Далее следует промывка дистиллированной водой 1—2 ч.

Злаки извлекают из колосковых и цветочных чашек и помещают в цитазу, где оставляют их на ночь (17—18 ч) при комнатной температуре. Зародышевые мешки выделяют, освобождая их острыми пренаровальными иглами от покровов семяночки.

Данный метод позволяет готовить и постоянные тотальные препараты зародышевых мешков. Для этого вычищенные зародышевые мешки переносят при помощи капилляра на влажную фильтровальную бумагу, лежащую на

предметом стекла. Обезвоживание зародышевых мешков проводят в спиртах возрастающей концентрации: 50 %-ный, 70-, 96- и 100 %-ный. Какля спирта наносится на зародышевый мешок и затем отфильтровывается фильтровальной бумагой. Таким же образом спирт меняют на кислоту. В каждой из этих жидкостей зародышевые мешки выдерживают по 10 мин.

Далее зародышевые мешки собирают с фильтровальной бумаги тупой препаровальной иглой с каплей более густого, чем обычный, канадского бальзама на конце и переносят на чистое предметное стекло с новой каплей канадского бальзама обычной консистенции. Материал накрывают покровным стеклом. Препарат сушат в термостате не менее 1 сут.

Для материяция тканей семяпочки можно использовать и другие приемы. Так, П. Г. Курников (Хохлов и др., 1978) предлагает применять для этой цели ряд процедур, включающий нагревание материала в 4 %-ном растворе железомолибденовых квасцов до 70 °С, выдерживание при этой температуре в течение 15 мин, промывку материала в 2 порциях дистиллированной воды при той же температуре, охлаждение во второй из них до комнатной температуры, обработку в 75 %-ном растворе (от продажной) соляной кислоты в течение 1 ч в цитовиле и нескольких порциях дистиллированной воды при комнатной температуре в течение 5 ч.

Методы вычленения зародышевых мешков без материяции тканей семяпочки. Способ извлечения эндоспермальной пленки нескольких видов лилейных и пленки разработала Л. Ф. Петрова (1970), отмечая, что извлечение удается лучше, если материал фиксируется жидкостиком, содержащим формалин.

М. Д. Беннет с соавторами (Bennet et al., 1975), исследуя зародышевые мешки культурных злаков (пшеница, рожь, ячмень, тритикале), вычленили их после фиксации материала ацеталкоголем (1 : 3). Авторы отметили, что лишь некоторые зародышевые мешки удавалось извлечь целиком. Они окрашивали семяпочки по Фельгену, оставляя материал в реактиве Шиффа в течение 2 ч (с предварительным горячим гидролизом в течение 12 мин), препарировали семяпочки под лупой, затем подкрашивали зародышевые мешки уксусным или спиртовым кармином. Наблюдения вели на временных препаратах.

Следует заметить, что фактором, вызывающим частичное разрушение зародышевых мешков, здесь мог быть горячий гидролиз.

Учитывая опыт предыдущих исследователей, мы разработали следующие методы приготовления препаратов зародышевых мешков культурных злаков (пшеница, рожь, тритикале).

1. Колосья фиксируют по Чемберлену и оставляют в фиксирующей жидкости на 1—3 сут. Далее материал переводят в 70 %-ный этиловый спирт. Перед окрашиванием по Фельгену завязки освобождают и промывают в дистиллированной воде 17—18 ч (в течение ночи). Для гидролиза материал оставляют в 1 н. HCl на 1,5 ч, затем в 5 н. HCl на 2 ч и снова в 1 н. HCl 1 ч. После этого завязки оставляют в реактиве Шиффа на 17—18 ч в холодильнике. Выделение проводят в капле смеси глицерина с водой (1 : 1) на микроскопе МБС-1 при нижнем освещении объекта и увеличении 12,5×2. Для этого очень тонкими препаровальными иглами, заточенными химическим способом (Ярошевская, 1978), раздвигают сначала ткани стенок завязки, а затем и ткани семяпочки от центральной стороны и удаляют их. Зародышевый мешок заметен на фоне окрашенных соматических клеток благодаря интенсивной окраске антиподального комплекса. Вычленивший зародышевый мешок подкрашивают в ацетокармине, предварительно убрав с предметного стекла глицерин фильтровальной бумагой, не задев зародышевый мешок, насколько это возможно сделать. Зародышевый мешок оставляют в капле ацетокармина 2—3 мин, удаляют ацетокармин фильтровальной бумагой и наносят на зародышевый мешок каплю раствора Гойера (Freitag, 1961) (способ его приготовления см. ниже), который

частично дифференцирует препарат, просветляет его и является хорошей заливочной средой. Такой препарат, подобный ганцерви-желатиновому, может храниться несколько лет.

II. Материал, зафиксированный по Чемберлену, хранят в фиксаторе или 70 % ном этиловом спирте. Выделяют зародышевые мешки до окрашивания завязей. Делают это в какой фиксирующей жидкости или спирта. Выделенные зародышевые мешки окрашивают пропигновым гематоксилином по Хендерсону и Лью (Henderson, Lu, 1968), используя первый из 4 предложенных авторами способов, т. е. окрашивая объект смесью растворов А и В темнокрасной и железосамниачных квасцов (рецепты их см. ниже). Смесью готова к употреблению не ранее чем через 1 сут (!). Окрашивание происходит очень быстро. В случаях перекрашивания применяют дифференциацию 0,5 %-ной раствором железосамниачных квасцов в 50 %-ной пропионовой кислоте. Добившись хорошего окрашивания, вытягивают жидкости и наносят на зародышевый мешок каплю раствора Гейера. Объект покрывают покровным стеклом.

С помощью разработанного нами метода удается выделить зародышевые мешки пшеницы, ржи и тритикале начиная с 2-ядерной стадии (длина такого объекта 0,1 мм) до 7 сут и более после оплодотворения (длина такого зародышевого мешка около 1 мм). Зародышевые мешки на всех фазах развития удается выделить целиком: в отдельных случаях терются одна или несколько антител.

Рецепты реактивов.

Фиксатор Чемберлена состоит из 90 частей 50 %-ного этилового спирта, 5 частей формалина (продажного) и 5 частей ледяной уксусной кислоты.

Раствор Гейера: подогревают 10 см³ дистиллированной воды (до кипения не доводить), в ней растворяют 6 г химически чистого гуммиарабика, 3,2 г глицерина и 40 г хлоралгидрата; среда сразу же готова к употреблению.

Пропионовый гематоксилин состоит из 2 %-ного гематоксилина в 50 %-ной пропионовой кислоте 1 : 1 (раствор А).

Железосамниачные квасцы пропионовые готовят растворяя 1 г железосамниачных квасцов в 200 мл 50 %-ной пропионовой кислоты (раствор В).

Ацеткармин: для приготовления насыщенного раствора кармина в 45 %-ной уксусной кислоте следует взять 1—2 г кармина на каждые 100 мл 45 %-ной уксусной кислоты и кипятить в течение 3—4 ч в колбе с обратным холодильником; раствор профильтровать горячим.

Гематоксилин Эрджия: 2 г гематоксилина растворяют в 100 мл 96 %-ного спирта, добавляют 10 мл уксусной кислоты, 100 мл глицерина, 100 мл дистиллированной воды и 3 г алюминиевых квасцов; оставляют на свету, пока смесь не станет темно-красной, затем сохраняют краситель в хорошо закупоренной темной посуде в темном месте.

Реактив Шиффа: 1 г основного фуксина для фуксин-сернистой кислоты растворяют в 200 мл кипящей воды, охлаждают до 50 °С и прибавляют 20 мл 1 н. HCl; охлаждают до 25 °С и прибавляют 1 г сухого метабисульфита натрия ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$) или бисульфита натрия (NaHSO_3), затем переливают в колбу с хорошо притертой пробкой, плотно закрывают и хранят в темноте; через несколько часов раствор начнет обесцвечиваться, а через 24 ч станет бесцветным или слабо-желтым. Только в таком виде он готов к употреблению; хранить краситель следует в темном месте при температуре 0—4 °С.

Сернистая вода: в 200 мл проточной воды прибавляют 10 мл 10 %-ного раствора метабисульфита натрия и 10 мл 1 н. HCl; в работе используют только свежеприготовленный раствор.

1 н. HCl: 8,3 мл концентрированной HCl разбавляют до 100 мл дистиллированной водой.

Способ химической заточки препаровальных игл. Принимая за основу способ, описанный А. С. Урошевской (1978), мы рекомендуем, прежде чем приступить к заточке, замочить толстые иглы в лабораторный

препаровальных иглах самыми тонкими швейными иглами. Для этого корень пластмассового держателя нагревается над спиртовкой и из него вынимается игла, и сразу устанавливается толкая игла. Нагретая пластмасса обжимается пинцетом, а затем падающими.

Для химической заточки в короткую пробирку, закрепленную в штативе над спиртовкой, наливают 3—5 мл концентрированной азотной кислоты и нагревают ее до кипения. Работы проводят в вытяжном шкафу. Зажав держатель иглы двумя пинцетом, опускают острие ее 50—70 раз в кипящую азотную кислоту, не затрагиваясь кончиком до дна пробирки. При этом поверхность иглы покрывается слоем окислов черной с шеей. Их удаляют, опуская иглу 2—3 раза в пробирку с концентрированной соляной кислотой комнатной температуры. Поверхность иглы становится гладкой и блестящей. Кончики притупленных таким способом игл в несколько раз тоньше концов швейных игл, что необходимо при таких манипуляциях, как выделение зародышевых мешков» (с. 68—74).

2. МЕТОД ДОЛГОВРЕМЕННОГО ХРАНЕНИЯ ПЫЛЦЫ

Для хранения пыльцы при сверхнизкой температуре ($-195,8^{\circ}\text{C}$) используют жидкий азот, которым наполняют термосы различных систем; для длительного хранения не используют сосуды Дьюара.

Пыльцу, предназначенную для длительного хранения, собирают в поле во время массового цветения растений, встряхивая ее из пыльников, или в лаборатории срезанных колосков или метелок. В последнем случае под сосуд с водой, в который помещают срезанные соцветия, подкладывают лист газетной бумаги и регулярно, через 10—15 мин, собирают свежую пыльцу. Пыльцу необходимо тщательно очистить от остатков стенок пыльников и поместить в полистироловую или полиэтиленовые пробирки объемом 3—5 мл, которые следует плотно закрыть пробками. Чтобы пробки при погружении в жидкий азот не выскакивали и пыльца не высыпалась, их следует заклеить лентой или завязать ниткой. После этого пробирки немедленно погружают в жидкий азот, насыщенный в бытовой термос. Быстрое погружение позволяет избежать кристаллизации воды в цитоплазме пыльцевого зерна. В термосе пыльцу доставляют в лабораторию и помещают в сосуд Дьюара. В жидком азоте пыльца может храниться долго — от нескольких дней до 1 года и более без потери жизнеспособности.

Существенное условие сохранения жизнеспособности пыльцы — методика ее кристаллизации. Пробирки с пыльцой по мере надобности вынимают из сосуда Дьюара и в термосе с жидким азотом доставляют в поле или в теплицу. Перед опылением предварительно кастрированных цветков пробирку с пыльцой вынимают из жидкого азота и для быстрого размораживания немедленно погружают на 1—2 мин в теплую воду ($30-37^{\circ}\text{C}$). При таких условиях сбора, хранения и размораживания пыльца остается жизнеспособной и обеспечивает зорительное, довольно высокое завязывание семян.

Длительное хранение пыльцы при сверхнизкой температуре дает возможность скрещивать одновременно цветущие растения, переносить пыльцу в другие научно-исследовательские учреждения, проводить опыление растений в осенне-зимний период в фитогроне и теплице, что способствует интенсификации селекционного процесса (Абрамова, Есимбаева, 1973).

3. МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЦЫ ПО ПРОРАСТАНИЮ ЕЕ НА РЫЛЬЦЕ ПЕСТИКА

Метод особенно удобен для работы с теми растениями, у которых рыльце состоит из малого числа слоев прозрачных клеток, как например у шиповника, ржи, ячменя и других культур.

Пыльцой изучаемого растения опыляют рыльца 5—10 вполне жизнеспособных пестиков. Через 20—30 мин после опыления (опылять можно срезаанные соцветия и цветки, оставленные в воде) рыльца пестиков пинцетом или ножницами с острыми концами осторожно отрезают и переносят в каплю ацетокармина на предметное стекло.

Препаровальной иглой осторожно распрямляют рыльце пестика в ацетокармине, покрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом. Затем подсчитывают число пыльцевых зерен, образовавших на рыльце пестика длинные пыльцевые трубки, зерен с короткими пыльцевыми трубками, а также зерен, не проросших и лопнувших. Подсчитывают их на рыльцах не менее 5 пестиков (Абрамова, Карлинский, 1968).

Различные методы позволяют более детально познакомиться со строением генеративных структур (рис. 127).

ЛИТЕРАТУРА *

- Абрамова Э. А., Васильевский Е. М. Метод для селекционного скрещивания пыльцы. Селекция и семеноводство, 1973, № 3, с. 72.
- Абрамова Э. А., Карлович О. А. Руководство к практическим занятиям по генетике. Л., 1966. 191 с.
- Абрамов В. И., Орехов В. И., Орехова Н. И. Психология педагогические методики для селекционно-генетической практики. Л., 1971. 24 с.
- Абрамов В. И., Орехова В. И., Васильева М. А. и др. Методические указания по цитологической и цитогенетической технике. Л., 1981. 116 с.
- Алишан Н. А. Фазы развития зародышковых клеток и эмбриона пшеницы, риса и тритикале. — Тр. по прикл. ботаник., генет. и селекции, 1983, т. 74, с. 21—24.
- Александров В. Г. История развития и морфологии зерновки злака типа ячменевых. — Сов. ботаника, 1943, № 4, с. 24—35.
- Александров В. Г. Об организации цветка злаков трибы пшеницы. — В кн.: Вопросы генетики зерновых культур. М.; Л., 1963, с. 119—130.
- Александров В. Г., Александрова О. Г. Об анатомических признаках, характеризующих генотип злака и кулисы злака зерновки пшеницы. — Тр. по прикл. ботаник., генет. и селекции, 1936, т. 2, с. 28—42.
- Александров В. Ф., Мордовцев С. С., Бабко А. Г. Тонкие нарушения развития мужского гаметофита у пшеницы. Физиология и биохимия роста растений, 1978, т. 10, вып. 6, с. 481—486.
- Васильевский Е. И. Цитогенетическая селекция пшеницы. I. Эмбриогенез при скрещивании твердых пшениц и риса. — Звезд. ботаник. журн., 1963, т. 30, № 1, с. 3—13.
- Варшавский Э. Д. Влияние температуры на развитие архегония злака пшеницы. — В кн.: Морфология растений. М., 1961, с. 1, с. 198—200.
- Батаев Н. Ф. Системы надземности в систематике злаков. — В кн.: Системы надземности злаков. Киев, 1971, с. 136—144.
- Батаев Н. Ф., Куликов Ф. М., Потапов М. А. Острые облучение регулирующих растений и сорбитовых соединений при селекции. М., 1976. 72 с.
- Батаев Н. Ф. О возможности выделения нового типа эмбриогенеза у риса. — В кн.: Генетика и селекция злаков. Ботаник. о-во: Тез. докл. (Ленинград, май 1987). М.; Л., 1987, вып. 8, с. 45—46.
- Батаев Н. Ф. Микроклональное размножение пшеницы. Докл. АН СССР, 1982, с. 142, № 6, с. 1208—1209.
- Батаев Н. Ф. Процесс оплодотворения у пшеницы. — Тр. Ботаник. ин-та / АН СССР. Сер. VII, 1982, вып. 5, с. 260—263.
- Батаев Н. Ф. Процесс оплодотворения при соматической гибридизации в роде *Triticum* L. — Ботаник. журн., 1968, т. 31, № 10, с. 1461—1479.
- Батаев Н. Ф. Эмбриогенез в роде *Triticum* L. в связи с проблемами одноплодности и соматической гибридизации у злаков. — Ботаник. журн., 1984, т. 53, № 4, с. 480—490.
- Батаев Н. Ф. О возможности выделения нового типа эмбриогенеза *Aegilops* sp. — Докл. АН СССР, 1986, т. 186, № 6, с. 1400—1402.
- Батаев Н. Ф. Bataeva T. B. On the possibility of separation of a new type of embryogenesis in *Aegilops* sp. — Rev. et al. of bot. v. 19, 1979, t. 32, N 3—4, p. 335—341.
- Батаев Н. Ф. Bataeva T. B. Some peculiar features of microsporogenesis and development of the female gametophyte in wheat. — Ann. Univ. of ALBANY, 1971, t. 9, p. 46—50.
- Батаев Н. Ф. Эмбриогенез пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Батаев Н. Ф. О некоторых закономерностях морфогенеза при регенерации растений in vitro. — В кн.: Речев. науч. конф. «Теоретические вопросы регенерации растений». Махачкала, 1978, с. 13—14.

* Список литературы приводится в сокращенном виде.

- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Embryology of wheat.* Proc. Indian nat. Sci. Acad. B, 1978b, vol. 44, p. 13—29.
- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Embryological processes at distal fibrilization in Gramineae family.* — Proc. Indian nat. Sci. Acad. B, 1978b, vol. 44, p. 30—42.
- Батыгина Т. Б. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша покрытосемянных растений. — В кн.: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по эмбриол. растений (12—13 октября 1982 г.): Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент, 1983, с. 25—26.
- Батыгина Т. Б. Прикладные аспекты эмбриологии. — В кн.: Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1983б, с. 250—257.
- (Батыгина Т. Б.) *Batygina T. B. Applied aspects of embryology.* — In: Proc. 8th Int. Symp. Sex germl. in Seed Plants, Feteix and Mosse, Wageningen, 1985, p. 185—190.
- Батыгина Т. Б., Азамов Г. К. Гистогенез паллиды у пшеницы. — П. кн.: IV совещ. эмбриологов: Тез. докл. по эмбриологии растений. М.: JL, 1963, с. 6.
- Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические процессы зародышей двуклассовых растений (на примере рода *Panicum* L., Poaceae). — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1531—1546.
- (Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.) *Batygina T. B., Vasilieva V. E. Experimental study of embryo differentiation in angiosperms.* — Acta Soc. bot. pol., 1981, vol. 50, n. 1—2, p. 257—263.
- Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Системный подход к проблеме дифференциации зародыша двуклассовых. — Селекция, 1983а, т. 14, № 3, с. 304—311.
- Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. Автогамность зародыша как этап явномизации онтогенеза. В кн.: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по эмбриол. растений (12—13 октября 1982 г.): Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент, 1983б, с. 37—38.
- (Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.) *Batygina T. B., Vasilieva V. E. System of reproduction of Orchids: case for example of *Dactylorhiza maculata* L. Sw.* — In: Proc. 8th Int. symposium, symp. fertilization and embryogenesis in outcrossed plants, High Tatna, June 14—17, 1982. Bratislava, 1982b, p. 27—33.
- Батыгина Т. Б., Долгова М. А., Коробова С. Н. Поведение паллидных трубок при внутри- и межклеточной диффузии. — Докл. АН СССР, 1961, т. 136, № 6, с. 1482—1485.
- Батыгина Т. Б., Маметьева Т. Е. К эмбриологии рода *Poa* L. — В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений. Л., 1979, с. 89—95.
- Батыгина Т. Б., Маметьева Т. Б., Васильева В. Е. Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. — Ботан. журн., 1978, т. 63, № 1, с. 86—111.
- Батыгина Т. Б., Терёшина Э. С., Азамов Г. К., Яковлев М. С. Понятие мужских спорангия Стайласа и Гисселева. — Ботан. журн., 1963, т. 48, № 8, с. 1108—1120.
- Батыгина Т. Б., Урожайная В. А., Азамов Г. К. Некоторые данные о развитии мужского спорангия пшеницы при отсутствии бора. — Ботан. журн., 1966, т. 51, № 12, с. 1751—1754.
- Батыгина Т. Б., Фрабберга Т. Е. Постэмбрионал у *Poa pratensis* (Poaceae). — Ботан. журн., 1979, т. 64, № 6, с. 793—804.
- Буренко Л. М. Развитие анатомии растений и их продуктивность. Л., 1980. 360 с.
- Бутенко Р. Г. Экспериментальный эмбриогенез и дифференциация в культуре растений. М., 1975. 61 с. (Тимирязевский вестник, Т. 30)
- Бутенко Р. Г. Использование культуры тканей растений в сельскохозяйственной науке и практике. — С.-х. биология, 1979, т. 14, № 3, с. 306—316.
- Евсильев Н. Н. Гибрид обильноцветущей пшеницы *Triticum vulgare* Vill. с озимозеркашкой *T. polanicum* Steud. — Тр. Тимирязев. ботаник., 1913, т. 6, № 1, с. 1—19.
- Евсильев Н. Н. Значение межклеточной и межклеточной гибридной реакции в селекции и эволюции. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1958, № 3, с. 843—853.
- Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. Культурное развитие in vitro зародышей пшеницы: морфогенез, анатомия на разных стадиях развития. Физиология растений, 1961, т. 28, № 2, с. 315—327.
- Временные методические указания по технологии селекционного процесса с перестройкой теллец, клонических камер, камер низкого окислителя и другого вегетативного оборудования к целям сокращения сроков выведения новых сортов пшеницы. Краснодар, 1979. 39 с.
- Гаврилов В. Н. Структура и развитие клеток флоремы. I. Антоциановые пигменты. — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1061—1068.
- Гаврилов В. Н. Селекция. М., 1976. 221 с.
- Герасимов-Вавилов В. Н., Пилиперов И. И. Гаметогенез, гаметогенез и половой процесс у покрытосемянных. — Тр. Ботан. ин-та у АН СССР. Сер. VII, 1951, вып. 3, с. 294—316.
- Герасимов-Вавилов В. Н., Батыгина Т. Б. О ходе слипания анатомических ядер при оплодотворении у злаков. — Докл. АН СССР, 1963, т. 194, № 1, с. 223.
- Гладковский Л. Н. Сравнительное цитологическое исследование микроспорогонеза и развития мужского гаметофита пшеницы, ячменя и пшеницы гибридных. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1947. 18 с.
- Голубовская Н. Н. Генетический контроль мейоза: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пензен. ботан., 1963. 32 с.
- Голубовская Н. В., Шмидт Н. В. Контроль формирования и функции цитогенетического аппарата. — Цитология и генетика, 1981, т. 15, № 1, с. 77—87.
- Гурин А. П. Цветение пшеницы. — Изв. Тимирязев. с.-х. акад., 1953, вып. 1, с. 39—50.

- Давыдов А. И., Ботаника Т. В. Антенность зародышевой рисы. — В кат. Тез. докт. VIII Всесоюз. съезда, до избрания растений «Проблемы гаметофита, оплодотворения и эмбриогенеза», 12–13 октября 1962 г. Ташкент, 1963, с. 1–172.
- Давыдов В. И. У водных растений и водных растений на водных растениях. — Докл. АН СССР, 1960, т. 10, № 6, с. 1073–1076.
- Давыдов М. Ф., Кашакин С. И. Анализ ультраструктуры растительных клеток. Издательство, 1960, 455 с.
- Давыдов В. И. Опыт экспериментального изучения искусственных мутаций у растений путем реинтродукции каллуса. — Тр. Всесоюз. съезда по генет., селекции, физиологии и анатомии, 1960, т. 2, с. 35–41.
- Давыдов В. И. Чувствительность разных фаз мейоза и мейоза к факторам окружающей среды. — В кат. Тез. докт. X Всесоюз. съезда по генет. и селекции (биологические науки), М., 1960, с. 104–123.
- Давыдов В. И. Гаметофитная селекция. М., 1965, 377 с.
- Давыдов-Кашакин О. А. Оплодотворение при одышечной гибридной форме. — Ботан. журн., 1967, т. 62, № 4, с. 730–741.
- Давыдов В. Ф. Новые биологические формы твердой пшеницы. — С.-Х. биология, 1966, т. 3, № 3, с. 345–349.
- Давыдов В. Ф., Писаренко Захаровна. — Тр. по греч. ботан., генет. и селекции, 1972, т. 47, вып. 1, с. 1–20.
- Давыдов С. П., Курбанов А. А. Пшеница в боре с вредной пшеницей и ячменем в окрестностях. — Науч. докл. высш. школы, биол. н., 1960, № 1, с. 129–133.
- Давыдов В. И. Культурная селекция и ее сортовые. М., 1971, 760 с.
- Давыдов А. А., Курбанов А. Б. Реконструкция в эволюции и селекции. М., 1965, 460 с.
- Давыдов В. И. Зависимость от условий среды и фазы их развития. Свердловск, 1948, 128 с.
- Давыдов В. И., Родик, М., 1961, 302 с.
- Давыдов В. И., Родик В. И. К патогенности алейронового слоя зерновки пшеницы и ее гибридов. — Изв. АН СССР, Сер. биол., 1965, № 6, с. 848–858.
- Давыдов С. А., Курбанов С. Ф., Павловский В. Д., Шеремет А. М. Исследования гаметогонии для интенсификации процесса получения исходного материала в селекции ячменя. — Докл. НАСНХН, 1963, № 7, с. 9–17.
- Давыдов М. Д. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, ячменя, риса и ржи. — Тр. Ботан. ин-та / АН СССР, Сер. УП, 1962, вып. 4, с. 211–269.
- Давыдов В. И. Отдаленная гибридность и ее зависимость. (Биол.), 1959, 161 с.
- Давыдов С. И. Гибридная сила. М., 1971, 304 с.
- Давыдов С. И. Особенности биологической формы пшеницы, обладающей гетероэволюционной мужской стерильностью. — В кат. Вопросы антропологии, Л., 1968, с. 27–28.
- Давыдов А. В. Эволюционно-микроскопическое биохимическое исследование генетических процессов. Биологический журнал (С.-Х. Аграр. докт. ... канд. биол. наук. Кашинев, 1985, 19 с.
- Давыдов А. В., Курбанов В. В., Чабанова А. А. Ультраструктура пшеницы. Ультраструктура и стадии дупликации пшеницы: особенности дифференциации гамет. — Физиология растений, 1977, т. 24, вып. 4, с. 751–757.
- Давыдов А. В., Курбанов В. В., Чабанова А. А. Пшеница: развитие, размножение, физиология. Ультраструктура и стадии дупликации пшеницы. — Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 1, с. 113–119.
- Давыдов В. В., Давыдов В. В. Развитие пшеницы в условиях селекции. М., 1962, 272 с.
- Давыдов В. И., Давыдов С. М., Давыдов Л. Г. Структурно-функциональные характеристики растительной клетки в процессе дифференциации и дифференциации. Киев, 1960, 113 с.
- Давыдов С. И. Формирование женского гаметофита, оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма культуры. — В кат. Культурная флора СССР, М., 1962, с. 151–176.
- Давыдов А. В. О влиянии температуры на развитие семян на формирование урожая пшеницы. — Докл. АН СССР, 1954, т. 97, № 6, с. 1061–1063.
- Давыдов В. А. Физиология яровой пшеницы. М., 1970, 406 с.
- Давыдов С. М. Морфология растений. М., 1977, 256 с.
- Давыдов В. И. Электрические микроанализы: изучение процессов микроанализа у ячменя. Ультраструктура и стадии дупликации пшеницы. — В кат. Биол. наук, М., 1978, 23 с.
- Давыдов В. И. Достижения советской селекции в создании высокопродуктивных сортов пшеницы. — В кат. Тез. докт. X Всесоюз. съезда по генет. и селекции (биологические науки и СССР), М., 1960, с. 63–76.
- Давыдов С. Ф. Первые этапы роста и развития эмбриональных зародышевых клеток. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1962, вып. 4 (46), с. 44–47.
- Давыдов С. Ф. Параллельная селекция in vitro для получения гаметогонии ячменя и тритикале. Аграр. докт. ... канд. биол. наук, М., 1983, 48 с.
- Давыдов С. Ф., Яковлев С. А. Методы культуры тканей и органов в селекции растений. Омск, 1981, 21 с.
- Давыдов В. И. Некоторые вопросы физиологии оплодотворения у злаков. — Селекция с семенами, 1950, № 9, с. 11–23.
- Давыдов В. Ф. Влияние температуры и влажности воздуха на образование фертильной пыльцы, ультраструктуру пыльцы и фертильность пыльцы у гибридов, обладающих доминантной

- плодovitость. — В кн.: Отдаленная гибридизация в сеябстве злаковых. М., 1965, с. 155—180.
- Мазанский П. Эмбриология покрытосемянных. М., 1964. 440 с.
- Мазанец Н. А. Цитогенетическое и цитохимическое исследование разнородных женского гаметофита у разных по плодovitости форм риса. — Учен. ботан. журн., 1966, т. 25, № 2, с. 79—90.
- Мордовцевский В. С., Сидоров Н. Ф., Худяк М. И. и др. Цитозимбриология основных злаковых злаков. Киев, 1958. 336 с.
- Морфология структуры: морфология, анатомия и эмбриология / Под ред. К. И. Мейера. М., 1942. 285 с.
- Мотиланов А. М., Чеботарь Л. Л. Рязань. Купечество, 1946. 192 с.
- Наседкин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М., 1934. 363 с.
- Петровский Ю. Д. Посетование фертильности у мужских стерильных форм пшеницы с диплоидной Тriticum turgidum L. — В кн.: Генетика и селекция злаковых культур. М., 1969, т. 5, № 1, с. 42—43.
- Наседкин В. А. Посетование устойчивости растений к снижению интенсивности света в критический период. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1955, вып. 9, с. 5—16.
- Наседкин В. А. Петровское явление при опылении в марингах, мери и боре в разные стадии развития. — В кн.: Меморандумы совещания по эмбриологии и цитологии СССР. М., 1957, с. 38—50.
- Наседкин В. А., Писенко В. Г. Рязань. М., 1965. 568 с.
- Огородникова В. Ф. Структура тапетальных клеток тапетов (Triticum aestivum, Secale cereale, Avena sativa). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1977, т. 60, вып. 2, с. 99—101.
- Огородникова В. Ф. Структурно-функциональные особенности клеток тапетов злаковых Triticum aestivum L. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1980, т. 67, вып. 3, с. 150—157.
- Огородникова В. Ф. Субмикроскопические изменения тапетовых клеток Secale cereale L. в онтогенезе. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1983, т. 74, вып. 2, с. 27—35.
- Огородникова В. Ф., Худяк М. И. Полиэтирование условий выращивания и влияния на эмбриологические процессы у пшеницы. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 2, с. 221—226.
- Орлов Л. И. Цитогенетическое исследование генетической структуры кукурузы и других культурных растений. Л., 1962. 18 с.
- Орлов Л. И. Цитогенетическое исследование генетических Triticum: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 21 с.
- Орлов Л. И., Агаджанов М. А. Развитие мужского гаметофита пшеницы, риса и тритикалы. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1963, т. 74, с. 6—15.
- Орлов Л. И., Агаджанов М. А. Протоплазматический аппарат клеток зародковидных клеток пшеницы, риса и тритикалы: Методические указания. Л., 1965. (в печати).
- Петров Г. Я., Голышев Г. И. Аномалии в развитии мужской генеративной сферы у Triticum L. — В кн.: Развитие мужской генеративной сферы растений (морфогенетические аспекты). СПб.: Наука, 1983, с. 60—67.
- Петров Г. Я., Голышев Г. И. Микрогенез и развитие мужского гаметофита у тритикалы L. — В кн.: Протоплазматический аппарат растений и развития семян зерновых культур. Пермь, 1983, с. 95—104.
- Петров Г. Я. Развитие зародковидных клеток пшеницы. — В кн.: Отдаленная гибридизация в сеябстве злаковых. М., 1968, с. 115—120.
- Петров Л. Р. Влияние окислительной корневой системы на формирование колоса пшеницы. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 1, с. 142—145.
- Петров Л. Р. Метод приготовления тонких срезов эмбриологических препаратов эндосперма. — Ботан. журн., 1970, т. 55, № 11, с. 1662—1665.
- Петров Л. Р. Цитология. М., 1982. 202 с.
- Поддубная-Архипова В. А. Значение эмбриологии для генетики и селекции. — Учен. ботан. журн., 1961, вып. 44, с. 32—38.
- Поддубная-Архипова В. А. Цитозимбриология покрытосемянных растений. М., 1976. 508 с.
- Поддубная-Архипова В. А., Динь Н. В., Мамкина М. А. Микрогенез и развитие у диплоидной и тетраплоидной пшеницы риса Битка московская. — В кн.: Отдаленная гибридизация и полиплоидия. М., 1970, с. 177—187.
- Сидоров А. И. Цитогенетическое исследование злаков. — Учен. ботан. журн., 1964, т. 14, с. 115—179.
- Сидорова М. И. Ботаническая микроструктура. М., 1968. 206 с.
- Сидорова Р. Г. Морфологическо-анатомические особенности растений с мужской стерильностью. — Наука и техника, 1984, с. 120.
- Сидорова Р. Г., Сидорова М. И. Физическое развитие злаковых культур. М., 1984. 273 с.
- Сидорова Р. Г., Сидорова М. И. Пшенично-ржаная аффинизация. Л., 1977. 279 с.
- Сидорова Р. Ю. Злак. М., 1987. 638 с.
- Сидорова Р. Г. Особенности развития пыльника злаков и значение их для микроразличия генетических исследований. — Учен. ботан. журн., 1970, т. 55, № 10, с. 11—26.
- Сидорова Р. Г. Развитие пыльника пшеницы по анатомическим данным. — Ботан. ботан. журн., 1976, вып. 18, с. 38—46.
- Сидорова Р. Г. Микрохимическая техника. М., 1954. 350 с.
- Сидорова Р. Г., Сидорова М. И. Морфология семени злаков (Hordeum vulgare L.) и значение особенностей их развития. — Ботан. журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1623—1628.

- Савченко Н. П., Бедих В. К., Серая Л. В. Биологические особенности жизни овсяной пыльцы с цитоплазматической стерильностью. Цитология и генетика, 1968, т. 2, № 3, с. 22—231.
- Савин М. К. Развитие зерновки овсяной пыльцы в условиях пониженной температуры. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1961. 15 с.
- Савинский Н. К. Цитогенетические исследования мужской стерильности у злаков. — В кн.: Метод. Вспомог. материалы по цитогенетике растений. Киев, 1968, с. 200—207.
- Савинский Н. К. Функциональная ультраструктура тапетальных клеток ЦМС. — Форм. кукурузы и их ферильных аналогов. — Цитология и генетика, т. 14, № 5, 1960, с. 36—42.
- Система подготовки клеток. Киев, 1977. 168 с.
- Скляр Л. Д. Влияние неблагоприятного углеводного фона на развитие и различные периоды их развития. — Физиология растений, 1960а, с. 7, вып. 3, с. 269—275.
- Скляр Л. Д. Влияние элементов минерального питания на устойчивость хлебов злаков к недостатку воды в почве в различные периоды их развития. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960б, с. 402—408.
- Серебряков Н. А. Изучение цитоплазматической мужской стерильности у злаков. — В кн.: Генетика в растениеводстве. М., 1968, с. 65—69.
- Сригисталлини аналогичная семя. Л., 1985, т. 1, 317 с.
- Станков Н. Л. Изменения в структуре урожая яровой пшеницы и влияния в зависимости от условий минерального питания. — Докл. ВАСХНИЛ, 1959, вып. 13, с. 33—37.
- Тейлор Л. А. Проклятое растение. М., 1961. 133 с.
- Тейлор Л. А. Taylor L. A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. rev., 1960, vol. 46, N 3, p. 359.
- Томас В. П. Общая ботаника. М., 1977. 567 с.
- Трубин Е. А., Бельков Г. Б. Влияние водоснабжения бор на формирование вегетативных и генеративных органов пшеницы. — Тр. Ботан. ин-та / АН СССР. Сер. IV, 1970, вып. 20, с. 22—38.
- Трубин Е. А., Бельков Г. Б. Явление (эволюция, классификация, селекция). Л., 1972. 295 с.
- Трубин Е. А., Морозова и генетика. М., 1964. 261 с.
- Успенский Ф., Филатов Н. Факт растений и дифференцировка. М., 1964. 512 с.
- Успенский Ф. Н. К изучению мужской стерильности у кукурузы. — Докл. АН СССР, 1959, т. 127, № 3, с. 681—692.
- Фидель Л. Г. Влияние сухости на развивающийся плод в условиях естественной пшеницы. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1976, вып. 1, с. 106—115.
- Фидель Л. Г., Гусев В. М., Мухоморов С. И., Мухоморов С. И. Развитие и селекция растений. М., 1980. 384 с.
- Фидель Л. Г., Мухоморов С. И. Цитогенетическая пшеница. — В кн.: Экспериментальная цитогенетика растений. Клинкин. 1971, с. 118—124.
- Фидель Л. Г., Мухоморов С. И. Влияние условий выращивания пшеницы на развитие и урожайность. — В кн.: Биология пшеницы и ее значение в растениеводстве. М., 1964, с. 100—105.
- Фидель Л. Г., Мухоморов С. И., Мухоморов С. И., Мухоморов С. И. Адаптация к условиям выращивания пшеницы и ее значение. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1962, № 6, с. 16—19.
- Харитонов М. Н. Генетические основы цитогенетической мужской стерильности. — В кн.: Генетика: Теория и практика. Л., 1966, с. 23—46.
- Харитонов М. Н. Процесс полнотного зачатия и его значение (Horden, vulgare L.). — Укр. ботан. журн., 1969, т. 26, № 5, с. 120—121.
- Харитонов М. Н. Эволюция покрытосемянных растений. Киев, 1963. 120 с.
- Харитонов М. Н. Генетические и цитогенетические исследования процесса оплодотворения у пшеницы и ржи. Цитология, 1961, т. 3, с. 189—195.
- Харитонов М. Н. Генетика и физиология в цитогенетических свойствах. М., 1968. 284 с.
- Харитонов М. Н. Цитогенетическая техника (для исследования культурных растений): Методические указания. Л., 1962. 120 с.
- Харитонов М. Н. Цитология и генетика злаков. М., 1975. 352 с.
- Харитонов М. Н. Цитогенетические и генетические основы оплодотворения и плодородия растений. Киев, 1962. 288 с.
- Харитонов М. Н. Стадия табелизации растений. М., 1964. 432 с.
- Харитонов М. Н., Бельков Г. Б., Харитонов М. Н., Харитонов М. Н., Харитонов М. Н. Терминация роста и развития пшеницы растений. М., 1962. 90 с.
- Харитонов М. А. Эволюция кукурузы. Клинкин. 1972. 384 с.
- Харитонов М. В. Биология цветения и цитогенетические исследования роли Trifolium L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Клинкин. 1969. 19 с.
- Харитонов М. Н., Харитонов М. А. Микроэлементы в сельском хозяйстве. М.; Л., 1957. 291 с.
- Харитонов М. Г. Ультраструктурное изучение эндосперма Trifolium aestivum L. на стадии клеточной пролиферации. — В кн.: Всесоюз. науч. растениеводство, 1962, № 118, с. 24—29.
- Харитонов М. Г. Ультраструктурное изучение пшеницы в развитии эндосперма Trifolium aestivum L. — Тр. по прил. биол., генет. и селекции, 1960а, т. 74, с. 15—21.
- Харитонов М. Г. Ультраструктурное изучение пшеницы в развитии Trifolium aestivum L. — Биол. Всесоюз. ин-т растениеводства, 1960б, вып. 134, с. 19—21.
- Харитонов М. А. Генетика злаков. М., 1966. 558 с.
- Харитонов М. С. Морфологические типы зерновок и фенотипическая адаптация. — Докл. АН АССР, 1948, т. 8, № 3, с. 133—134.

- Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародышевых элементов как систематический признак. — Тр. Бот. ин-та / АН СССР. Сер. VII, 1960, вып. 1, с. 121—216.
- Яковлев М. С., Сиварова Л. П. Влияние ростовых веществ на образование эндоспермизированного зародка у пшеницы. — Бот. журн., 1964, т. 50, № 2, с. 187—194.
- Якобидзе М. М. Пшеница Сири. Палеонств. и Трансформации в ее селекционно-аграрномическом значении. — Тр. по прикл. ботаник. и селекции, 1932, Прил. 13, с. 276.
- Ярошевич А. С. Исследования орогенеза зародка с помощью сканирующего электронного микроскопа. — Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология, 1978, № 1, с. 40—42.
- Arber A. The Grasses: a study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934. 480 p.
- Avery G. S., jr. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats and wheat. — Bot. Gaz., 1930, vol. 89, N 1, p. 1—39.
- Banerjee U. C. Ultrastructure of the tapetal membrane in grasses. — Oecologia palynol., 1967, vol. 7, N 2/3, p. 305—377.
- Barnard C. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Trillium aestivum* L. — Austral. J. Bot., 1954, vol. 3, N 1, p. 1—20.
- Batyagin F. D. Problems of morphogenesis in situ, in vivo and in vitro. — In: Proc. Int. Symp. «Plant tissue and cell culture application to crop improvements», Olomouc, Czechoslovakia, 24—29 September 1964. Olomouc, 1964, p. 268.
- Bennet M. D., Ray M. K., Smith G. B., Bayless M. W. Cell development in the anther, the ovule and the young seed of *Triticum aestivum* L. var *chinesespring*. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1973, vol. 206, p. 39—81.
- Bennet M. D., Smith J. B., Barclay I. Early seed development in the Trilicaceae. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1975, vol. 272, N 916, p. 100.
- Bennett O. T. The development of the wheat spike. — J. Agr. Res., 1926, vol. 53, N 6, p. 445—451.
- Braubaker J. L., Majumder S. K. Cultural studies of the pollen population effect and the self-incompatibility inhibition. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 6, p. 457—464.
- Brown W. The grass embryo — a rebuttal. — Phytomorphology, 1965, vol. 15, N 3, p. 271—284.
- Battress M. S. Submicroscopic development and structure of starch granules in cereal endosperm. — J. Ultrastruct. Res., 1960, vol. 4, N 3—4, p. 231—257.
- Battress M. S. Ultrastructure of the developing wheat endosperm. — Austral. J. Biol. Sci., 1963a, vol. 16, N 3, p. 305—317.
- Battress M. S. Ultrastructure of the developing aleurone cells of wheat grain. — Austral. J. Biol. Sci., 1963b, vol. 16, N 4, p. 768—774.
- Battress M. S. Ultrastructure of barley aleurone cells as shown by freeze etching. — Planta, 1961, vol. 96, N 1, p. 13—20.
- Campbell W. P., Lee J. W., O'Brien F. P., Smart M. G. Endosperm morphology and protein body formation in developing wheat grain. — Austral. J. Plant Physiol., 1961, vol. 8, N 1, p. 5—19.
- Carniel K. Das Antherentapetum von *Zea mays*. — Oesterr. bot. Z., 1961, Bd 108, N 1, p. 85—96.
- Cass D. D. Structural relationships among central cell and egg apparatus cells of barley as related to transmission to male gametes. — Acta Soc. bot. pol., 1961, vol. 60, N 1—2, p. 177—180.
- Cass D. D., Jansen W. A. Fertilization in barley. — Amer. J. Bot., 1970, vol. 57, p. 62—70.
- Cass D. D., Pelroy D. L., Robertson B. L. Aspects of megasporogenesis in *Hordeum vulgare*. — In: Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferns and Mosses, Wageningen, 1964, p. 19.
- Chandra N. Morphological studies in the Graminae. III. On the nature of the gynoceum in the Graminae. — J. Indian Bot. Soc., 1963, vol. 42, N 2, p. 252—259.
- Diboll A. G. Fine structural development of the megasporophyte of *Zea mays* following fertilization. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 7, p. 807—806.
- Diboll A. G., Linsco D. A. An electron microscopic study of the mature megasporophyte in *Zea mays*. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 4, p. 391—402.
- Drachowicz G. Beiträge zur Morphologie und Entwicklungs-geschichte der Pollenkörner. — Oesterr. bot. Z., 1906, Bd 85, S. 241.
- Eames A. J. Morphology of the angiosperms. New York, 1961. 518 p.
- Edwards J. B. Cytoplasmic male sterility. — Bot. Rev., 1971, vol. 36, p. 341.
- Embryology of Angiosperms. Berlin, 1981, t. 26. 830 p.
- Evers A. O. Development of the endosperm of wheat. — Ann. Bot., 1970, vol. 34, N 135, p. 547—554.
- Experimental embryology of vascular plants / Ed. B. M. Johri etc., 1982. 273 p.
- Flicker R. G. Observations on the aleurone layer with emphasis on wheat. — Ph. D. diss., Monash Univ., Clayton, Victoria, Australia, 1972.
- Franko W. W., Herth W., Woulfe W. J., van der Meer D. J. Tubular and filamentous structures in pollen tubes: possible involvement as guide elements in protoplasmic streaming and vesicular migration of secretory vesicles. — Planta, 1972, vol. 105, N 4, p. 317—341.
- Fukusawa H. Biochemical mechanism of pollen abortion and other alterations in cytoplasmic male-sterile wheat. — Rep. Kikihara Inst. Biol. Res., 1962, vol. 13, p. 107—111.
- Günzler S. J. Ein Beitrag zur Entwicklungs-geschichte des Androeceums und des Gynoeceums der Gräser. — Bot. Centralbl., 1893, Bd 55, N 5—6, S. 129—135.
- Gignard J. L. Recherches sur l'embryogenie des Graminées rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. — Ann. sci. nat. Bot., 1901, t. 2, p. 491—610.

- Gilgnerud J. L. Le cotyledon des Monocotyledonees. - Bull. Mus. nat. hist. natur., 1964, N 1, p. 19-27.
- Gilgnerud J. L., Masera J. C. L'embryon des Graminees. Phytomorphology, 1971, t. 20, N 2, p. 190-197.
- Gunning B. E. S., Pele J. S. Transfer cells. - In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London, 1974, p. 441-480.
- Hagenmann R., Schröder M. B. New results on plastid content of generative and sperm cells of cereals. - In: Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferris and Moses, Wageningen, 1981, p. 29.
- Harcus B., Harz Baude E. Embryologische und histologische Studien an monokotylen Dicotyledonen. II. Pinguicula vulgaris L. und P. alpina L. - Osterr. Bot. Z., 1957, Bd 105, N 5, S. 567-587.
- Hicks-Bates F. Pollen embryogenesis: a model for plant morphogenesis. In: Proc. Int. Symp. Plant tissue and cell culture application to crop improvements, 24-29 September 1964. Olomouc, 1964, p. 267-278.
- Ho Dinggang, Dargatz Jansen. Response of wheat anthers at different developmental stages to in vitro culture. - Ann. Rep. Inst. Genet. Acad. Sinica, 1982, p. 29.
- Hopfenauer F. Zur Entwicklungsgeschichte monocotyledoner Keime nebst Bemerkungen über Bildung des Samendeckels. - Bot. Z., 1874, S. 39-44.
- Held A., Majorowicz M. Rozwoj i wyzrodnicze aparaty antypodowe u Triticum durum Desl. i Triticum vulgare Vill. - Acta Soc. bot. pol., 1934, vol. 11, n. 4, p. 603-609.
- Heslop Harrison J. Cell walls, cells membranes and protoplasmic connections during anthesis and pollen development. - In: Pollen physiology and fertilization. Amsterdam, 1966, p. 39-47.
- Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J., Reger B. I. The pollen-stigma interaction in the grasses. I. Pollen-tube guidance and the regulation of tube number in Zea mays L. - Acta bot. neer., 1985, vol. 34, N 2, p. 193-211.
- Hu R. M., Johns F. Mings-harley. - Plant Sci., 1980, vol. 60, N 1, p. 279-290.
- Hu S. Y., Zhu C., Xu L. Y. Ultrastructure of male gametophyte in wheat. 2. Formation and development of sperm cell. - Acta bot. sinica, 1981, vol. 23, p. 65-91.
- Jacques-Felix H. Les Monocotyledonees n'ont pas de cotyledon. - Bull. Mus. nat. hist. natur., 1982, Adansonia, N 4 (1-2), p. 3-40.
- Jensen S. J. Monoploid production by chromosomal elimination. - In: Applied and found. asp. of plant cell tissue and organ culture. Berlin etc., 1977, p. 299-339.
- Jones R. J. The fine structure of barley aleurone cells. - Planta, 1969, vol. 86, N 4, p. 359-375.
- Kates J., Cass D. D. Ultrastructural aspects of sperm cell formation in rice: Evidence for the cell plate involvement in generative cell division. - Phytomorphology, 1976, vol. 26, p. 36-45.
- Kohari H., Hori Y. The behavior of nuclei in germinating pollen grains of wheat, rice and maize. - Züchter, 1966, Bd 36, S. 145.
- Kohari H., Nishikawa I. Different compatibility in reciprocal crosses of Avena with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species. - Jap. J. Bot., 1932, vol. 6, N 2, p. 246-265.
- Klusem J. J., Hill R. D. Comparison of starch from triticale and its parental species. - Cereal Chem., 1971, vol. 48, N 6, p. 647-654.
- Kozak J., Maszynski S., Sosna W. The ultrastructure of seed endosperm storage proteins in several botanical forms of wheat (Triticum). - Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. biol., 1978, vol. 26, N 12, p. 829-841.
- Kozak K. V. A stain for pollen sterility determination. - Maize genetic cooperation, 1971, N 45, p. 132.
- Krauss E. J. Entwicklungs-geschichte der Früchte von Hordeum, Triticum, Bromus und Poa. - Jahrb. Wiss. Bot., 1933, Bd 77, N 5, S. 733-808.
- Leung C. S., Peng D. R. Molecular basis of cytoplasmic male sterility of maize. - In: Physiological Genetics / Ed. Scandalios J. C. New York, 1979, vol. 5, p. 171.
- Lewis D. Incompatibility in flowering plants. - Biol. Rev., 1940, vol. 24, N 4, p. 472-496.
- Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1968, 453 p.
- Mares D. J., Norstog K., Stone B. A. Early stages in the development of wheat endosperm. I. The change from free nuclear to cellular endosperm. - Austral. J. Bot., 1975, vol. 23, N 2, p. 311-326.
- Mares D. J., Stone B. A., Jeffery C., Norstog K. Early stages in the development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observations on cell wall formation. - Austral. J. Bot., 1977, vol. 25, N 6, p. 586-613.
- McCall M. A. Development, anatomy and homologies in wheat. - J. Agr. Res., 1934, vol. 48, N 4, p. 283-321.
- Merry J. Studies on the embryo of Hordeum sativum. 1. The development of the embryo. - Bull. Bot. Club, 1941, vol. 68, p. 585-598.
- Myers D. G., Norstog K., Stone B. A. Early stages in development of wheat endosperm. 1. The change from free-nuclear to cellular endosperm. - Austral. J. Bot., 1975, vol. 23, N 2, p. 311-326.
- Myers D. G., Stone B. A., Jeffery S., Norstog K. Early stages in development of wheat endosperm. II. Ultrastructural observation of cell wall formation. - Austral. J. Bot., 1977, vol. 25, N 6, p. 617-627.
- Milán B. J., Slawsky P. R. The synthesis of proteins in normal and high lysine barley seeds. - In: Cereals / Eds. Lindman D., Wyr Jones R. G. London, 1979, p. 28-29.

- Mogensen B. L. Double fertilization in barley and the cytological explanation for haploid embryo formation, embryoless caryopses and ovule abortion. — *Carlsberg Res. Commun.*, 1982, vol. 47, p. 313—354.
- Mogensen B. L., Maxine Lovoff Rusche. Quantitative ultrastructural analysis of barley sperm. I. Cytoplasm and mechanism of cytoplasm and organelle reduction and the question of sperm diuzytoplasm. — *Protoplasma*, 1985, vol. 128, p. 1—13.
- Morrison J. W. Fertilization and postfertilization development in wheat. — *Can. J. Bot.*, 1955, vol. 33, N 2, p. 158—176.
- Morrison J. W., Rao I., O'Brien T. P. Histochemistry and fine structure of developing wheat aleurone cells. — *Planta*, 1975, vol. 122, N 2, p. 105—116.
- Morrison J. W., O'Brien T. P. Cytokinesis in developing wheat grain: Division with and without a fragmoplast. — *Planta*, 1976, vol. 130, N 1, p. 17—67.
- Morton R. K., Raison J. K., Smeehan J. R. Enzymes and ribonucleic acid associated with the incorporation of amino acid proteins of wheat endosperm. — *Biochem. J.*, 1964, vol. 91, N 3, p. 539—546.
- Muszynski S., Karon J., Darlowska M., Grunwaldka M. The ultrastructure of endosperm in rye (*Secale cereale* L.) as revealed by scanning electron microscopy. — *Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. bio.*, 1976, vol. 24, N 6, p. 449—450.
- Norsborg K. Early development of the barley embryo: fine structure. — *Amer. J. Bot.*, 1972, vol. 59, N 2, p. 124—132.
- Norsborg K. Nicotinic during early embryogeny in barley: fine structure. — *Bot. Gaz.*, 1974, vol. 135, p. 97—103.
- Pantou H., Gullenberg B. Studien über die Anlage der Achselknospen und Blattprimordien bei Gramineen. — *Planta*, 1960, Bd. 52, N 1, S. 129—443.
- Parker M. L. Protein body inclusions in developing wheat endosperm. — *Ann. Bot.*, 1980, vol. 46, N 1, p. 29—36.
- Parker M. L. The structure of mature rye endosperm. — *Ann. Bot.*, 1981, vol. 47, N 2, p. 181—196.
- Perrault J. The wheat plant. London, 1921. 463 p.
- Perrault J. C. Protein bodies of seeds: ultrastructure, biochemistry, biosynthesis and degradation. — *Phytochemistry*, 1978, vol. 17, N 9, p. 1473—1480.
- Pope M. The time factor in pollen tube growth and fertilisation in barley. — *J. Agr. Res.*, 1937, vol. 54, p. 525—529.
- Raghuvaran V. Experimental embryogenesis in vascular plants. London etc., 1976. 603 p.
- Randolph E. P. Developmental morphology of the caryopsis in maize. — *J. Agr. Res.*, 1936, vol. 53, N 12, p. 881—916.
- Reeder J. The embryo in grass systematics. — *Amer. J. Bot.*, 1957, vol. 44, p. 756—774.
- Roth I. Histogenese und Entwicklungsgeschichte des Triticum-Embryos. — *Flora*, 1957, Bd. 144, N 2, S. 163—213.
- Roth I. Histogenesis and morphological interpretation of the grass embryo. — In: *Recent advances in botany*. Montreal, 1961, p. 96—99.
- Russell S. O. Fine structure of megagametophyte development in Zea mays. — *Can. J. Bot.*, 1975, vol. 53, N 10, p. 1693—1710.
- Sargent E., Arber A. The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae. — *Ann. Bot.*, 1915, vol. 29, p. 161—222.
- Sax K. Behaviour of the chromosomes in fertilization. — *Genetics*, 1918, vol. 3, p. 309—327.
- Schal J. B. R., Kiff H., Lammertsen A. A. M. etc. Interactions between embryo and endosperm during early developmental stages of maize caryopses (*Zea mays*). — *Can. J. Bot.*, 1954, vol. 32, N 12, p. 2042—2053.
- Schreder M. B. The ultrastructure of spermat cell in Trifolium. — In: *Fertilization and embryogenesis in angiosperm plants*. Bratislava, 1983, p. 101—104.
- Schwarz A. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927—1929. 684 S.
- Shah C. K. Grass embryo — a SEM and histochemical survey. — In: *Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferns and Mosses*, Wageningen, 1984, p. 52.
- Simpson E., Sneath J. W. The use of doubled haploids in a winter barley programme. — In: *Proc. Fourth Int. Barley Genetics Symp.*, Edinburgh, 1984, p. 22—29.
- Soudages R. L'origine du cornu végétal de la tige et la question de la clonalité du cotylédon des Monocotylédones. — *Ann. sci. nat. Bot.*, 1934, t. 15, p. 1—20.
- Subramanyam N. C., Rasthi K. J. Selective chromosome elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization. — *Chromosoma*, 1973, vol. 42, p. 111—125.
- Swamy B. G. L. The embryo of monocotyledonae: a working hypothesis from a new approach. — In: *Plant embryology*. New Delhi, 1962, p. 113—123.
- Thompson W. P., Cameron D. R. Chromosome numbers in functioning germ cells of species hybrids in wheat. — *Genetics*, 1928, vol. 13, p. 456—469.
- Thévenaz P. V. etc. Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées. — *Ann. sci. nat. Bot.*, 1873, t. 15, p. 237—276.
- Tyrnau V. S., Sukhanov V. M. The problems of microgenetics in vitro genetic control. — In: *Int. symp. Plant tissue and cell culture application to crop improvement*. Olomouc, 1984, p. 265.
- Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Praha, 1907, S. 279—721.
- Watkins A. E. Genetic and cytological studies in wheat. — *J. Genet.*, 1927, vol. 18, N 3, p. 347—363.
- Yampolsky G. Wheat — Wallerstein Lab. Commun., 1957, vol. 20, p. 343—358.
- Zygheva L. P. Ultrastructure of the early endosperm in Zea mays with cytoplasmic male sterility (CMS). — In: *Abstr. 8th Int. Symp. Sex. Reprod. in Seed Plants, Ferns and Mosses*, Wageningen, 1984, p. 25.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	5
ИСТОРИЯ	9
I ЦВЕТОВЫЕ ЭТАПЫ	13
II РАЗВИТИЕ ПЫЛЛИКИ	14
1. Формирование стенок пыльника	14
2. Развитие пыльника	16
3. Развитие пыльцевых зерен	18
4. Гаметоцитоз	20
III РАЗВИТИЕ ЗАВЯЗИ, СЕМЯНИЦЫ И ЗАРОДЫШЕВИЩА	21
1. Завязь	21
2. Семяница	22
3. Маточный мешок	24
4. Развитие зародышевого мешка	25
IV ВОЗРАСТНОЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ	29
V РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША	33
1. Клеточная деление	33
2. Органогенез	34
VI РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА	36
VII ЛОСОД И СЕМЯ	45
VIII СООБРАЗОТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ И ОПТО- ПТИЗМ	46
IX ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗА- ЦИИ	49
1. Нормальные аспекты эмбриологии триплоидов	52
X НАРУШЕНИЕ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НЕКОТОРЫХ ФАКТОРОВ	56
1. Влияние температуры и воздуха	56
2. Температура почвы и воздуха	56
3. Интенсивность освещения	58
4. Элементы минерального питания	58
XI ПИТОЦИЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ	61
XII ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ЭМБРИОЛОГИИ	62
1. Непригодность методов и подходов в сельском хозяйстве	62
2. Использование эмбриологии в селекции (эмбриология)	63
3. Использование эмбриологии для получения гибридных растений	68
4. Использование эмбриологии в селекции и в культуре in vitro	75
5. Критическая масса	76
XIII МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ	77
1. Некоторые особенности методики эмбриологического исследования хлебных зерен	77
2. Метод длительного хранения пыльцы	78
3. Метод определения жизнеспособности пыльцы до прорастания до на развитие плода	92
ЛИТЕРАТУРА	93



Рис. 1. Некоторые виды, дилетанты (1 — мягкая пшеница: *Triticum aestivum* L., мягкая безостая, *T. durum* (Schrank) Schnabl., *T. durum* Desf. (2 колоса), *T. aestivum*, остистая), жесткая (3 — *Hordeum distichum* L. (*H. vulgare* var. *distichum* (L.) Kerg.) и формы тритикале (4 — АД СССР-10, 5 — АД Научного центра).

1 — колос (сегменты), 2 — колосок, 3 — пружина.



2



3

Рис. 1 (*Speloxanthus*)

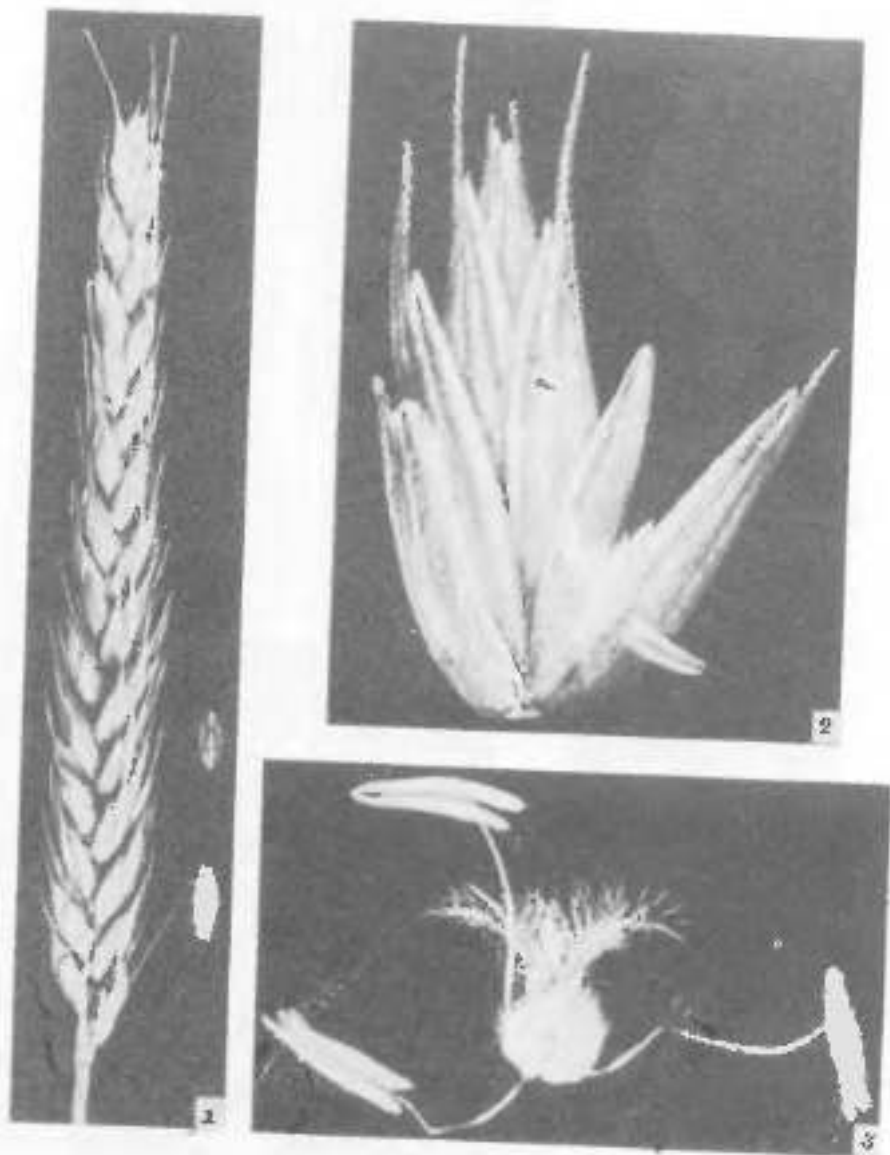


FIG. 1. (*hypodermis*).



Рис. 1 (съемка в лупу).



Рис. 2. *Avena sativa*.

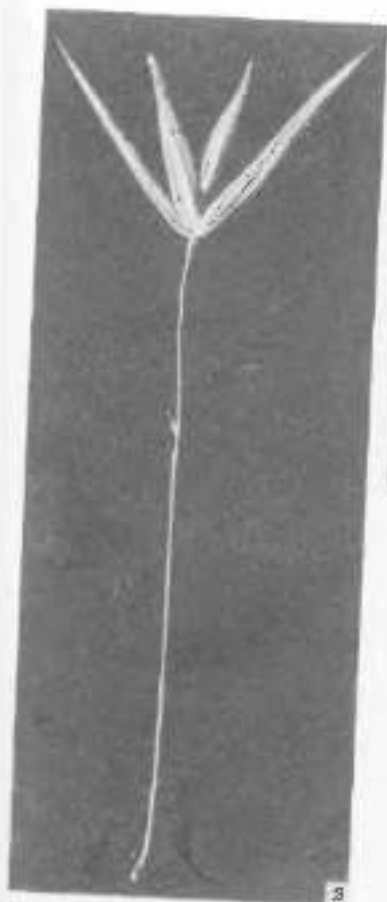


Рис. 2 (продолжение).



Рис. 2. (1) *Perla d'Adlon*.

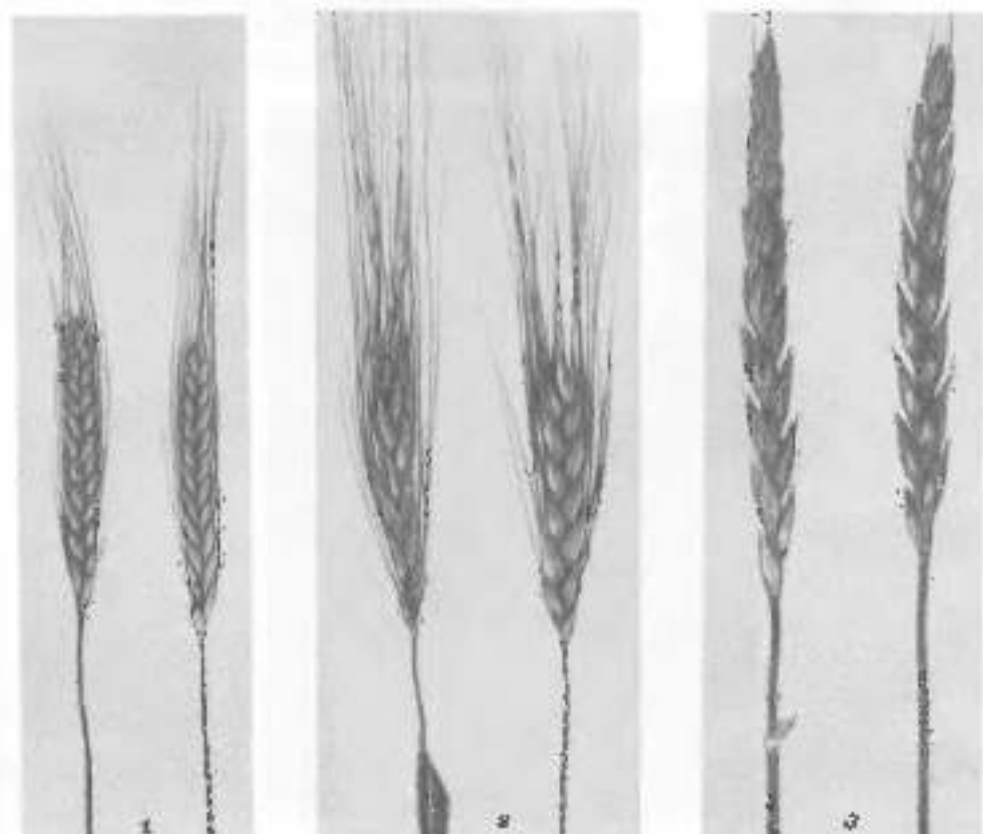
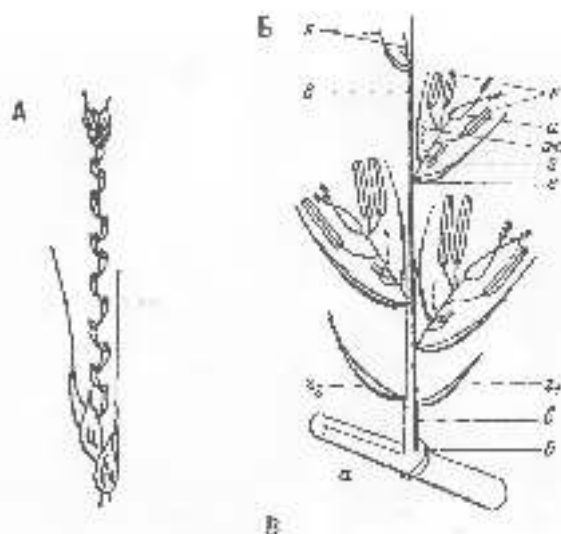


Рис. 3. Схема строения золота (А) и 3-элементного комплекса (Б) анион (по Синякову, 1962);
В — реляксационные представления поликомплесного ряда системы (по Бабаняной, 1974)

[illegible]

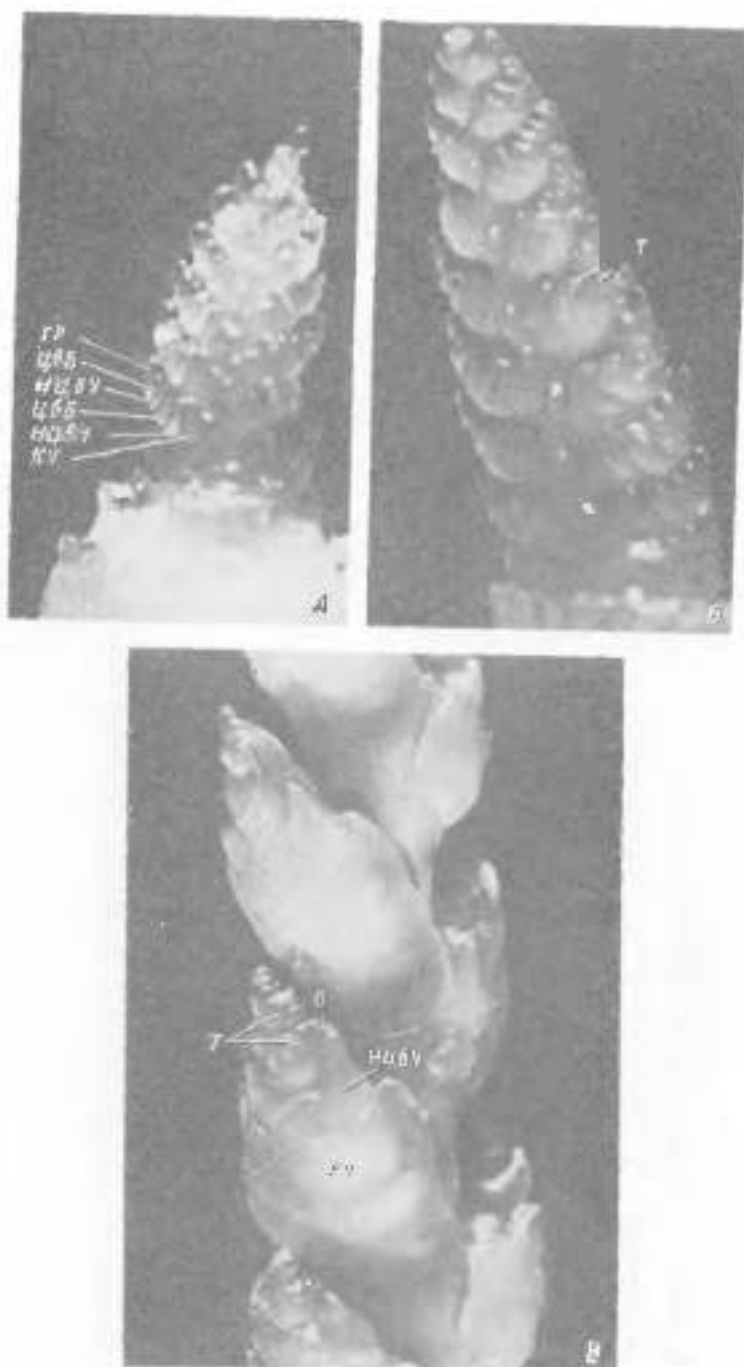


Рис. 4. Формирование куста, зеленого хвоста Дивант в фазе пикета в рубку

А — формирование внутри- и наружных цветковых почек на верхушке побега; Б — формирование бутонов в пазухах листьев; В — формирование хвоста; HDB — наружные цветковые почки; Т — почка; GP — точка роста; QDB — цветочный бутон.

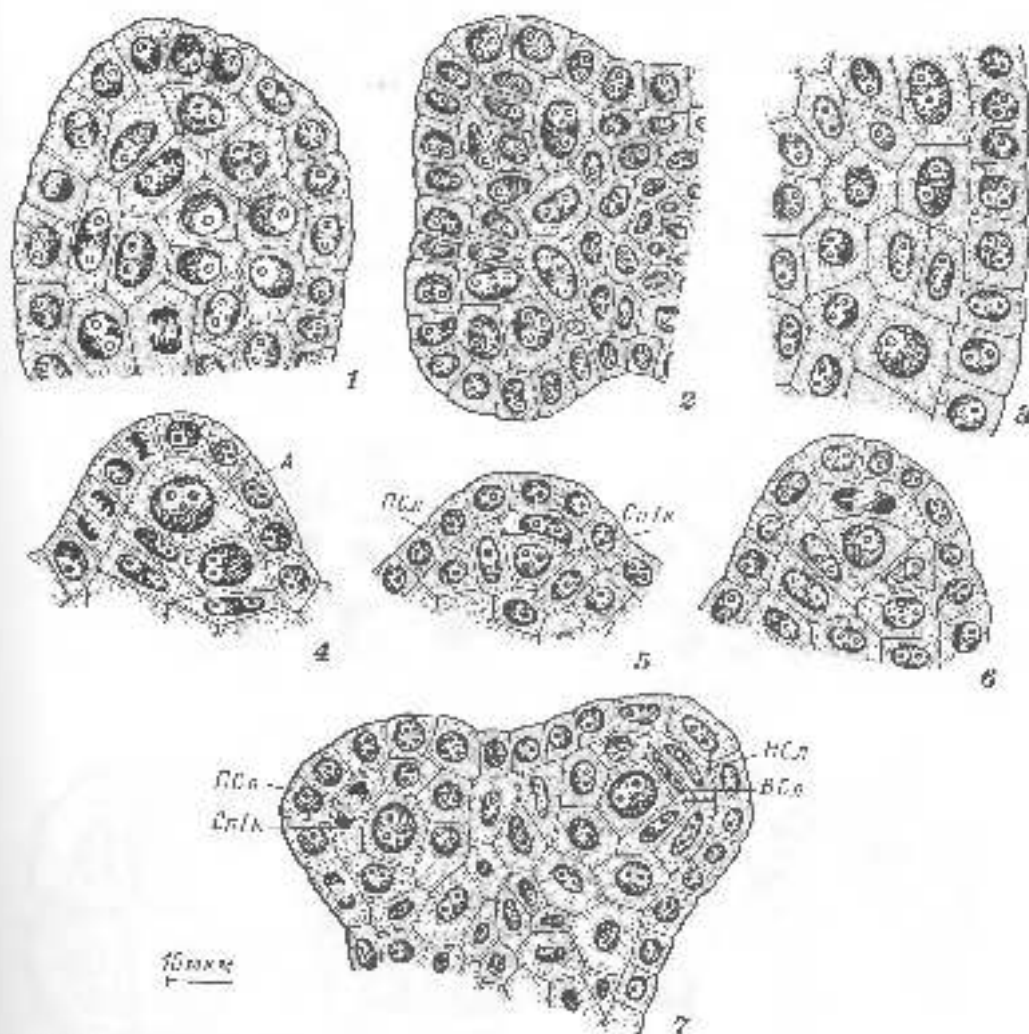


Рис. 5. Изменяющиеся стадии формирования яичника пчелы медоносной (А — по Баттисалей, 1964) и кукурузы (В — по Коробову, 1962) (продольные и поперечные срезы).

А — архитека, ВСЛ — внутренний слой, ПСЛ — наружный слой, ПСЛ — парietальный слой, СЛ — стромальный слой, В — татсуку, 5а — яичник, 6а — ооциты (ооциты), 1—6а — срезы в тексте.

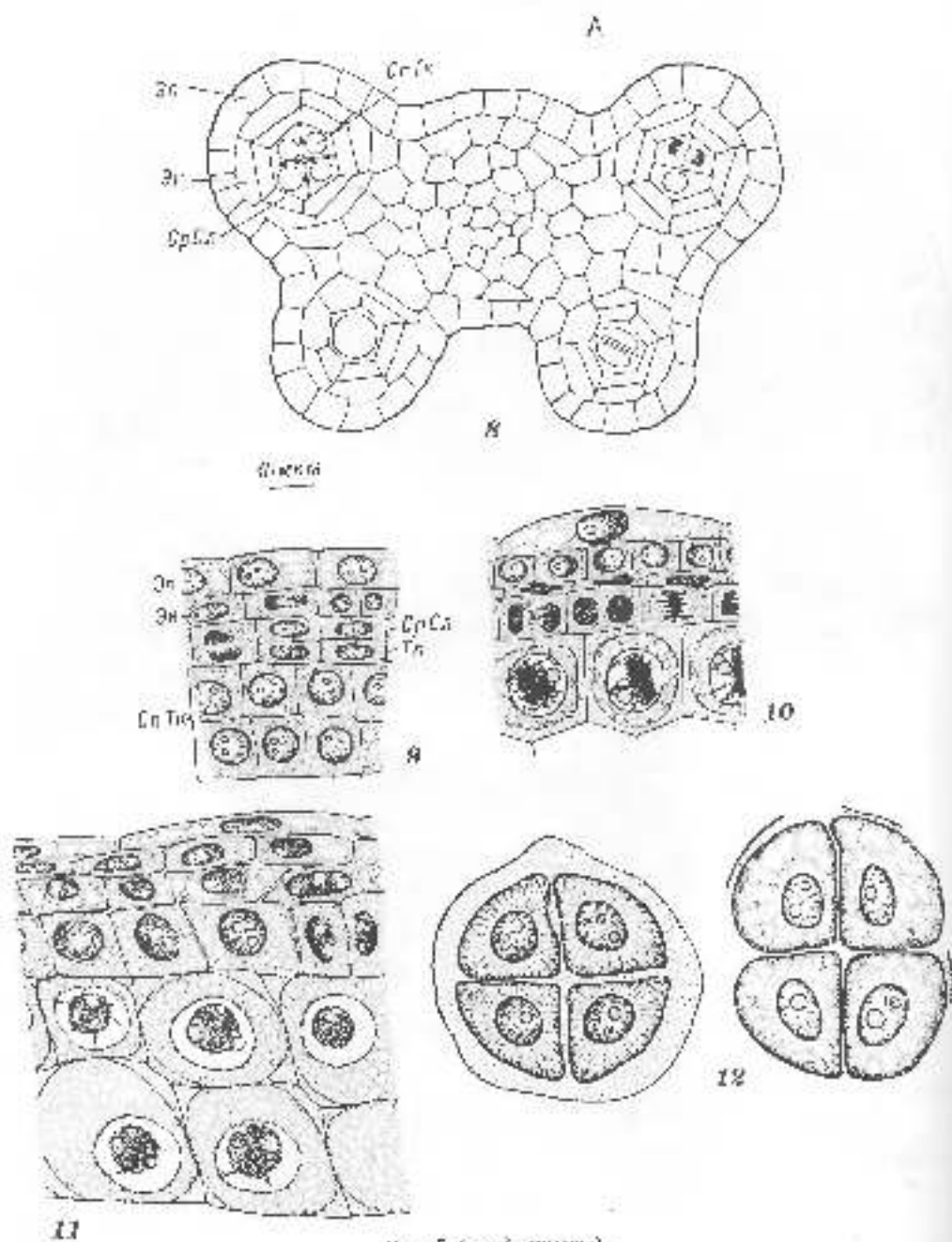


Рис. 5 (продолжение).

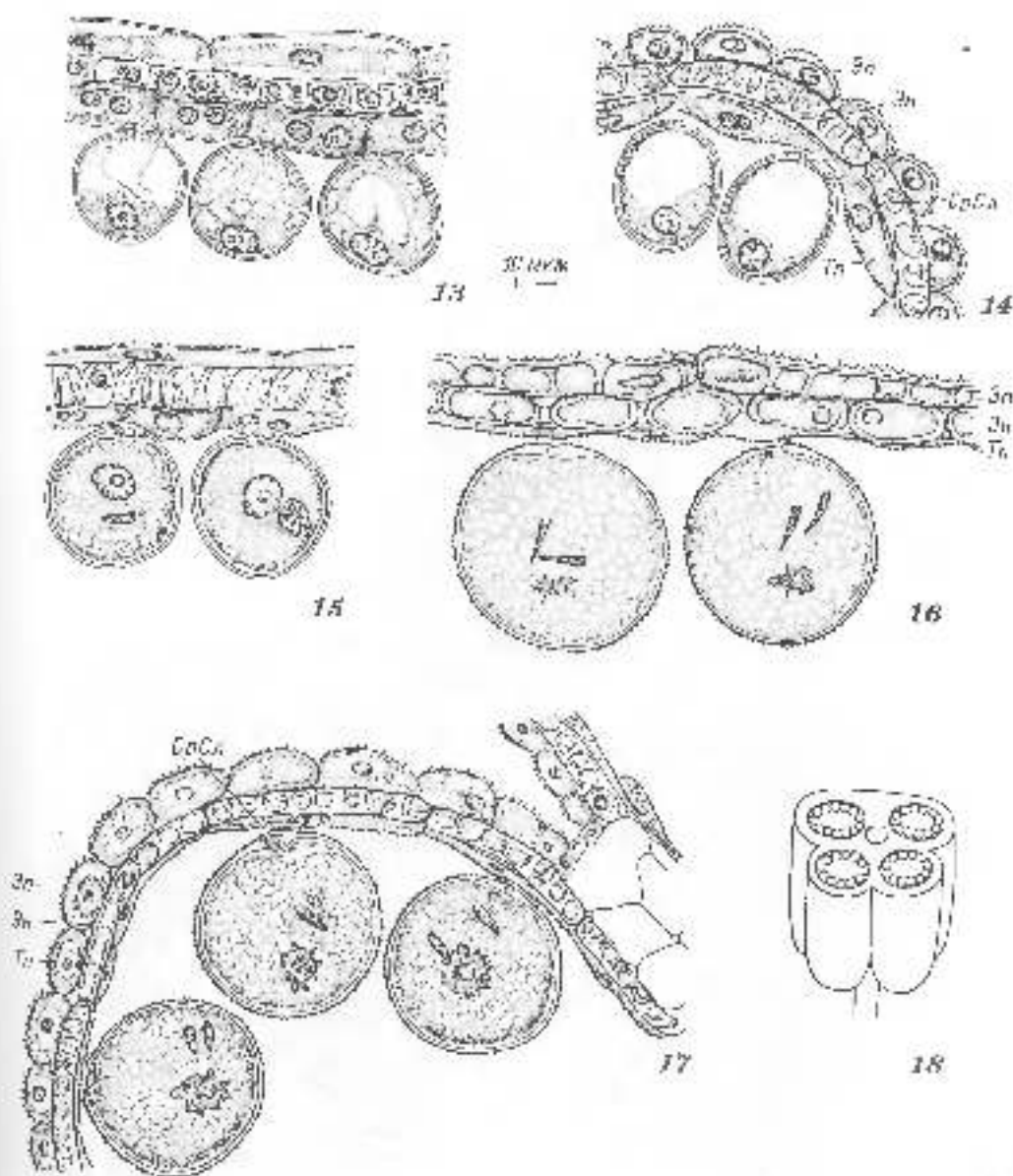
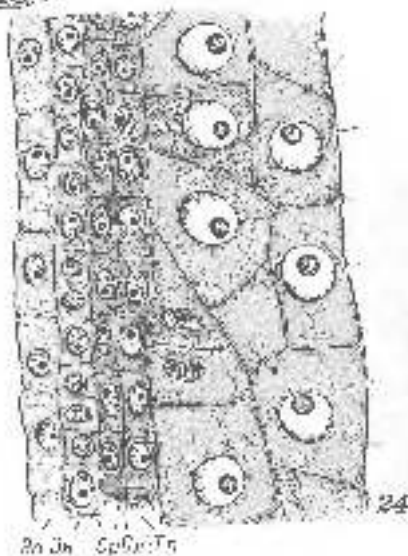
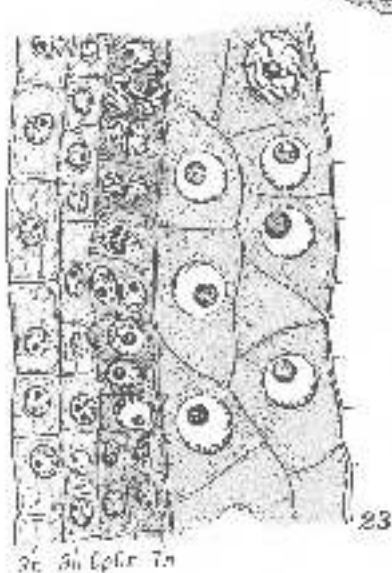
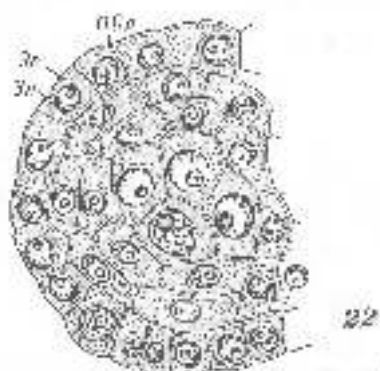
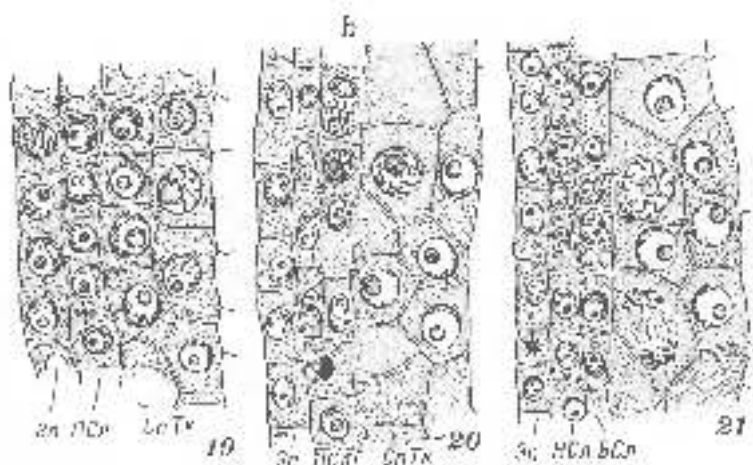
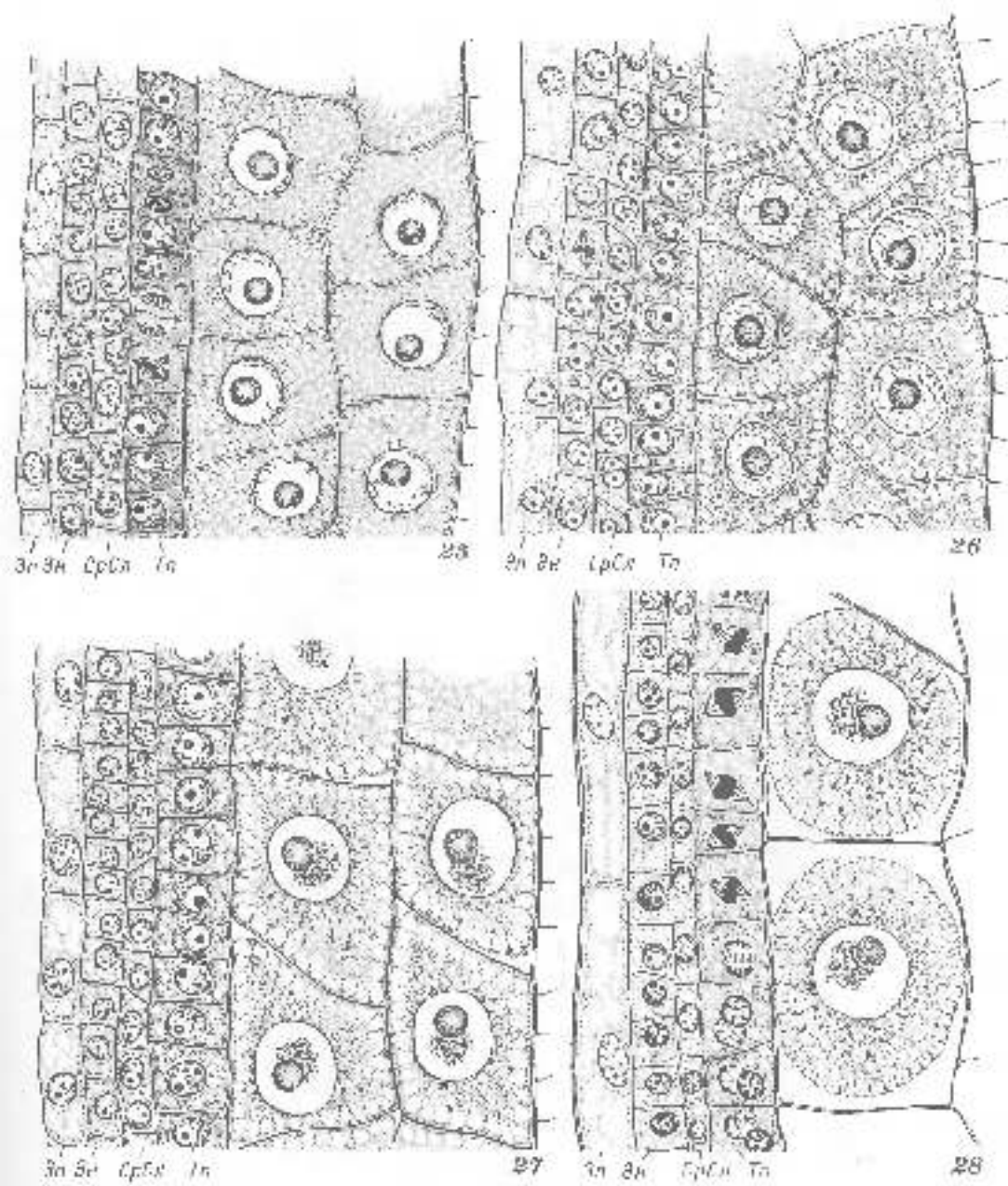
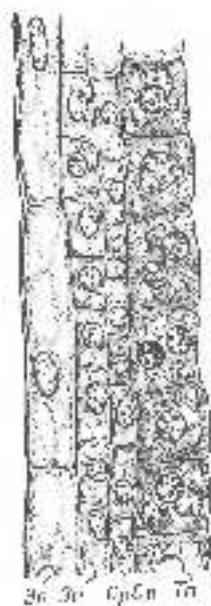


Рис. 5 (продолжение).

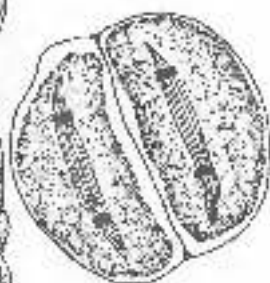
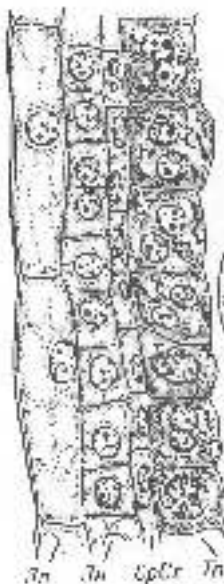


FIG. 5 (*upistocromis*).

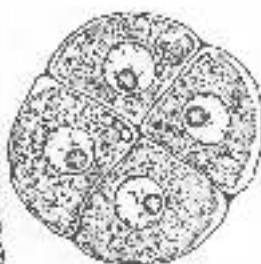
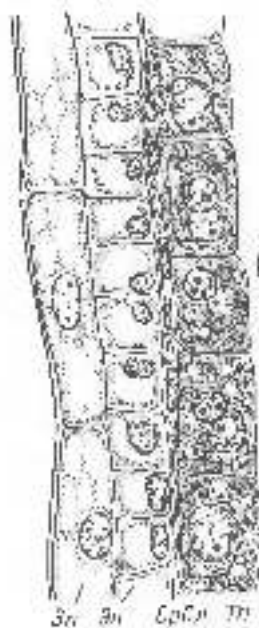
6



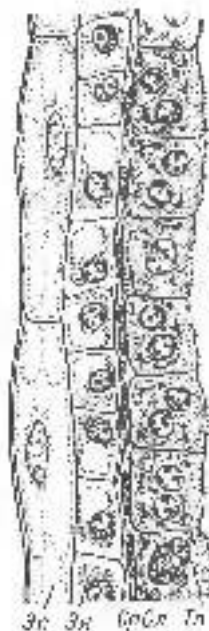
29



30



31



32

Fig. 5 (epithymum).

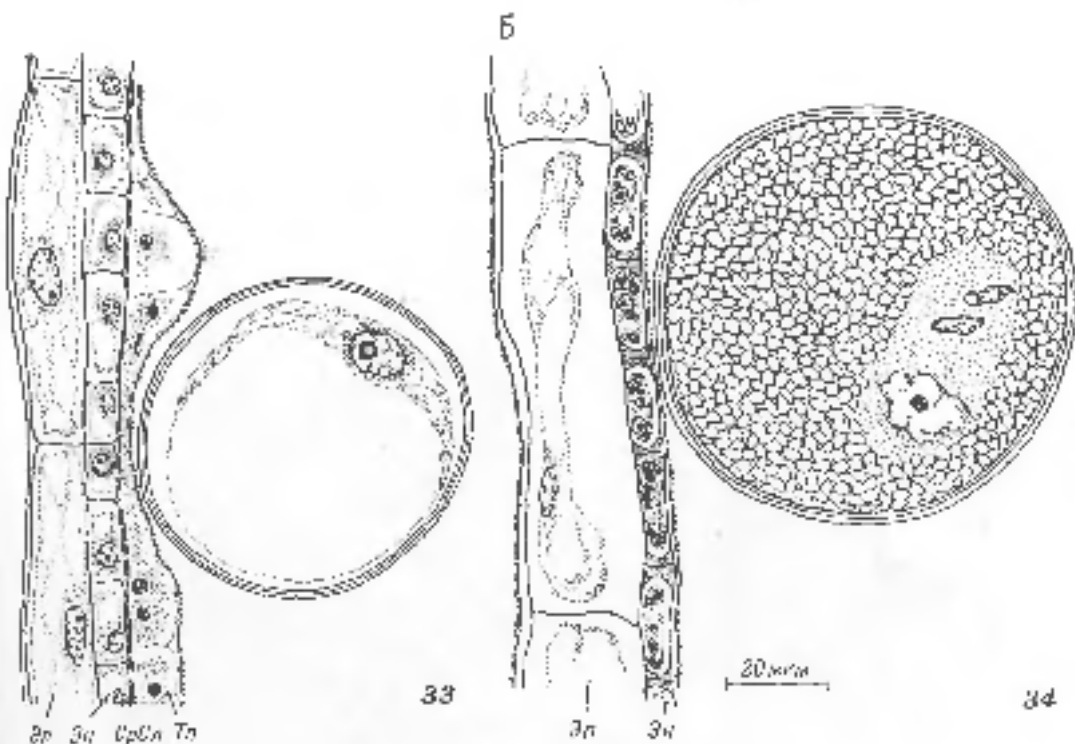


Рис. 5 (протораксальная).

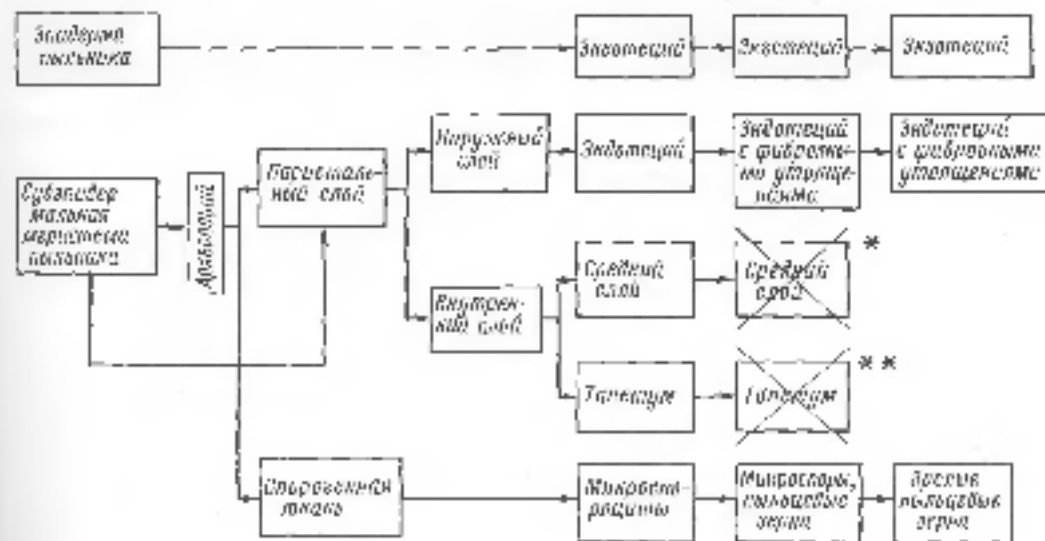


Рис. 6. Схема развития личинки.



Рис. 7. Фрагмент ткани эмбриона кукурузы на стадии некросиндромов. (По Коробову, пенгуэл, лондон)

Д — диктозома, М — митохондрия, В — вакуоля.

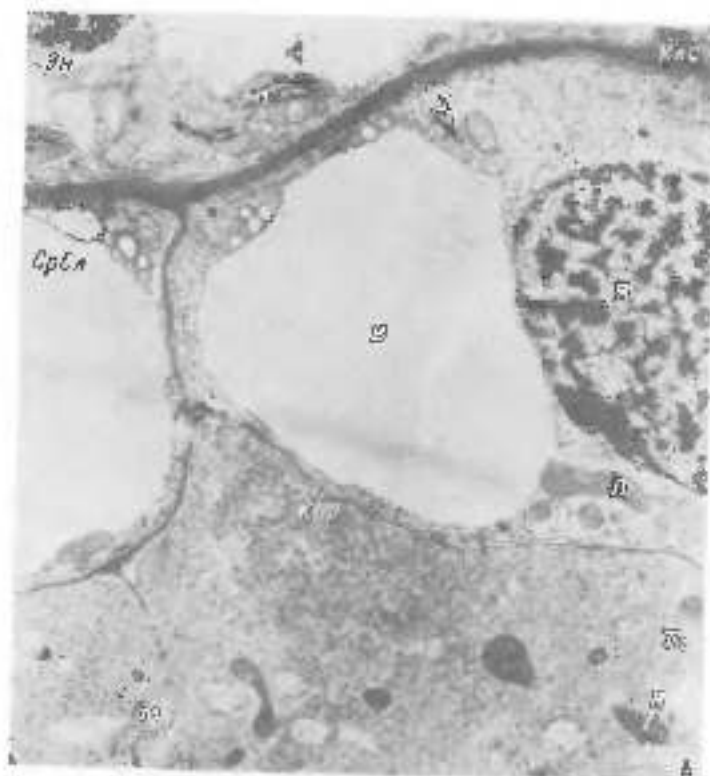


Рис. 8. Фрагменты спектров гнозды глянцевки риса в фазе цветения ($\times 10000$). (По Огородниковой, 1963)

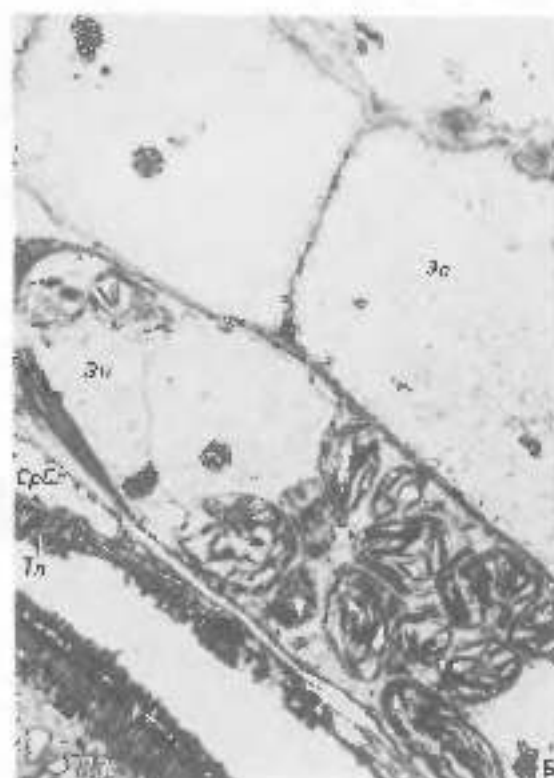


Рис. 9. Структура стенок клеток эпидермиса пшеницы и кукурузы в фазе тетрад микроспор (А — по Осерастинской, неопубл. данные) и в фазе 2 клеточных гаметофитов зерен (Б — по Ченг-тарг, 1972).

Веклы — клетки эндосперма, мезосперма, скелетного слоя, эндосперма и зародковое зерно (общ. $\times 29000$). ТП — тонкая пленка зерка, Дн — эндосперм, Др — эндосперм. Остальные обозначения как на рис. 8, а, б.

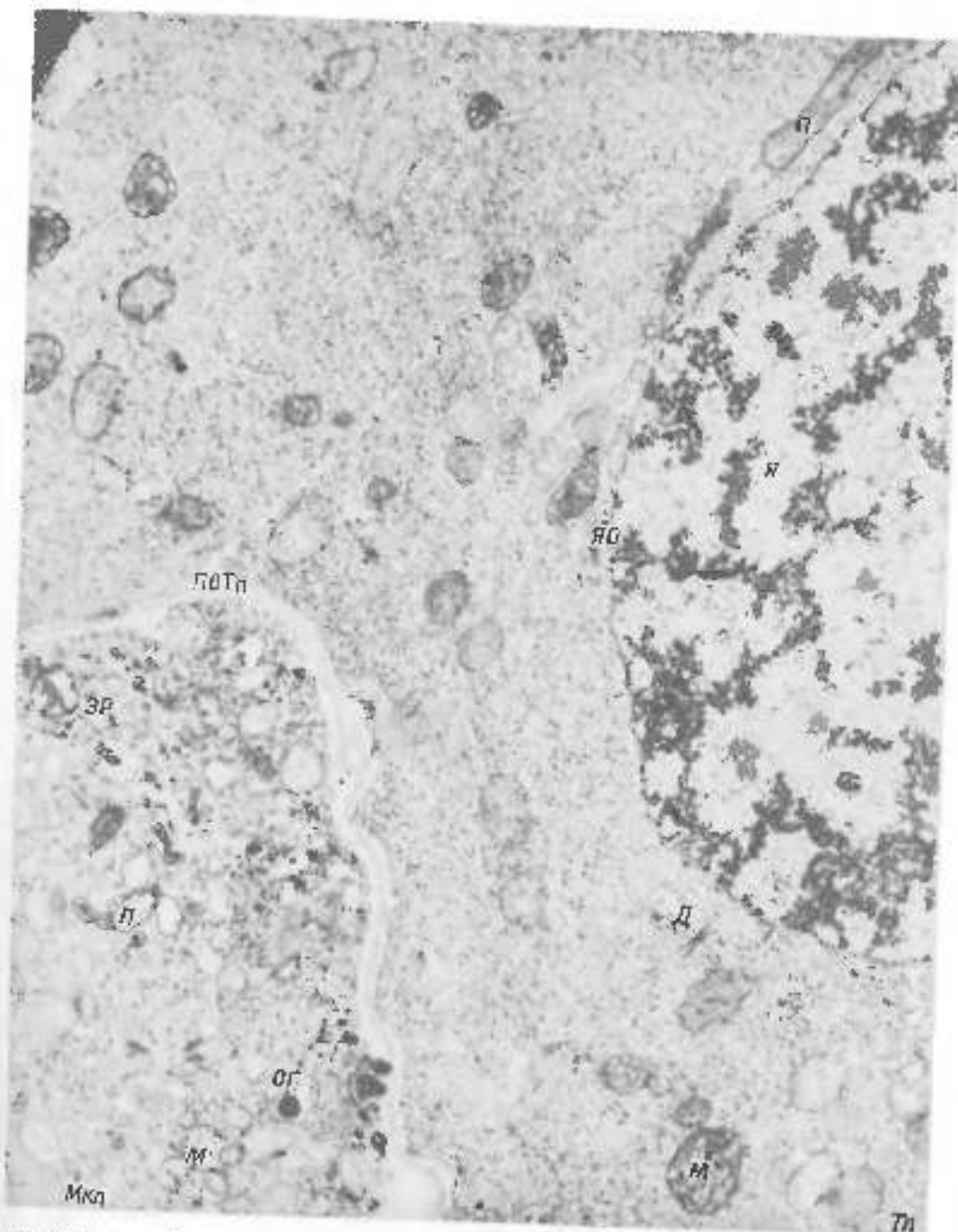


Рис. 10. Срез 2 соседних клеток талассиума и микроводорослей листовидного лишайника (сорт Диктyota к 25019) на стадии пробуждения (x 6000). (По Огородникову, 1980).
 Я — ядро, ЯО — ядерная оболочка, П — пластида, ППТ — пероксисомы, ЗР — зоопланктонический ризоид, Л — лейкопласта, ОЛ — олигомер, М — митохондрия, Тл — тилакоид. Остальные обозначения см. на рис. 5, 7

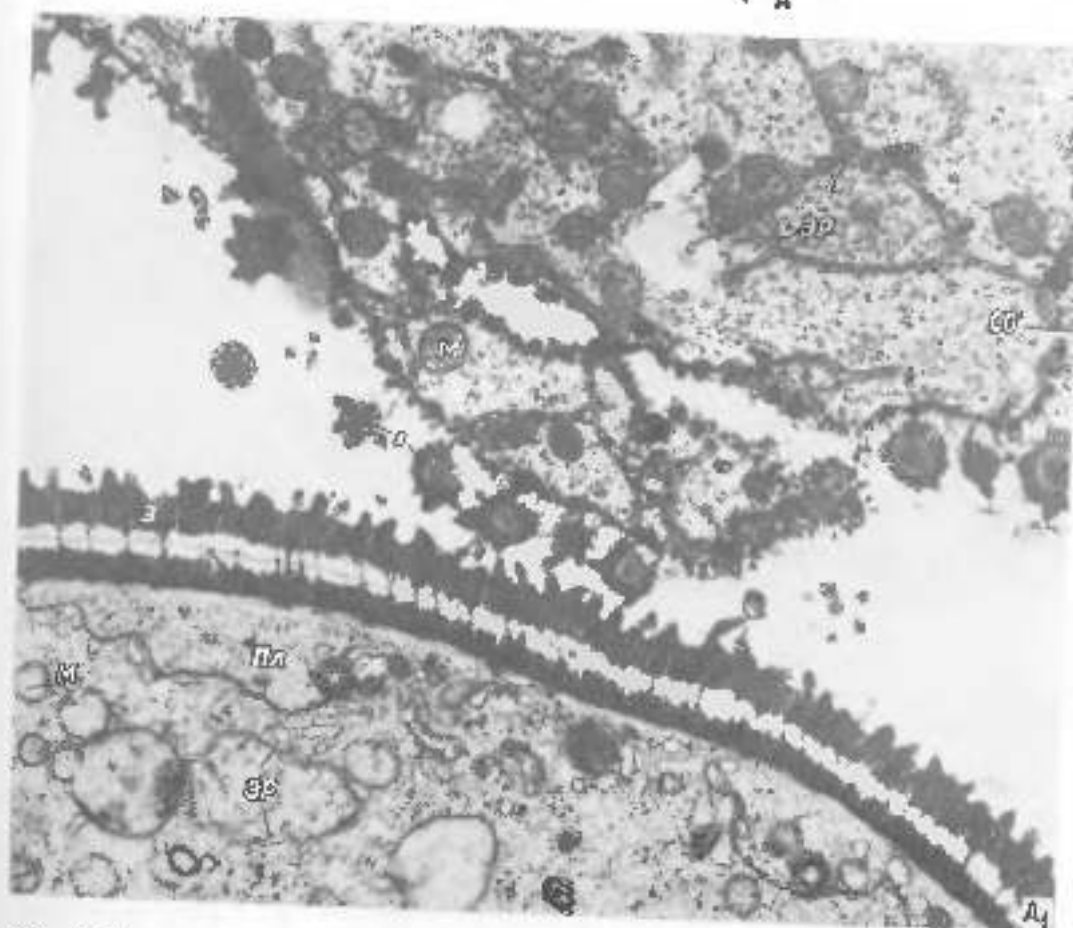
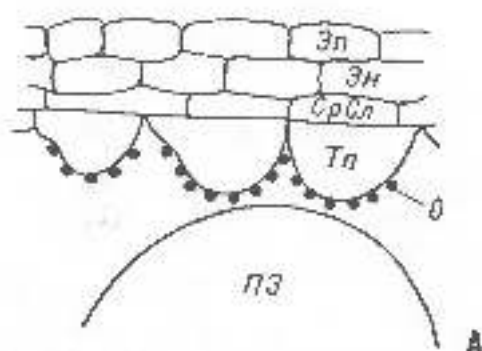


Рис. 12. Фрагменты клеток толстостенной оболочки листьев (сорт Пушкин х 25019) на стадии микростроения (А, А₁, Б) (глютиранин-гидролиз). (По Огородниковой, 1980).
 А₁ и Б — х110000. О — вакуоля, ПЗ — пучок Гольджи, СД — цитоплазматическая оболочка, Э — эпидерма. Остальные обозначения как на рис. 7, 9, 10, 11.

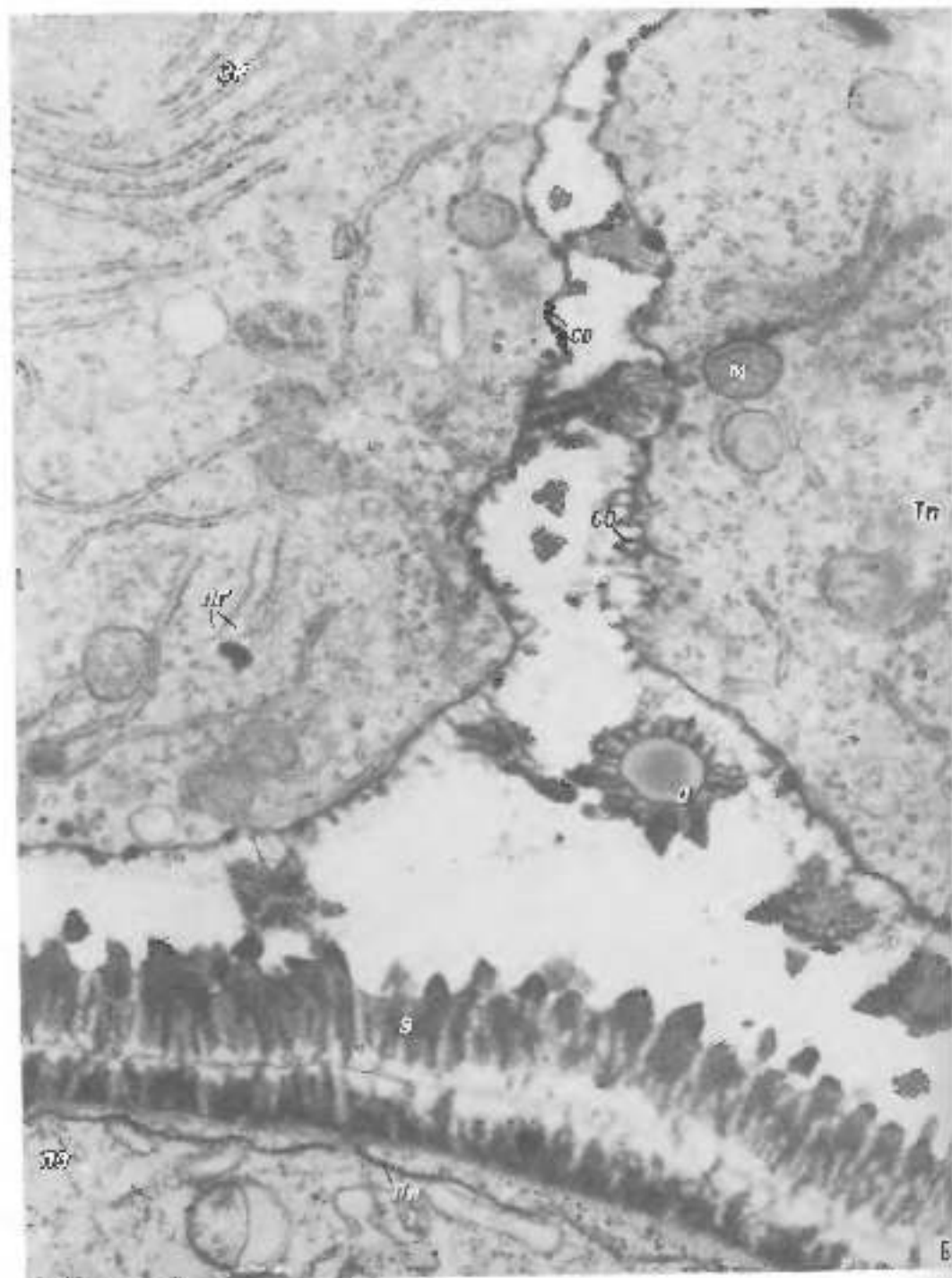


FIG. 12 (continued).

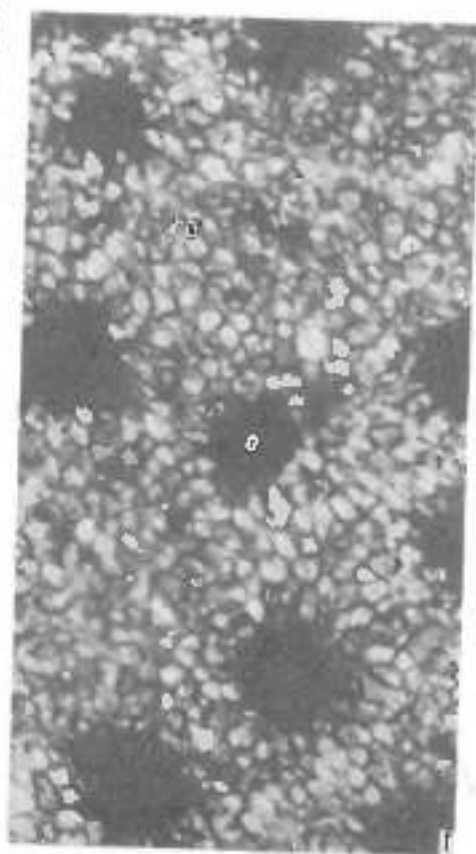
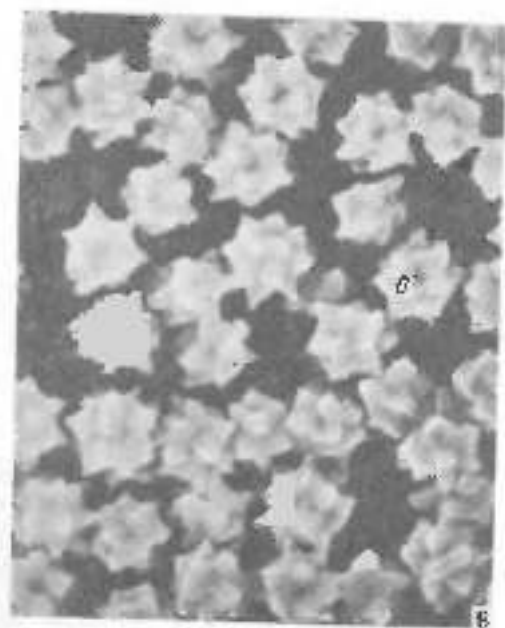
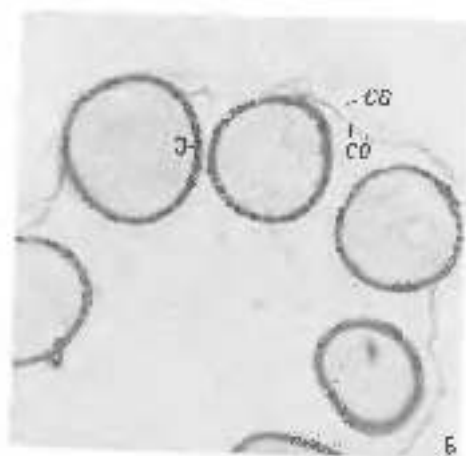
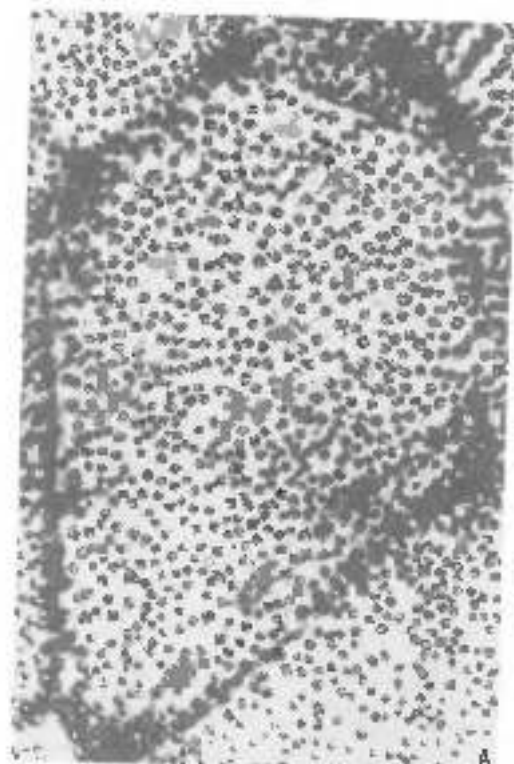


Рис. 13. Споропыльничная оболочка талитальной клетки пыльцы приежки (листья образуются и концентрированной серой пестолом) (По Огородниковой, 1976, 1978).
 А, В, Г — вид с поверхности (Х 50, Х 1000, Х 18000), Б — внутренний слой плазмалеммы с 2-клеточными споропыльничными зернами. (Х 50). Е — микоплазма цитоплазмы. (Обозначения 20х — по рис. 12).

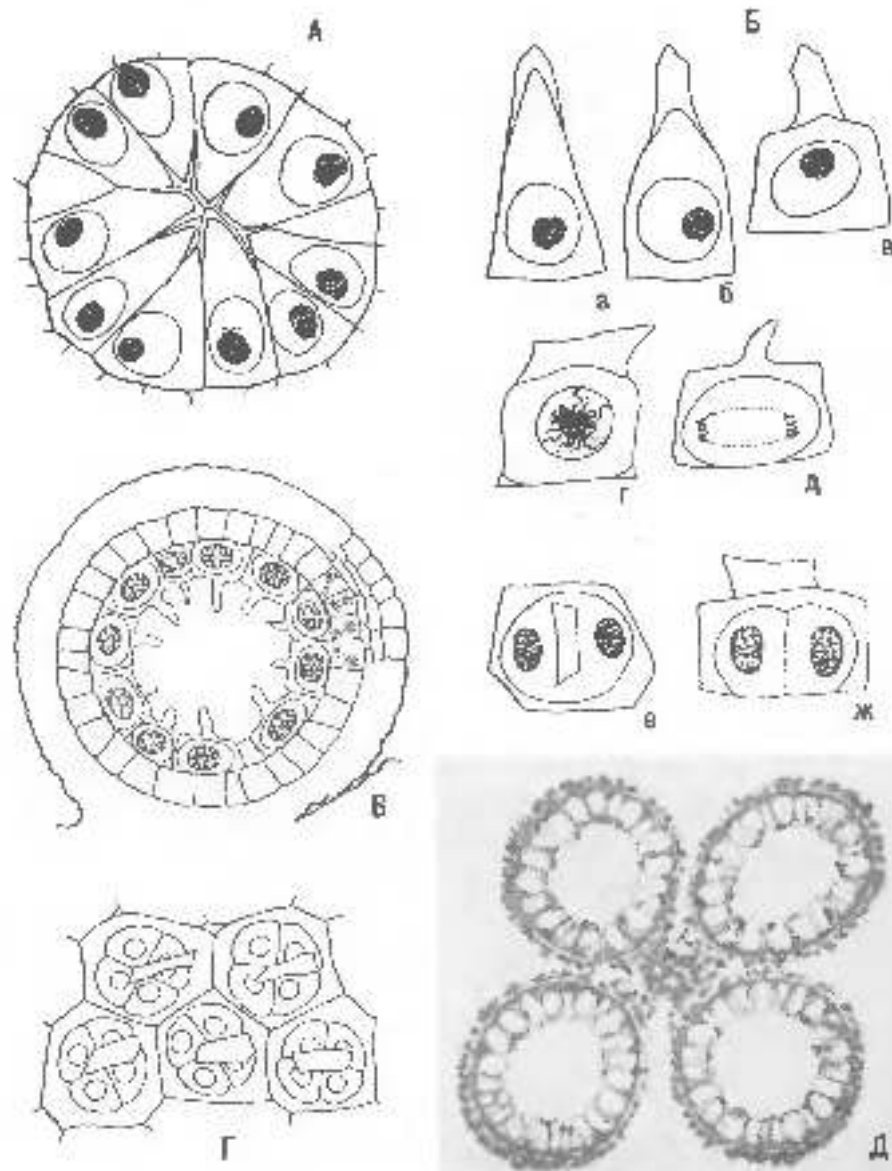


Рис. 14. Область негашеных обвалов. (По Реконду, 1926)

[illegible]

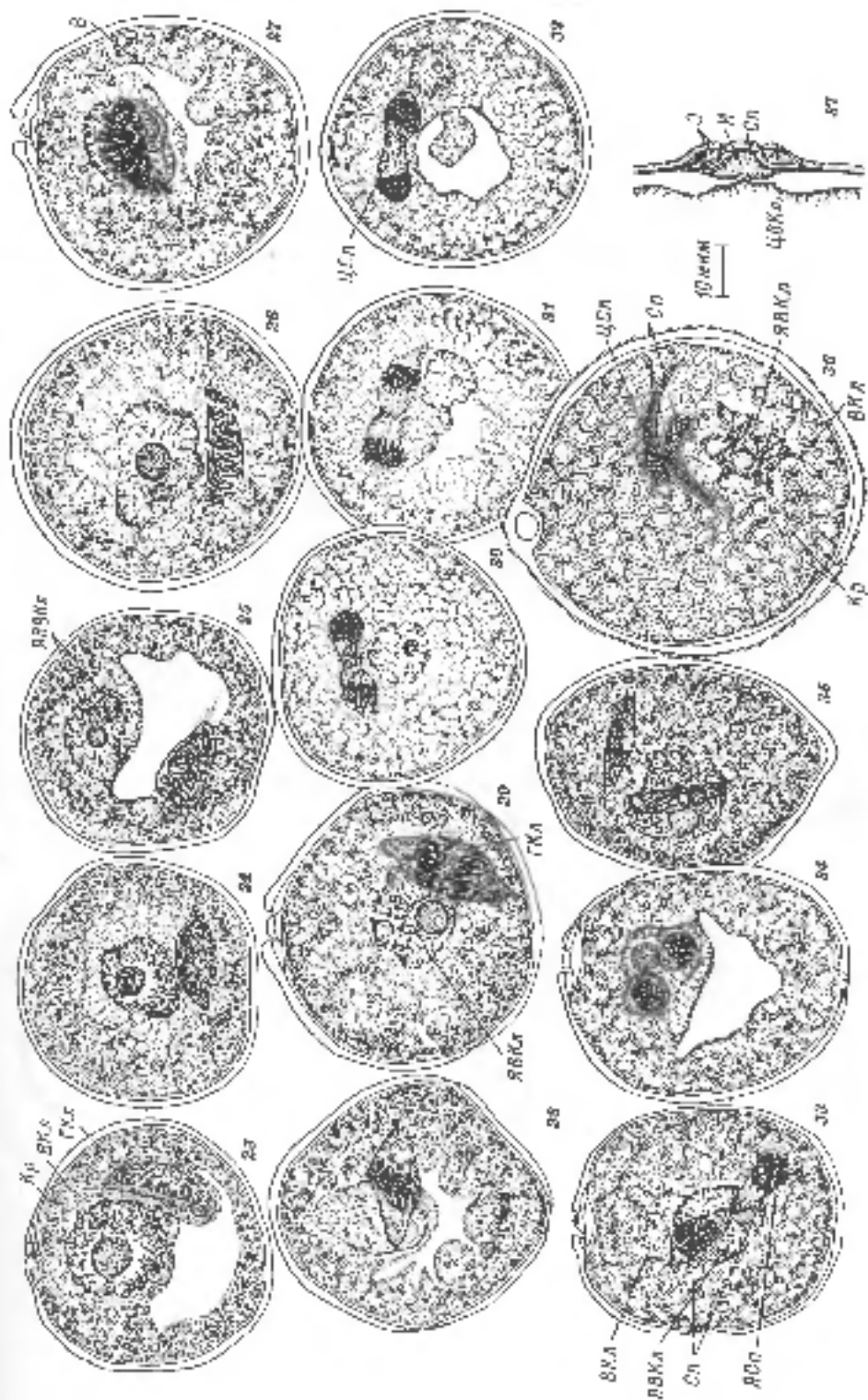


Fig. 15 (continued).

b

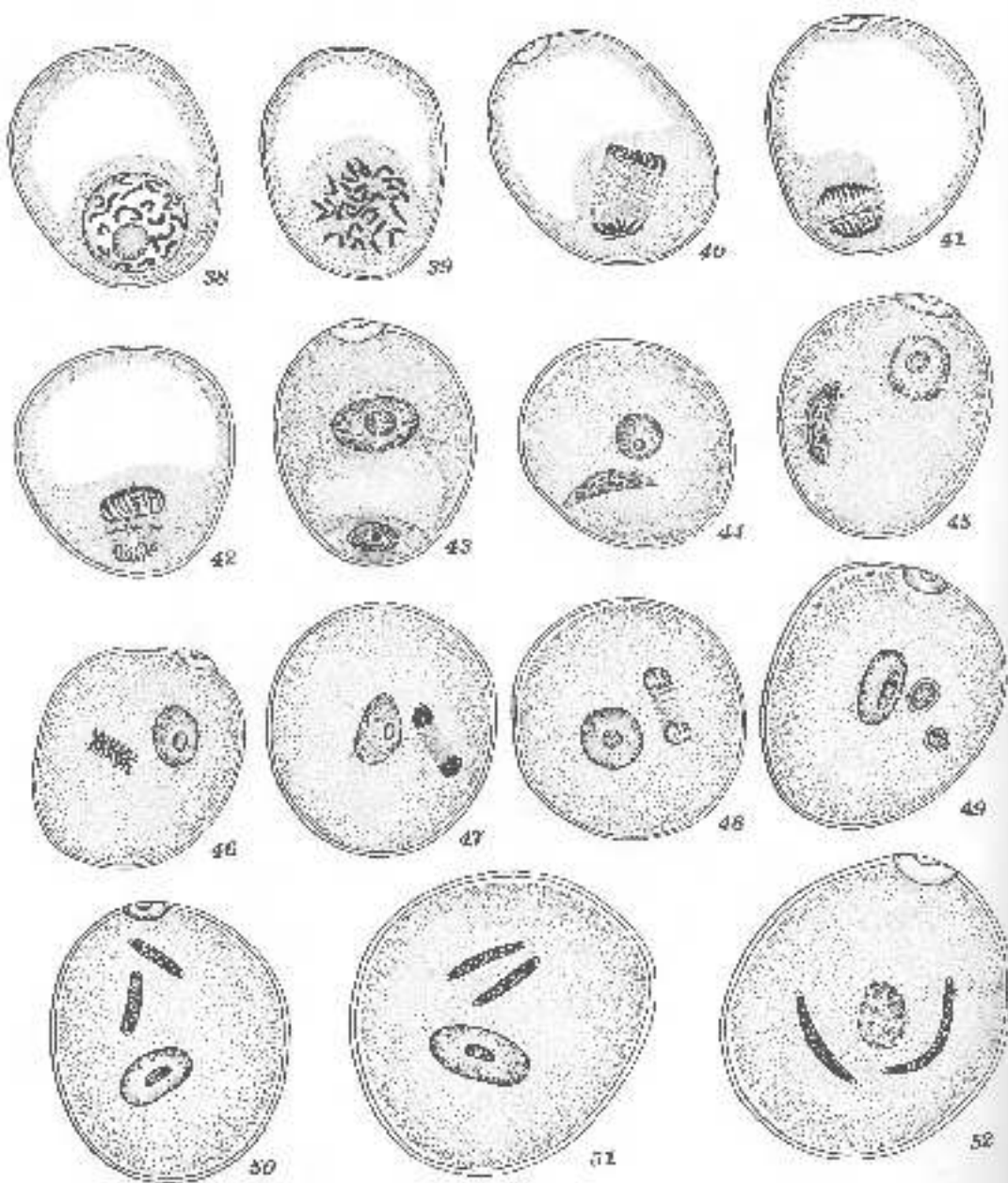


Рис. 15 (продолжение).

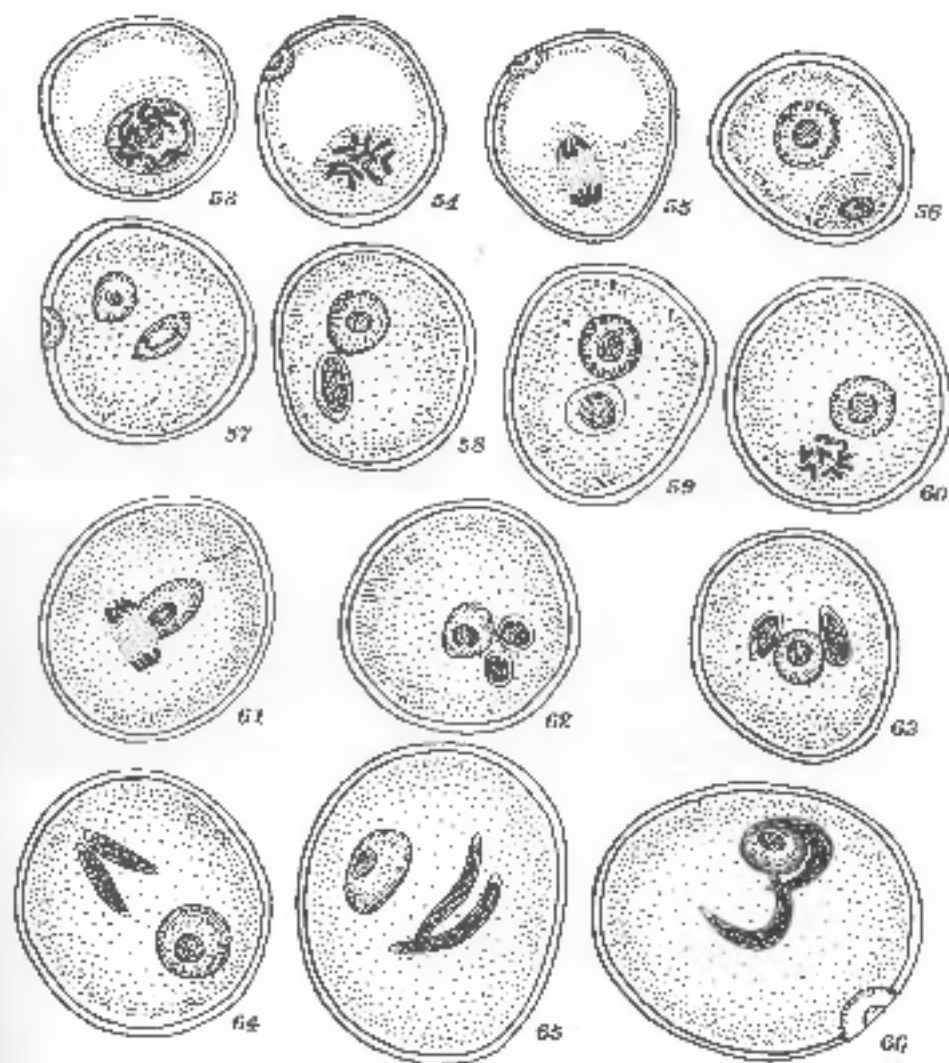


Рис. 15 (спучивание).

Г

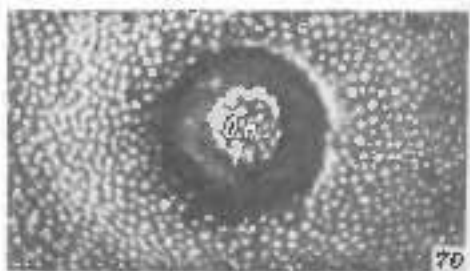
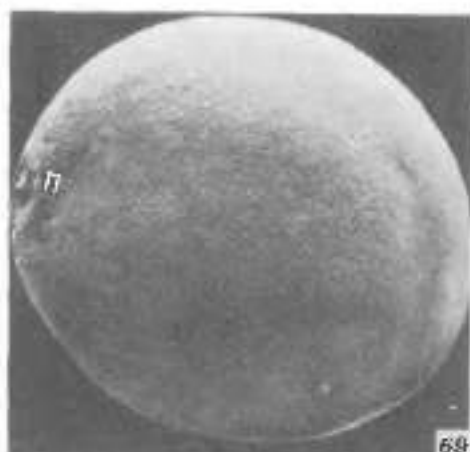


Рис. 15 (*Inpudoccone*).

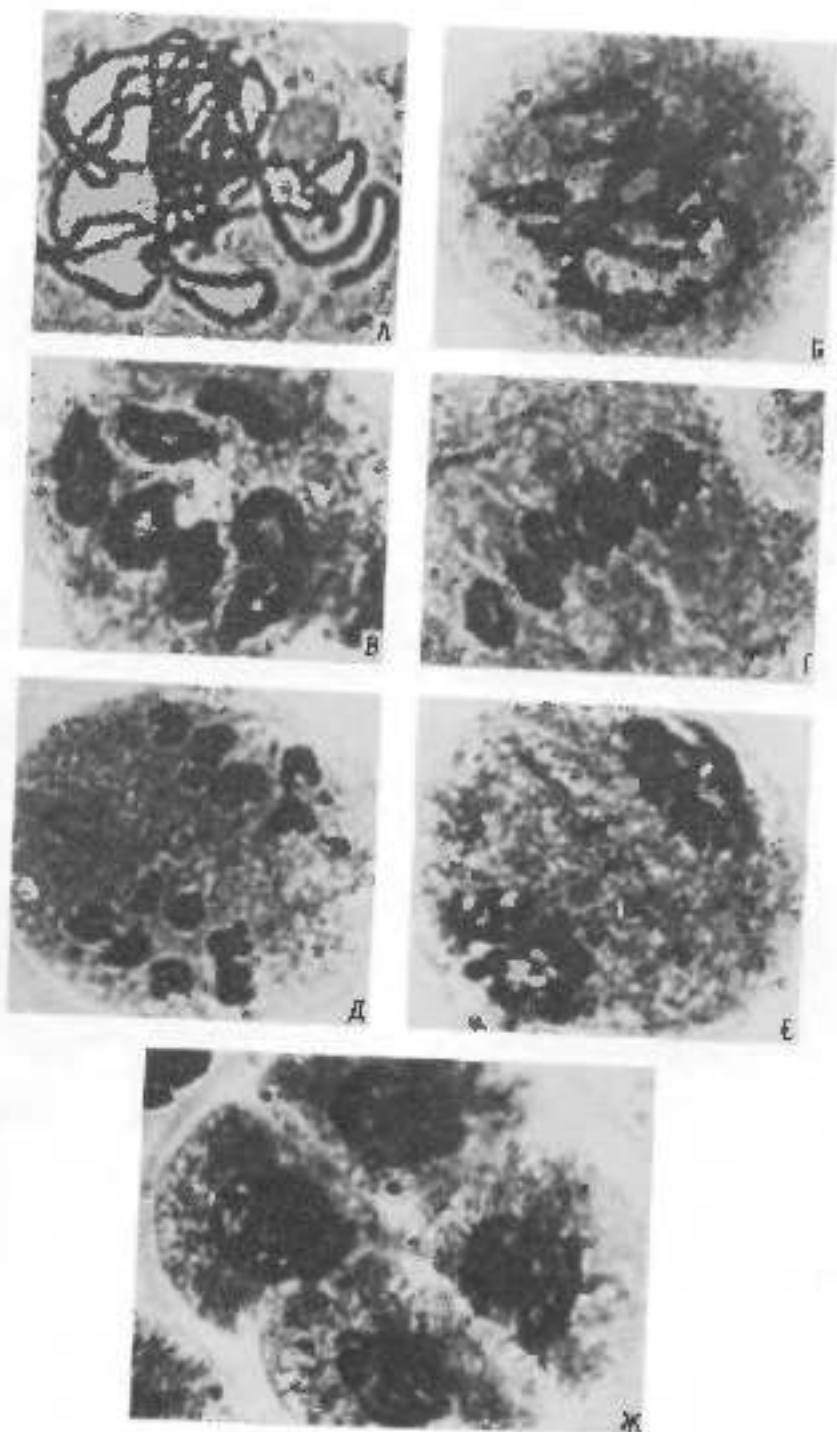


Рис. 16. I и II деления мейоза в микроооцитах двукрылой рыби. (Из: Мешинцев, Чеботарев, 1976).
 А — пакитен, Б — диплотен, В — диплотен (видны 7 парных бивалентов, один из которых ассоциирован с акросомой), Г — метафаза I, Д — анафаза I, Е — телофаза I, Ж — тетрада хромосом.

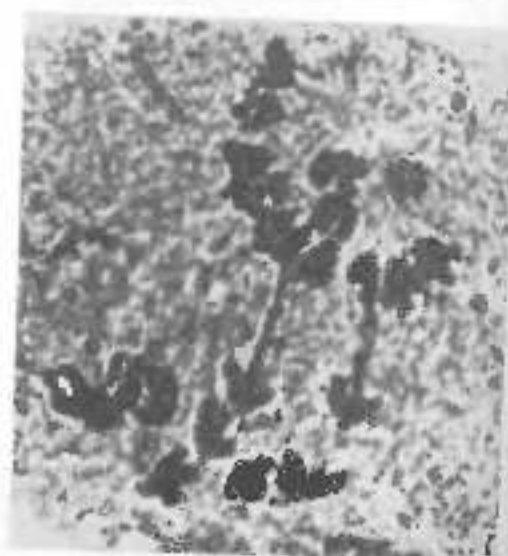
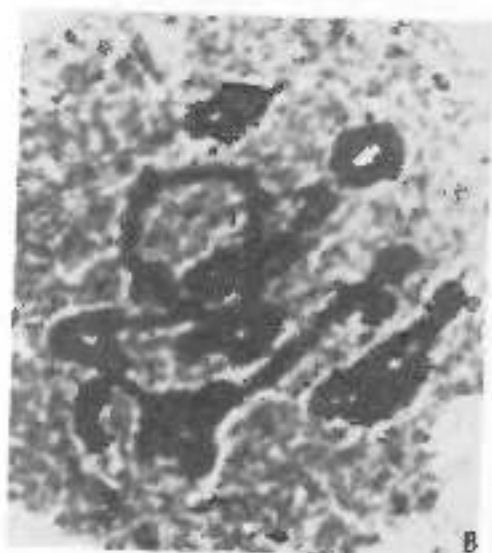
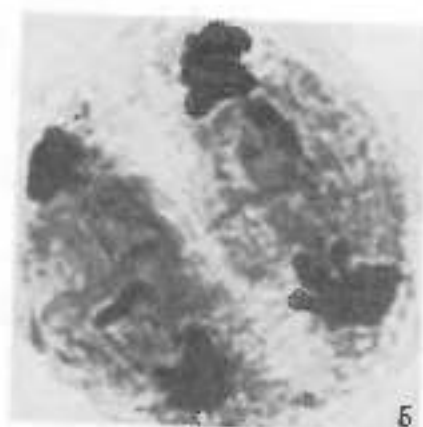
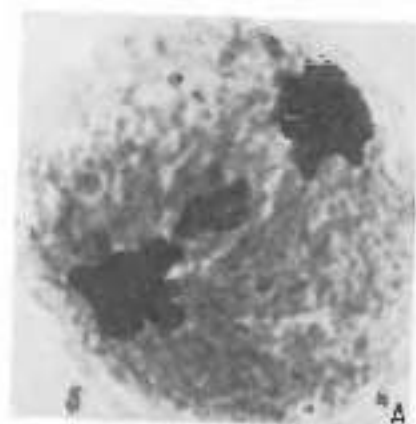
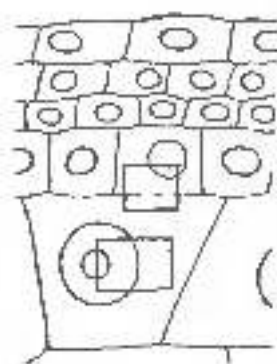
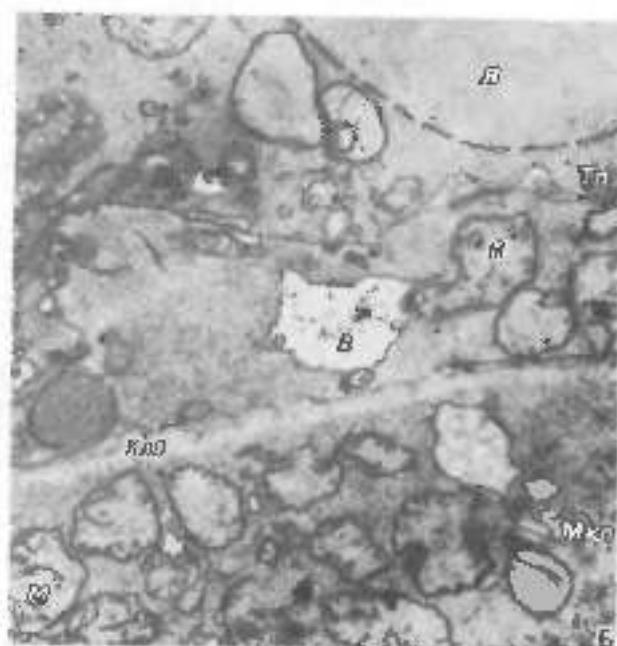


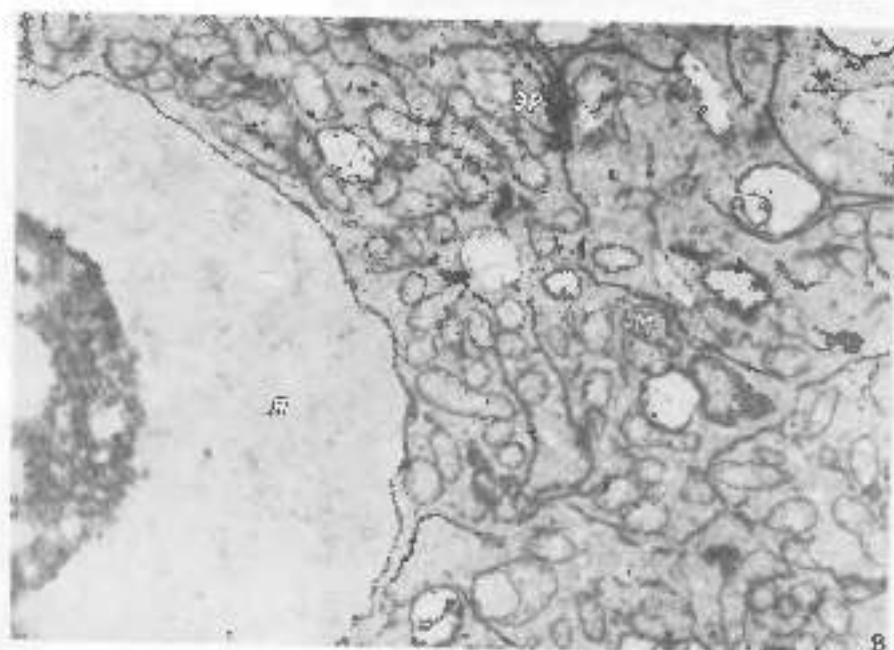
Рис. 17. Опухание гариумина в метафазе делящейся рыи. (Гли. Малинович, Чебоксары, 1979).
 А — опухание гариумина между гомологами в метафазе I, Б — опухание гариумина между сестрами в метафазе II, В — опухание гариумина между сестрами в метафазе I, Г — опухание гариумина между сестрами в метафазе II, Д — опухание гариумина между сестрами в метафазе I, Е — опухание гариумина между сестрами в метафазе II, Ж — опухание гариумина между сестрами в метафазе I, З — опухание гариумина между сестрами в метафазе II.



А



Б



В

Рис. 18. Фрагменты микроспорангиев в эпидермисе кукурузы (по Коробову, Яценко, данин). А - схема выкладки эпидермиса кукурузы (проекции гены). Б - фрагмент микроспорангия и прилегающий к нему эпидермис кукурузы. В - фрагмент микроспорангия. Обозначения как на рис. 7, 8, 11.

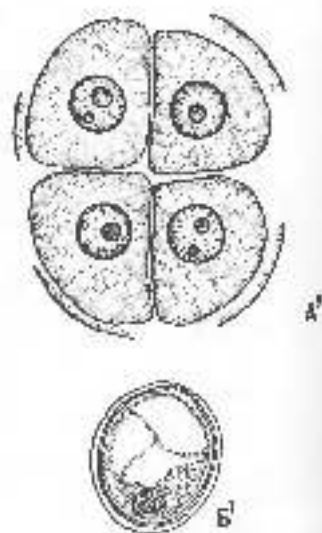
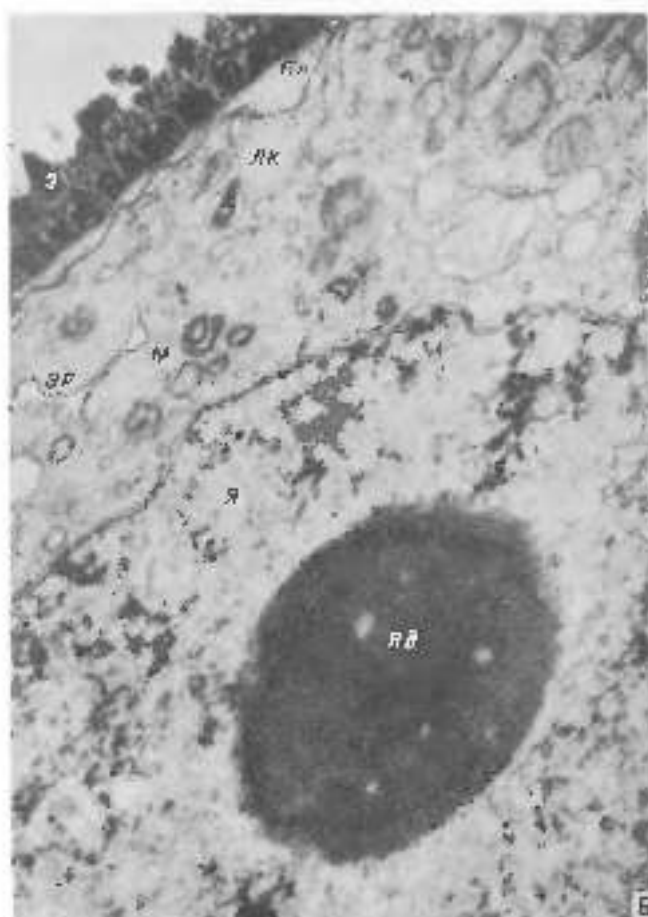
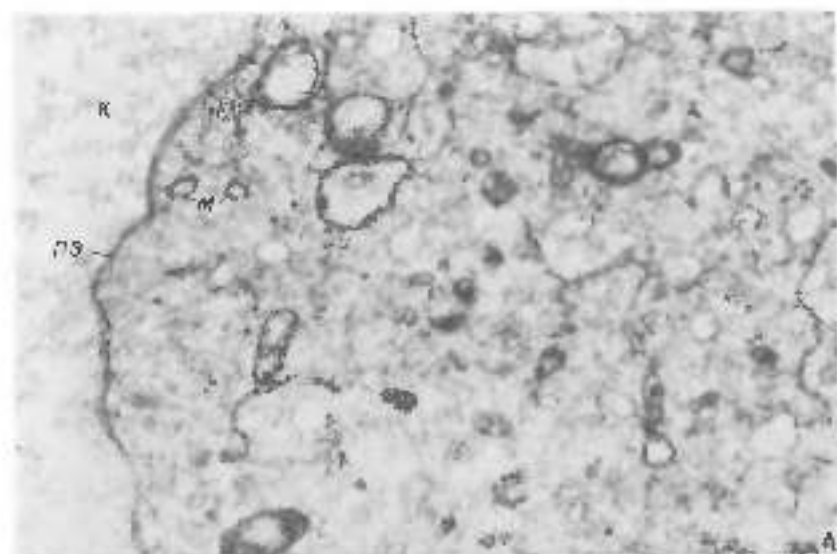


Рис. 19. Фрагмент тетрады диатомов мшечник (*A, A'* — сорг. Диаматт к 26(111)) и фрагмент мшечника овса (*B, B'*). (Пы. Осоргинский, голубой, диаметр). ТЭМ.
ПЗ — пиреноиды. Обозначения как на рис. 7, 8, 10 — 12.

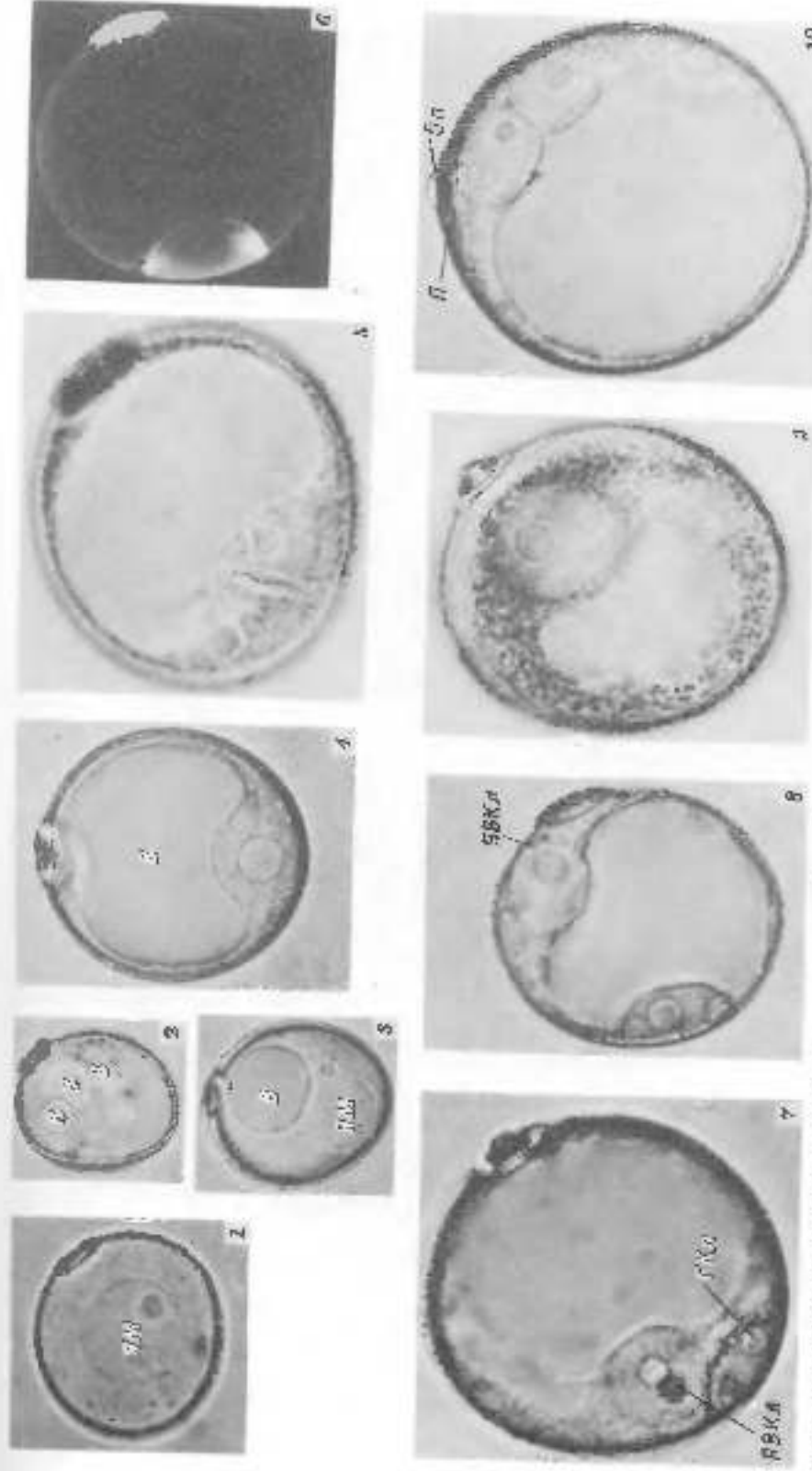
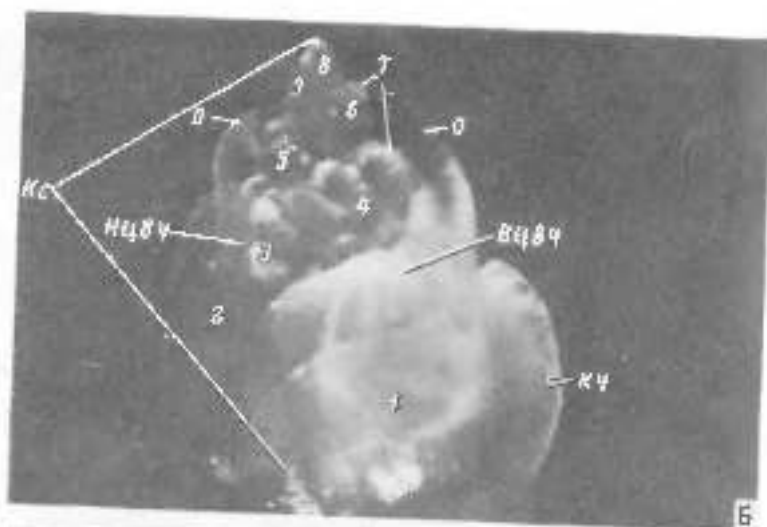


Рис. 21. Основные фазы развития эмбриона птицы (по Роланду, 1973; Оса, Копула, Савина). 1 — оплодотворенная яйцеклетка; 2 — морула; 3 — морула; 4 — морула; 5 — морула; 6 — морула; 7 — морула; 8 — морула; 9 — морула; 10 — морула; 11 — морула; 12 — морула; 13 — морула; 14 — морула; 15 — морула.



А



Б



В

Рис. 22. Колос личинок на стадии формирования половых желез (А) и отдельный колосок (Б, В). (По Батманов, 1974).
 Кс — личинка, КЧ — личинка, Р — личинка. 1—8 — номера скелета. Ссылка обозначена как на рис. 4.



Рис. 23. Фрагмент эндосперма зерна пшеницы (сорт Динамо) к 25019) в фазе деления ресептивных клеток (По Огородниковой, неопубл. данные). ТЭМ.

Эндосперм и эпидермис сформированы, и цитоплазма — пазеллю с крупными крахмалными зёрнами. Як — вакуоли, П — пазеллю. Остальные обозначения как на рис. 6, 7, 12.

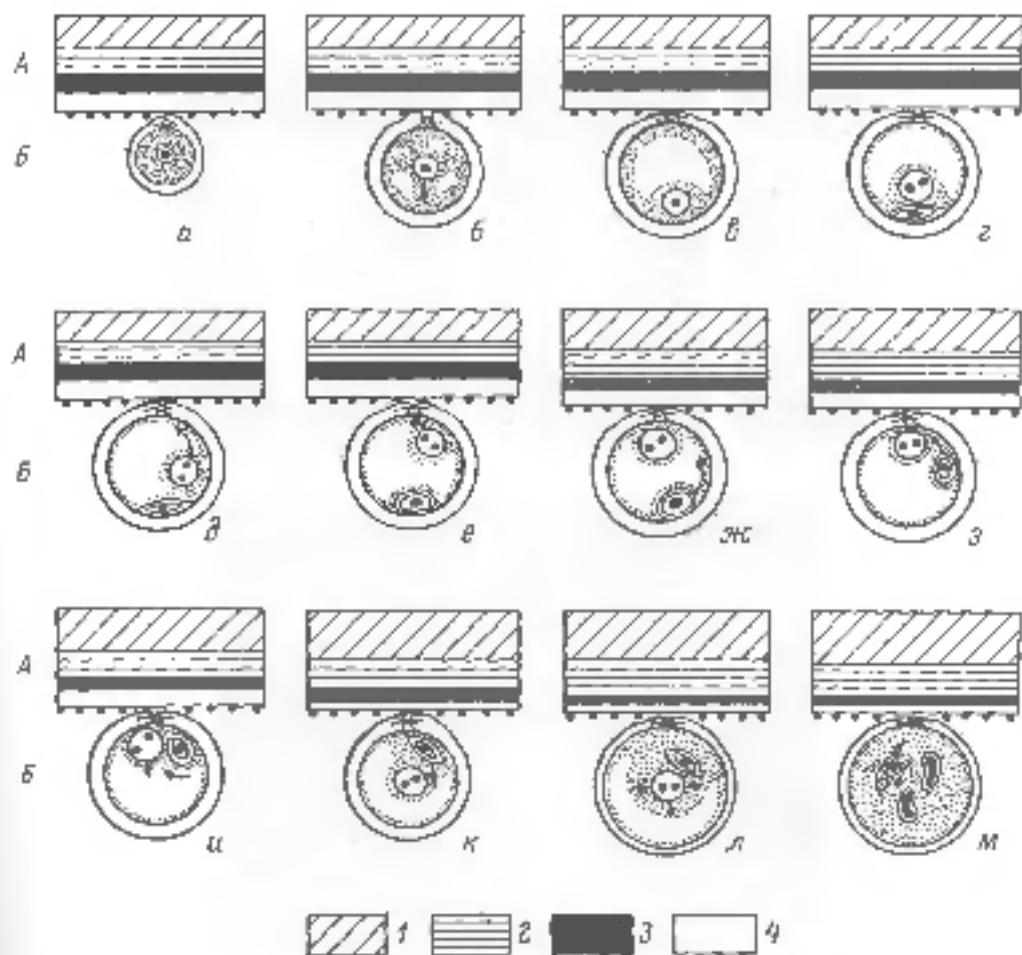


Рис. 24. Движение клеток и ядер в микроспоры и пыльцевое зерно ячменя (Triticum). (По Бальсенов, Гаскеллоу, 1986).

А — стенки эндосперма, Б — утолщения, пыльцевое зерно, 1 — заросток, 2 — эндосперм, 3 — средний слой, 4 — утолщения и срединники. Стрелки — направление движения клеток и ядер, а — м — последовательные стадии развития от микроспоры до зрелого пыльцевого зерна.

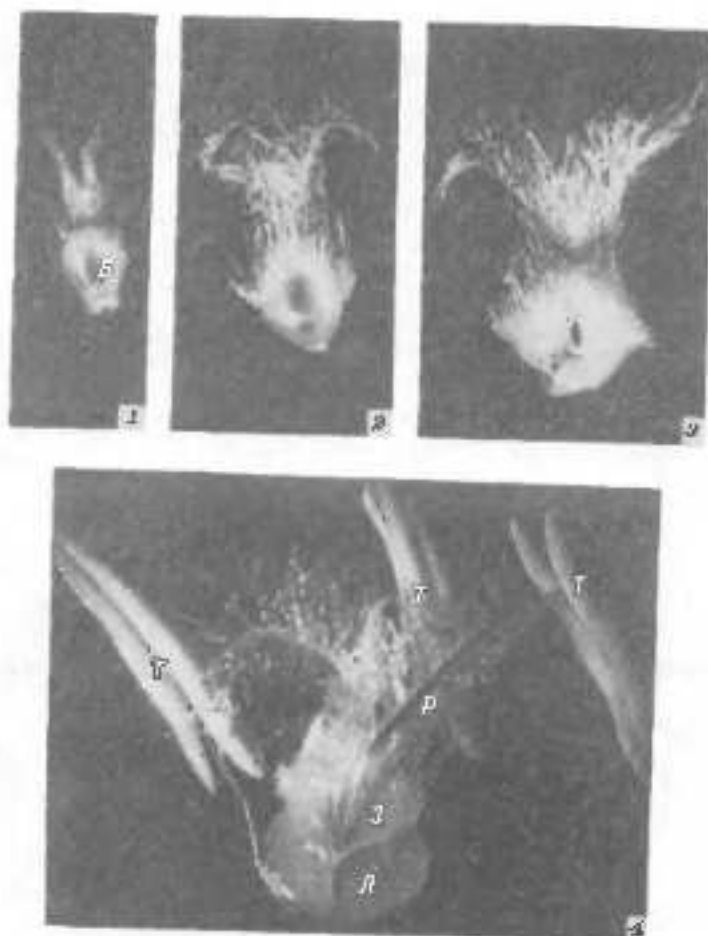
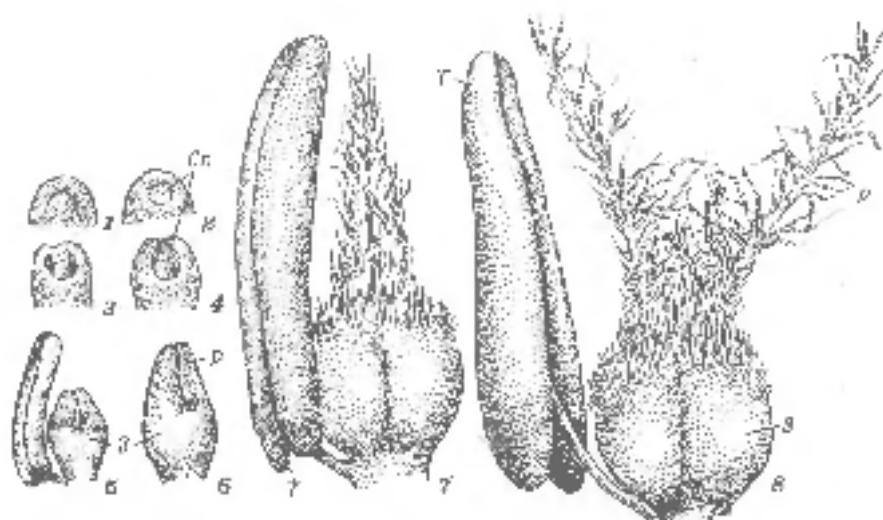


Рис. 26. Стадии (1—4) развития постуральной линии.
 Г — голова, Р — глаз, З — ухо, Л — ухо, П — ухо, С — ухо, Т — ухо.

Д



Б

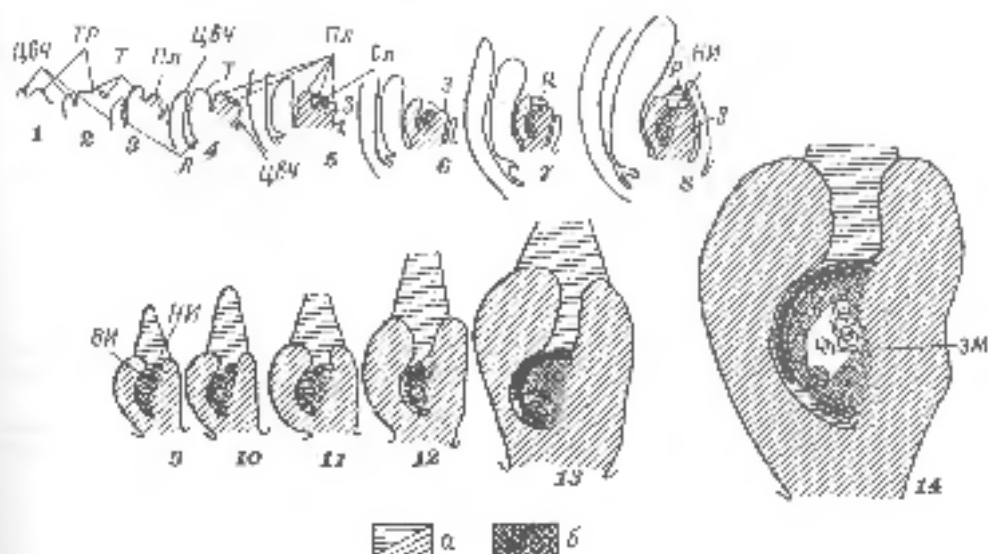


Рис. 26. Различение этапов развития млекопитающих (А, 1—8) и сумчатых млекопитающих (В, 1—16) (сорт Динамид). (По Батыгиной, 1974).

АН — внутренний интестинит, ЖМ — жировой мезент, НН — наружный интестинит, ПЛ — плодонитие, Сп — спайка, УР — узел роста, МНЧ — мезентерическая чешуя, Л — лезвие, В — субпеченка. Состояние печени

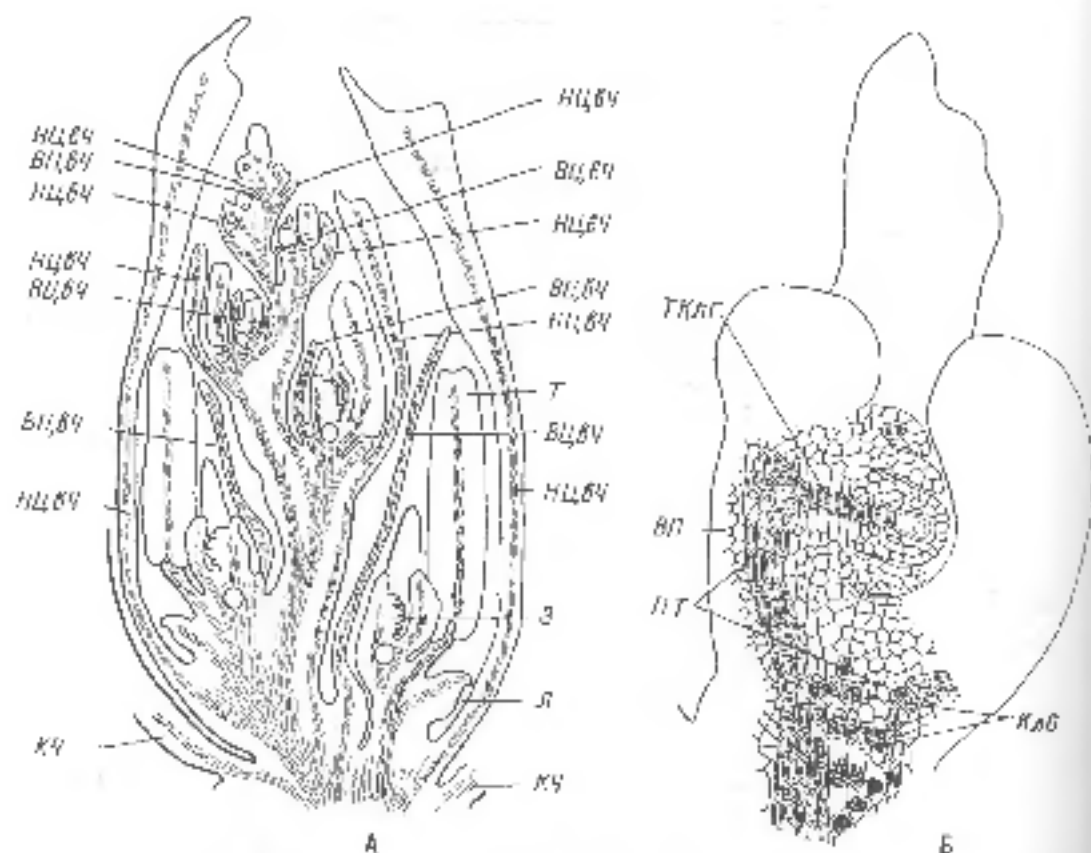


Рис. 27 Продольный срез капсулы головы гусеницы, состоящего из 6 пластинок, из различных стальных пластинок (хруски — нестолончатые клетки обкладки — передаточных клеток) (А) и выявляя различия на стадии метаморфоза (Б). (По Батыгин, 1974).

ВП — вентральный пучок, ВЦБЧ — внутренняя срединная чешуя, КЛБ — вентральная обкладка, КЧ — кутикулярная чешуя, НЦБЧ — наружная срединная чешуя, НТ — продольный пучок, ТКЛС — тангентальная клетка синотала. Остальные обозначены как на рис. 25.

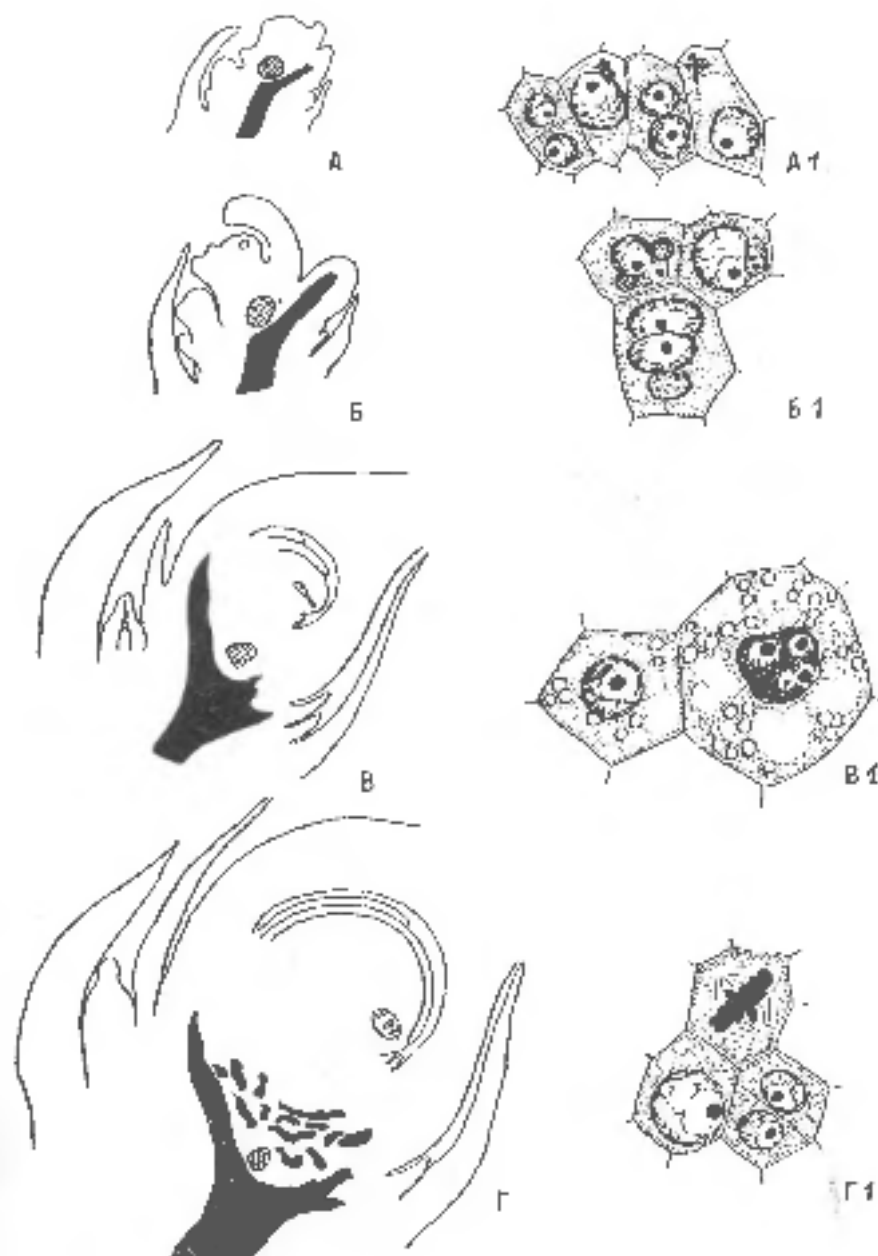


Рис. 26. Схемы стрелки женского колоска и цветка кукурузы на разных стадиях развития. (По Коробовой, 1982).

А — мезотрихотомическая бутылка с хвостиком, Б — мезотрихотомическая клетка, В — мезоспорангий, Г — 4 клетки зрелого мешочка (заштрихованная зона передаточных клеток); А1, Б1, В1, Г1 — мезотрихотомическая клетка с патологическими изменениями.

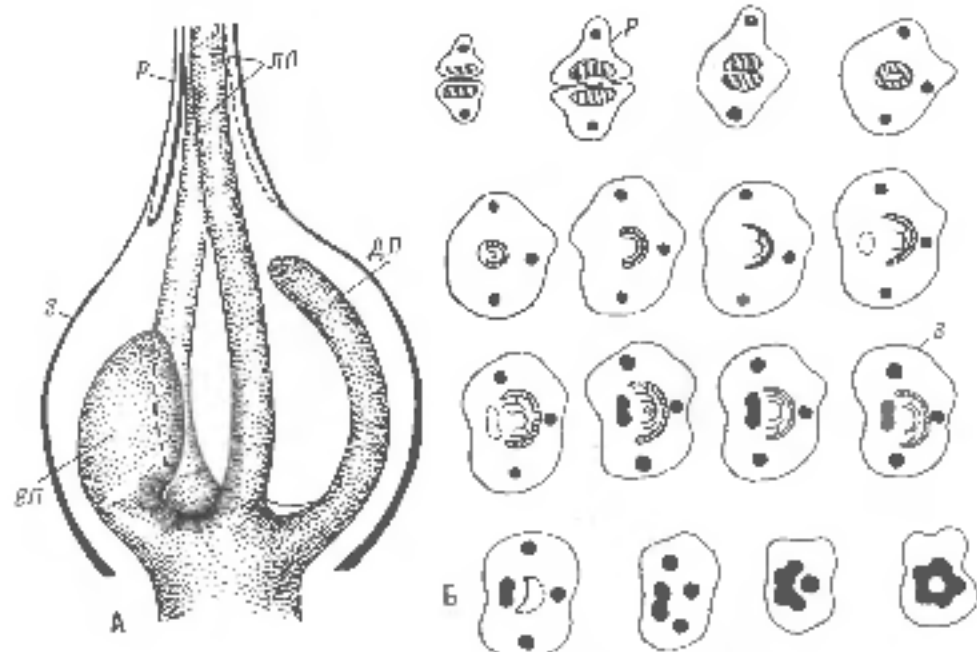


Рис. 29 Проводящая система задней половины. (По Батыгиной, 1974).

Л — нерв промежуточного пучка, В — нервные стволы задних. ДП — дорсальный пучок, ЛП — латеральный пучок. Остальные обозначения см. на рис. 26, 27.

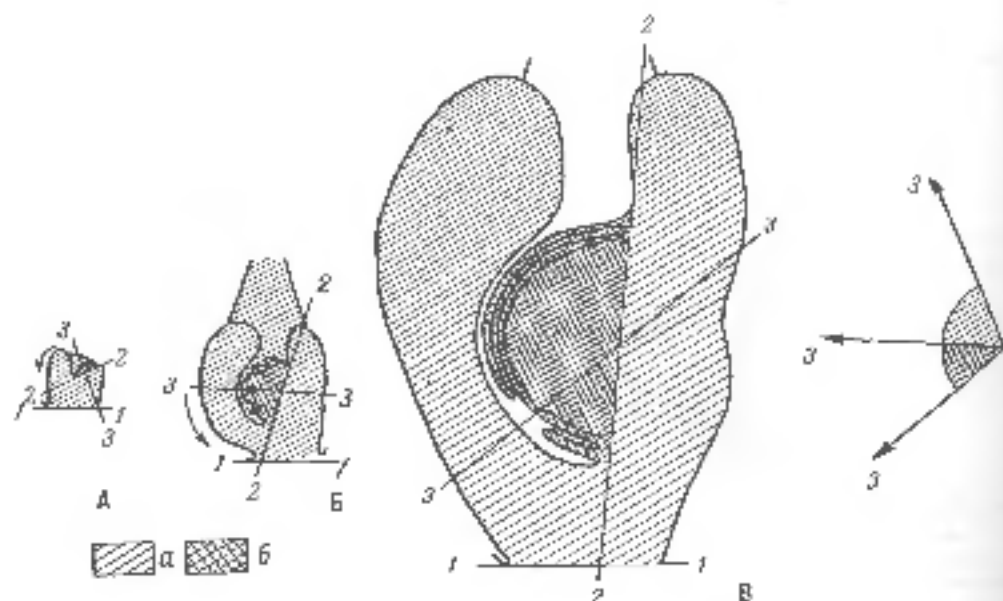


Рис. 30 Схема развития нервной системы личинки в ходе ее развития. (По Батыгиной, 1974).

А — стадия нервно-эмбрионального бутария, В — архиспинальная пластинка, Г — зрелый сегментарный нерв. 1-1 — сенсорные единицы, 2-2 — периферические нервные окончания, 3-3 — продольная ось нервного пучка. Штриховка (а, б) та же, что и на рис. 26.

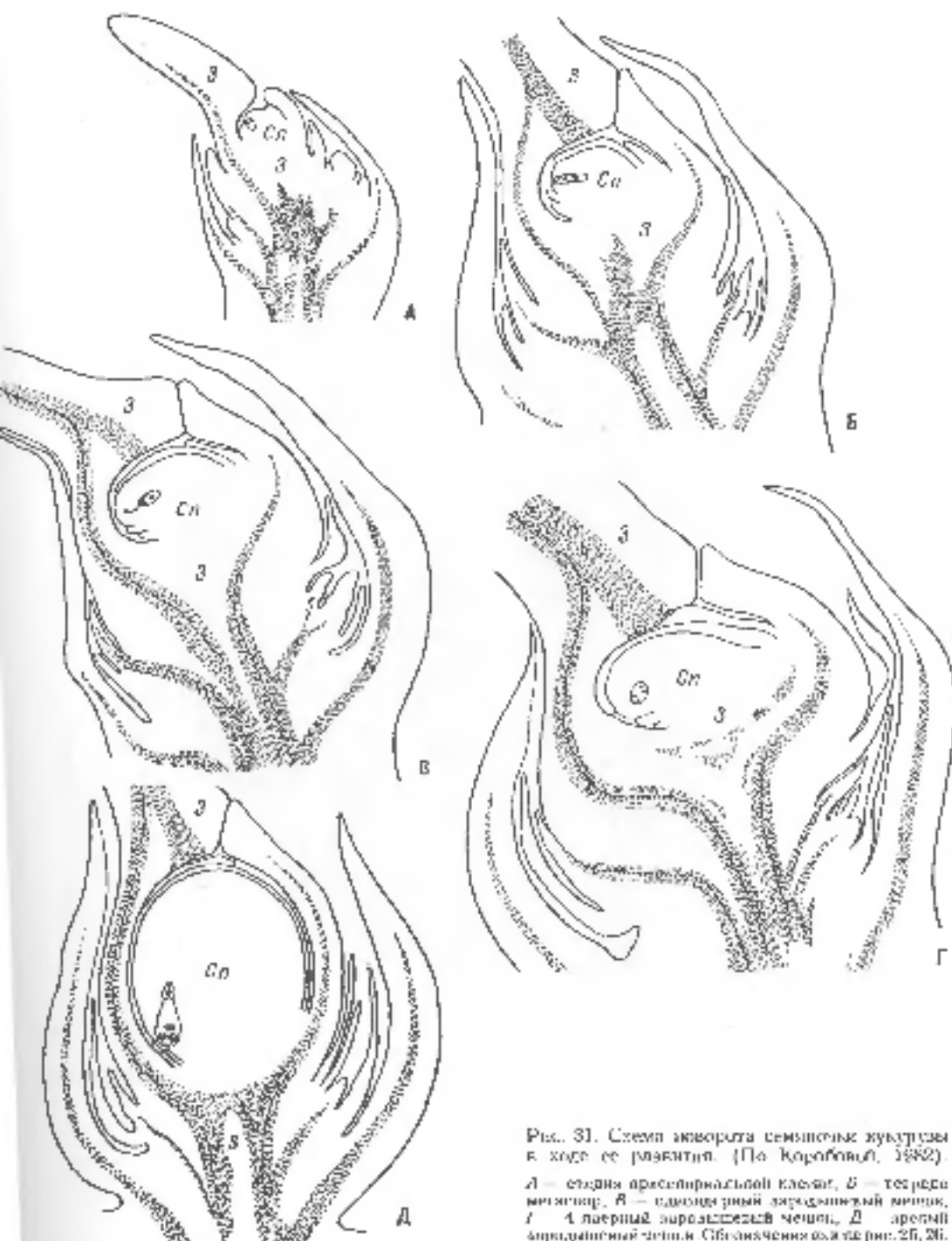


Рис. 31. Схема строения семяпочки кукурузы в ходе ее развития. (По Коробову, 1982).

А — стадия прорастывания клещей, Б — тетрада мейоза, В — одноклеточный зародышевый мешок, Г — 4-клеточный зародышевый мешок. Сбоку отмечены ось и рис. 25, 26.

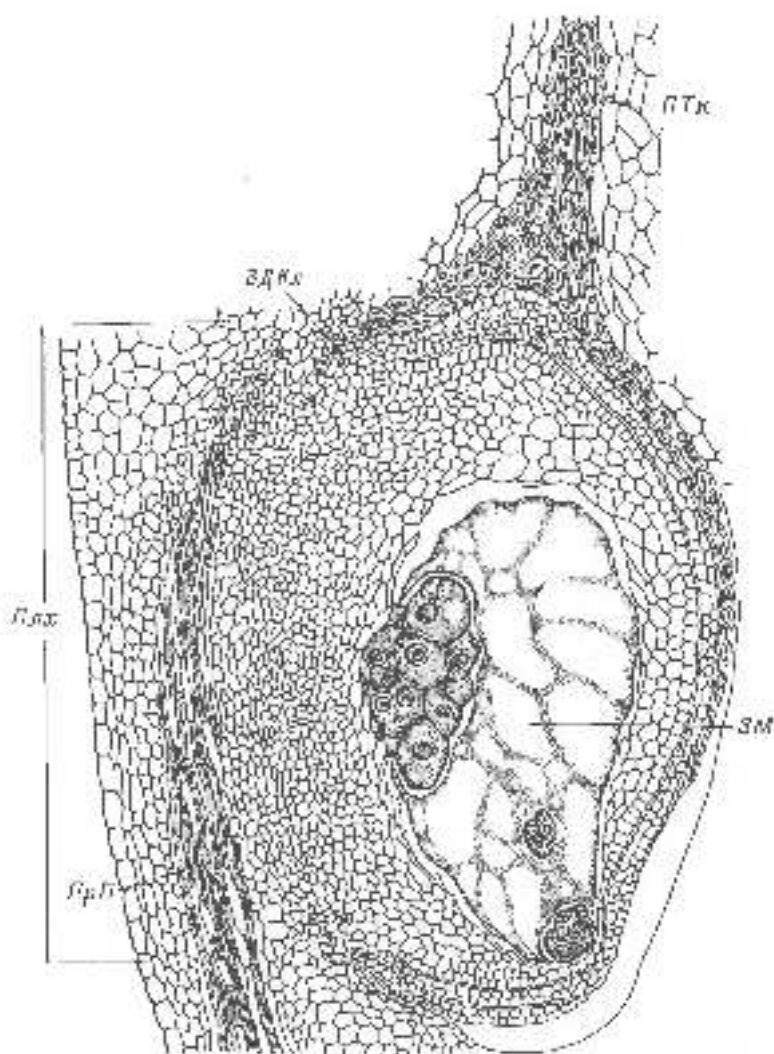


Рис. 32. Соплощение между величинами: угол поворота, характеризующий ось симметрии, и углом зрелости зародышевого мешка. (По Савицкой, Петровой, 1963, с. 124.)

ЗДКЛ — зона дробящихся клеток, ЗМ — зародышевый мешок, ПЛХ — пластинка халлаза, ПТК — проводящая ткань, ЗРП — зародышевый полюс.

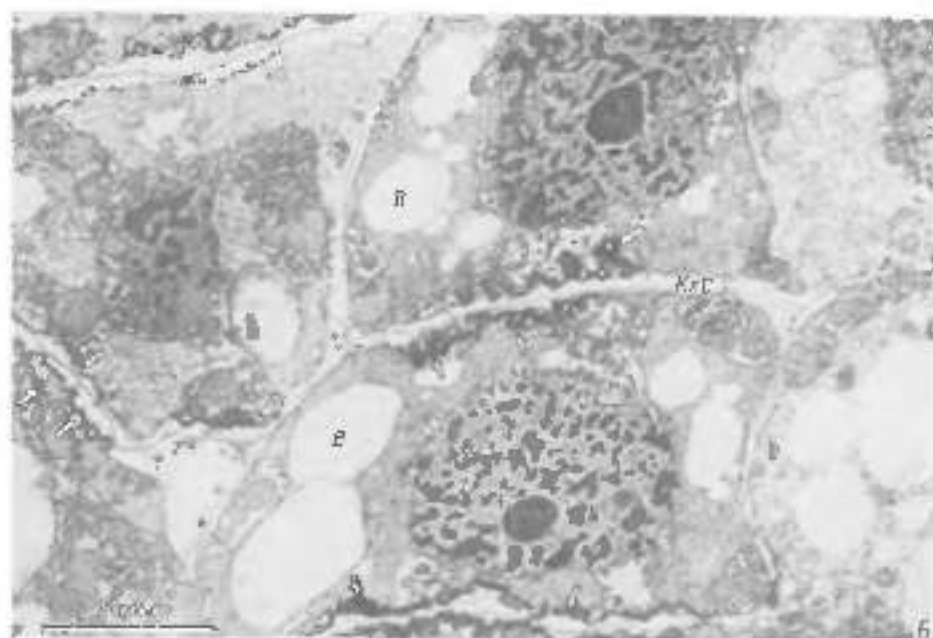
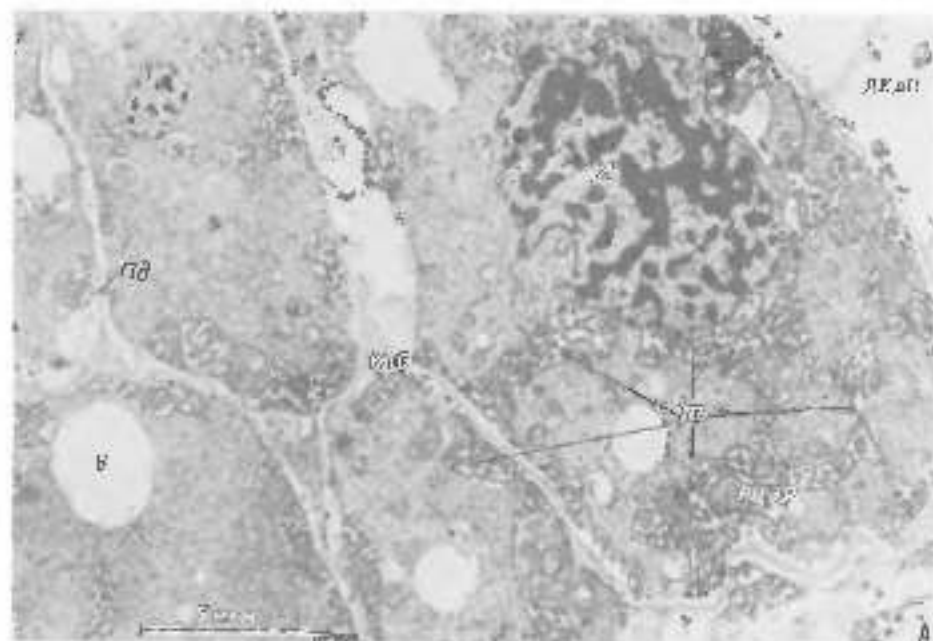


Рис. 36. Внутренние клетки эндодермы зерновки спящего червя 1-2 сут после появления (А, Б); электронно-микрофотографии иллюстрируют различные стадии развития. (По Шмидцу, деппубл. 1971 г.)

Паренхиматозные пространства, переходящие в расширенные дикстеры DP и связанные через плазматические контакты с тканями ме-структуры соседних клеток (отростки - начало латерального расширения клеточной стенки). P — вакуоли, $KЛ$ — хлоропласты, $ПД$ — плазматическая мембрана, $П$ — паренхиматозная ткань, $РД$ — расширенный дикстер дикстеро-эпидермального ретикула, $Я$ — ядро.

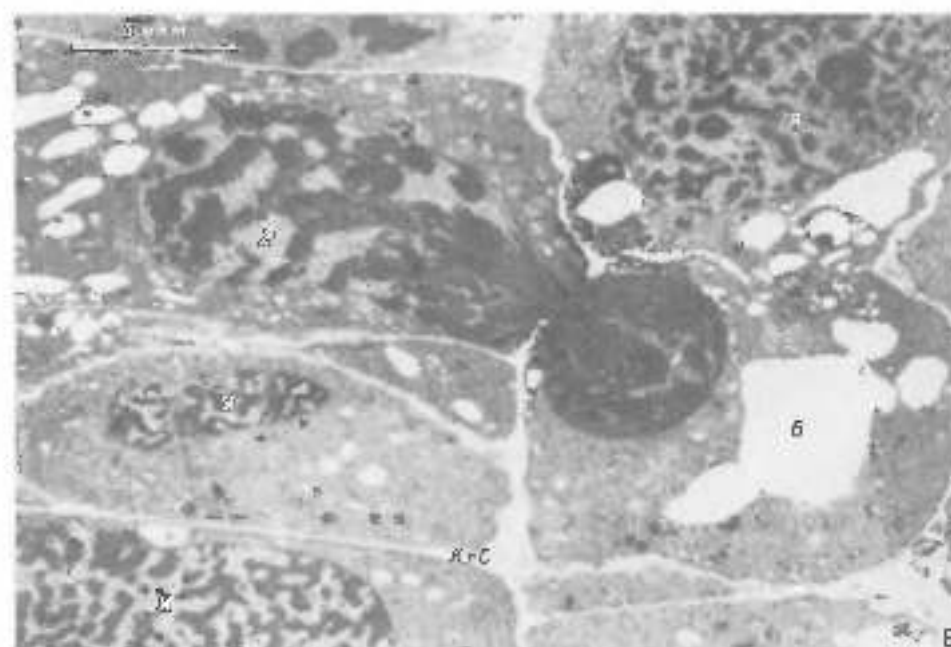
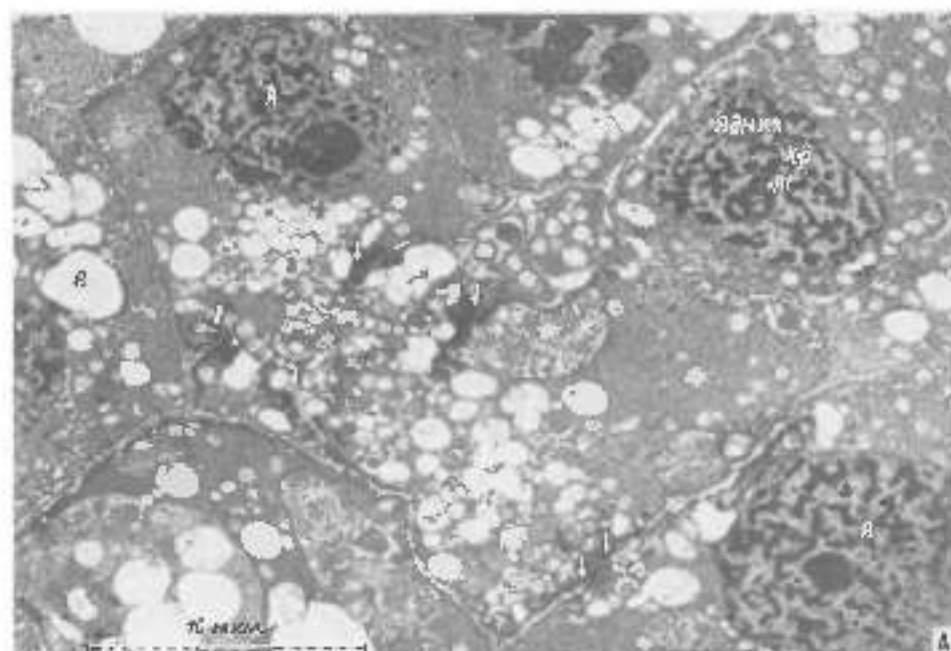


Рис. 16. Внутренние дегидрирующие клетки гуттуса зародка через 1—2 сут после инъеции. (По Шмарыку, в соавт., данные). ТЭМ.

А — обширные цитоплазматические включения (осерпик, соединенные с мембраной цитоплазмы), В — вакуоли, образующиеся через канал, где микробы — сближенные участки клеточных стенок, К — кератин, ЖЖЖ — отростки эпителиальной клетки. Отличия от образцов в кювете рис. 3а.

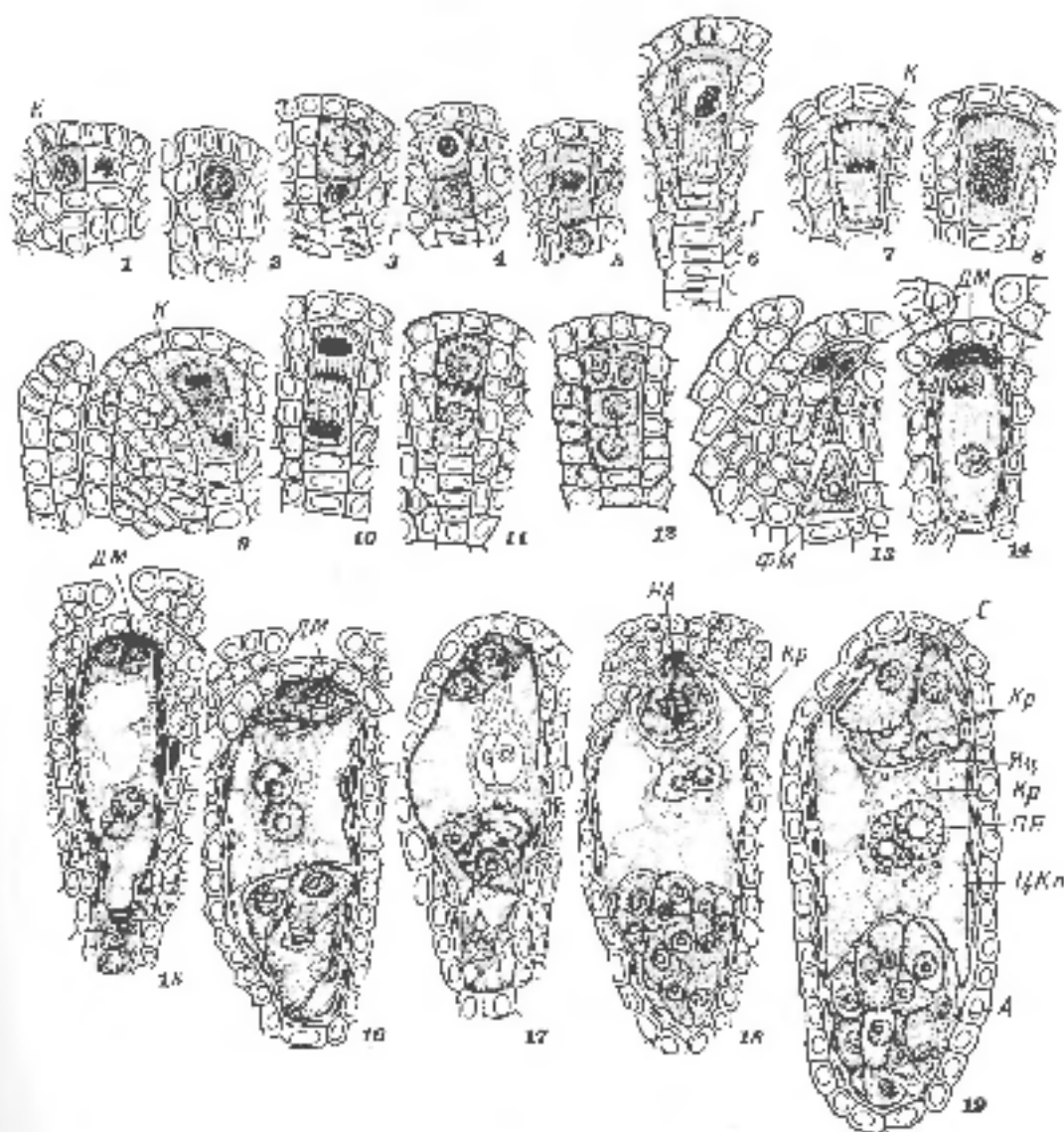


Рис. 37. Метастаркогенез и развитие зародышевого диска у планарии. (Из Баклановой, 1974).

1—5 — краевые клетки, 6 — мейосар, 7, 8 — прифиз 1 деления, 9 — анафиз 1 мейоза, 10 — телофиз 1 мейоза, 11 — ядра мейосар, 12 — ядра мейосар, 13 — функционально активный мейосар, 14 — 2-ядерный зародышевый диск, 15 — 4-ядерный зародышевый диск, 16 — формирующийся 7-клеточный 8-ядерный зародышевый диск, 17, 18 — созревание зародышевого диска, А — анализ, Г — ганглий, ДМ — дегенерирующий мейосар, К — клетка, Кр — клетка, ДКА — двухклеточная клетка, Кц — клетка, Яц — ядро, ПЯ — пояс, ЦК — центр, ФМ — функционально активный мейосар, ДКА — двухклеточная клетка, Кц — клетка.

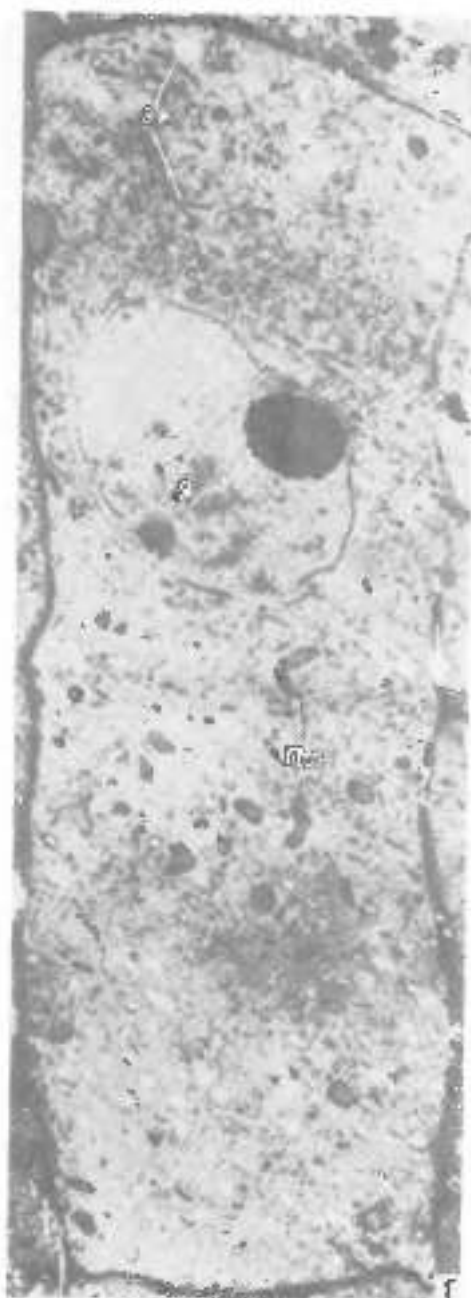
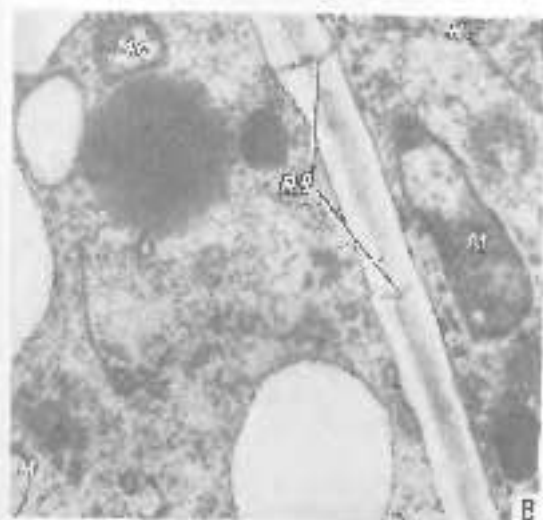
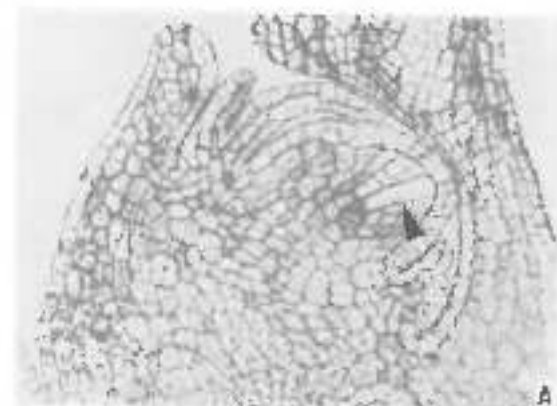


Рис. 36. Мейоспоридии кукурузы и их строение. (По Киселю, 1979, в том.) А — СМ, Б — ФМ, В, Г — Т-М.

А — тельца ядра с мейоспоридиями (баранки), Б — флуоресценция в клетках и цитоплазме мейоспоридии (х 720). В — клеточная стенка мейоспоридии и хламидомы ее части, ядра плазмодесмы (х 51500). Г — продольный срез мейоспоридии, иллюстрирующий его плазмодесму (х 4000). М — митохондрия, Mc — микроцит, Pl — плазмодесма, BR — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения см. на рис. 33, 35.

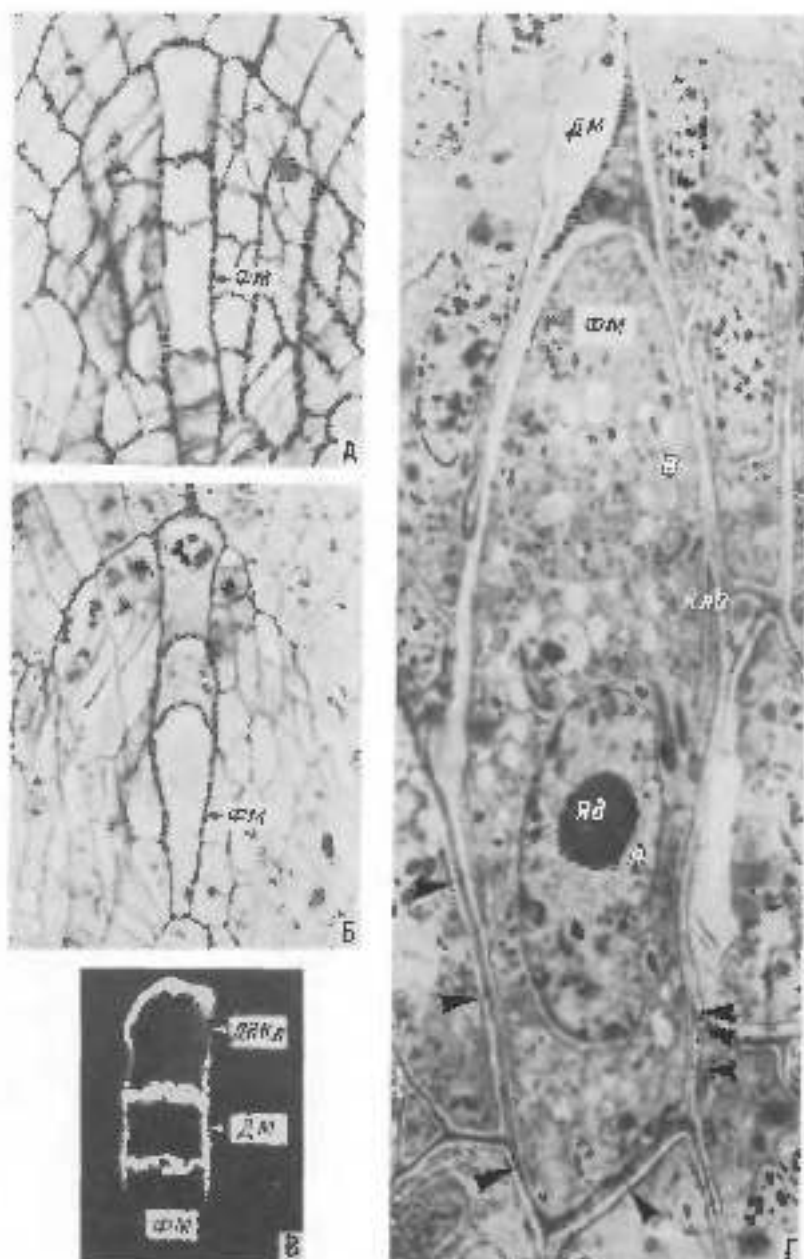


Рис. 40. Гряды меристем кукурузы. (По Риверу, 1976, в кн. [126].)

А — гряды меристем на растущем функционировавшем метаспоре (х 720), Б — гряды меристем на растущем функционировавшем метаспоре (х 675), В — функционировавшие меристемы в клеточной ткани не функционировавших метаспор, Г — функционировавшие меристемы в клеточной ткани не функционировавших метаспор (х 3150), Д — вакуоли, ДКЛ — «двухслойная клетка», ДМ — растущий меристема, КЛ — клеточная оболочка, ФМ — функционировавшая меристема, ЯД — ядро. Остальные обозначения как на рис. 38—39.

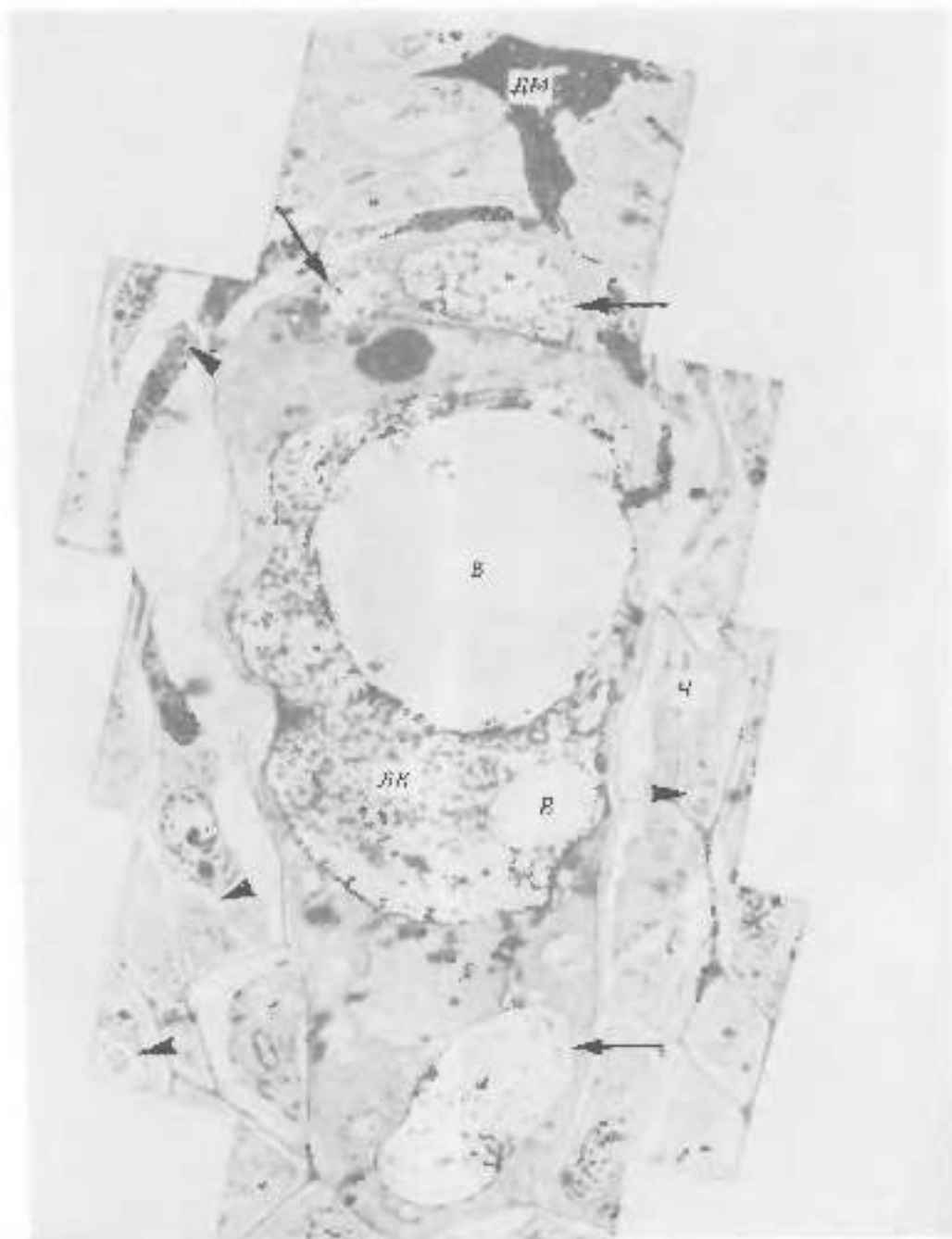


Рис. 42. Электронный микрофотограф эпидермиса кукурузы ($\times 27000$). (По Russel, 1979) ТЭМ.

Электронный микрофотограф эпидермиса кукурузы, живым препаратом не детабрированный, эпидермис, в центре которого расположен крупный вакуольный комплекс, образуется большой центральной вакуолью; вокруг вакуоли эпидермис (стрелки), и клеточный эпидермис, признаки старения, увеличивается число вакуолей (крупные стрелки) поглощает амарулоидный пигмент (сер. и жел. 33, 34). ДМ — темная масса. Обозначения как на рис. 33, 37, 40.

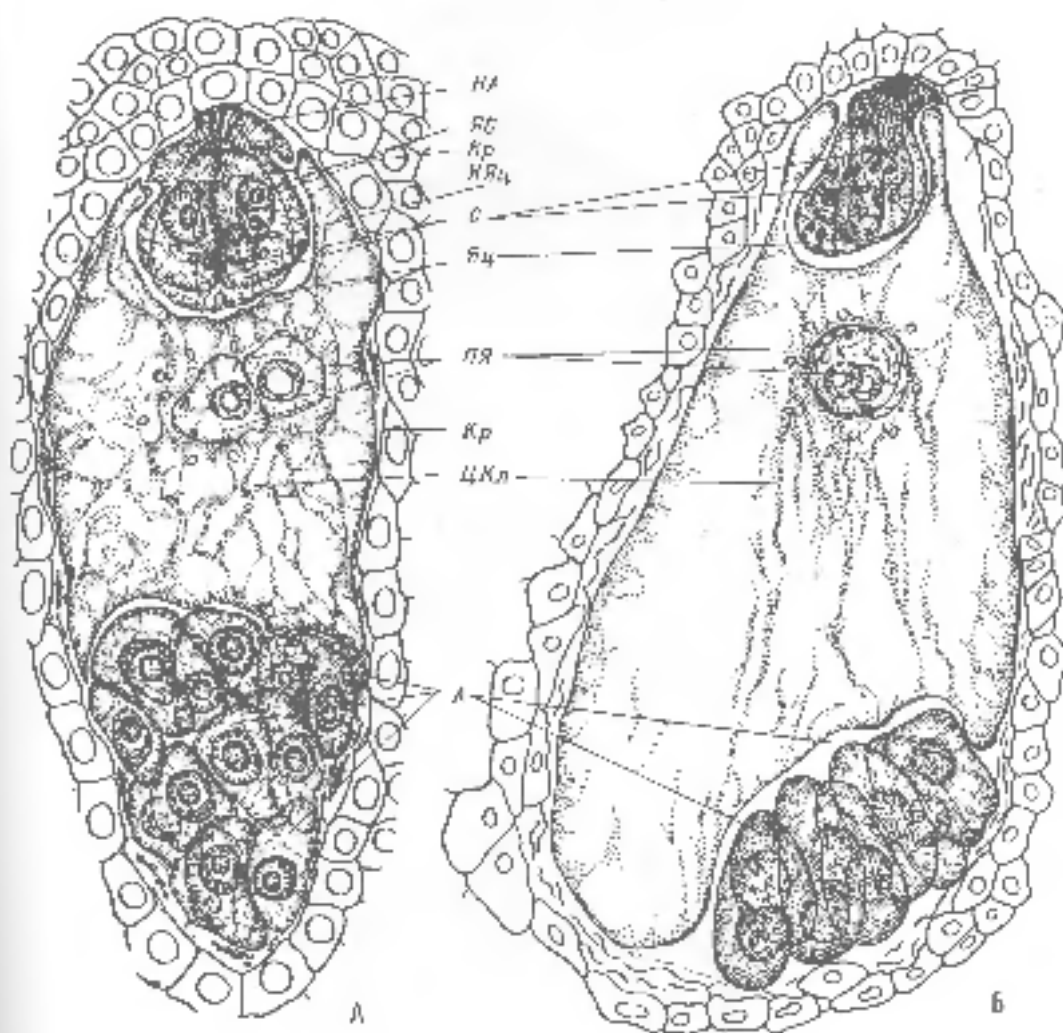


Рис. 43. Зародышевый мешок насекомых. (По Платоновой, 1974).

А — профаза I (Фельден), Б — метафаза I (Фельден). Описание см. на рис. 37, 38.

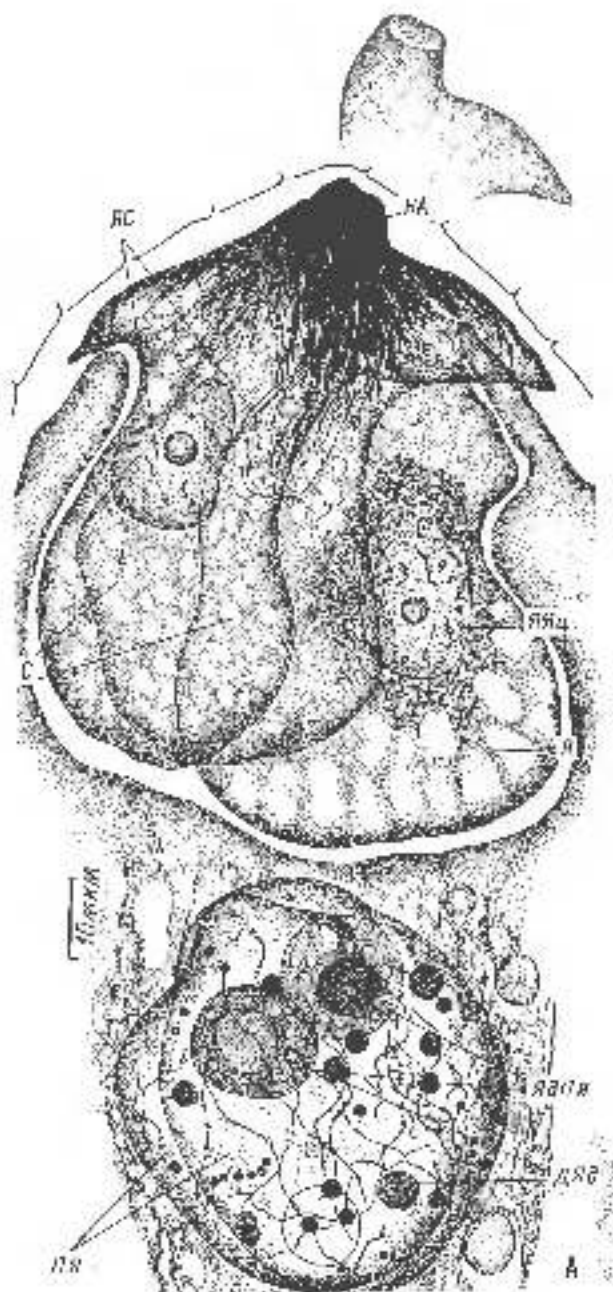


Рис. 44. Верхняя часть артеоэпидидимального мешка пчелы-носорога *Дулия* (*A*); 2 последовательных среза (аффас, окраска текаксидиник по Гейденхайну; профиль, по Фелдгену) (*B*, *B*) и срез в профиль (по Фелдгену, окраска лехтгрансом) (*Г*) (с Галляничой, 1974).

Видны янцевой аппарат и часть центральной клетки с полирибозой ядрами (на рисунке показан один из ядер). Клетка янцевой — часть верхней части эпидидимуса (янцевой и янцевой янцевой). *ДЯЯ* — дилатационные ядра, *ЯЯЦ* — янцевой янцевой янцевой. Остальные обозначения см. на рис. 37, 38.

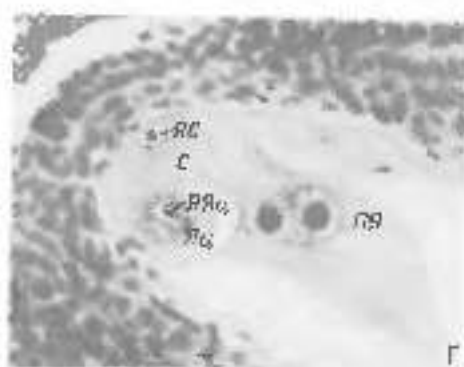
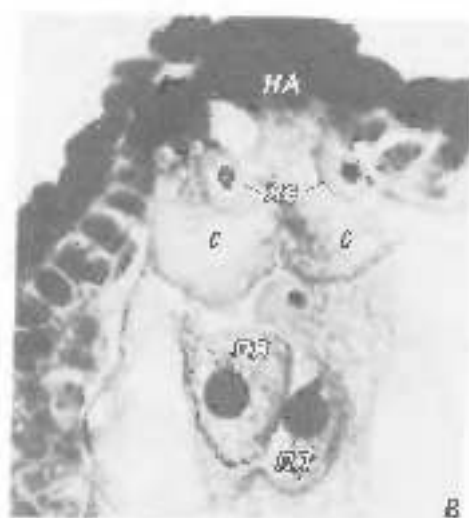
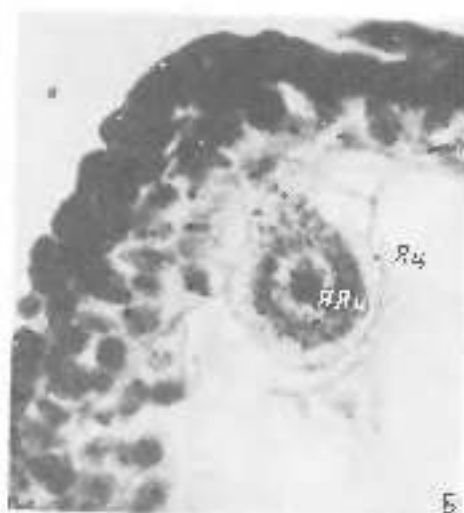


Рис. 44 (продолжение).

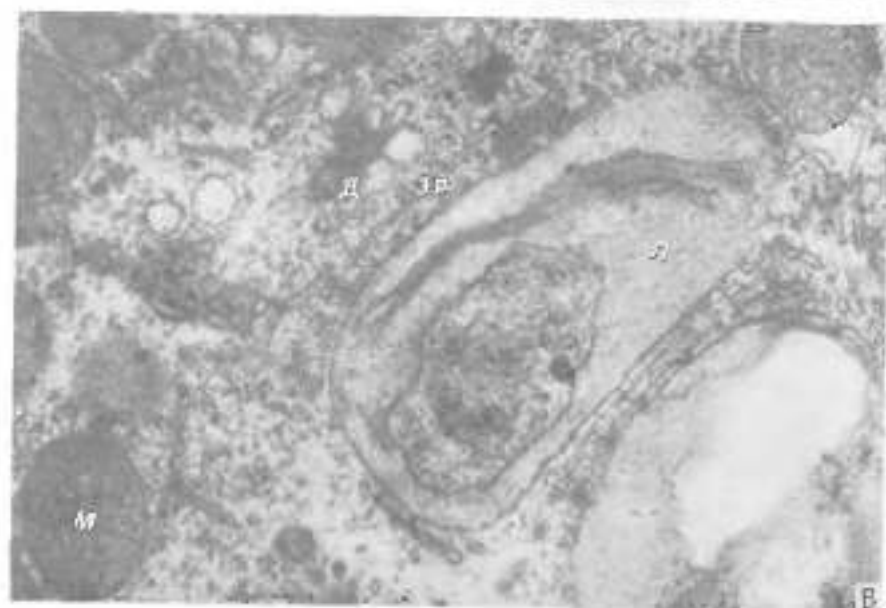
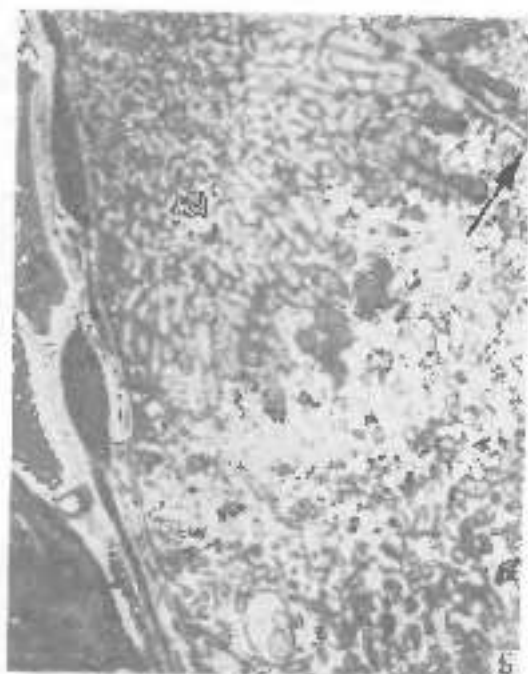
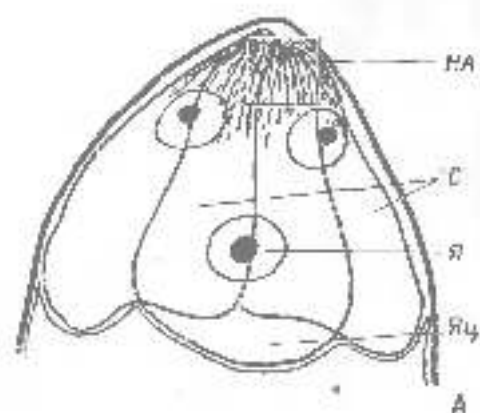


Рис. 25. Схема микрохирургической части зародышевого мешка эмбриона (А), начальной закладки и сформировавшегося кукурузы (Б — по Lilholt, Larson, 1966, с. 110; $\times 2700$) и участка гиподермиса эмбриона кукурузы около зарка (В) — по Кубицкому, 1972). ГЭМ.

Б — плазмалемма гиподермиса, обильно инкрустирована (маленькая стрелка); клеточная стенка, обильно для этой ткани (большая стрелка). Обозначения как на рис. 37, 39, 41.

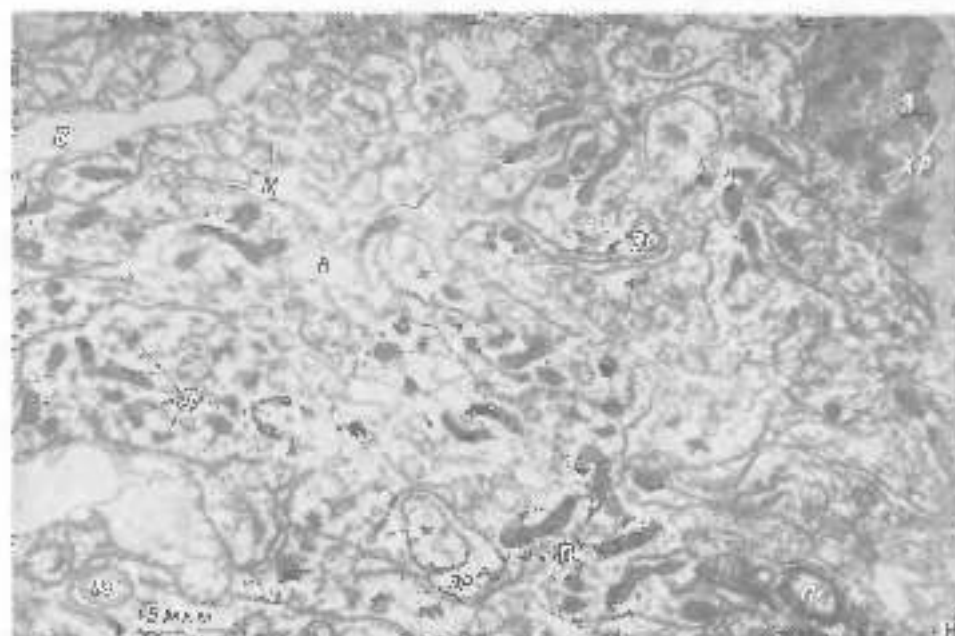
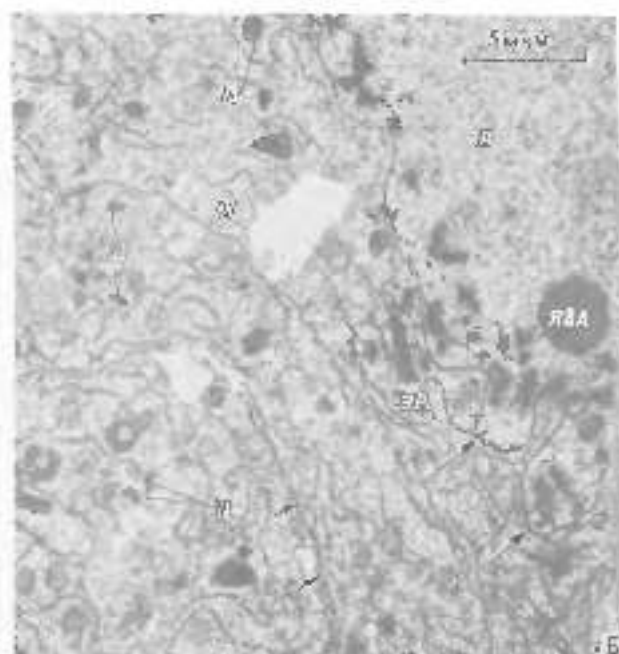
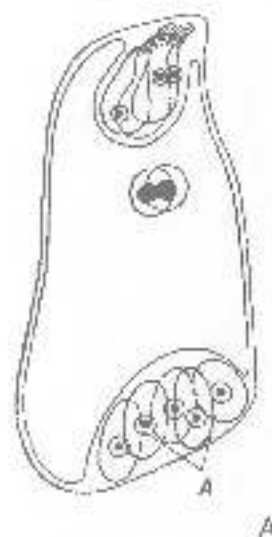


Рис. 46. Схема расположения «побой» в зародышевом канале пиховки (А) и участки срезов антиподальных клеток зародышевого мешка пиховки и гермы сетки после оплодотворения (Б, В).
(А) (Шмарова, Бельюба, Лавров), ТЭБ.

[illegible]

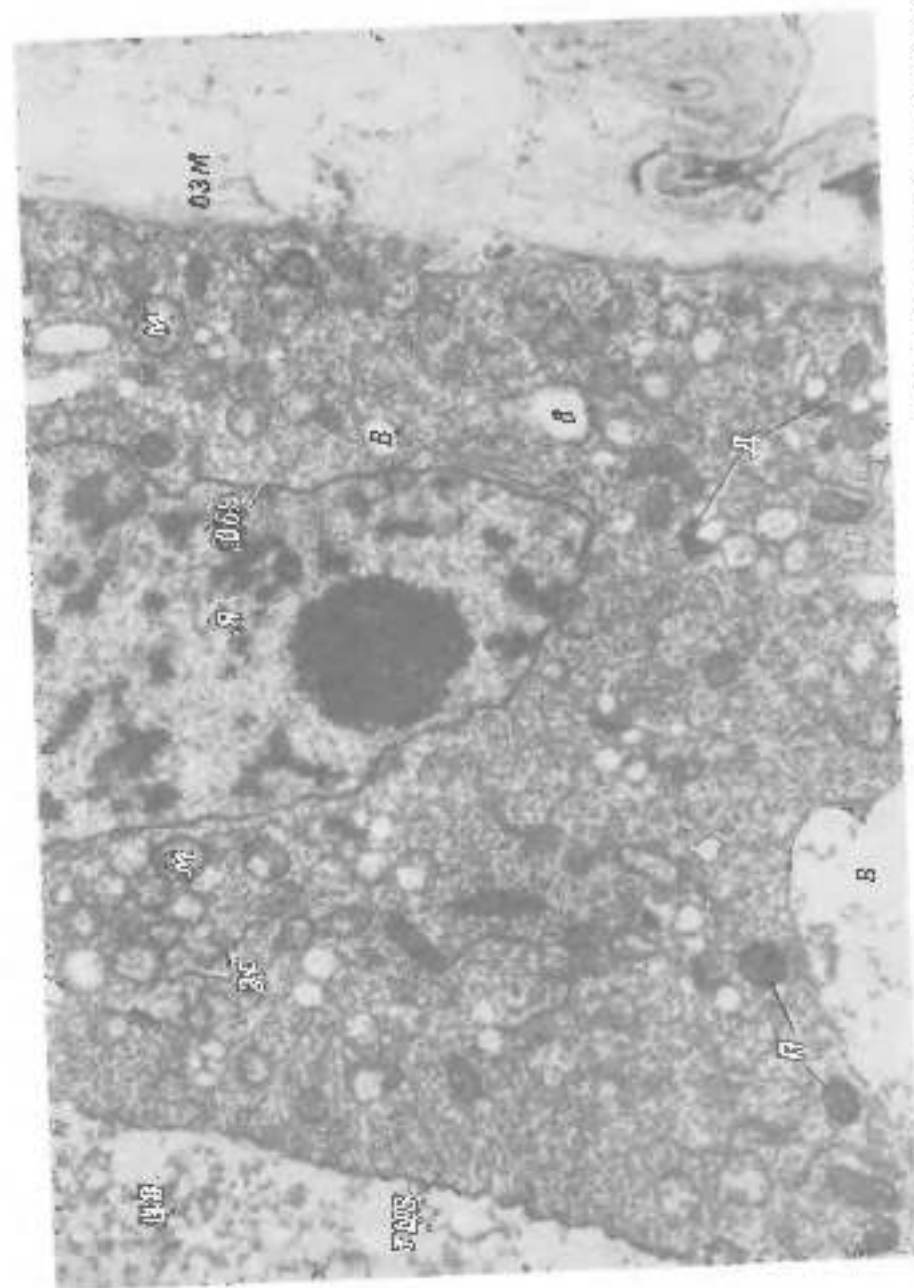


Рис. 47. Оболочка за 3-й и 4-й стадии дифференциации. По Шмидту, Келлер, Дентке, ТЭМ.
 ПП — плазматическая мембрана; М — митохондрия; В — вакуоля; Д — десмосомы; Г — аппарат Гольджи; ЦМ — цитоплазма; А — ядро; Б — центриоль.



Рис. 48. Последовательные фазы цветения и опыления у сиверды горной Даурии. (По Батминой, 1974).

А, Б — раскрытие цветков в средней части колоса, В, Г — раскрытие цветков в нижней части колоса, Д — раскрытие цветков в верхней части колоса, Е — раскрытие цветков в нижней части колоса, Ж — раскрытие цветков в верхней части колоса, З — раскрытие цветков в средней части колоса.



Рис. 46. *(Hypoducenidae)*

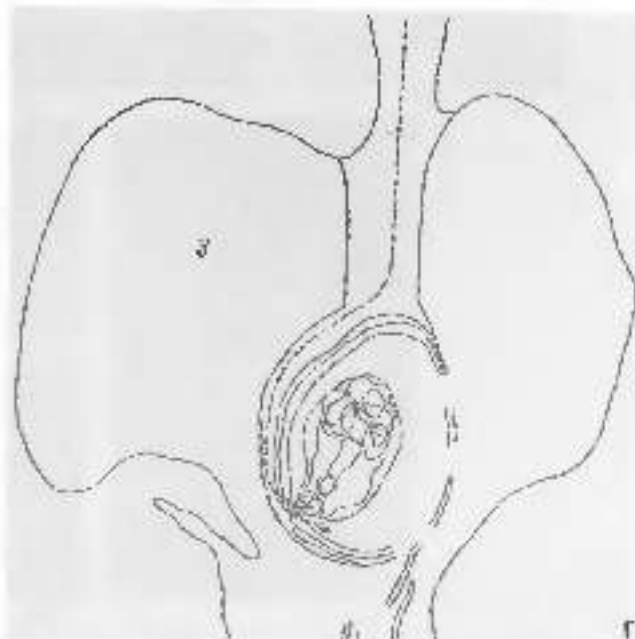
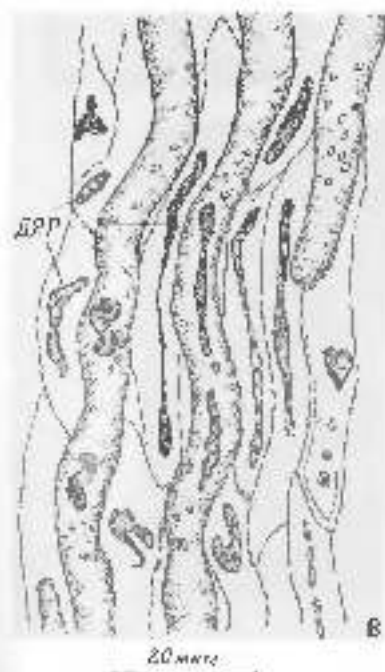
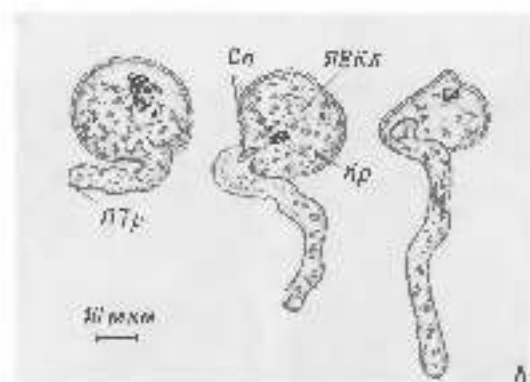


Рис. 49. Прорастание пыльников и рост пыльцевых трубок в тканях пестика (А—В — по Листинской, 1974; Д, Г—Е — по Фрунковой, 1971) и путь продвижения пыльцевых трубок в эмбрионах эндосперма (Г — по Батыгиной, 1974).

ПТР — дегидратированный эмбрион, проводящая ткань эндосперма, Э — эндосперм, КР — клетка, ПТр — пыльцевая трубка, Сп — спермид, ЯВКЛ — ядро вегетативной клетки.

Д

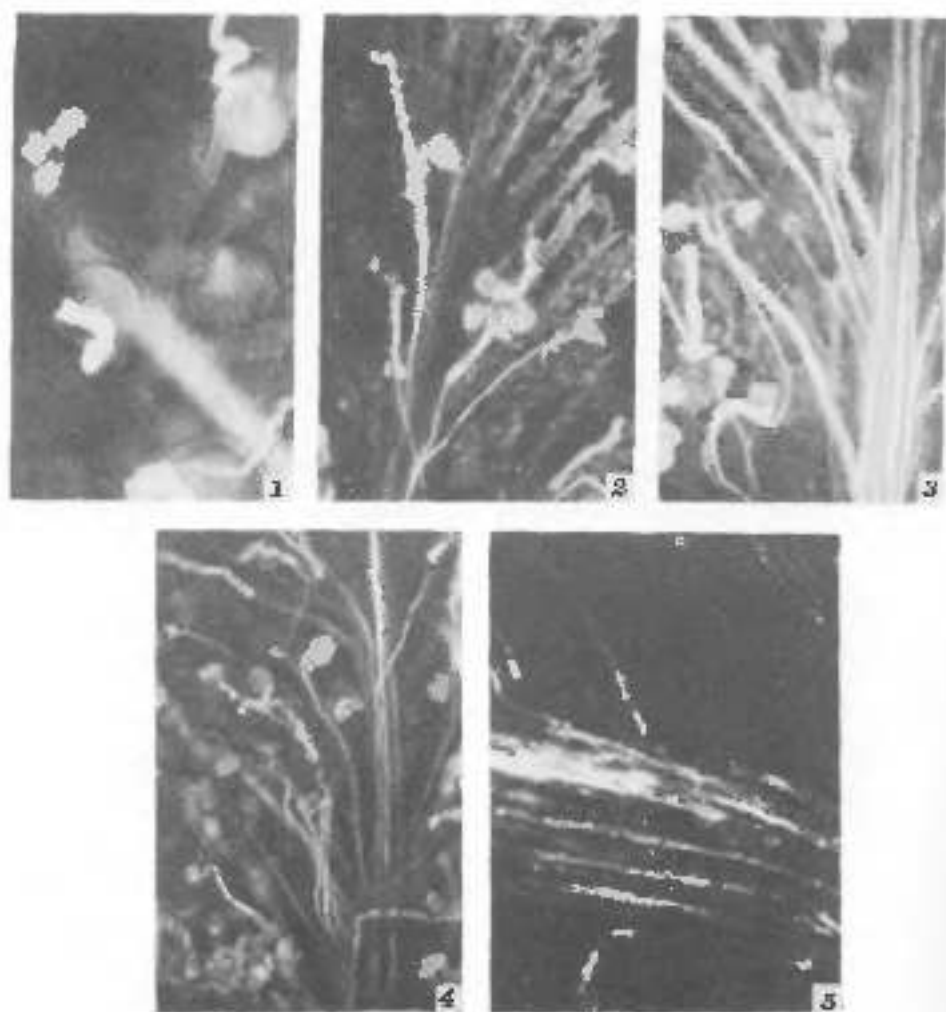


Рис. 46 (продолжение).

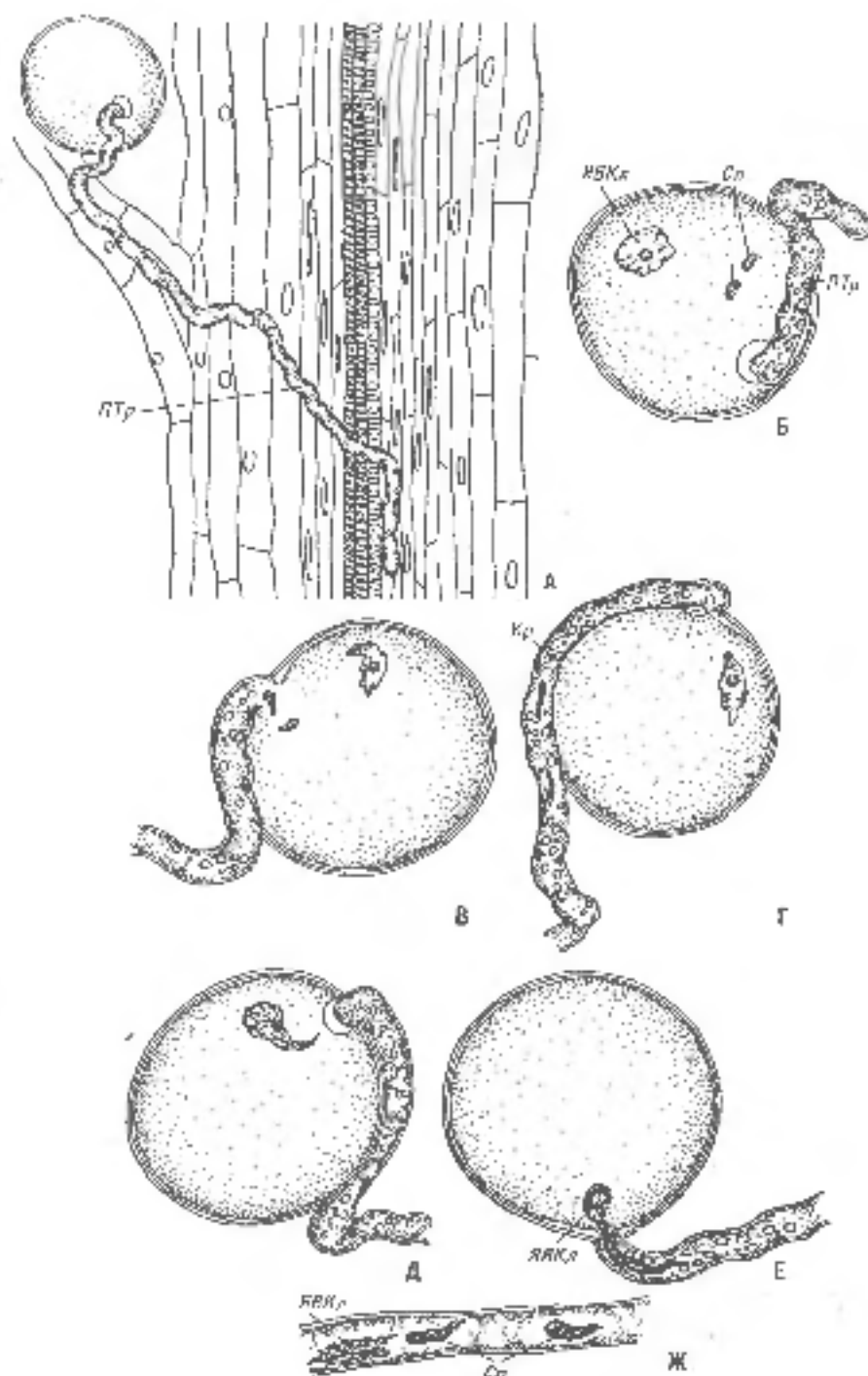
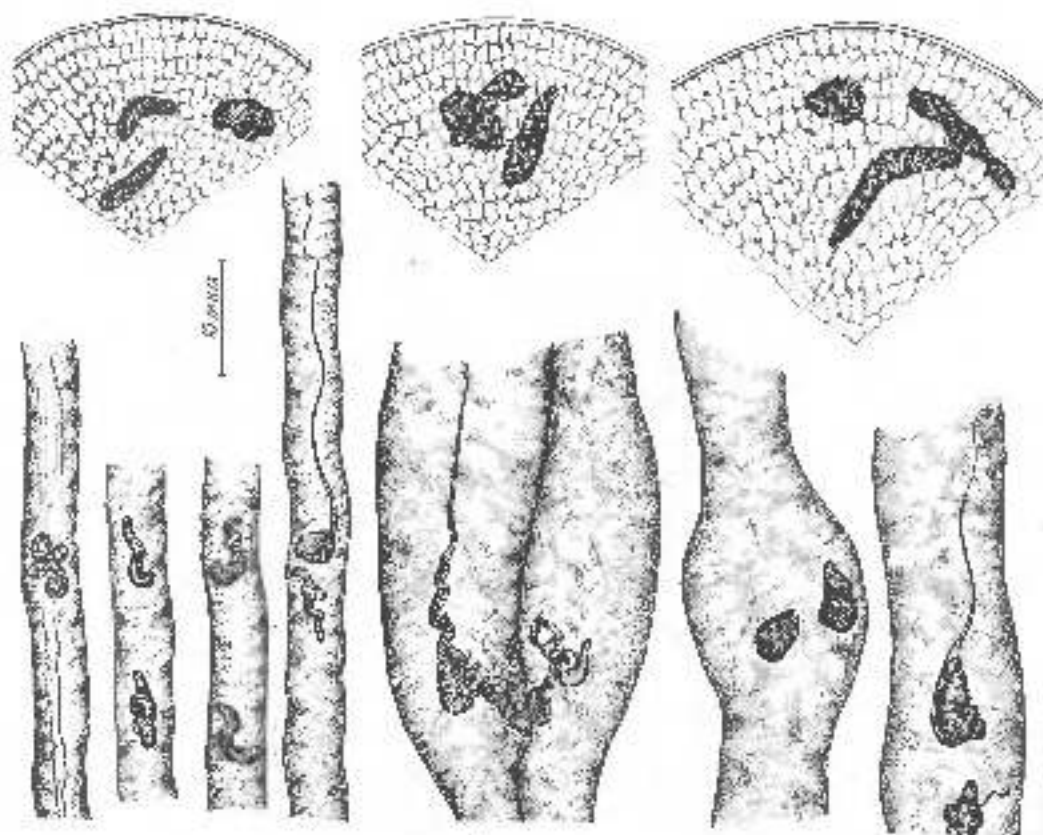


Рис. 50. Прорастание пыльцевого зерна и рост пыльцевой трубки кукурузы (А—Ж).
Обозначения как на рис. 49.

A



Б

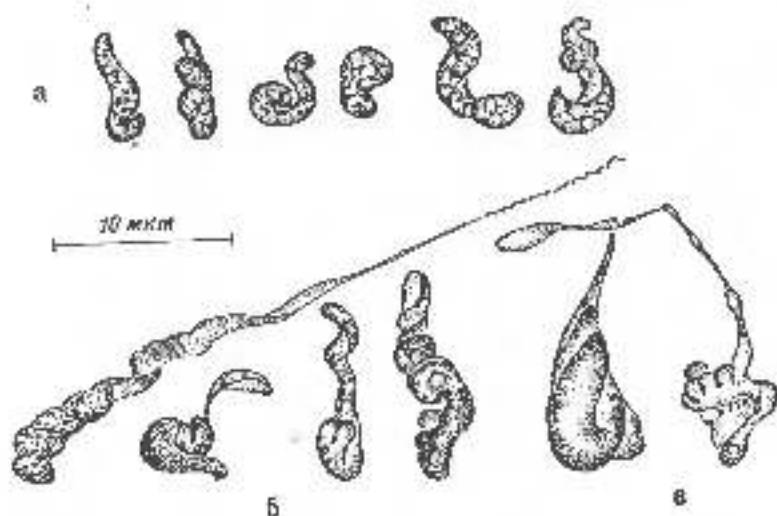


Рис. 51. Пыльцевые зерна (дни секторы), пыльцевые трубки (А) и сперматозоиды (Б) у различных видов пшеницы. (По Батыгиной, 1974, с изм.).

а — *Triticum polycosmum*, б — *T. dicosmum*, в — *T. aestivum* (По Фельгену, с подраской лихтерюж).

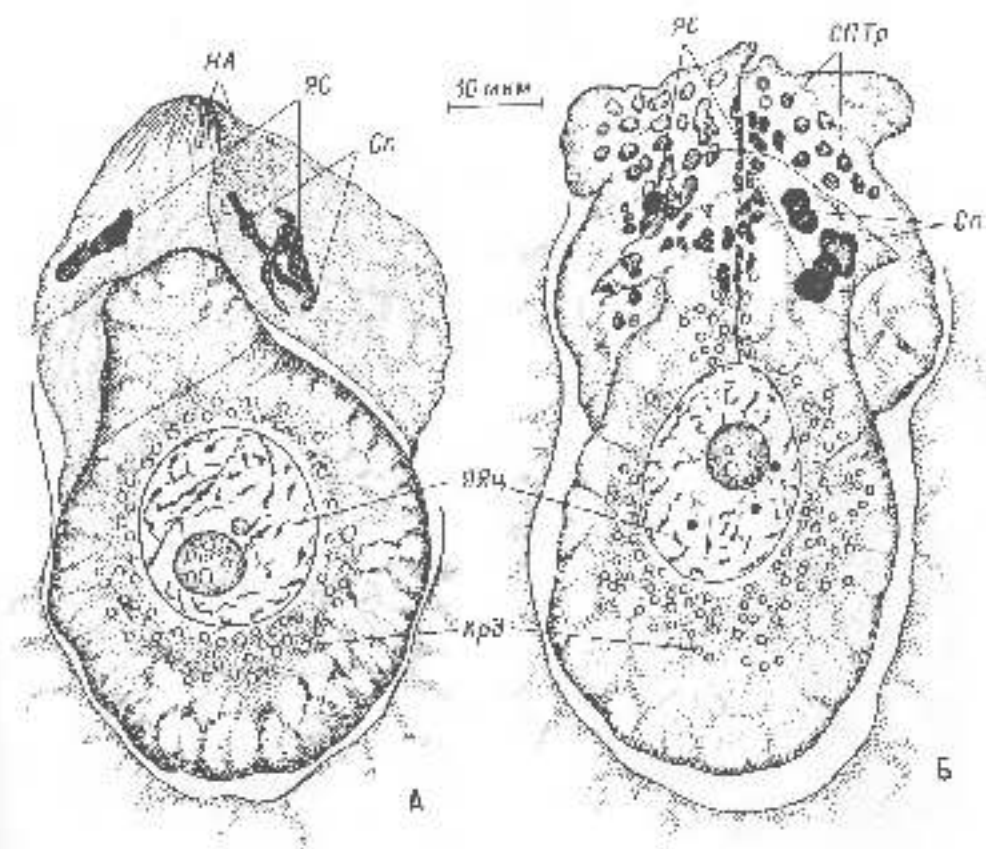


Рис. 162 Пищевой аппарат *Tribolium castaneum* через 20 мин после окисления. (По Батыкиной, 1974).

Обозначения: А — по Филлипсу, с подсказкой анатомом: виден слюнный аппарат, Б — по Мозинскому, поддерживается мышечной трубкой — к нему концы к слюнным железам. КрЗ — вентральный нерв, HA — слюнный аппарат, Сп — желудок, СпТр — содержимое желудочной трубки, ЯС — мидgut кишечника, ЯЯЧ — яичники.

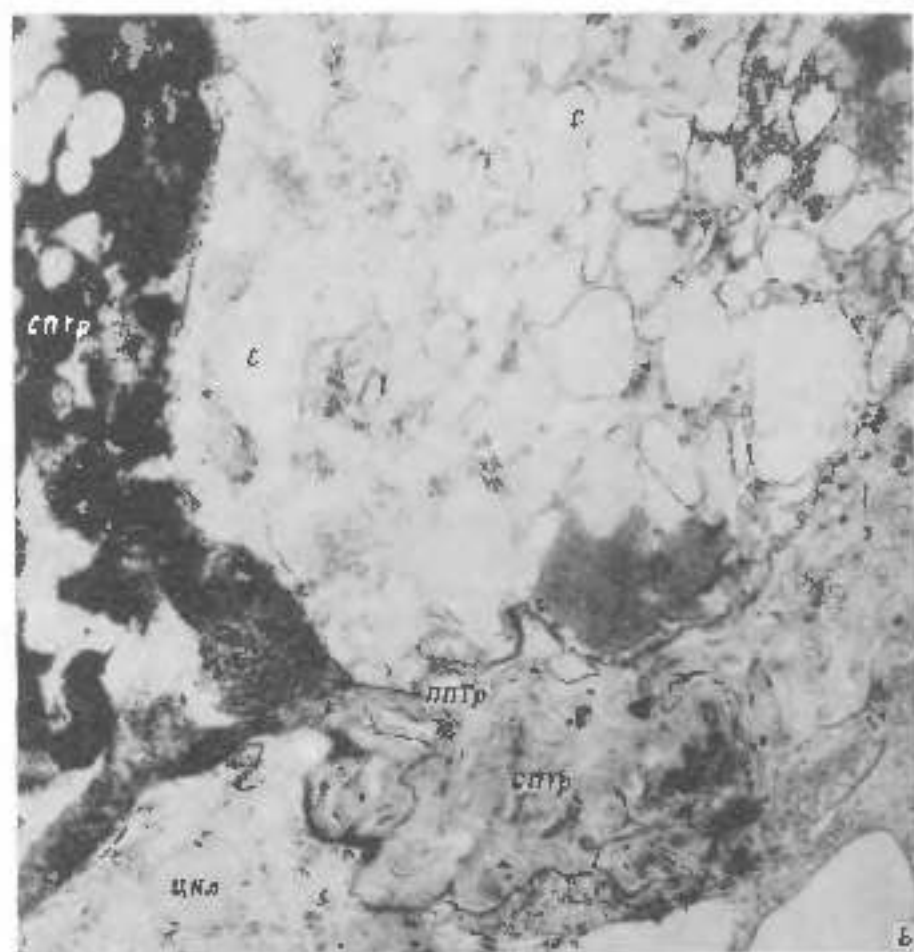
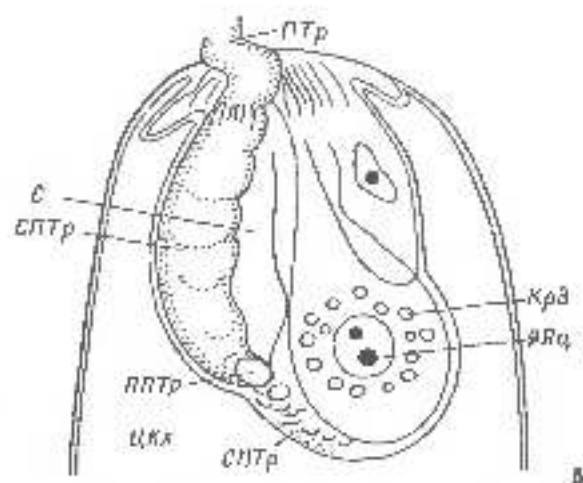


Рис. 59. Похождение пыльцевой трубки и изливание содержимого в зародышевый мешок кукурузы.
(А — по Коробовой, 1972; Б — по Чеботарю, 1972).

А — схема и Б — электронная микрофотография ($\times 80000$) микроплазминой части зародышевого мешка.
ППТр — периспермная пыльцевая трубка, ПТр — пыльцевая трубка, С — синергид, ЦКЛ — цилиндрическая клетка.
Остальные обозначения как на рис. 52.

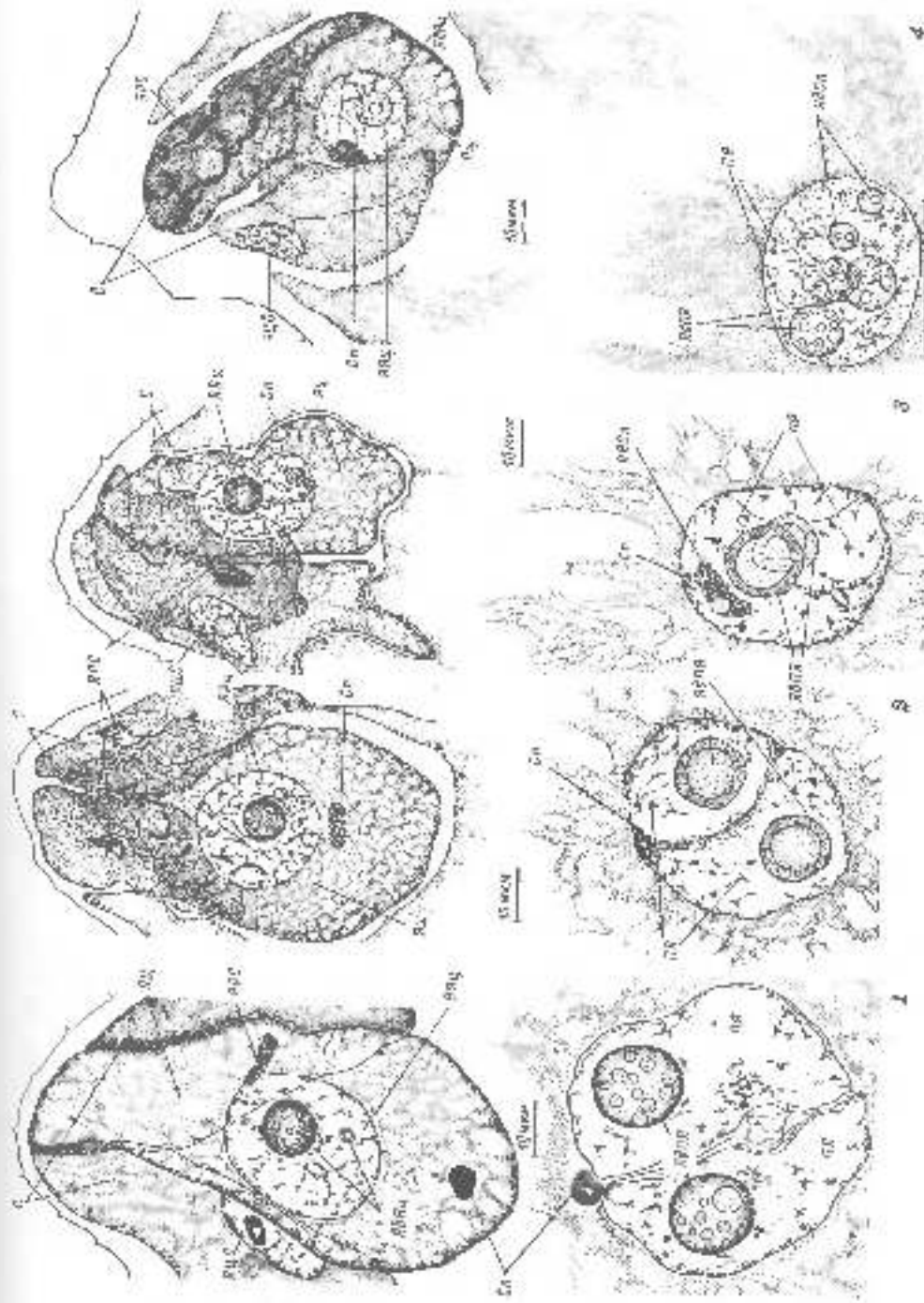
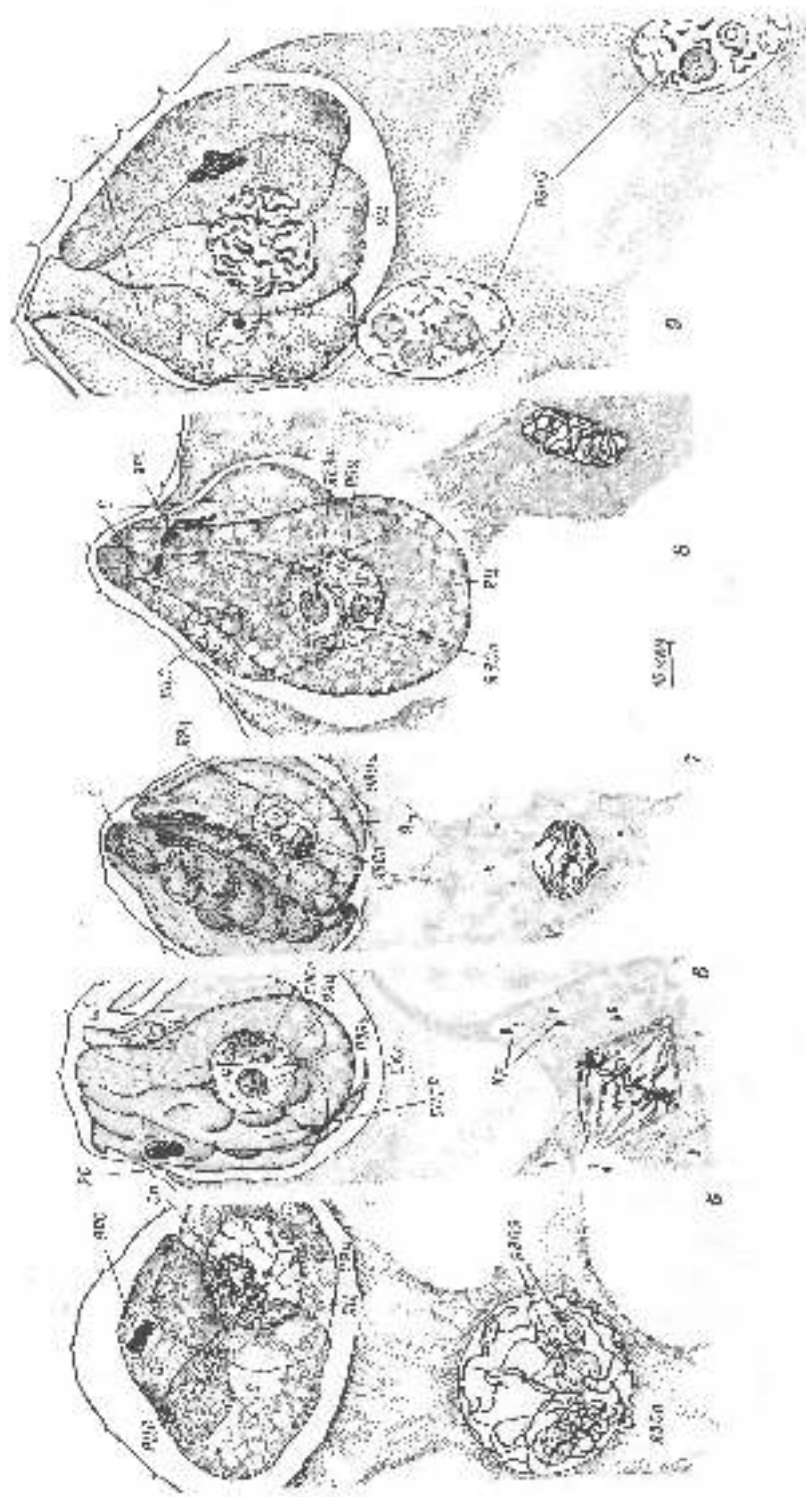


Рис. 54. Верхняя часть зародышевого мешка. (По Батогиней, 1974).



Снимки по фазам деления, происходящим между почками и в паренхиме, при развитии эмбриона, 1 — через 30 мин после оплодотворения, 2 — через 1 ч, 3 — 1,5 ч, 4 — 2 ч, 5 — 3 ч, 6 — 4 ч, 7 — 5 ч, 8 — 6 ч, 9 — 7 ч, 10 — 8 ч, 11 — 9 ч, 12 — 10 ч, 13 — 11 ч, 14 — 12 ч, 15 — 13 ч, 16 — 14 ч, 17 — 15 ч, 18 — 16 ч, 19 — 17 ч, 20 — 18 ч, 21 — 19 ч, 22 — 20 ч, 23 — 21 ч, 24 — 22 ч, 25 — 23 ч, 26 — 24 ч, 27 — 25 ч, 28 — 26 ч, 29 — 27 ч, 30 — 28 ч, 31 — 29 ч, 32 — 30 ч, 33 — 31 ч, 34 — 32 ч, 35 — 33 ч, 36 — 34 ч, 37 — 35 ч, 38 — 36 ч, 39 — 37 ч, 40 — 38 ч, 41 — 39 ч, 42 — 40 ч, 43 — 41 ч, 44 — 42 ч, 45 — 43 ч, 46 — 44 ч, 47 — 45 ч, 48 — 46 ч, 49 — 47 ч, 50 — 48 ч, 51 — 49 ч, 52 — 50 ч, 53 — 51 ч, 54 — 52 ч, 55 — 53 ч, 56 — 54 ч, 57 — 55 ч, 58 — 56 ч, 59 — 57 ч, 60 — 58 ч, 61 — 59 ч, 62 — 60 ч, 63 — 61 ч, 64 — 62 ч, 65 — 63 ч, 66 — 64 ч, 67 — 65 ч, 68 — 66 ч, 69 — 67 ч, 70 — 68 ч, 71 — 69 ч, 72 — 70 ч, 73 — 71 ч, 74 — 72 ч, 75 — 73 ч, 76 — 74 ч, 77 — 75 ч, 78 — 76 ч, 79 — 77 ч, 80 — 78 ч, 81 — 79 ч, 82 — 80 ч, 83 — 81 ч, 84 — 82 ч, 85 — 83 ч, 86 — 84 ч, 87 — 85 ч, 88 — 86 ч, 89 — 87 ч, 90 — 88 ч, 91 — 89 ч, 92 — 90 ч, 93 — 91 ч, 94 — 92 ч, 95 — 93 ч, 96 — 94 ч, 97 — 95 ч, 98 — 96 ч, 99 — 97 ч, 100 — 98 ч.

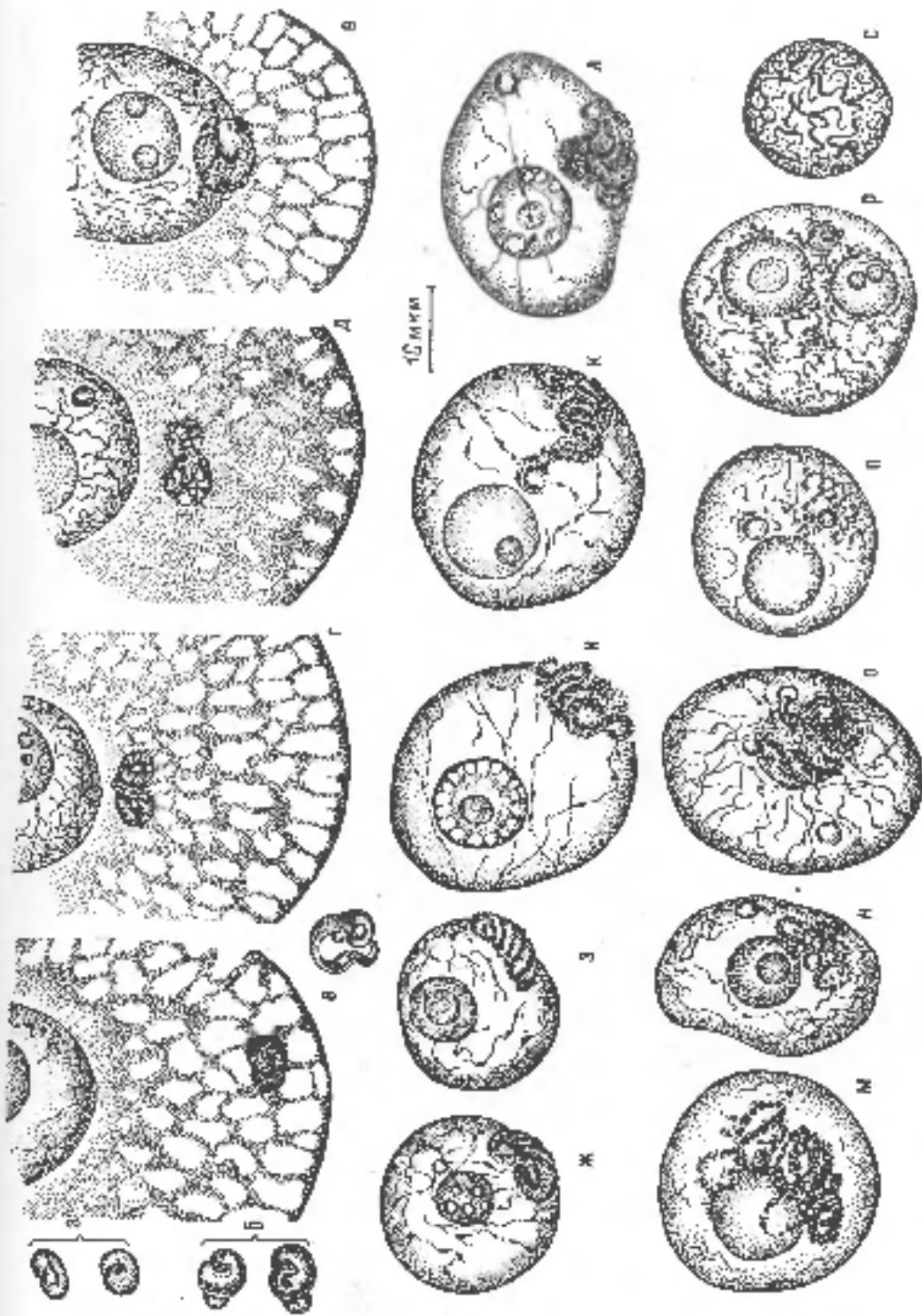


Рис. 55. Развитие ооцитов в яичнике. (По Брызгалов, 1974)

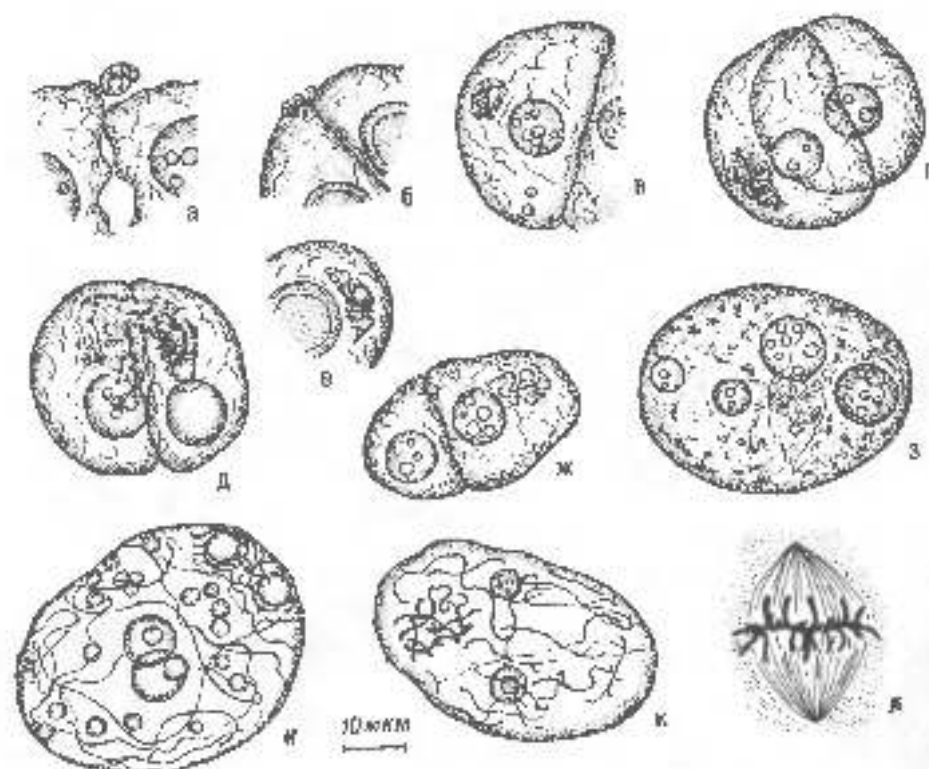


Рис. 56 (продолжение).

А - последовательные фазы изменения формы и структуры спермий от выхода из ядра и до полного сжатия в ядре и инваляции (приведены в том же последовательности): а - *T. obscurus*, спермий из сперматид, б - *T. pallidus*, спермий из сперматид, в - а - *T. pallidus*, спермий только в инваляции, ж - и - сжатие спермий с ядром яйцеклетки (ж, а, и, в, г, *T. pallidus*, и, а, а, в - *T. pallidus*, ж - *T. pallidus*), р - ядро клетки, *T. pallidus* и *T. pallidus*, с - спермий из сперматид *T. pallidus* (с. Фиделью, с. Фиделью и Фиделью); б - последовательные фазы изменения формы и структуры спермий от выхода из ядра центральной клетки до полного сжатия его с оболочкой: а - спермий только в инваляции, б - спермий из сперматид 2 полных ядер, в, г, ж - спермий обвивается с оболочкой, г - спермий обвивается сразу с оболочкой и полными ядрами, з - ядро ядерной клетки яйцеклетки в интерфазе, а, ж - спермий из сперматид, л - метафаза яйцеклетки (а - д, з - а - *T. pallidus*, с, ж, л - *T. pallidus*).

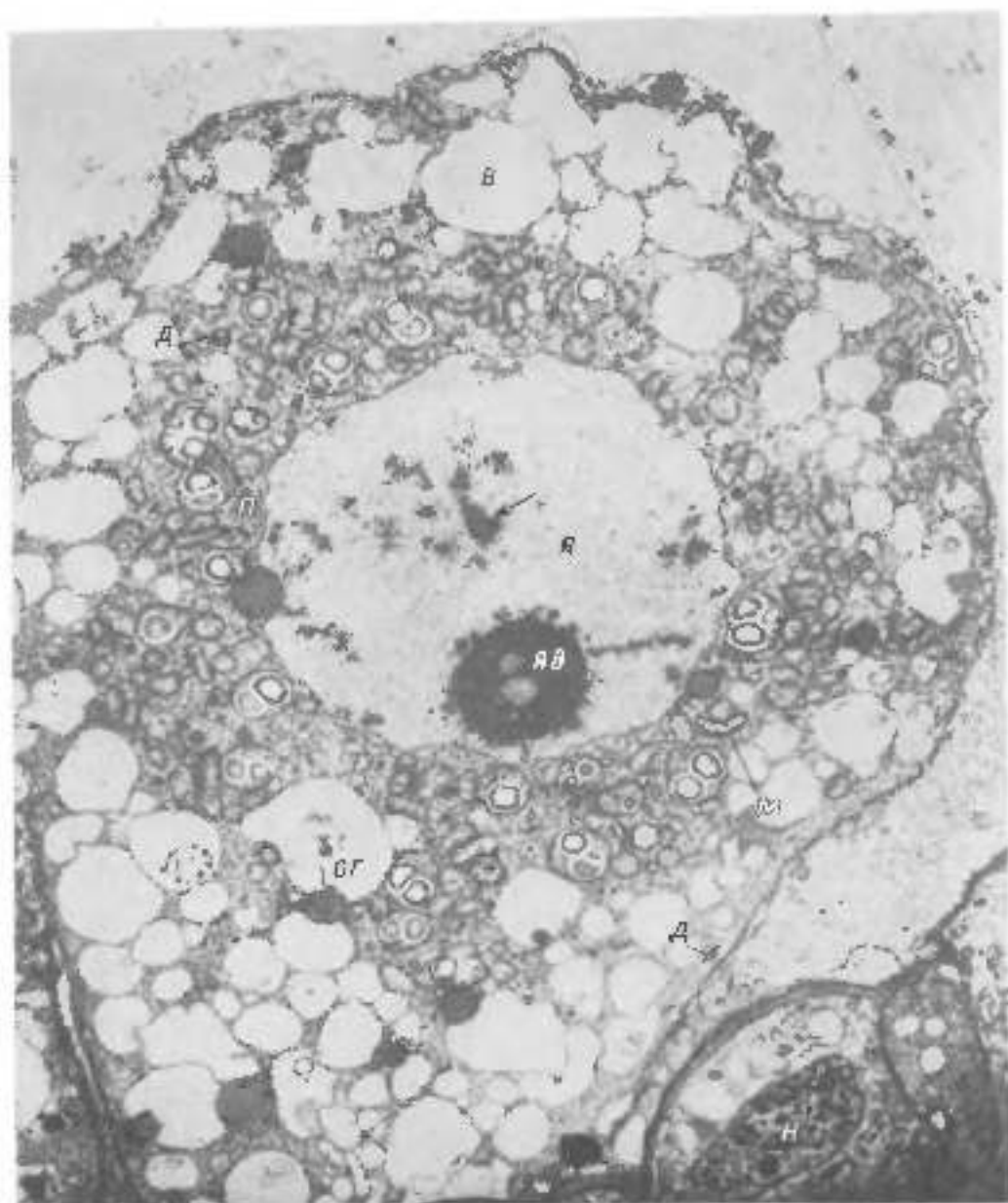


Рис. 56. Зародок ямса (52х70 мкм), окружения цитоплазмы центрального ядра и не закрепленного прилегающей (пласту) с нуклеолусом. (По Norstog, 1972). ТЭМ.

В — вакуоли (сосредоточены по периферии), Д — митохондрии (отмечена надлежащая структура), Я — нуклеолус, ЯВ — нуклеус, ВГ — пероксисомы (гликоген), П — пластиды (наблюдается жемчужная структура), Н — парочка 2 парашки (НВ, одна из них содержит структуру). 4х3300.

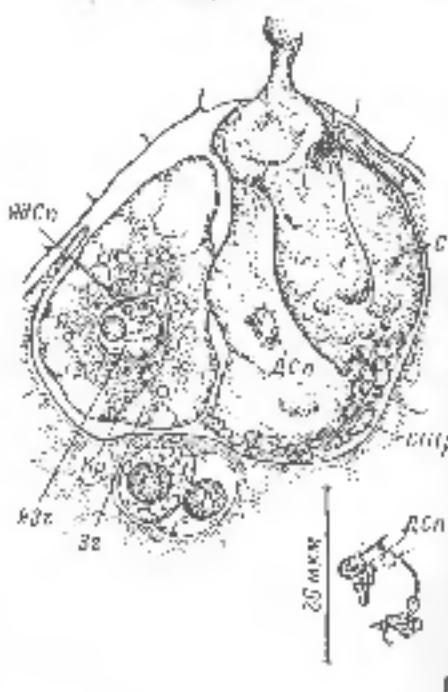
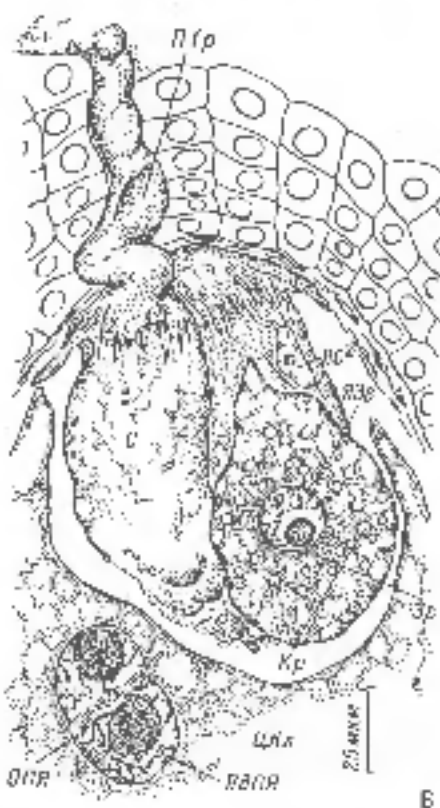
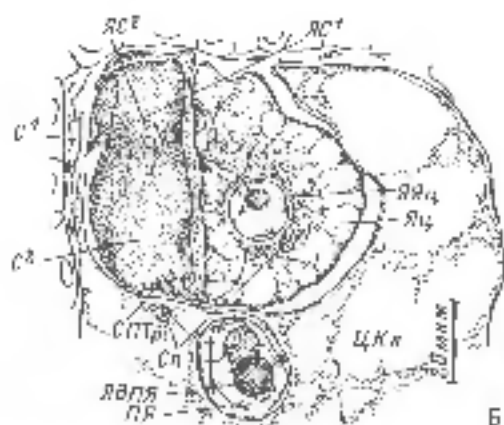
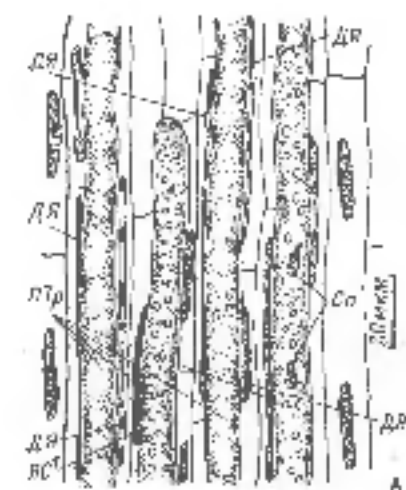


Рис. 57. Процесс выделения у пауков.
(По Коробову, 1982)

[illegible]

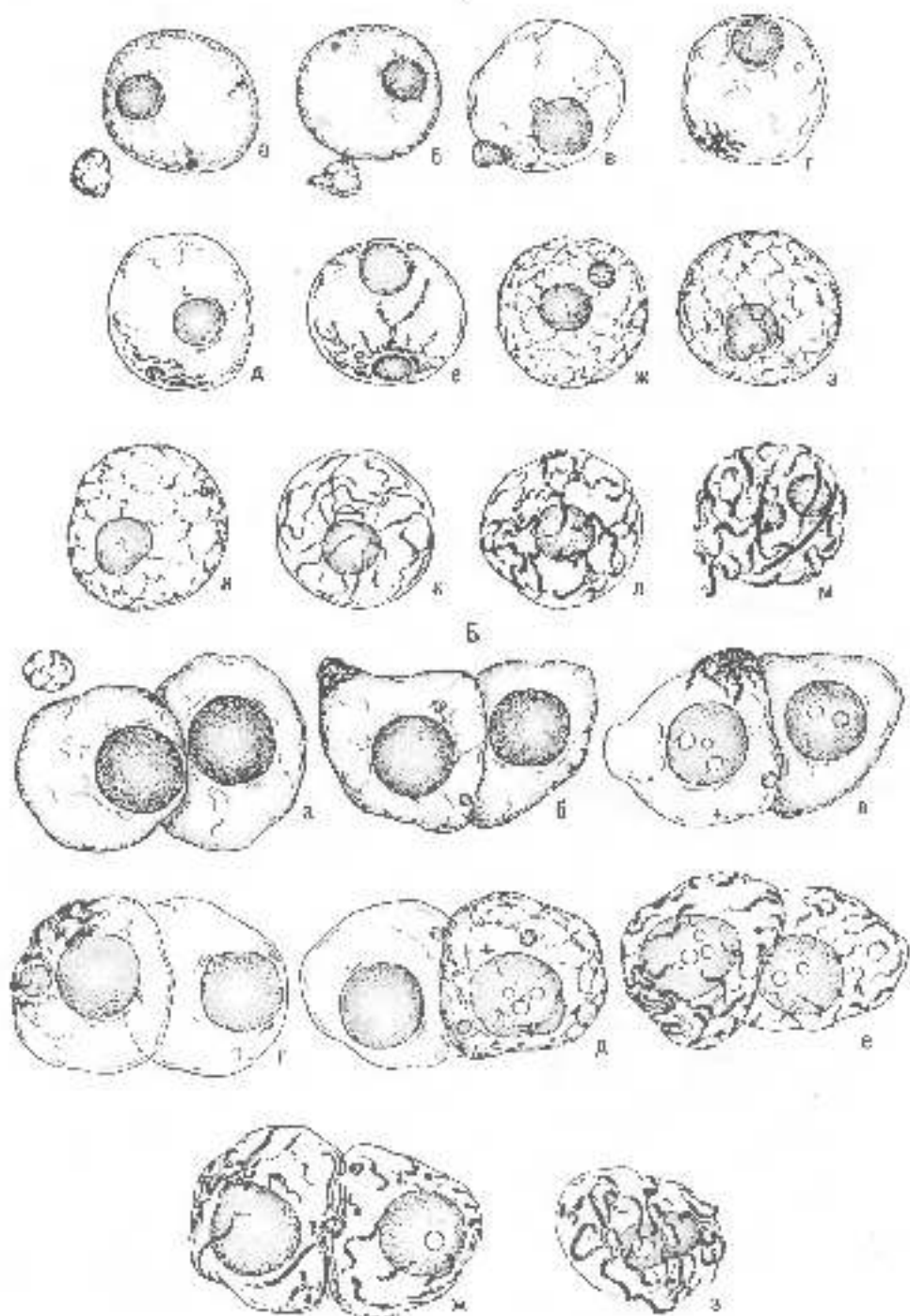


Рис. 58. Двойное оплодотворение у кукурузы. (По Коробковой, 1962).

А — последовательные фазы индивидуального развития структуры ядра и от эмбриона его в зародышевой мешок до полного слияния с ядром яйцеклетки (а — м — объединение ядра сперматозоида с ядром яйцеклетки, к — л — профазы деления ядра оплодотворенной яйцеклетки); Б — последовательные фазы развития структуры сперматозоида от широкой его к ядру центральной клетки до полного слияния с оплодотворенным ядром (а — д — «обратное» деление ядра сперматозоида с ядром на два ядра, е — ж — профазы деления ядра зачатка эндосперма).

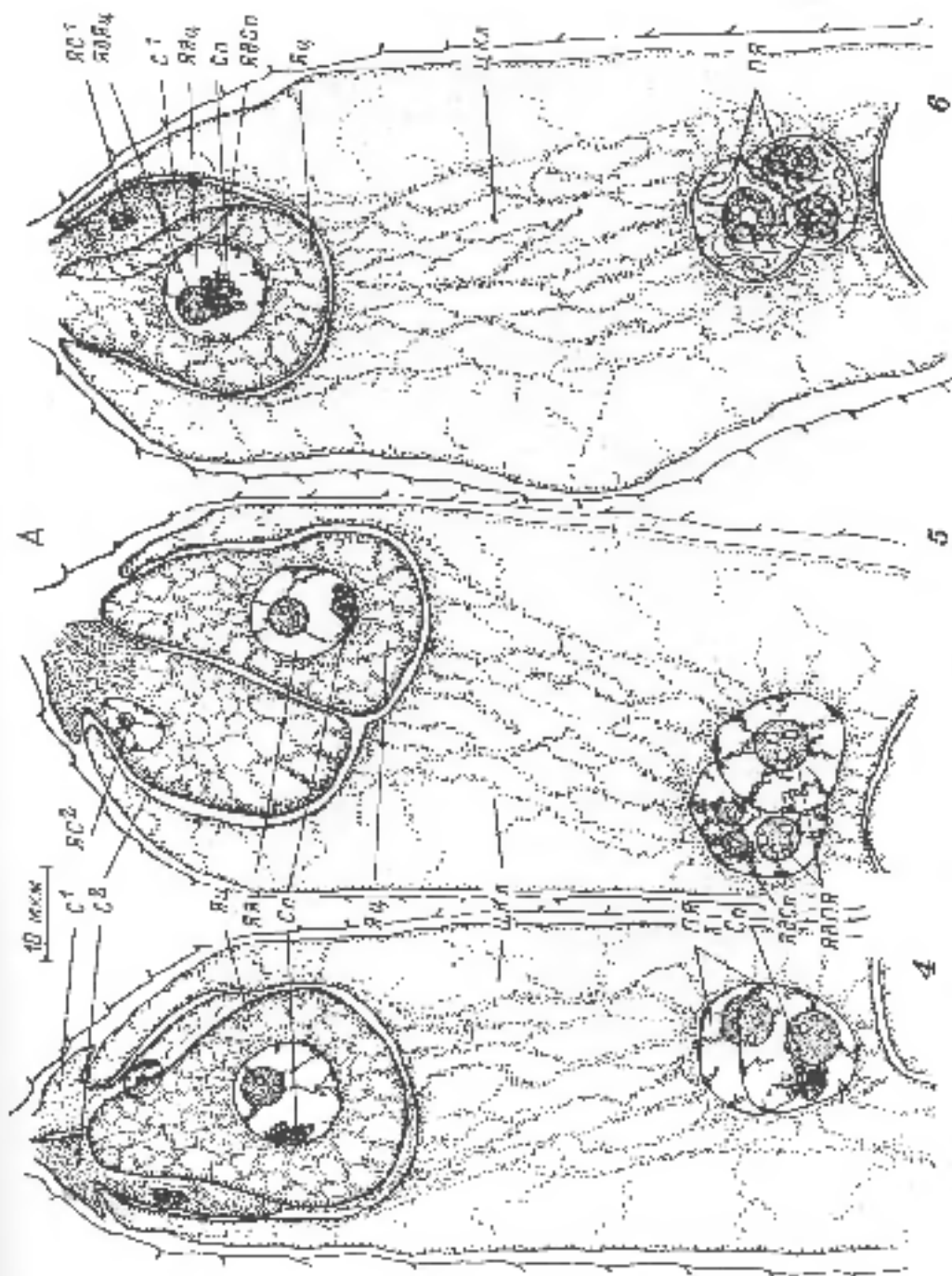


Рис. 59 (продолжение).

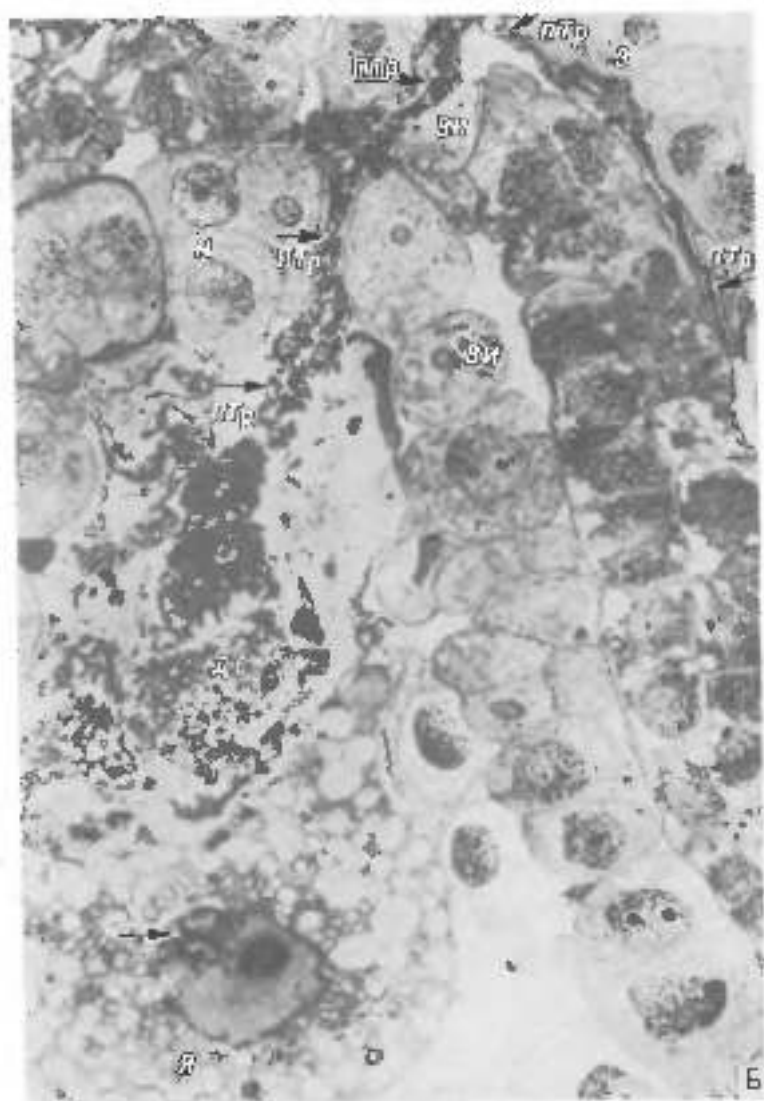


Рис. 59 (продолжение).



Рис. 10 (продолжение).

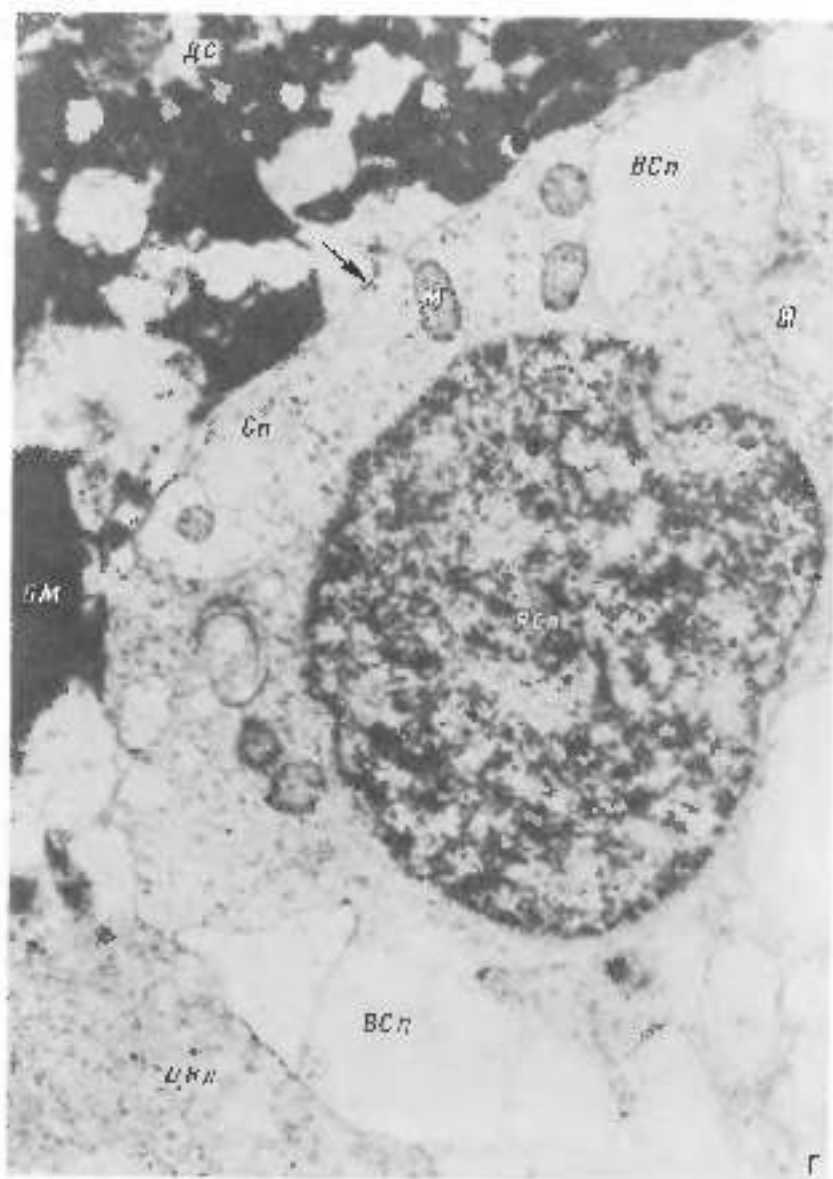


Рис. 66 (продолжение).

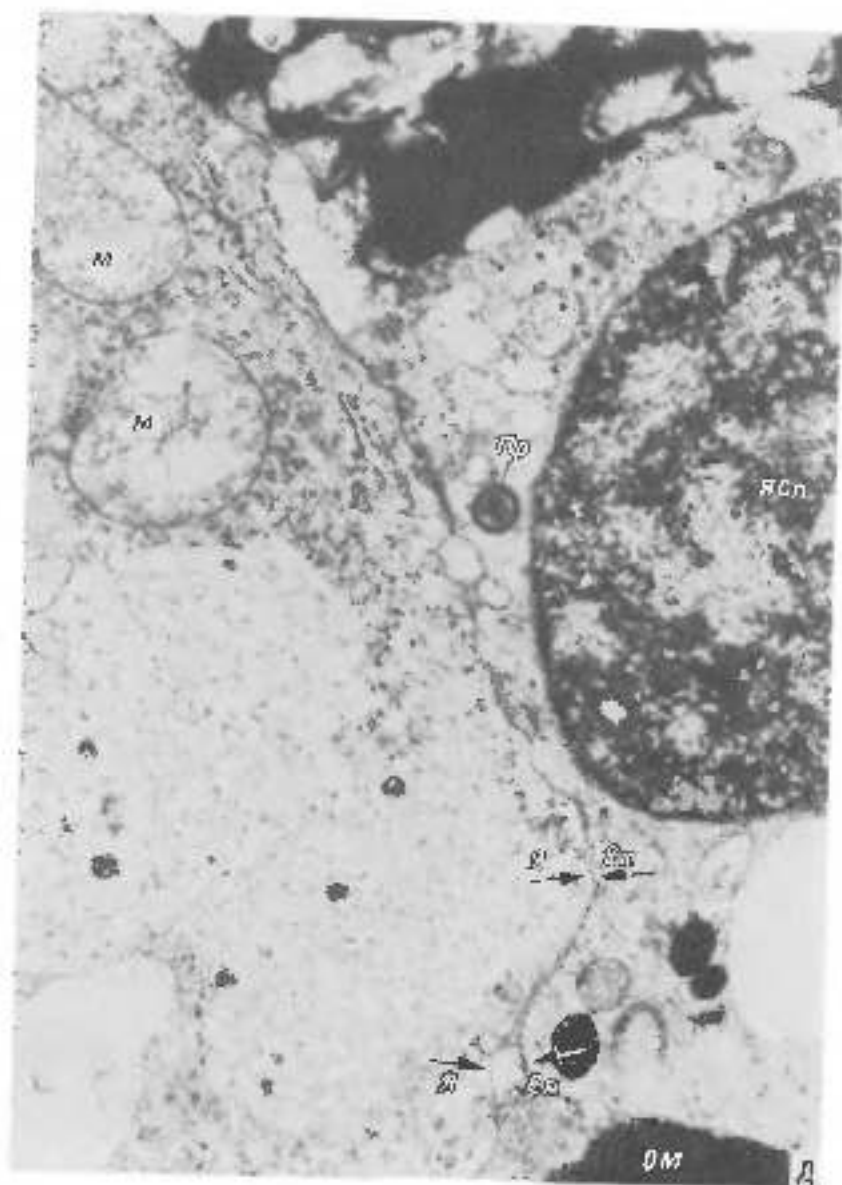


Рис. 99 (продолжение).

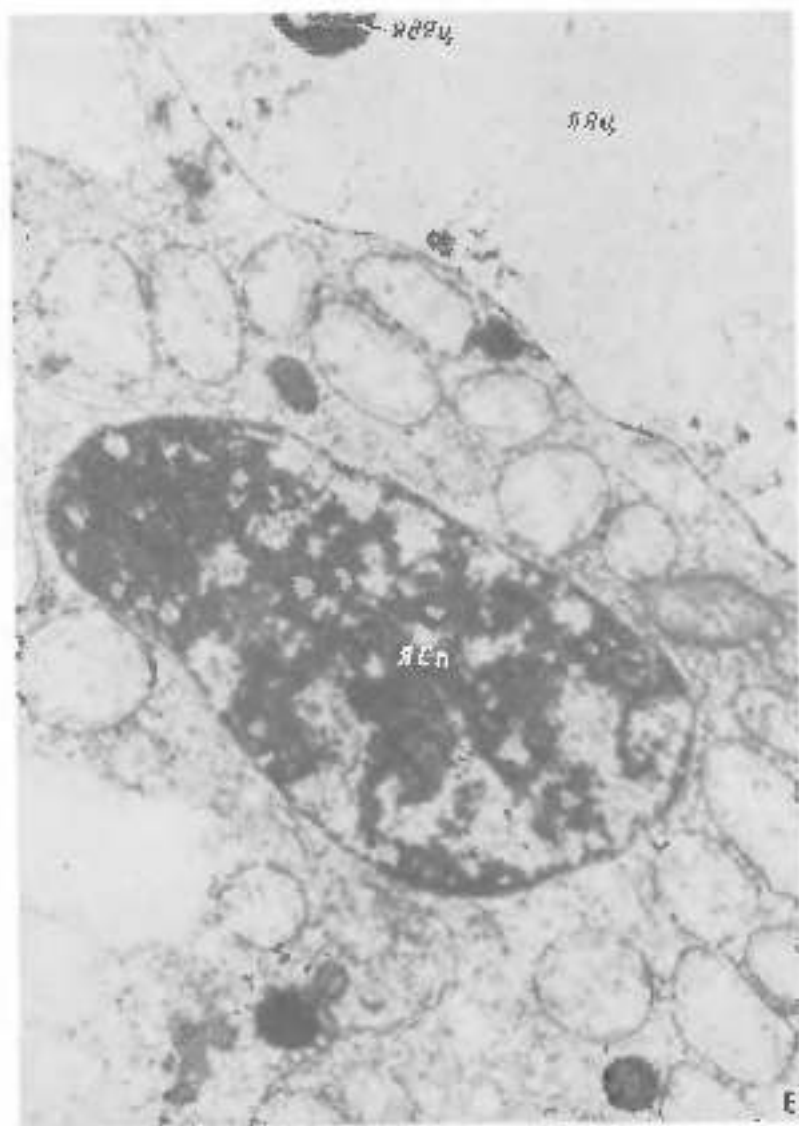


Рис. 59 (продолжение)

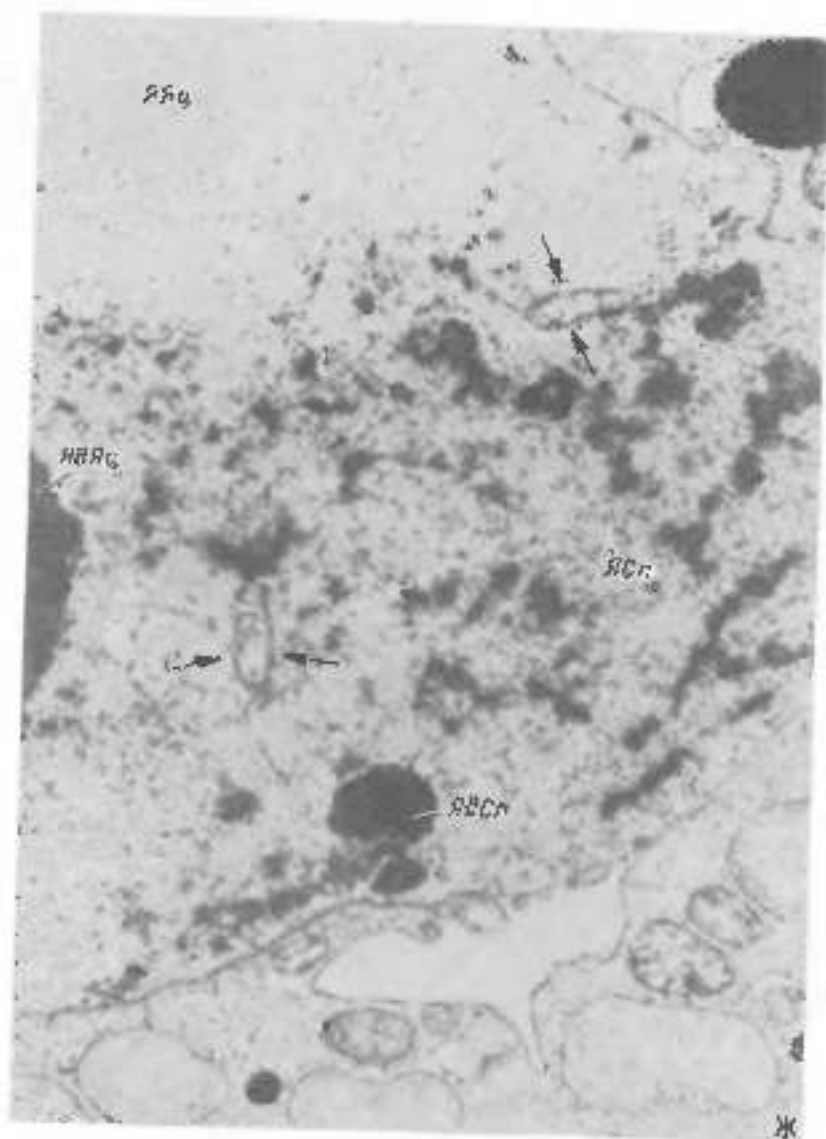


Рис 59 (продолжение).

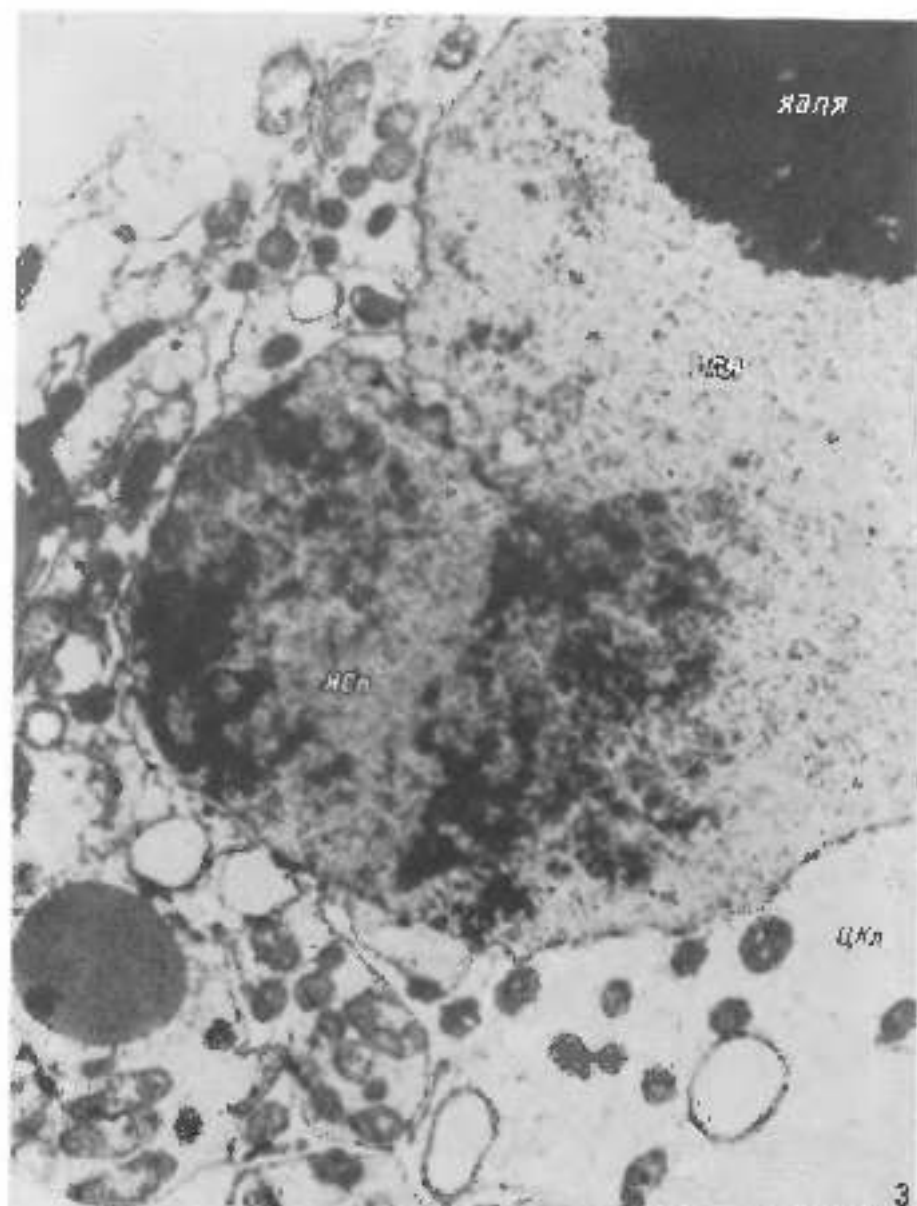


Рис. 5b (продолжение).

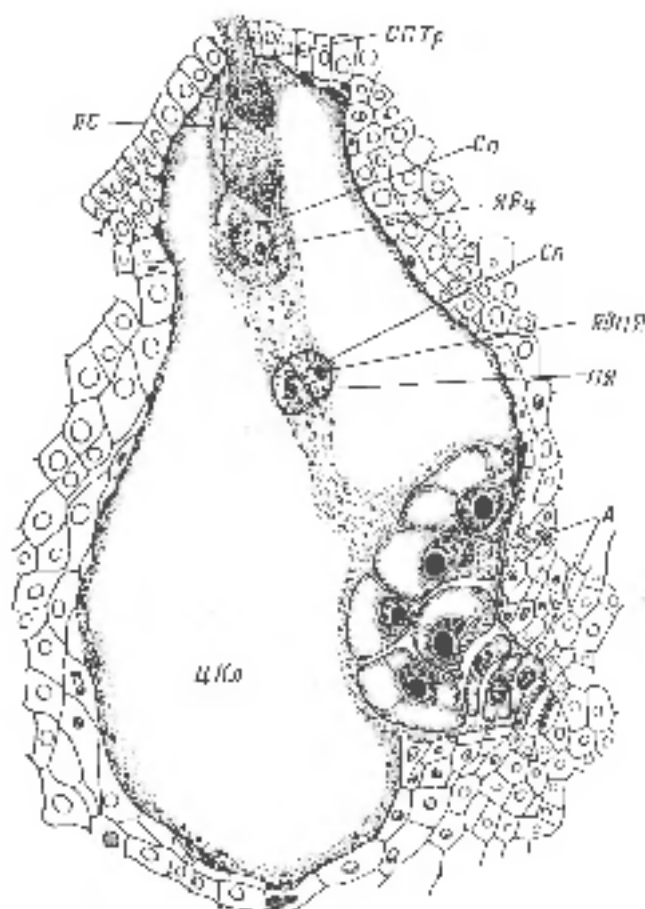


Рис. 60. Двойное оксидирование у ркп. (По Мешкович, Чиботарю, 1966).

А — антиклин. Обозначения как на рис. 54, 57.

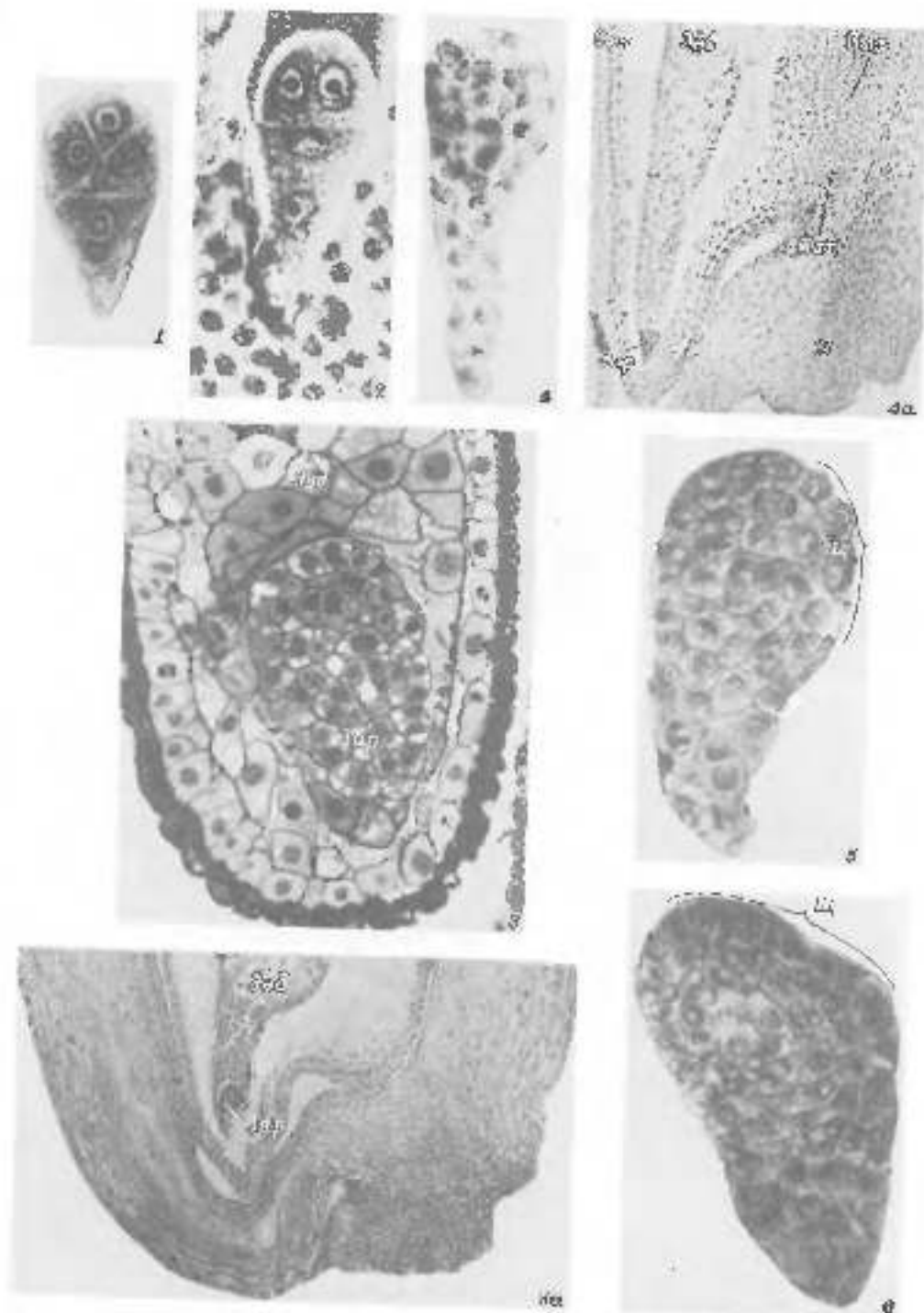
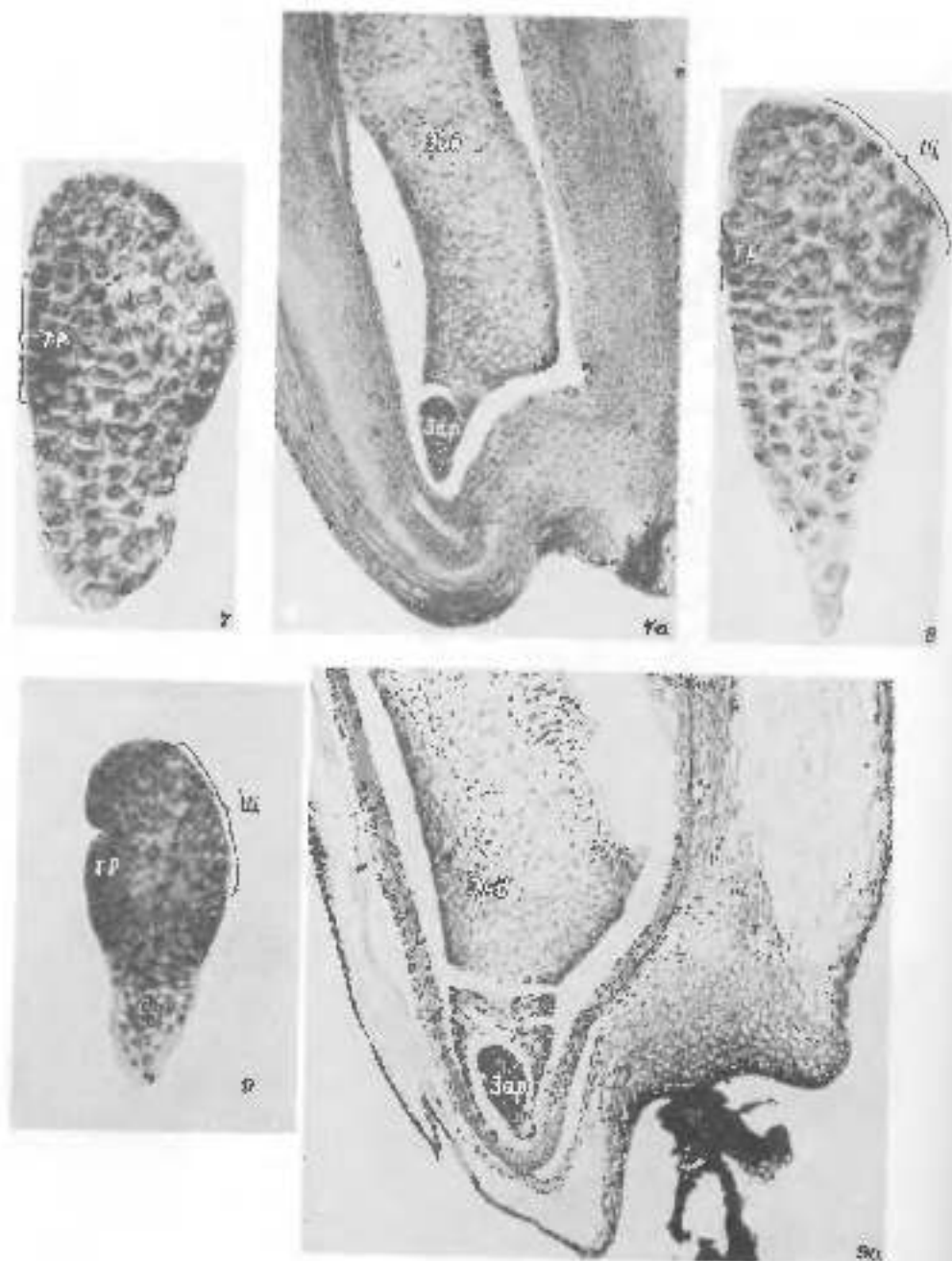


Рис. 42. Развитие зародка пшеницы и его положение в семени. (1, 2, 4—15 — по Батинский, 1974, 8 — по Шмарову, неопубл. данные)
 1, 2 — 4-клеточный зародок в доконтинуальном и континуальном сечениях, 4—10, 12 — различные этапы развития зародка, 3, 4a, 5a, 10a, 11a, 15a—16a — зародок в сепалике, 7, 8a, 10b, 12b, 14 — отдельные детали зародка при большем увеличении, 12, 14 — зародок в семени, 5 — зародок, 3

[illegible]

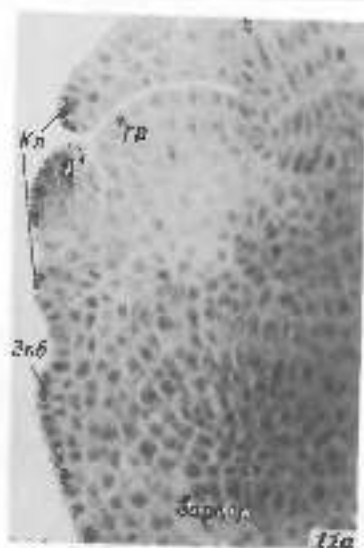
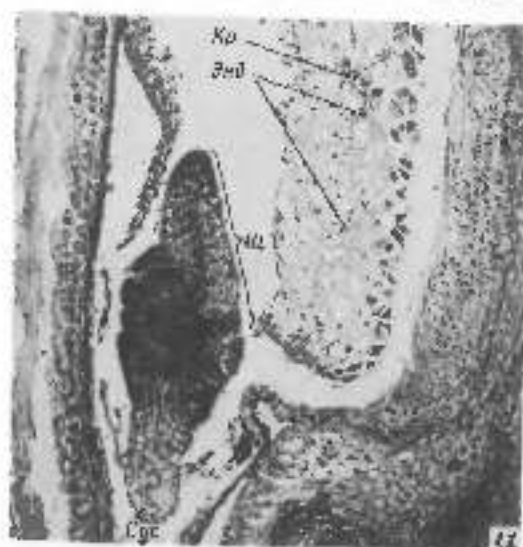
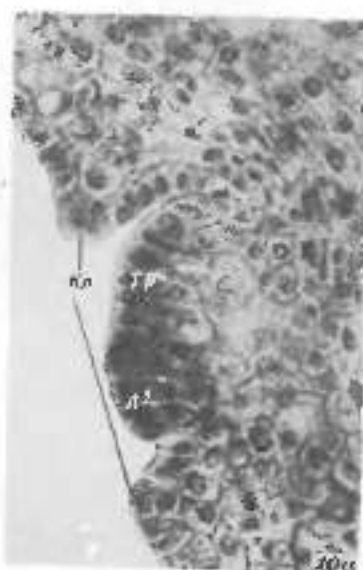
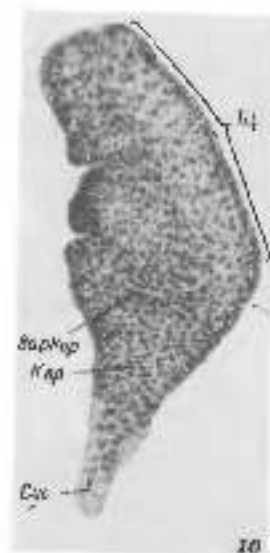
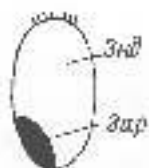
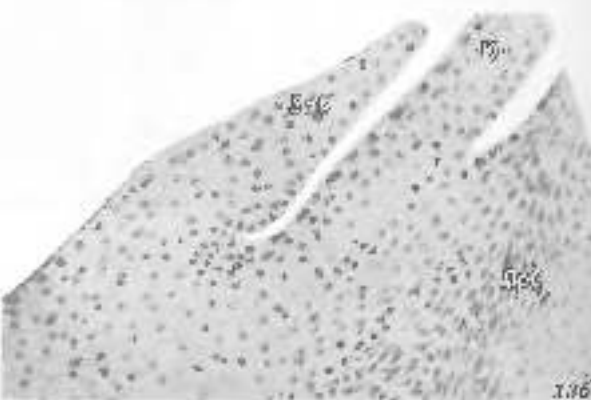
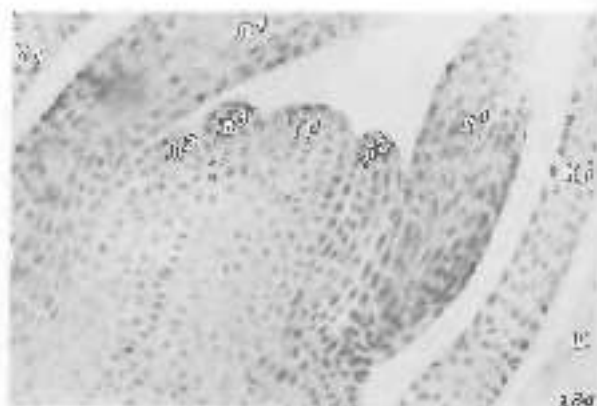


Рис. 10 (продолжение).



18



13

Рис. 69 (продолжение).

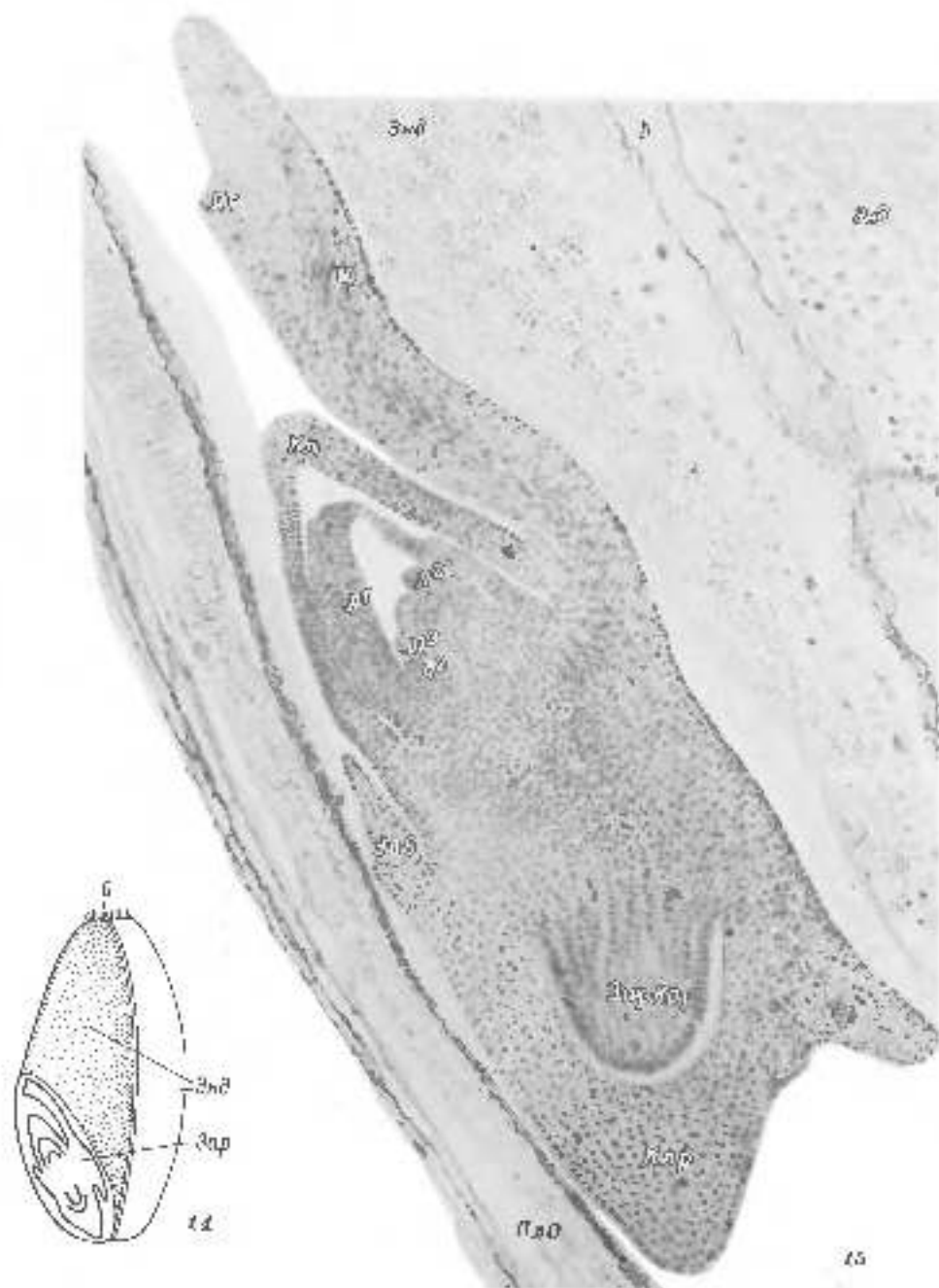


Рис. 62 (продолжение).

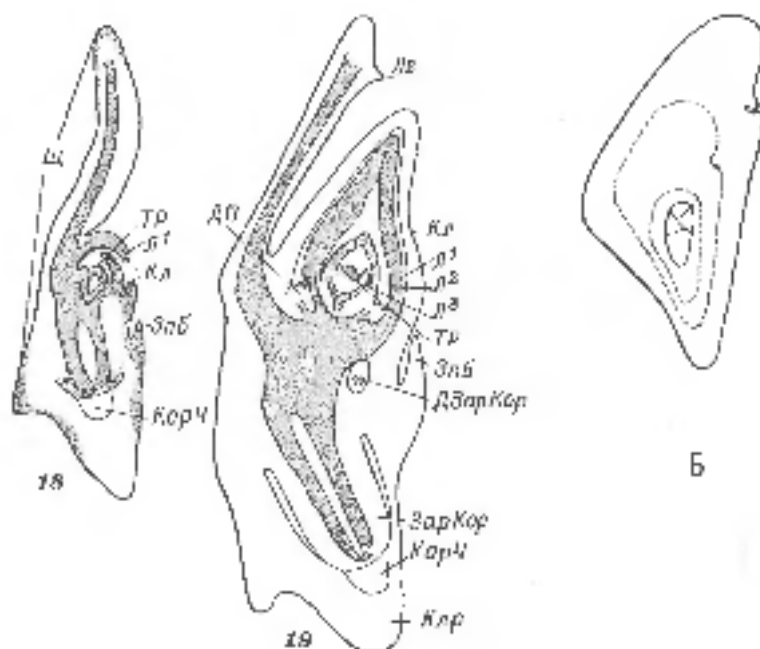
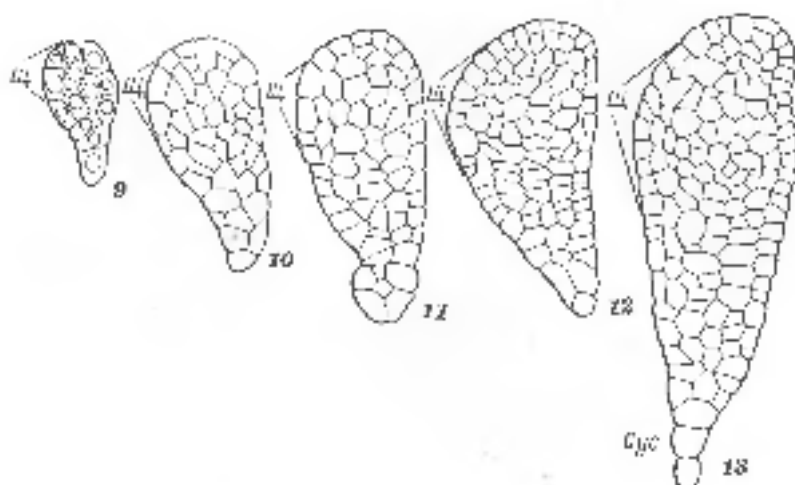


Рис. 65 (продолжение).

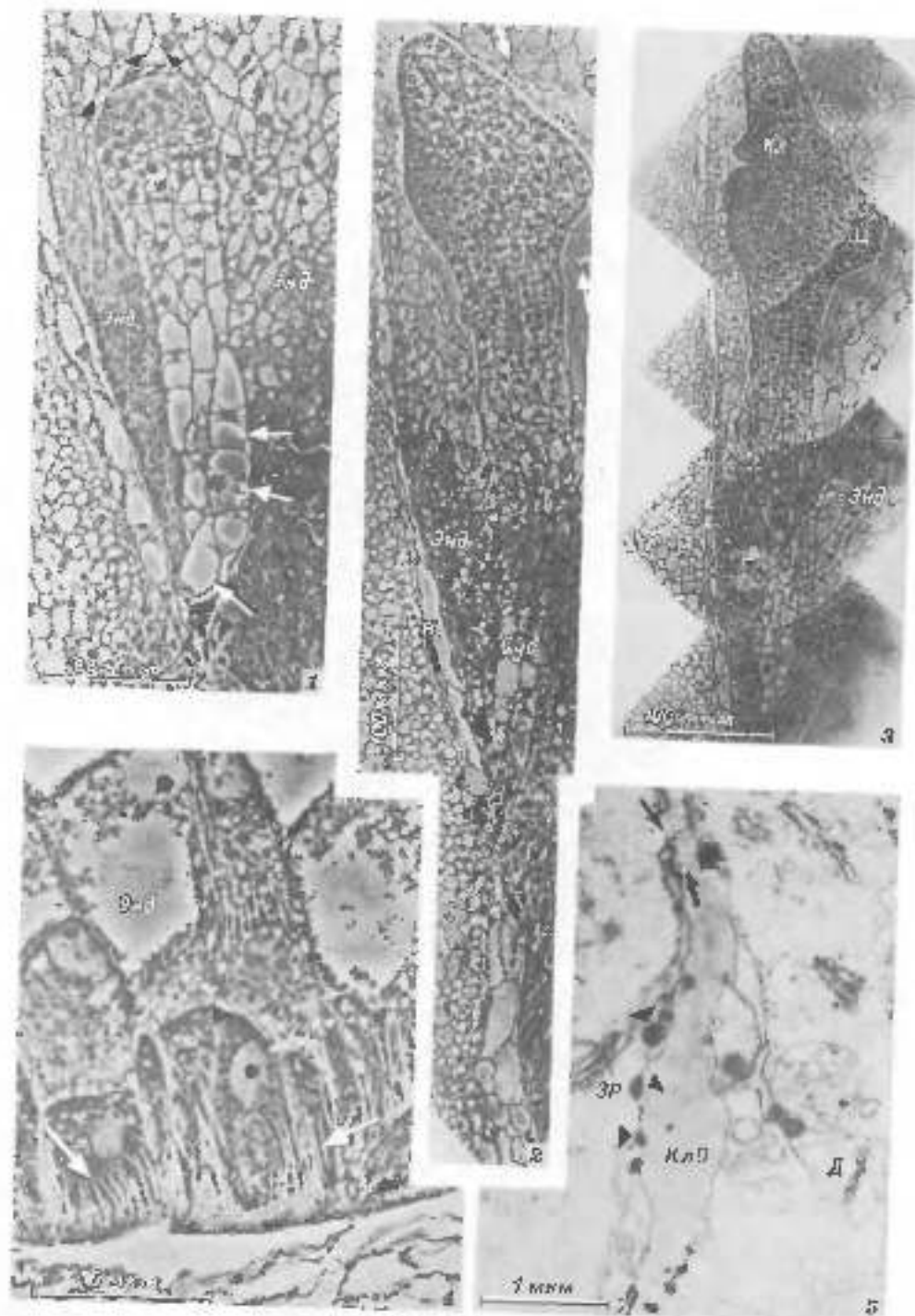


Рис. 64 (продолжение).

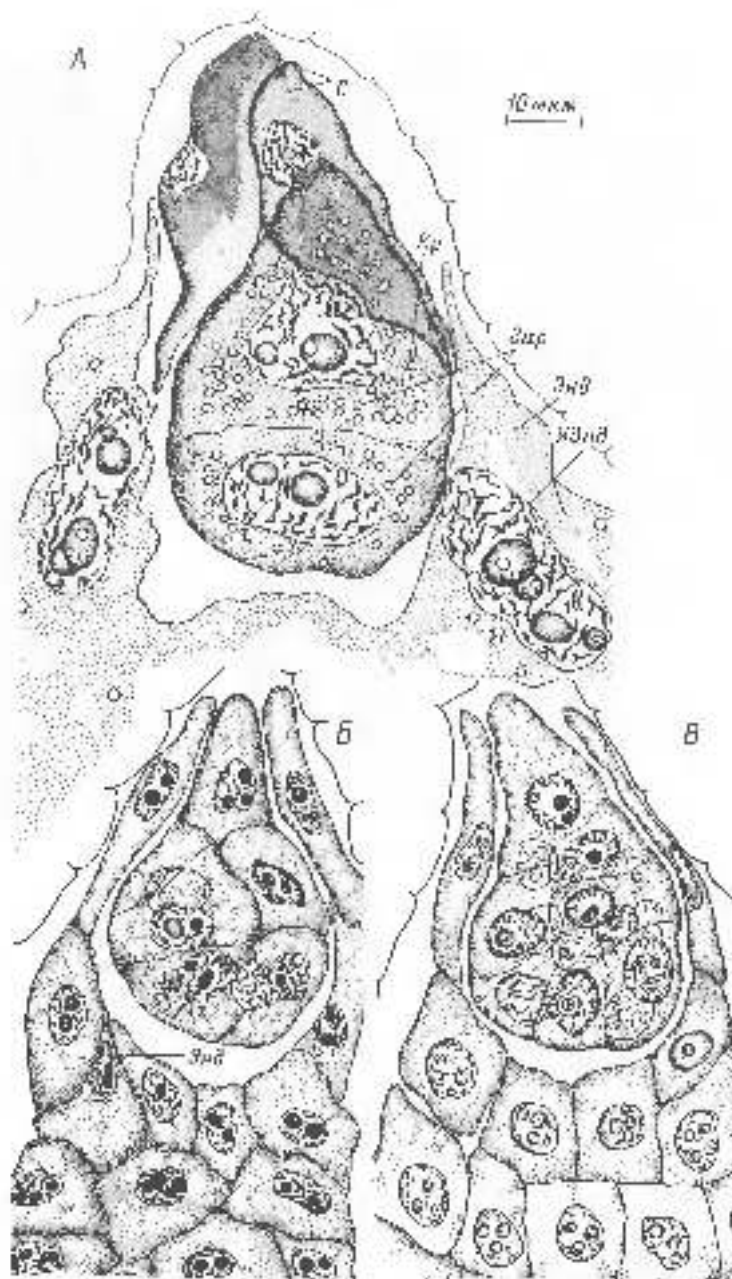


Рис. 65. Развитие зародка и эндосперма пшеницы на разных этапах развития. (По Базылиной, 1974).

А - 2-клеточный зародок (зарок), Б - 8-клеточный зародок, Д - 15-клеточный зародок. Обозначения см. на рис. 62, 63.

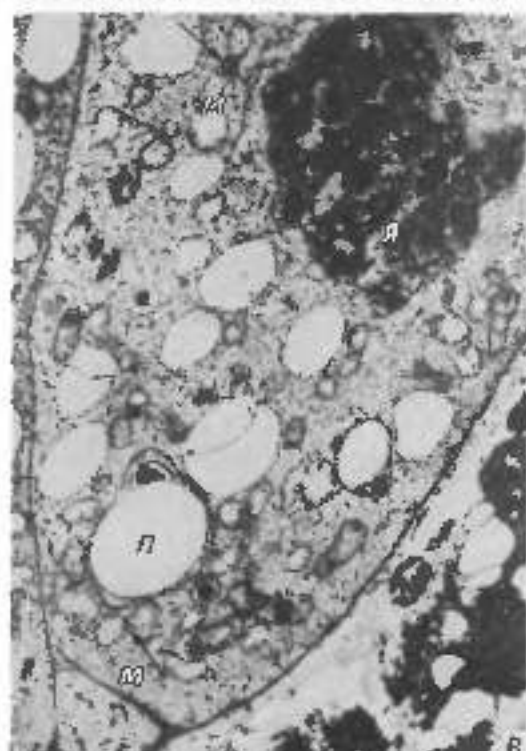
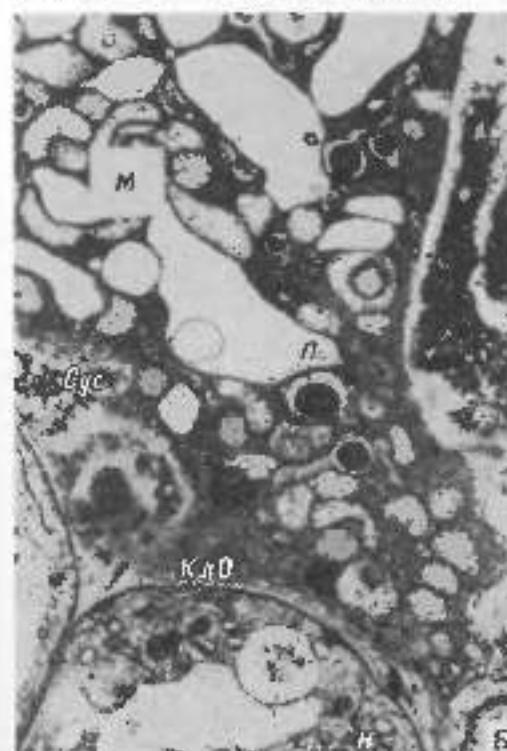
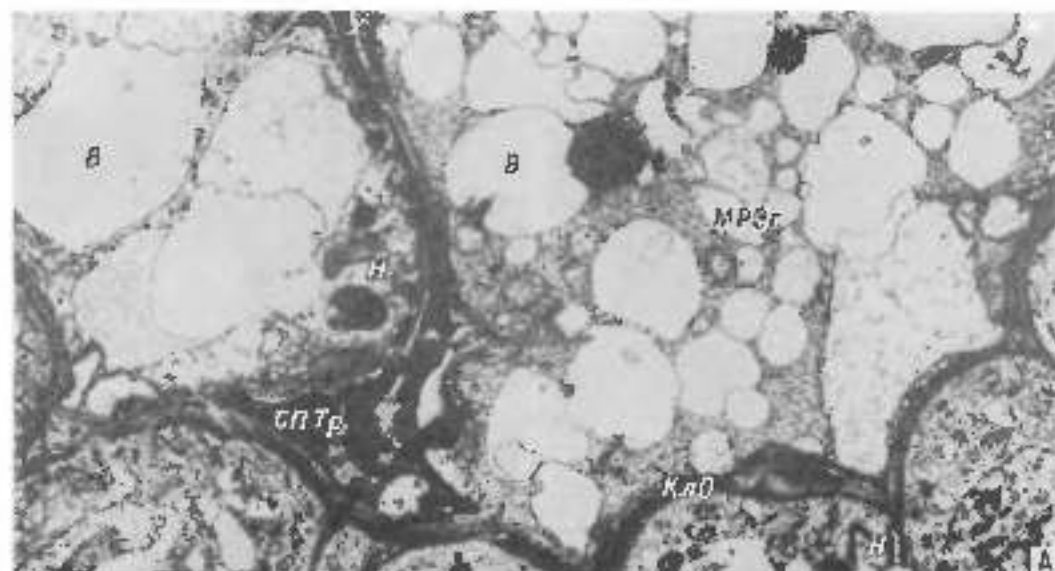


Рис. 18 (продолжение).

дун (белые и стрелки), рибосомы, диктиосомы, тапальном нт; и клетках эндотерма DF бодные, жесткость рибосомы нт; и пучники диктиосом клетки (x 37000); Д — участок интимальной и внешней мембраны 3-клеточного зародыша, подмине (стрелки) (x 39000); Е — участок интимальной мембраны (стрелки) (только рибосомы) (x 39000); Ж — участок интимальной мембраны зародыша, отмечены диктиосомы (стр. с рис. 17), удлинённые пеллоиды и митохондрии; з-блудается увеличение митохондрий (стрелки) и диктиосом (стрелки) по сравнению с клетками в разном состоянии (клетки и клетки в клетках зародыша) (x 39000); ГПР — триполимер в допласматическом ретикулуме; Д — диктиосомы; КЛД — эластичная мембрана; М — митохондрия; МРЭг — митохондриальный рибосомы; П — плазматическая мембрана; ПД — плазматическая мембрана (рис. 65, 66).

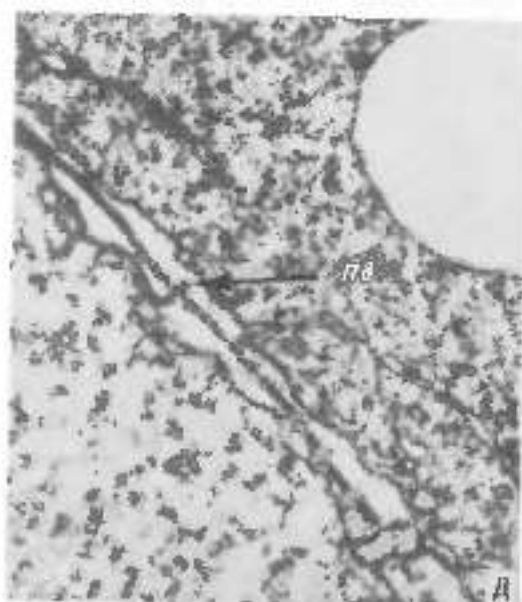
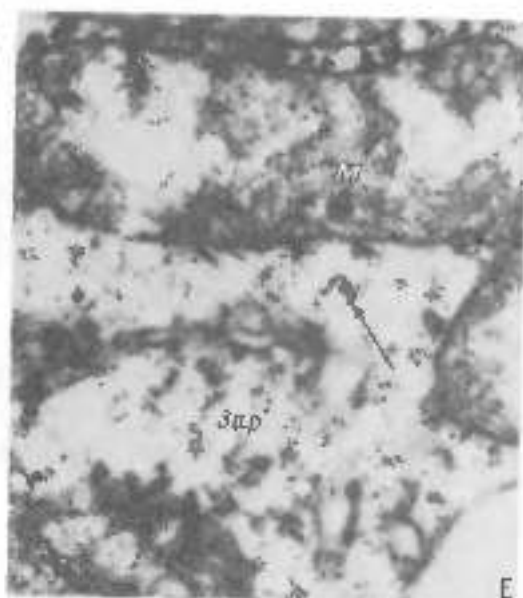
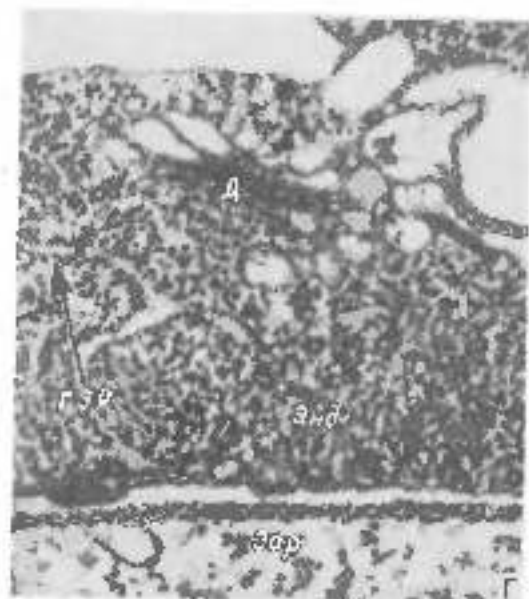


Рис. 68 (продолжение)

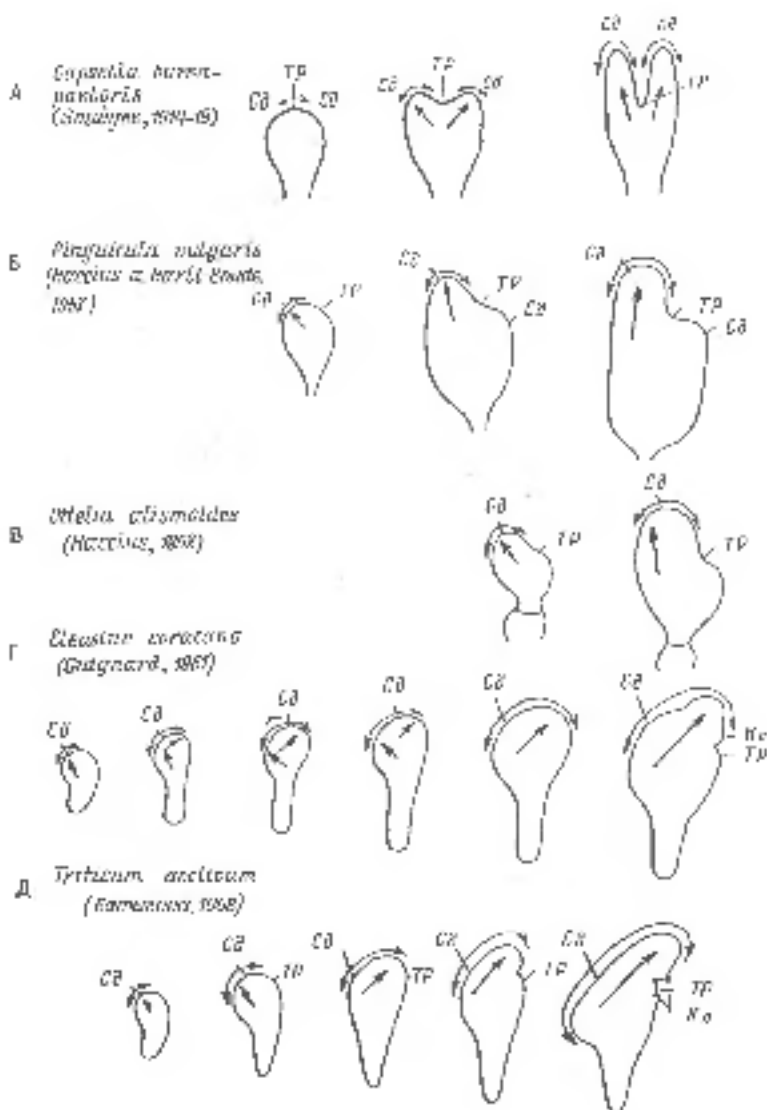
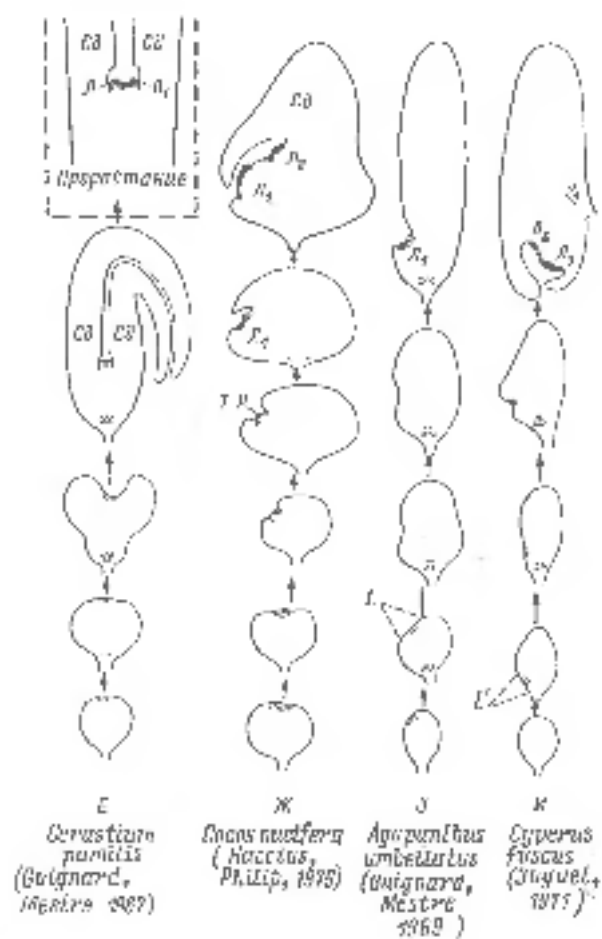


Рис. 71. Эволюционное становление одождольности (А—Н) и основные типы развития зародышевого аппарата растений (К). (А, Д, К — по Вильямсу, 1974, с гл. ; В—Н — по Сигналд, 1984, с илл.).

А — развитие семядолей у двудольного *Corallorhiza innervariata*; В — преобладающее развитие одной из семядолей у однодольного *Pinguicula vulgaris*; В — Д — разрастание семядолей и смещение апикального побега в латеральное положение у однодольных *Utricularia glandulosa* (В), *Eleocharis acicularis* (Д). Утолщение семядолей (Д); Е — развитие семядолей у двудольного *Corallorhiza innervariata*; Ж — разрастание семядолей и смещение апикального побега в латеральное положение у *Corallorhiza innervariata*; З, И — латеральное апикальное движение побега у двудольного *Corallorhiza innervariata* (З) и *Corallorhiza innervariata* (И). Желтый цвет обозначает К, предшествующий которому в дальнейшем закладывается зачаток, зачаток, апикальный побег (вспомогательный побег) на К—И хлоропласты. Кз — хлоропласт, Л, Л¹ — листочки проростка, Сд — семядоли, ТР — точка роста (апикальный побег).



Cruciferae - mun
(=Cruciferae -
Cruciferae -
Cruciferae)



Solanaceae - mun
(=Solanaceae -
Solanaceae)



Polemoniaceae - mun



Asteraceae - mun
(=Asteraceae -
Asteraceae)



Chenopodiaceae - mun
(=Chenopodiaceae -
Chenopodiaceae)



Geraniaceae - mun
(=Geraniaceae -
Geraniaceae)



Caryophyllaceae - mun
(=Caryophyllaceae -
Caryophyllaceae)



Piperaceae - mun



K

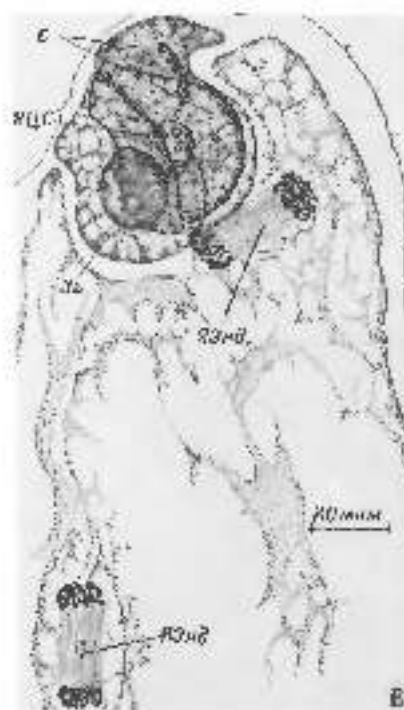
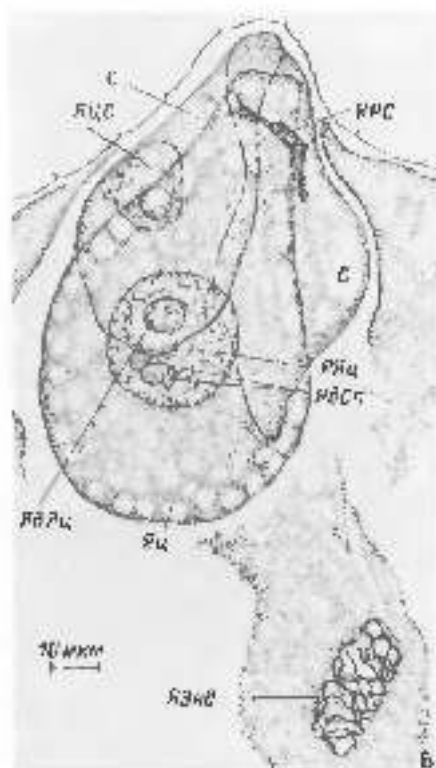
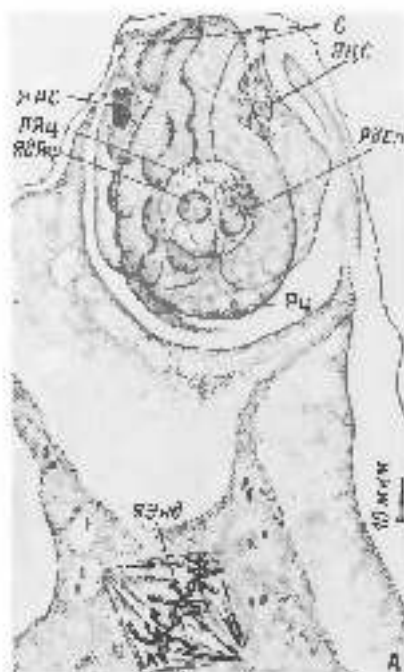


Рис. 72. Верхняя часть зародышного мешка *Yucca glauca* (A — по Бачинскому, 1974) и *Yucca elaeagnifolia* (B — по Коробовой, 1982)

A — перла S ч. В 7, B 8, I — 3В ч (защитный шпательный эффект) после окисления; ДСб — соединительная трубка; Зор — зорина; Зо — зюта; С — синергизатор; СИТр — соединяющая трубка; Энд — эндосперм; ЯДСб — соединение сибиряков; ЯЗБЭнд — зюта к зюте эндосперма; ЯСС — зюта разрушенной сибиряки; Яд — эндосперм; ЯЩС — зюта щелочной синергизации; КЭнд — паре эндосперма; ШЧ — зюта зюты.

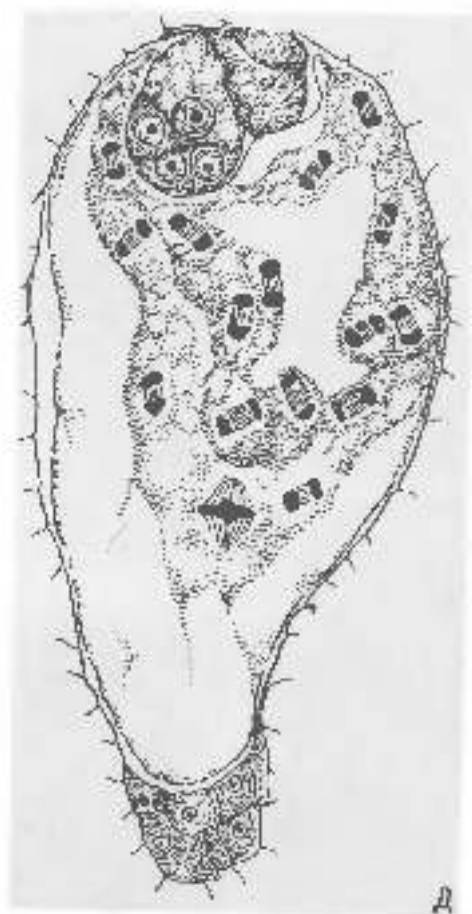


Рис. 72 (зооциста).

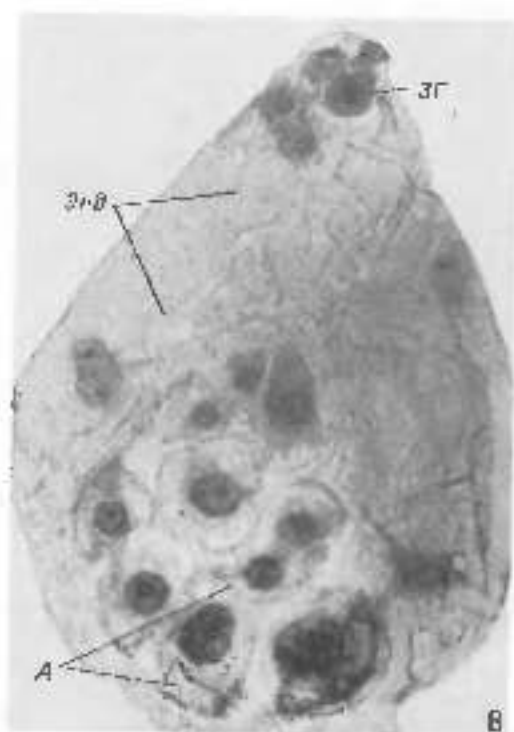
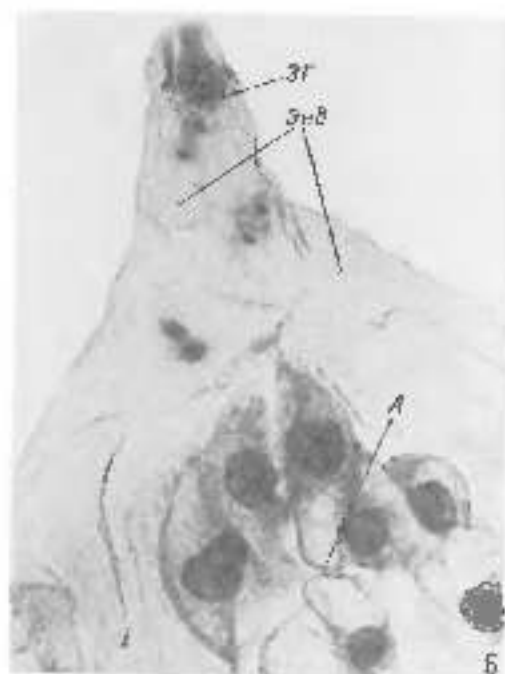
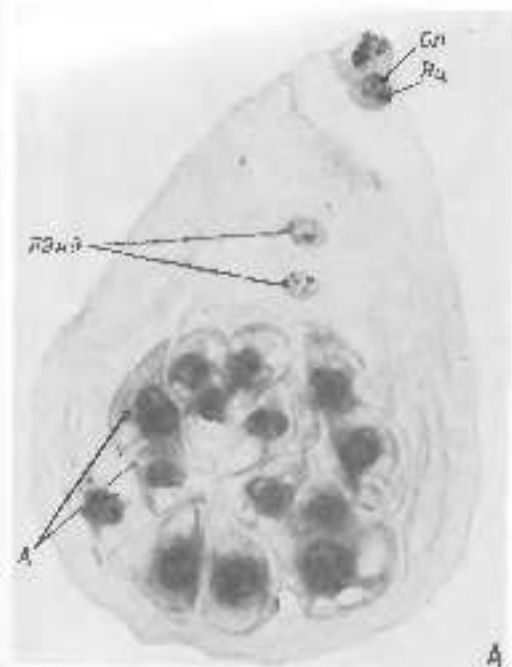


Рис. 73. Изоморфный зародышевый моток овеницы *Triticum durum* на различных стадиях развития эндостерма. (По Орловой, Авданинкой, 1983).

А — на стадии первого деления в зародышке. Б, В — на стадиях последующих делений. А — митозиды, Сп — спермий. (Следующие обозначения см. на рис. 72).

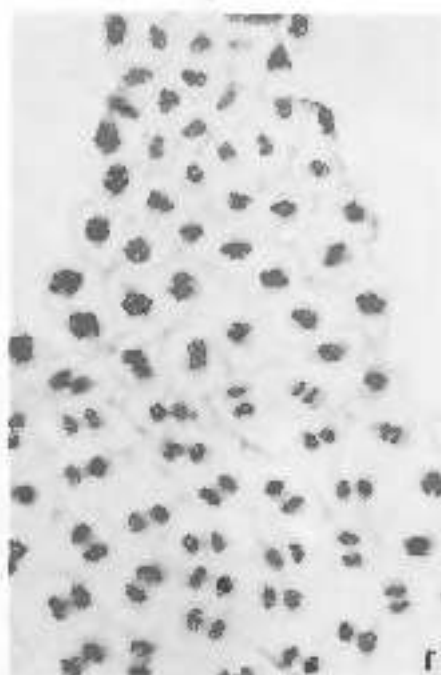
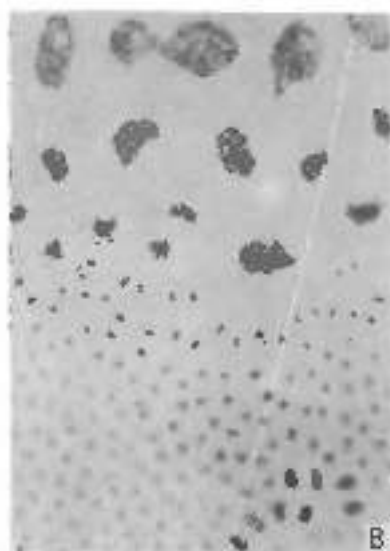
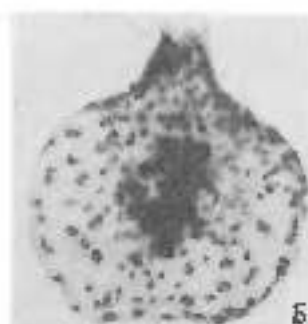


Рис. 74. Развитие эмбрионов зарины. (По Петровой, 1970, тотальные препараты). СМ.
 А — целая недифференцированная зарина, Б — многочисленные зиготы с видимыми полярными тельцами,
 В, Г — зиготы с видимыми полярными тельцами.

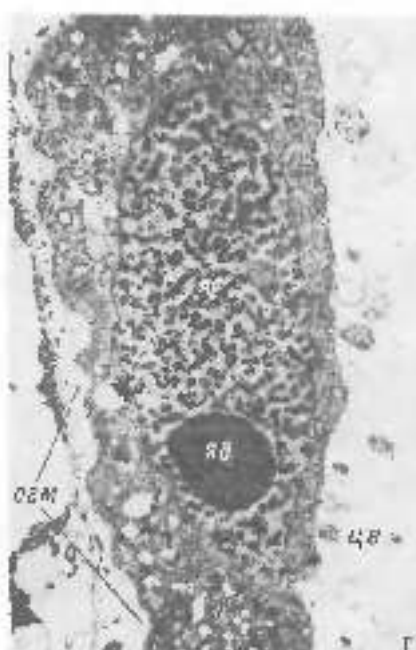
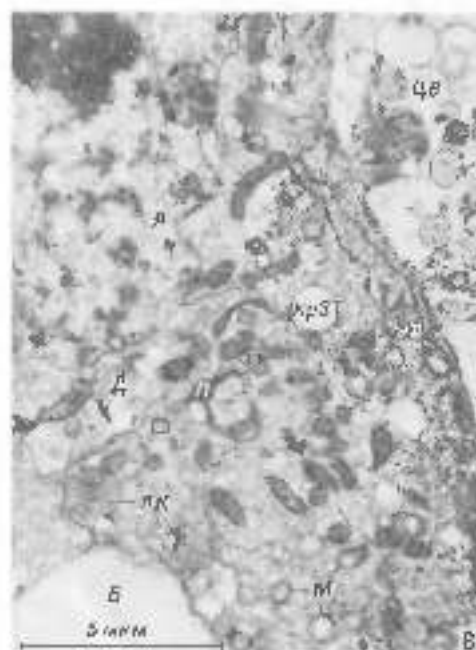
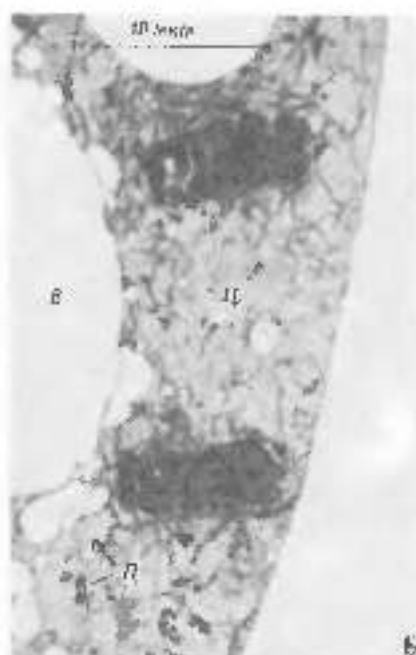
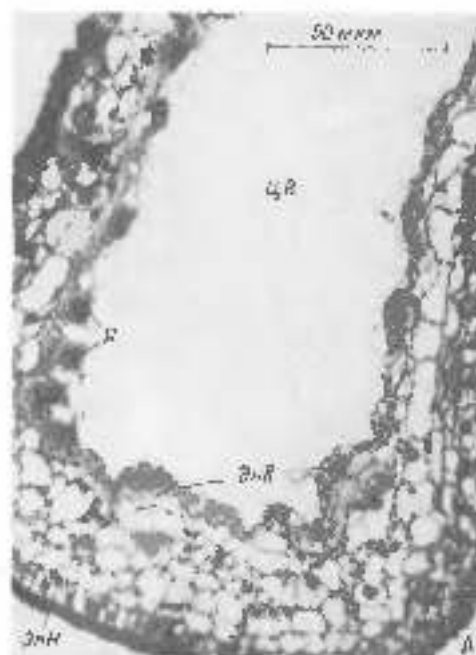


Рис. 75. Промышленные образцы элюируемых полиаминов на ядерной стадии развития в первые сутки после оплодотворения. (По Шкарскому, неопубл. данные). (А, В — СМ, Г, Д — ТЭМ)

[illegible]

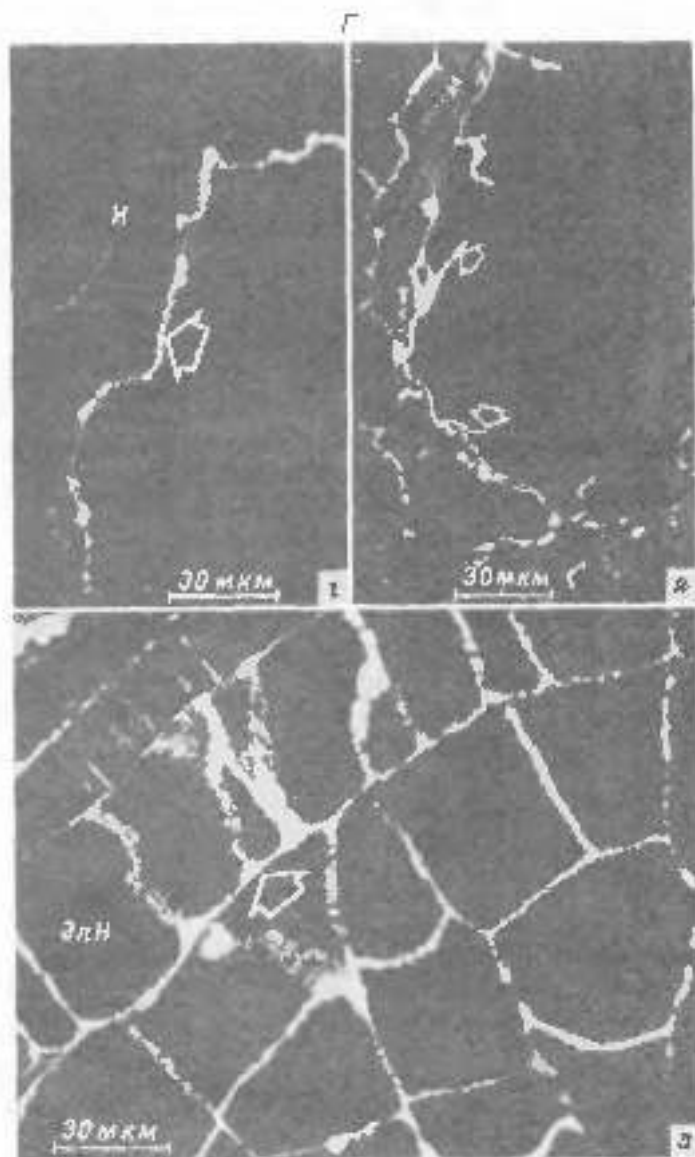


Рис. 77 (продолжение).

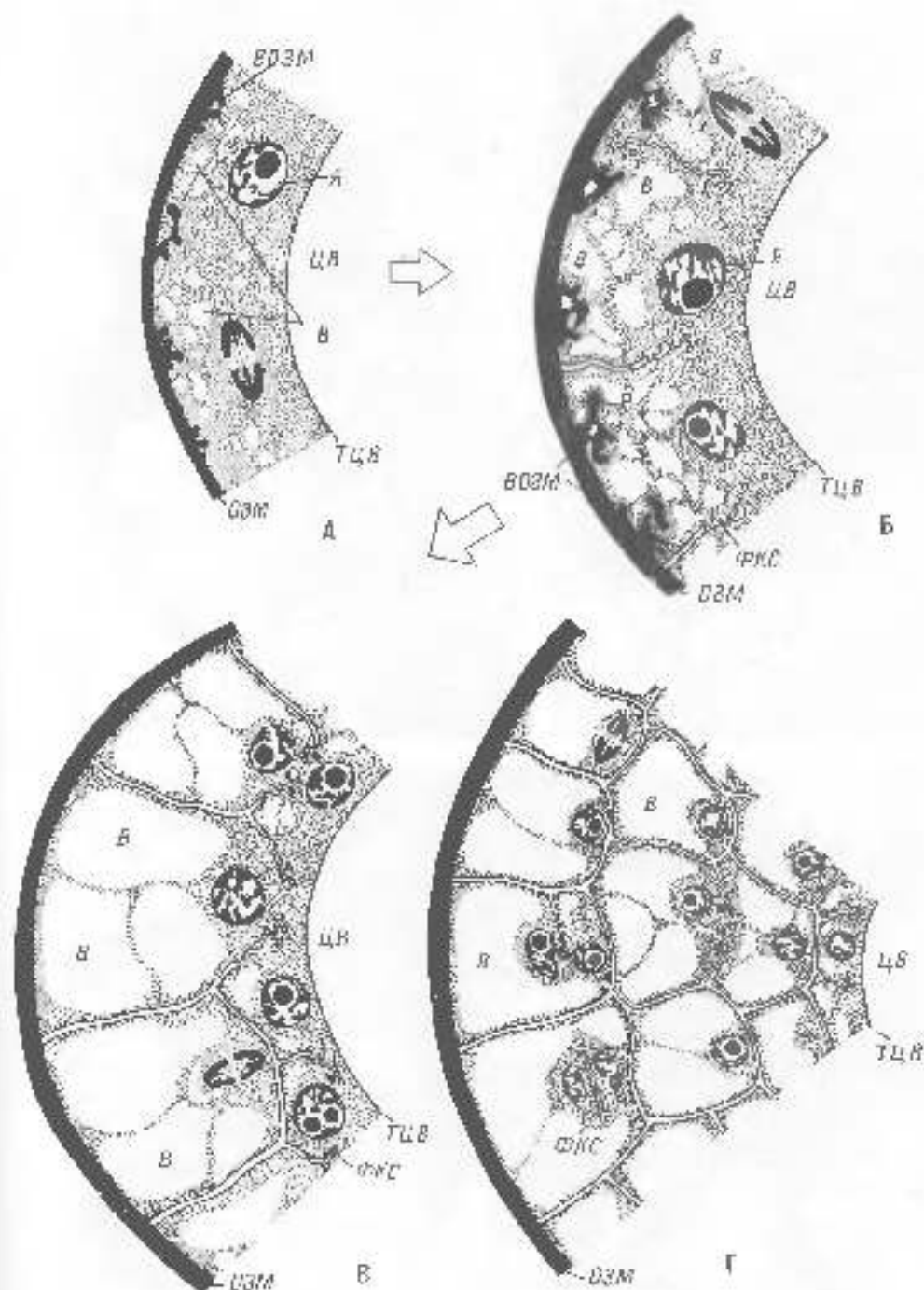


Рис. 78 Схемы процесса кариоброобразования и эмбриогенеза (А-Г). (По Шнирлову, 1963). ТЗМ.

ФКС — формирующаяся эмбриональная стенка. Остальные обозначения как на рис. 76, 77.

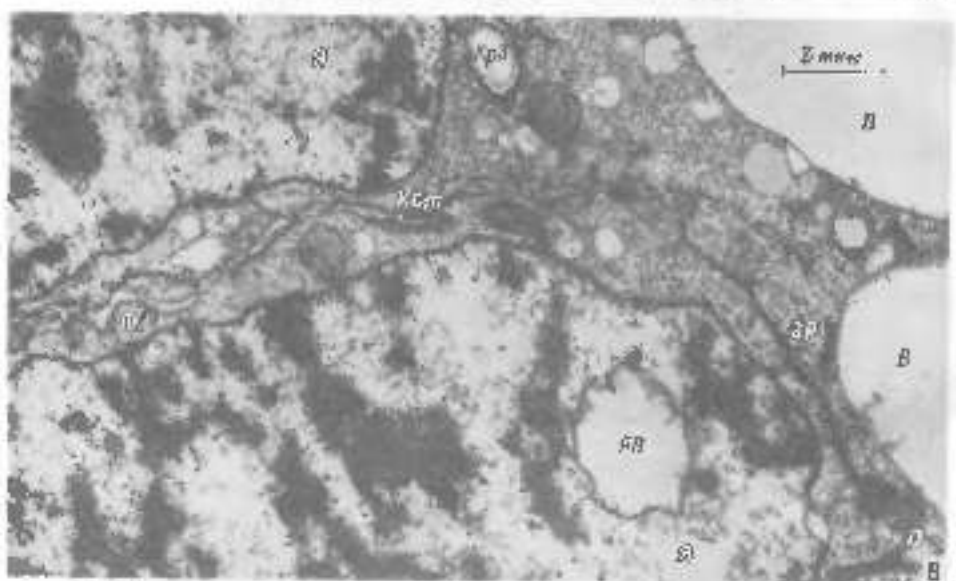
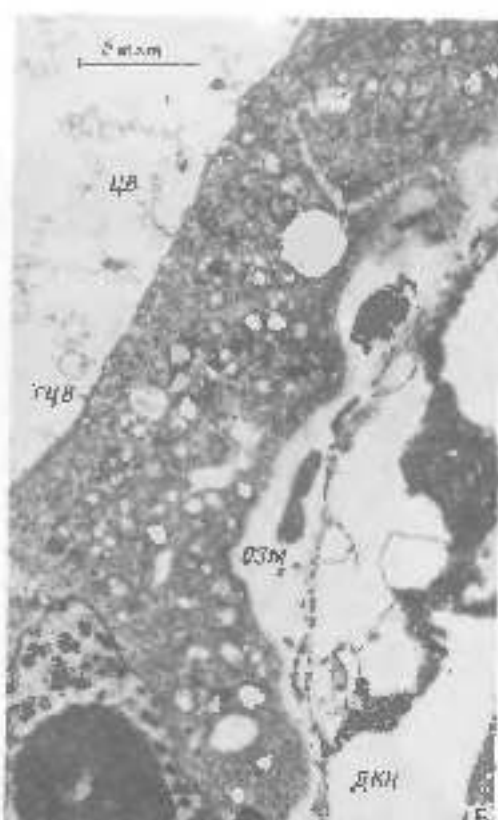
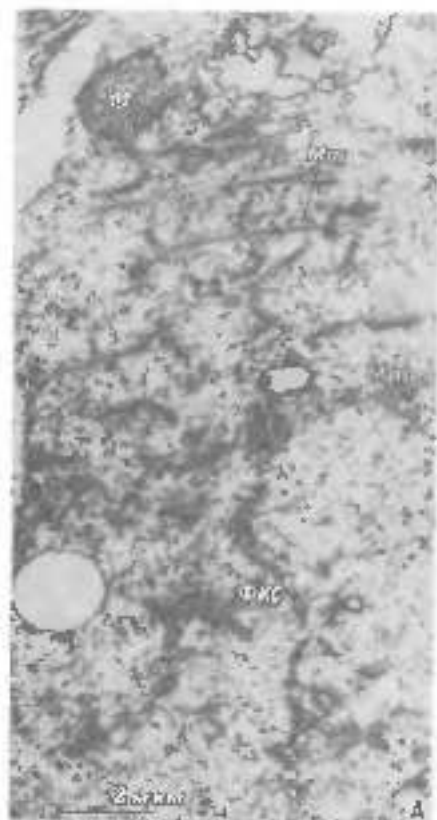


Рис. 78. Увеличение содержания питательных веществ в период закладки и ген алелопатических стеблей.
(А, Б по Шмаринову, 1993; В по Шмаринову, неопubl. данные). ЦЗ

4 — участок отщипывания подложки, ПР — окантовка из шпиритовой вакуум- и соединяющей формовочной эластичной пленки (видна в пр. на микрофотографии формовочной теропластичной пленки в стенке), В — формовочная эластичная пленка, армированная углеродными волокнами, в оболочке — эпоксидная смола, В — эластичная оболочка, в оболочке — эпоксидная смола, ДВ — армирующая пленка, в оболочке — эпоксидная смола, АСТ — армирующая пленка, ДВ — армирующая пленка. Остальные обозначения как на рис. 75, 77, 78.

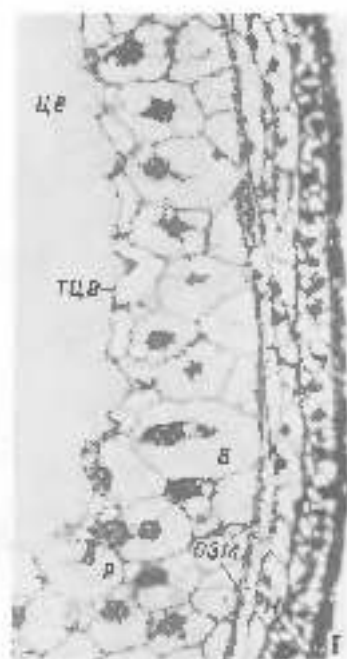
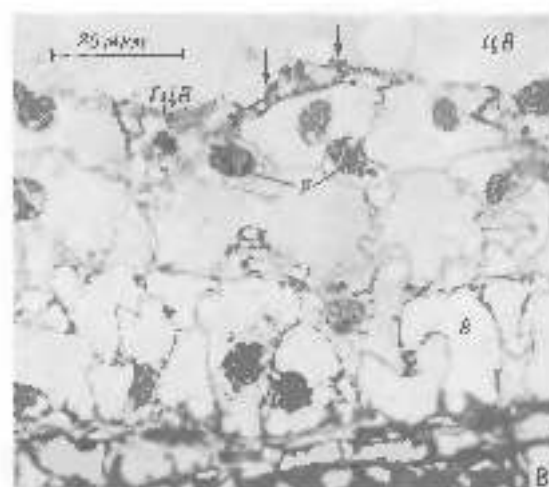
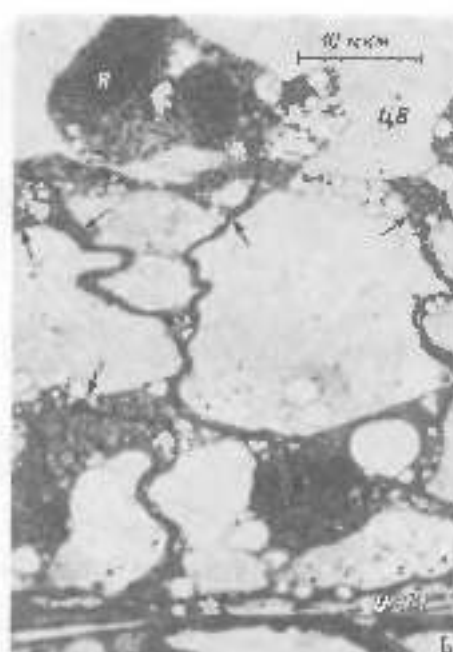
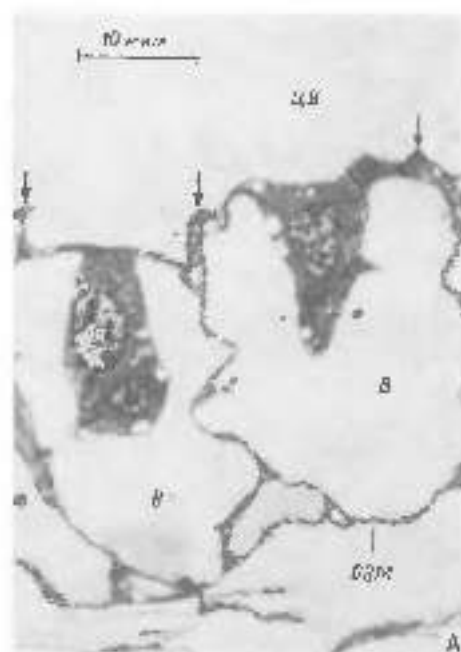
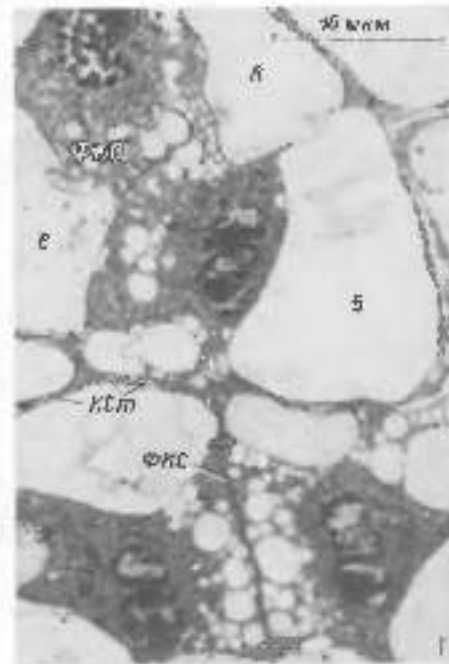
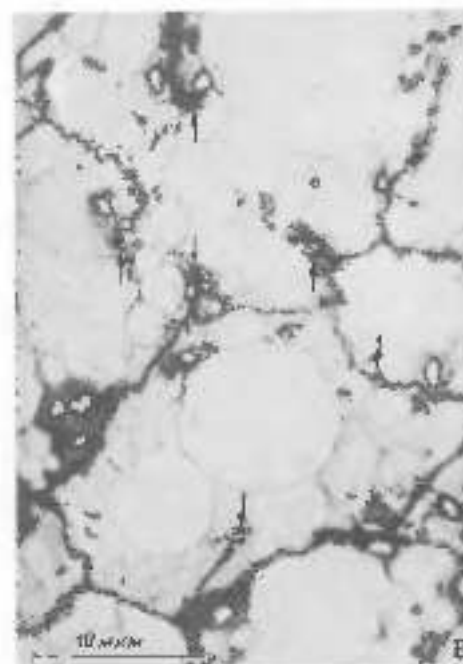
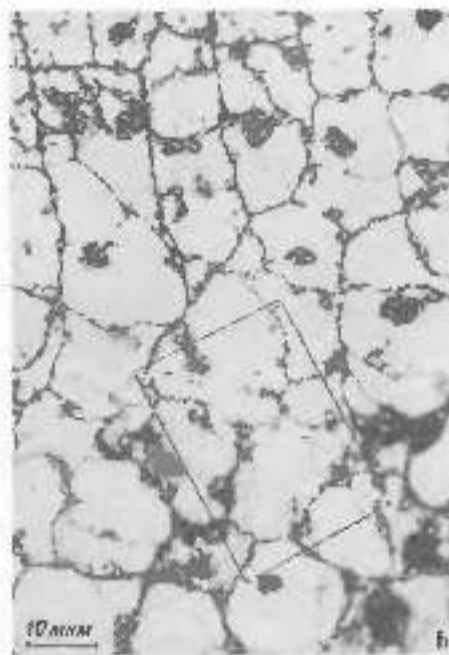
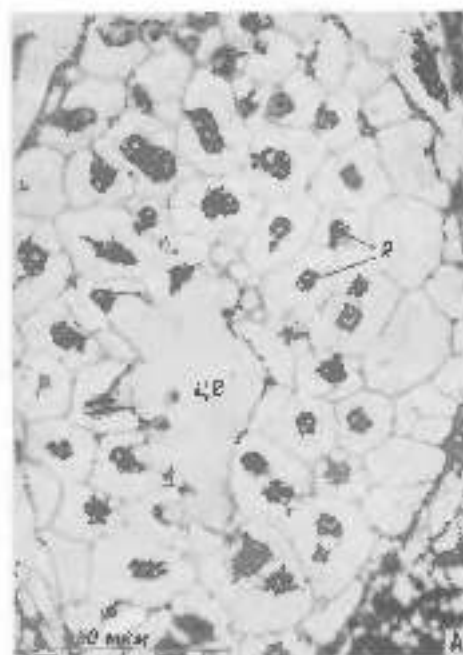


Рис. 60. Угловые продольные срезы задосерной полости на различных этапах его развития (цветная оптика): Г) — Шварцман, В — 1983 и А, Б, Г — Пескуби, данные)

А, Б — (формирование нервов и широкого слоя эндодермальных клеток 12—13 и руки после закладки);
В, Г — формирование 8—9-го слоя клеток (3—4-е сутки после закладки) (Стрелка — направление
хвостового гребня). Обозначения как в рис. 76, 77

[illegible]

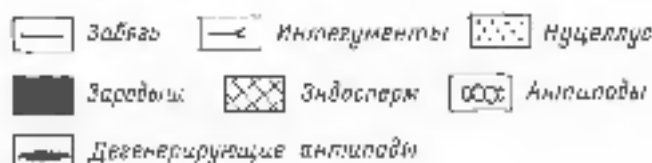
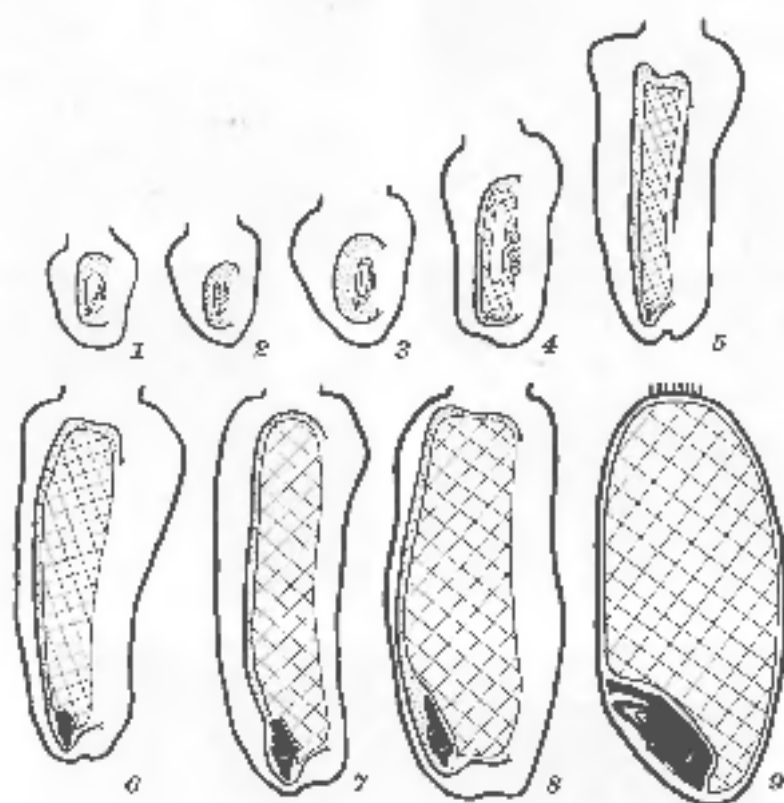


Рис. 82. Последовательные фазы развития зародка и эндосперма в зерновке пшеницы (сорт Дачинан) после опыления.

1 — через 5—6 ч, 2 — 1 сут, 3 — 2, 4 — 3—4, 5 — 7—8, 6 — 9—10, 7 — 11—12, 8 — 13—15, 9 — 25—30 сут.

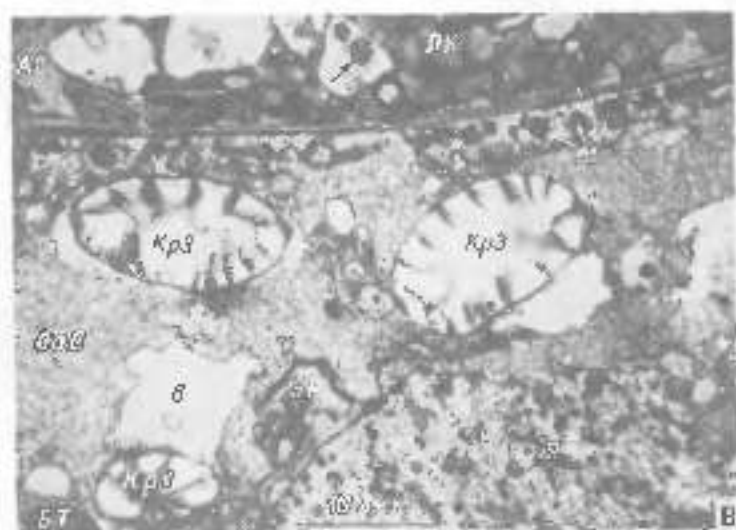
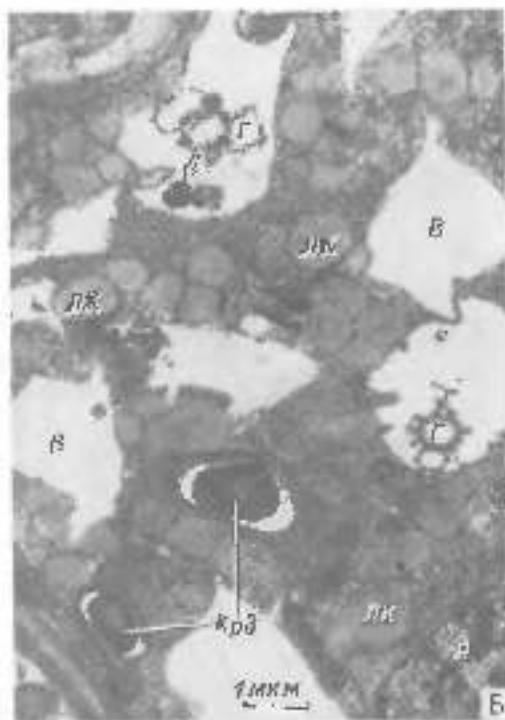
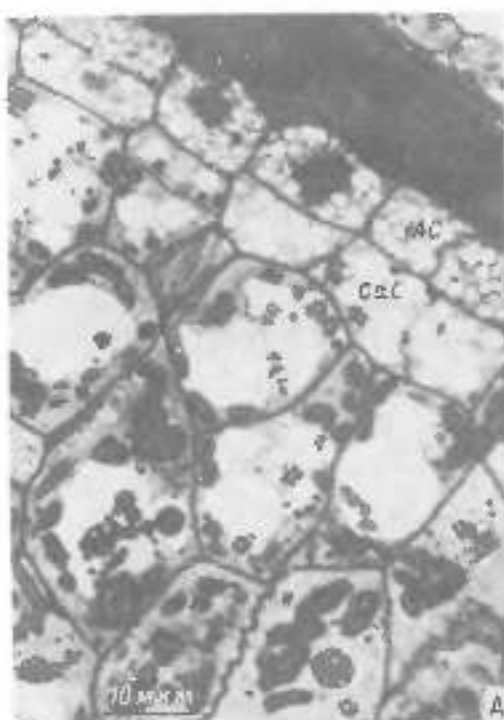


Рис. 83. Алеwife и субалеwife клетки эндотелия пилоруса. (По Шварцу, неопубликовано). А — 10 μm, Б — 1 μm.

А — периферический рибосомный аппарат и ядро 3-й степени дифференциации (ростриально к периферическому и субалеwife клеткам); В — фрагмент клетки алеwife и субалеwife клеток эндотелия пилоруса на 20-е сутки после операции. Цитоплазма содержит формирующиеся кристаллы. AC — алеwife клетка, BT — субалеwife клетка, I — глобула, CaC — субалеwife клетка. Остальные обозначения как в рис. 82.

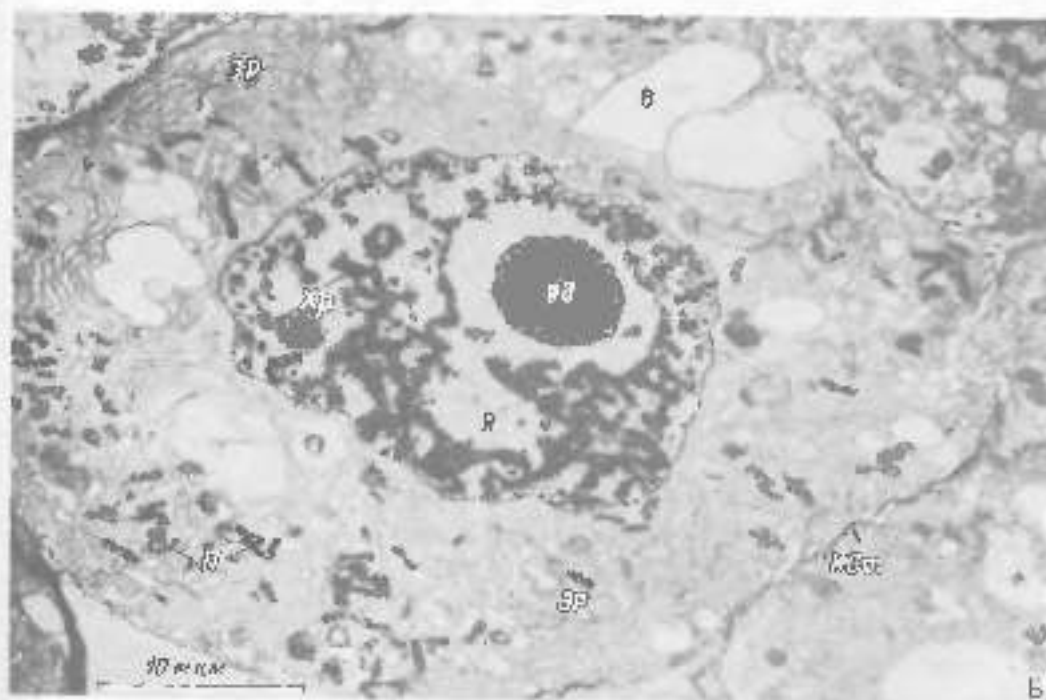
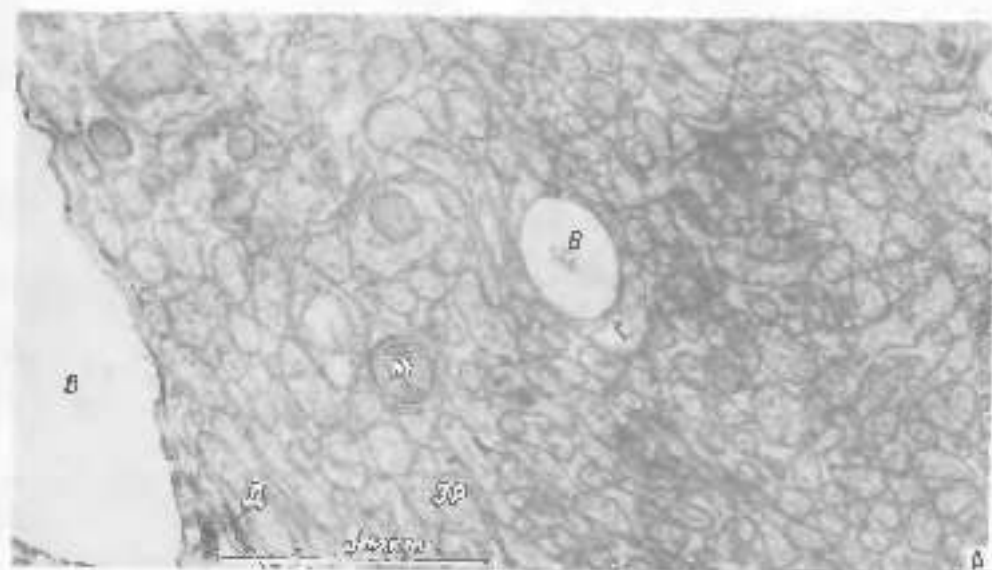


Рис. 86. Клетки эндостерны пиявки на 10-е сутки после метаморфоза (А, Б). (По Шмарову, не опубликовано). ТЭМ.

Средности, кисты, с внутренней стороны эндостерия в зоне складки терциар, видно сильное развитие системы циркуляции. В1 — характерная структура различных хордовых органов. Хр — хордаты. Ос — цитоплазматическая сеть. В1, В2, В3.

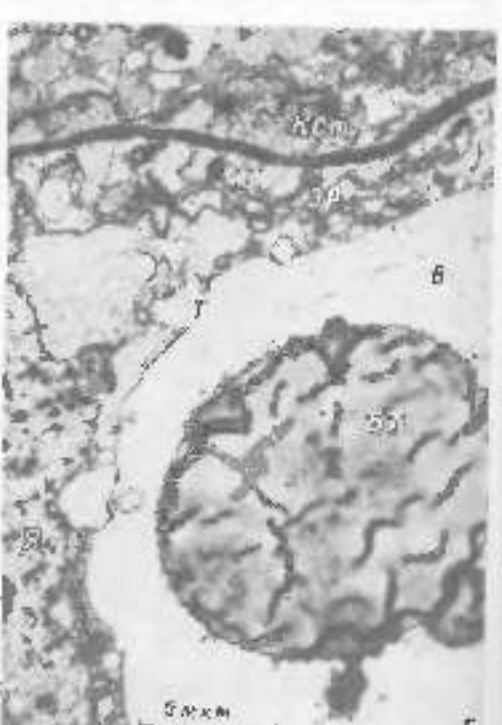
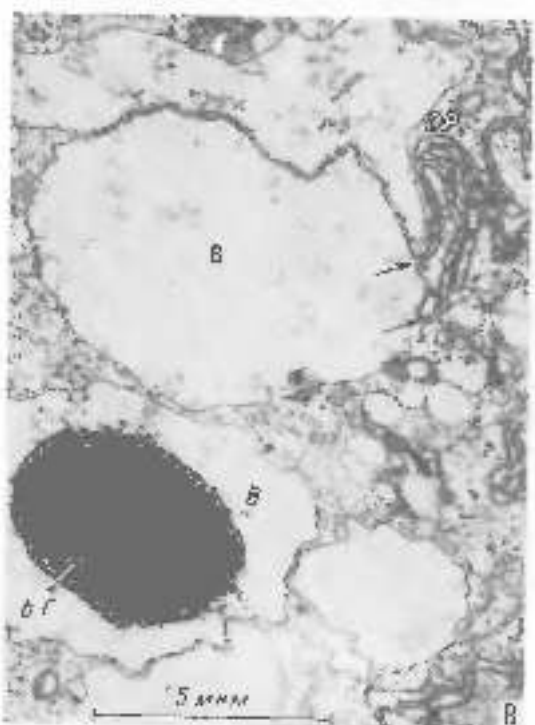
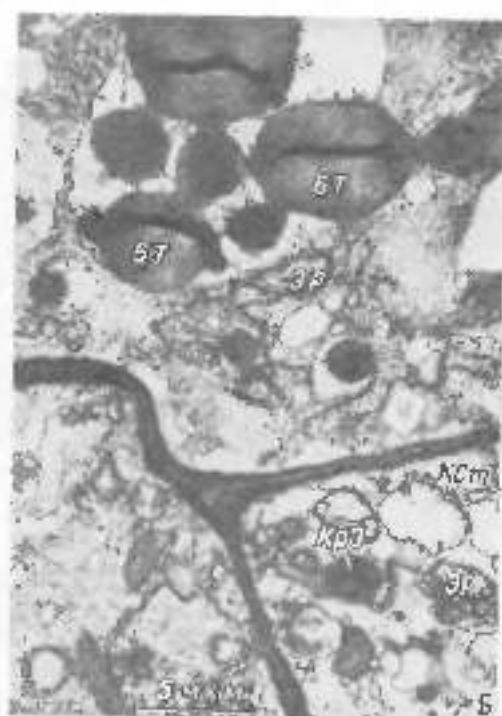
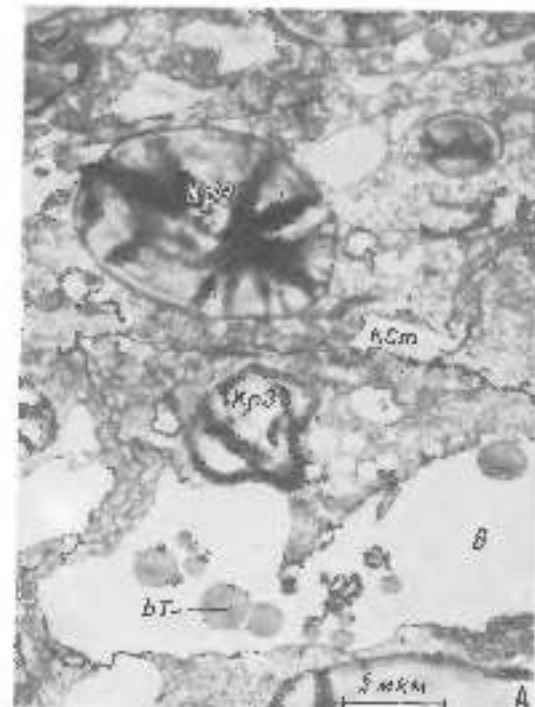


Рис. 85. Участки крахмального эндотерма пшеницы. (1/6 Шмаров, микроскоп для ТЭМ).
 А — образование белковых тел (на 11-е сутки после цветения), В — белковые тела в стадии формирования,
 В — завершающий период (стрелка) мембран БР — мест синтеза запасных белков — и тонкопелл кукурузы —
 и на образующий белковые тела; внизу сформировались белковые тела (11-е сутки после цветения);
 Г — белковые белковые тела в вакуолях (10-е сутки после цветения). БР — белковые тела, Т — тонкопелл. Отмечены сходства с рис. 75, 77, 78.

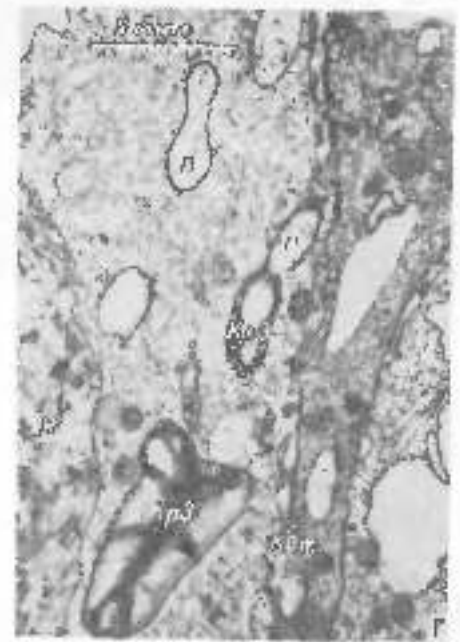
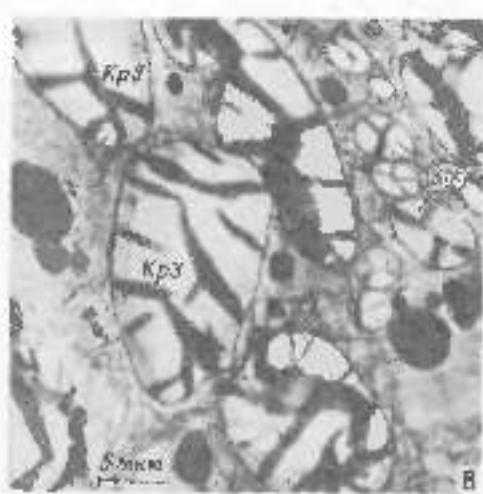
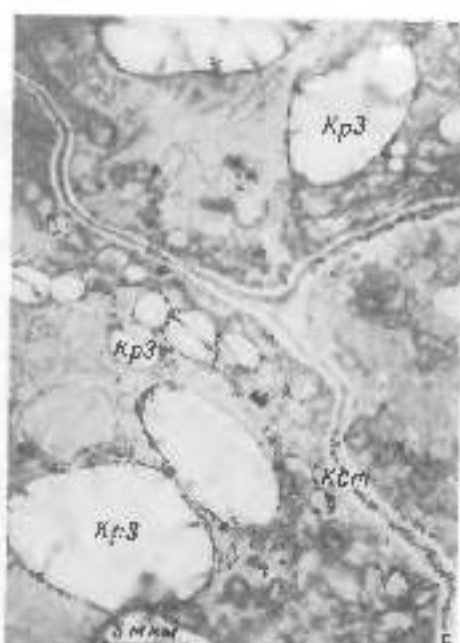
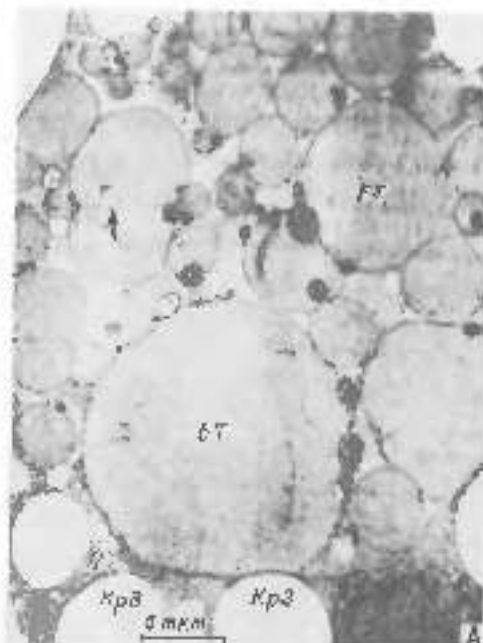


Рис. 86. Участки краевидного эндостерия пегониды. (По [Джаррелу, вступл. доп. к рис. 13, 14])

[illegible]

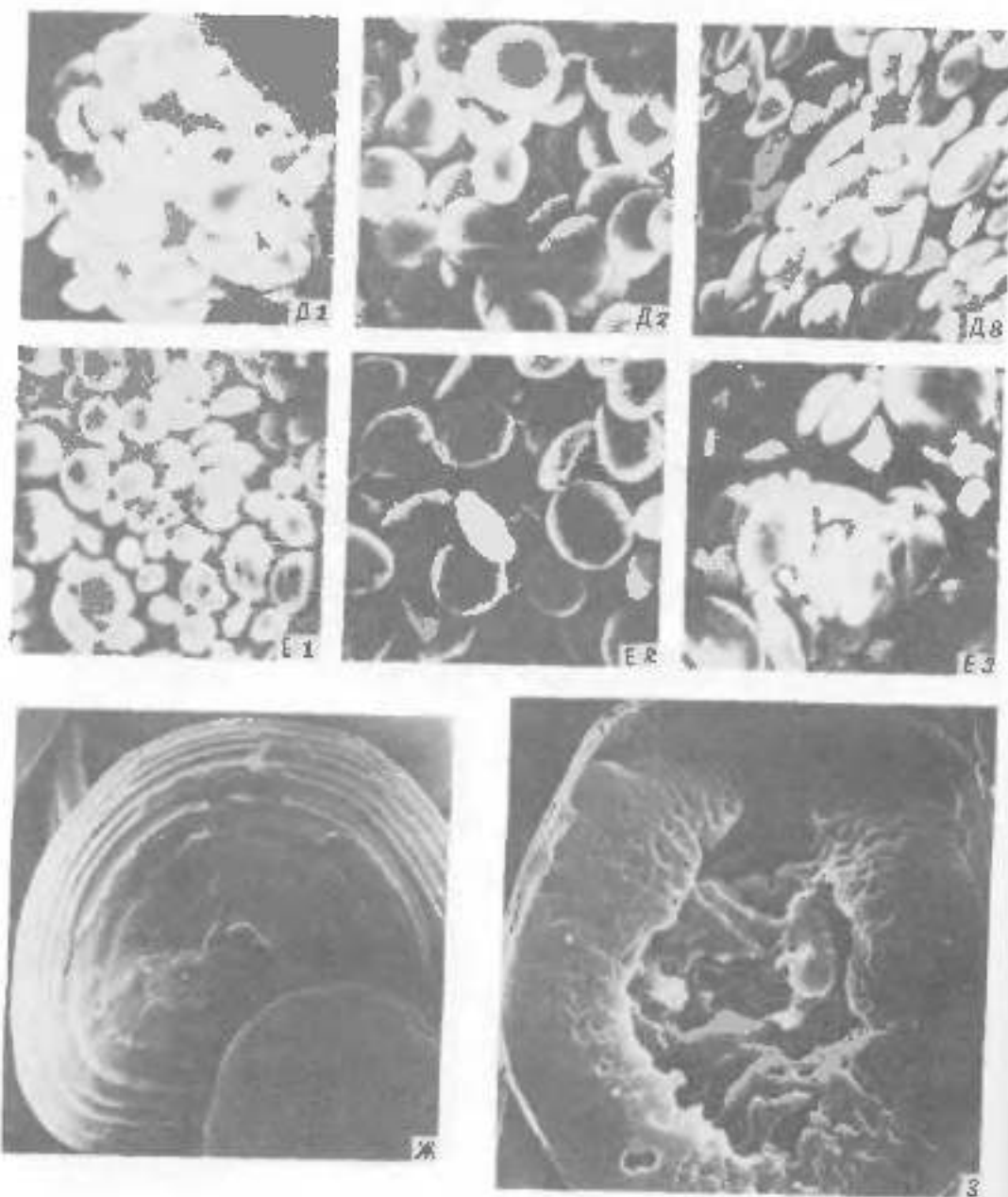


Рис. 88. (*Opisthorchis*).



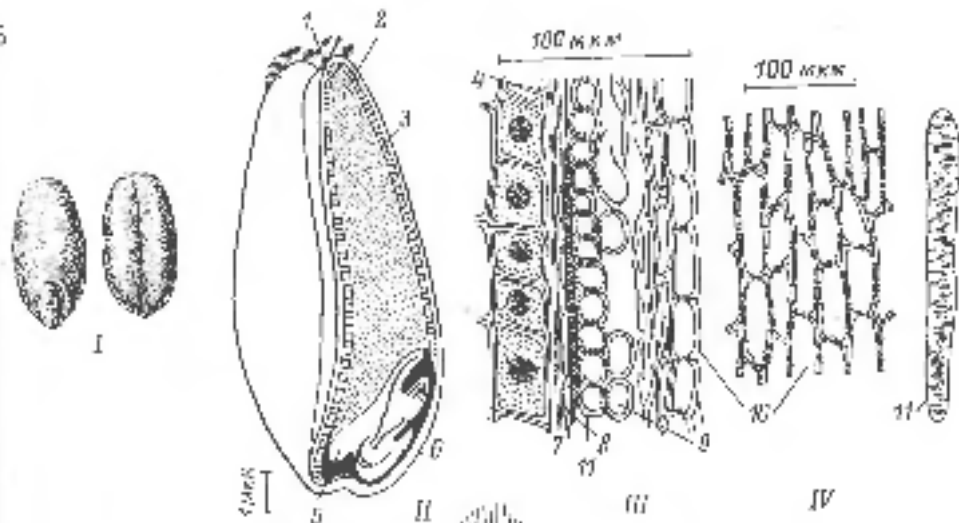
Б — ширина; δ — обин; μ — коэффициент трения; M — момент; H — высота; θ — угол поворота.

[illegible]

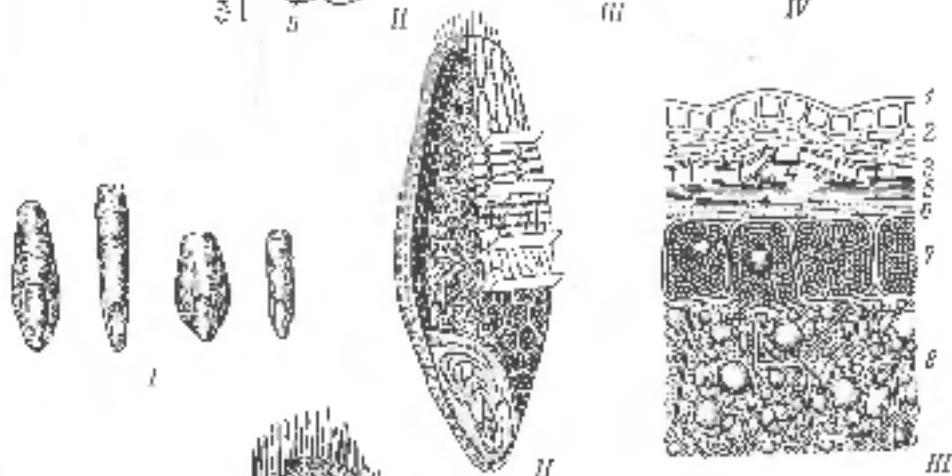


Рис. 67 (продолжение)

Б



В



Г

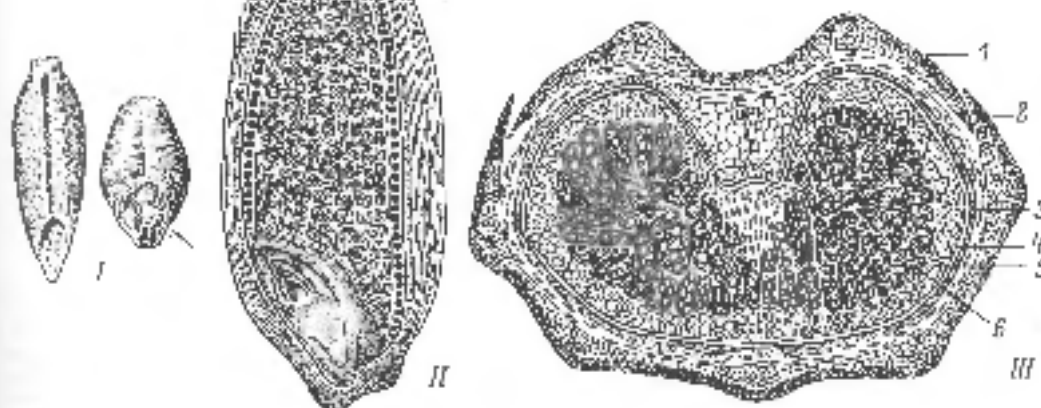


Рис. 10 (продолжение).



Рис. 88. Фазы развития и роста пшеницы. (По Руденко, 1909).

1 — всходы, 2 — третий лист, 3 — кущение, 4 — выходы трубки, 5 — колосовые, 6 — цитение, 7 — начало созревания, 8 — выхаживание семян.



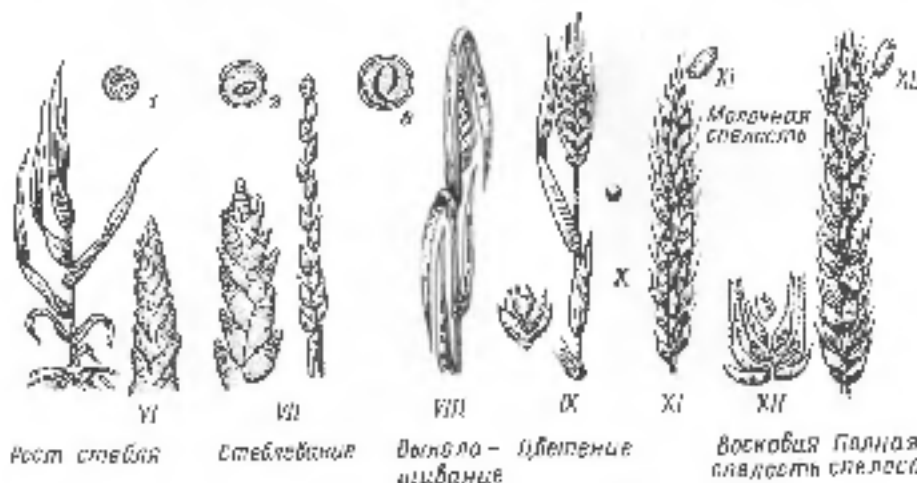
Всходы

Третий лист

Кущение

IV

Выход в трубку



Рост стебля

Стеблевая

Выход в трубку

Молочная
спелость

Рис. 90. Фазы развития и этапы органогенеза (I—XII) озимой пшеницы. (По Куперман, 1977).

I — недифференцируемый конус нарастания, II — дифференциация зачаточного стебля на узлы и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), III — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), IV — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), V — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), VI — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), VII — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), VIII — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), IX — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), X — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), XI — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия), XII — формирование узла и междоузлия (начало формирования узла и междоузлия).

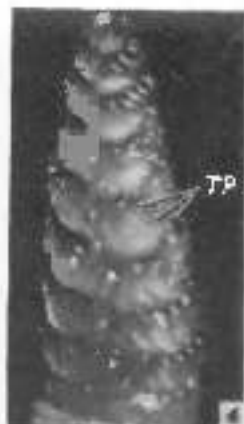
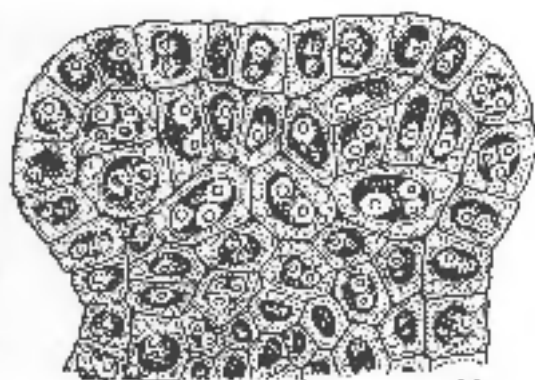


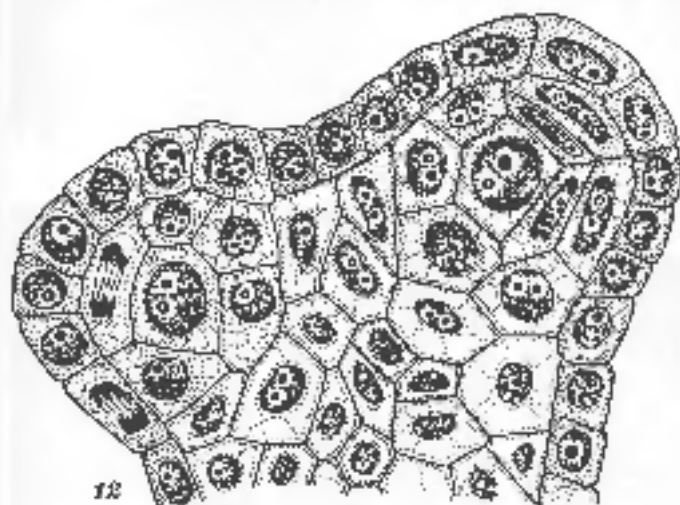
Рис. 91. Формирование колоса пырея ползучего. Дикуют в фазе култения (1), почва и трубка (2), на ранних этапах его развития (3—7) и эволюционные процессы, происходящие в это время в генеративных органах (8—10). (Из Баттисон, 1974)



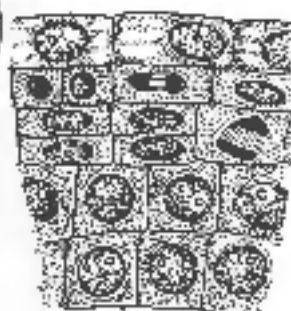
10



11



12



13



14



15



16

Рис 91 (продолжение).

КЧ — холоскопический клеточный, НЦЧ — паренхимный клеточный, О — ость, ГР — точка роста, ЦБ — цитоплазматический бугорок.

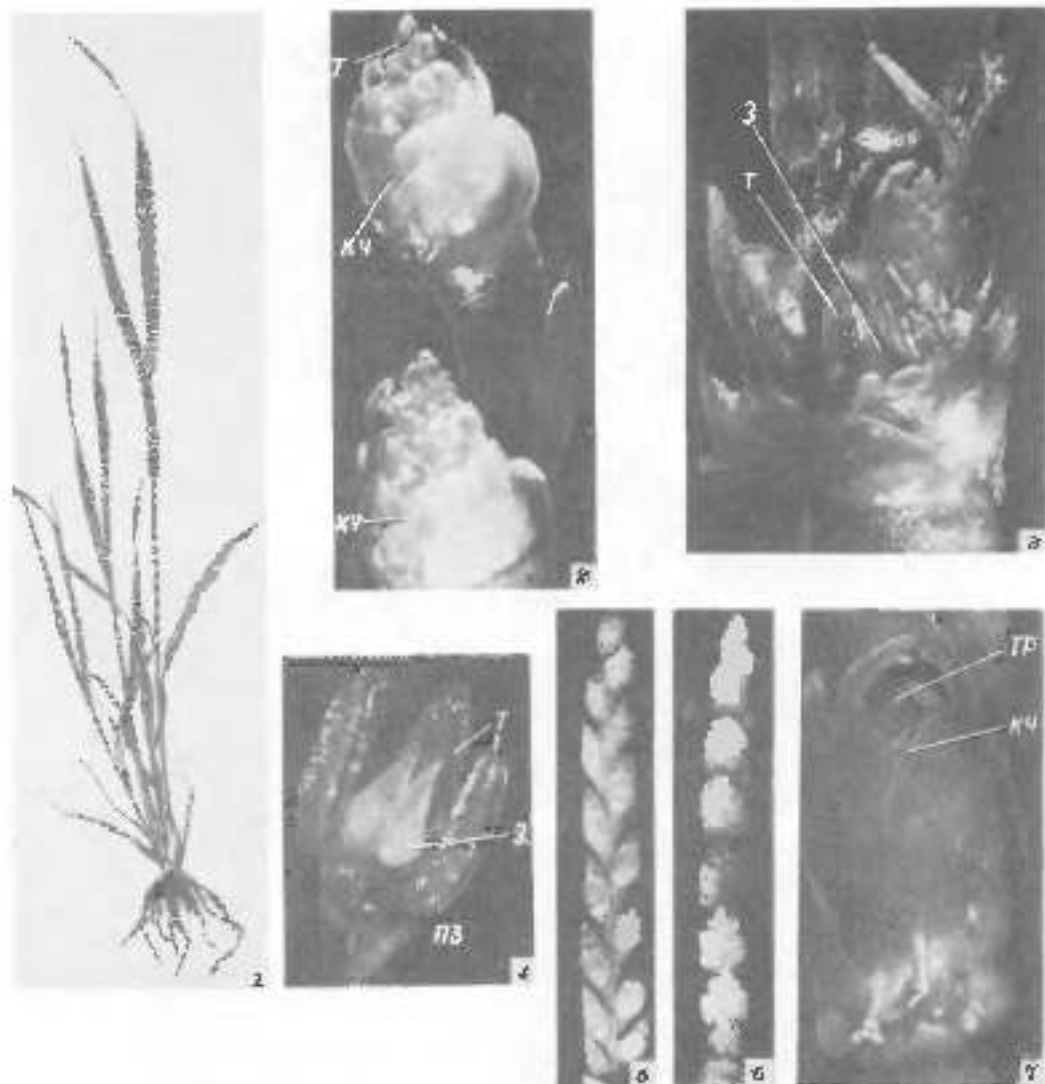
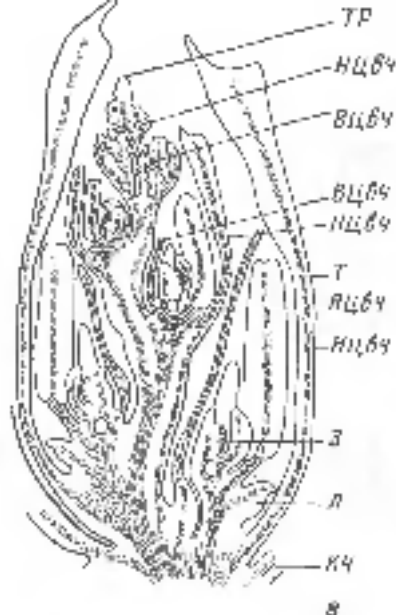
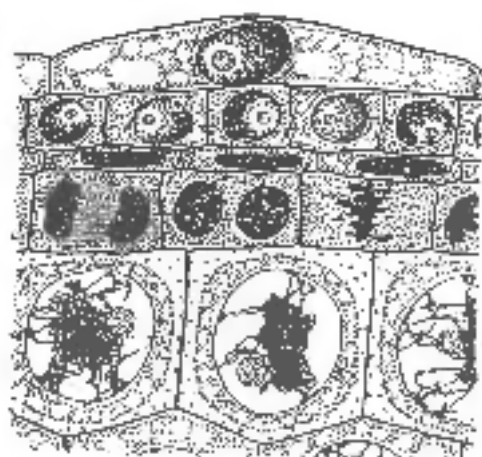


Рис. 92. Пшеница сорта Ликант. (По Батынцев, 1974)

1 — форма стебля, 2—7 — формирование колоса и его элементов, 8 — продольный срез колоса, состоящего из 8 цветков, на различных стадиях развития, 9—16 — эмбриональные структуры, прилегающие к оси стебля и генеративные органы. ВК — кутикулярная ткань, 3 — завязь, 2 — лопатка, 13 — пыльник. Остальные обозначения как на рис. 91.



8



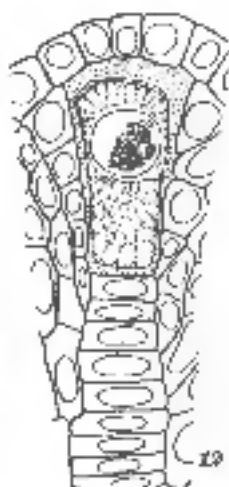
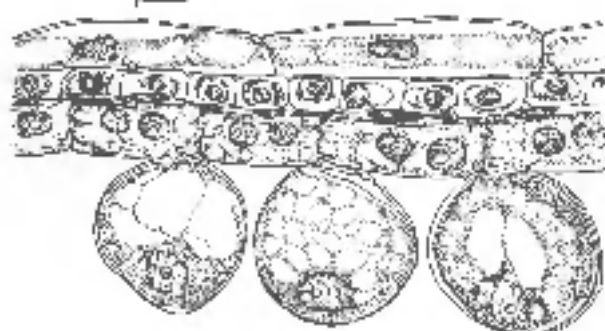
9

10



10 MM

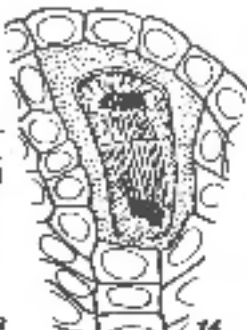
11



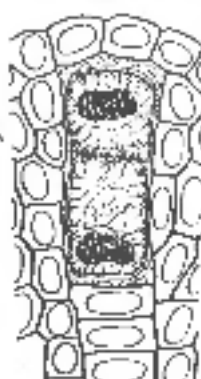
12



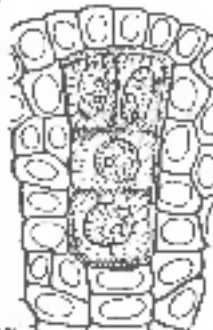
13



14



15



16

Рис. 93 (продолжение).

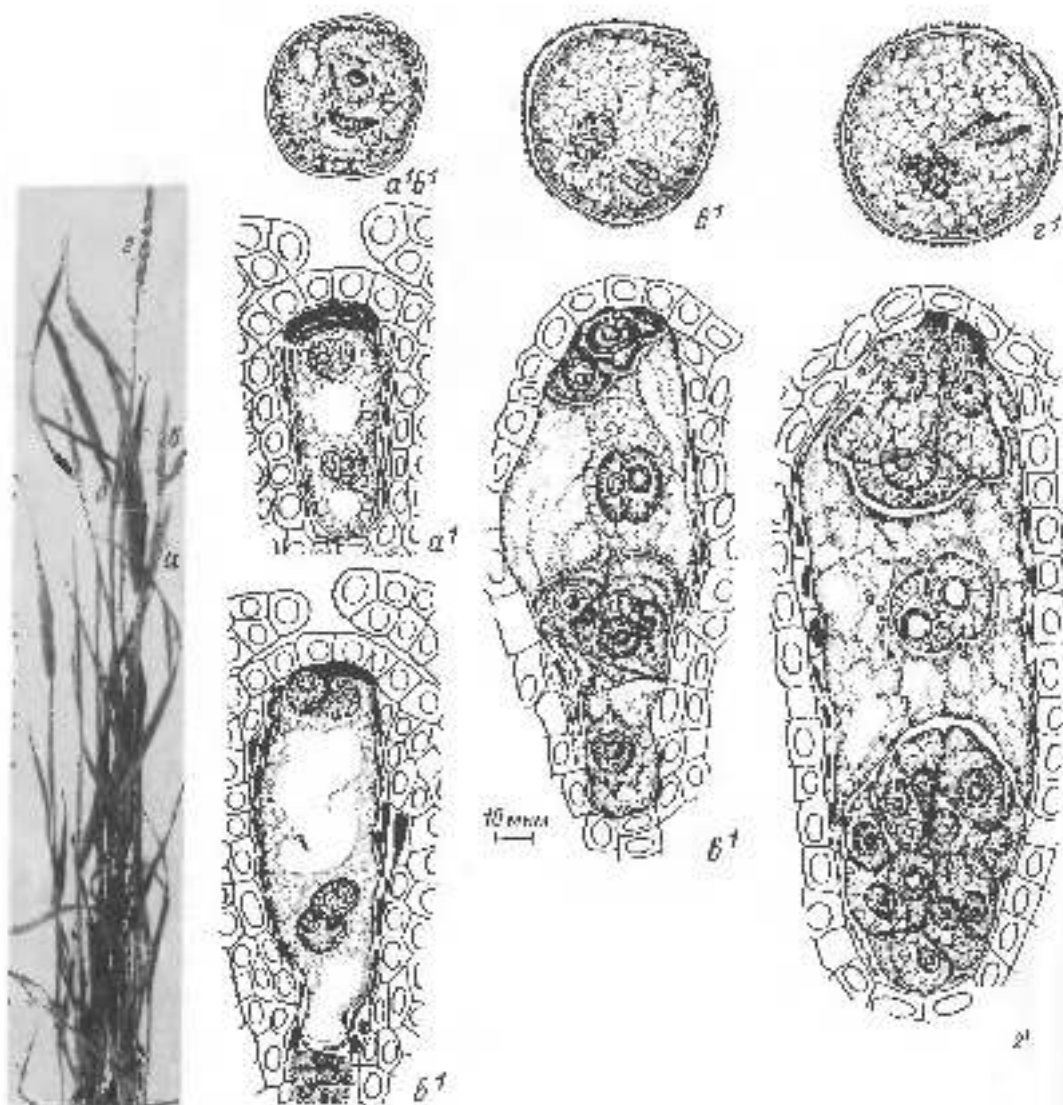


Рис. 16. Развитие молодых растений сорта Диамант в фазе колонии и цитения. (По Батыгной, 1974).

a — растение фазы раннего роста; b1 — b5 — различные фазы развития растения, происходящие в нем.

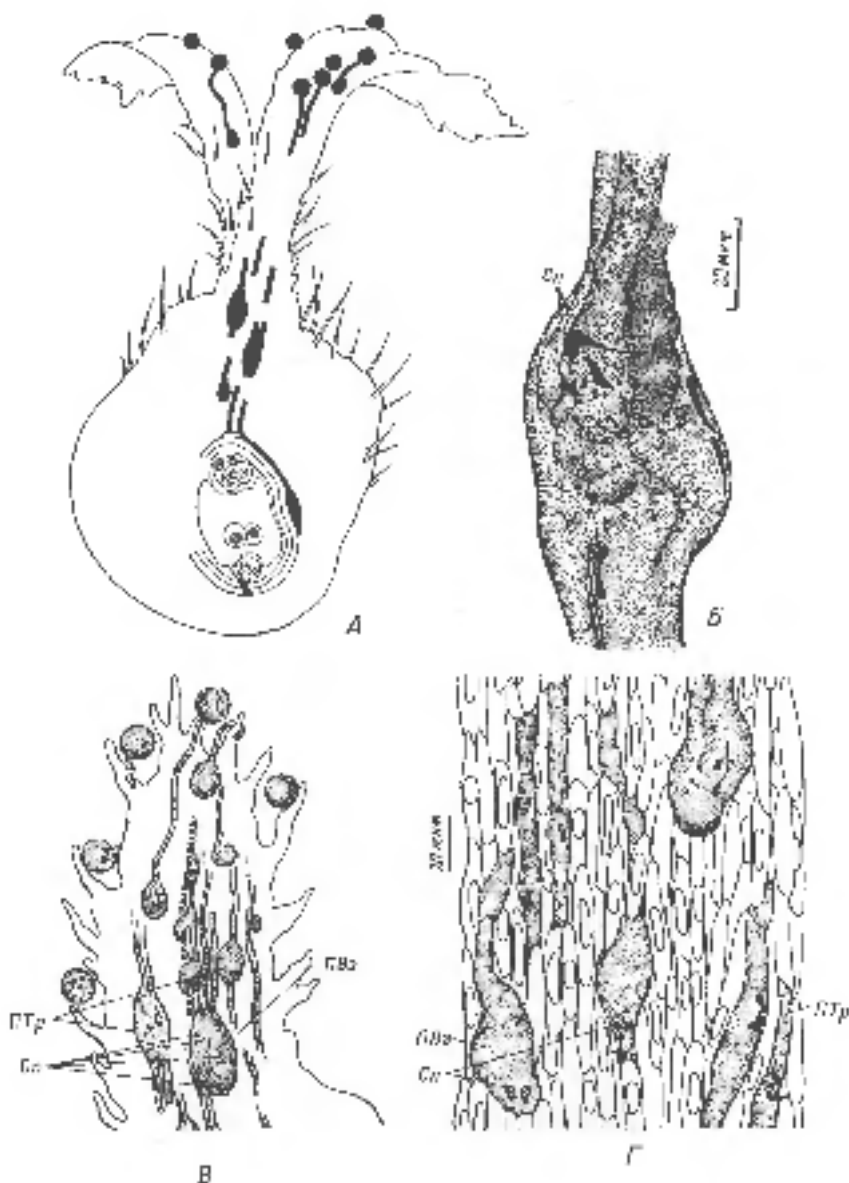


Рис. 94. Анатомический рост пыльниковых трубок при отдаленных скрещиваниях пшеницы. (По Батт-гизий, 1974)

А — вид под микроскопом пшеницы с формирующимися пыльниками трубок, Б — концевая часть пыльника, образованная несколькими пыльниками трубок, В, Г — пыльники, образованные при слиянии нескольких пыльниковых трубок, Д — пыльники трубки к рыльцу. ПТр — пыльник трубки, ГВз — пыльник, Ст — стержень.

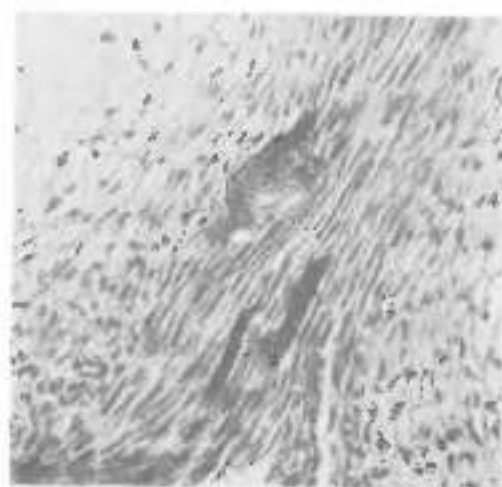
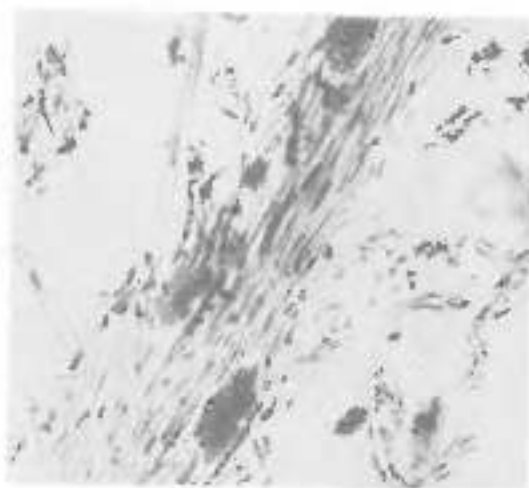


Рис. 94 (микрофотография).

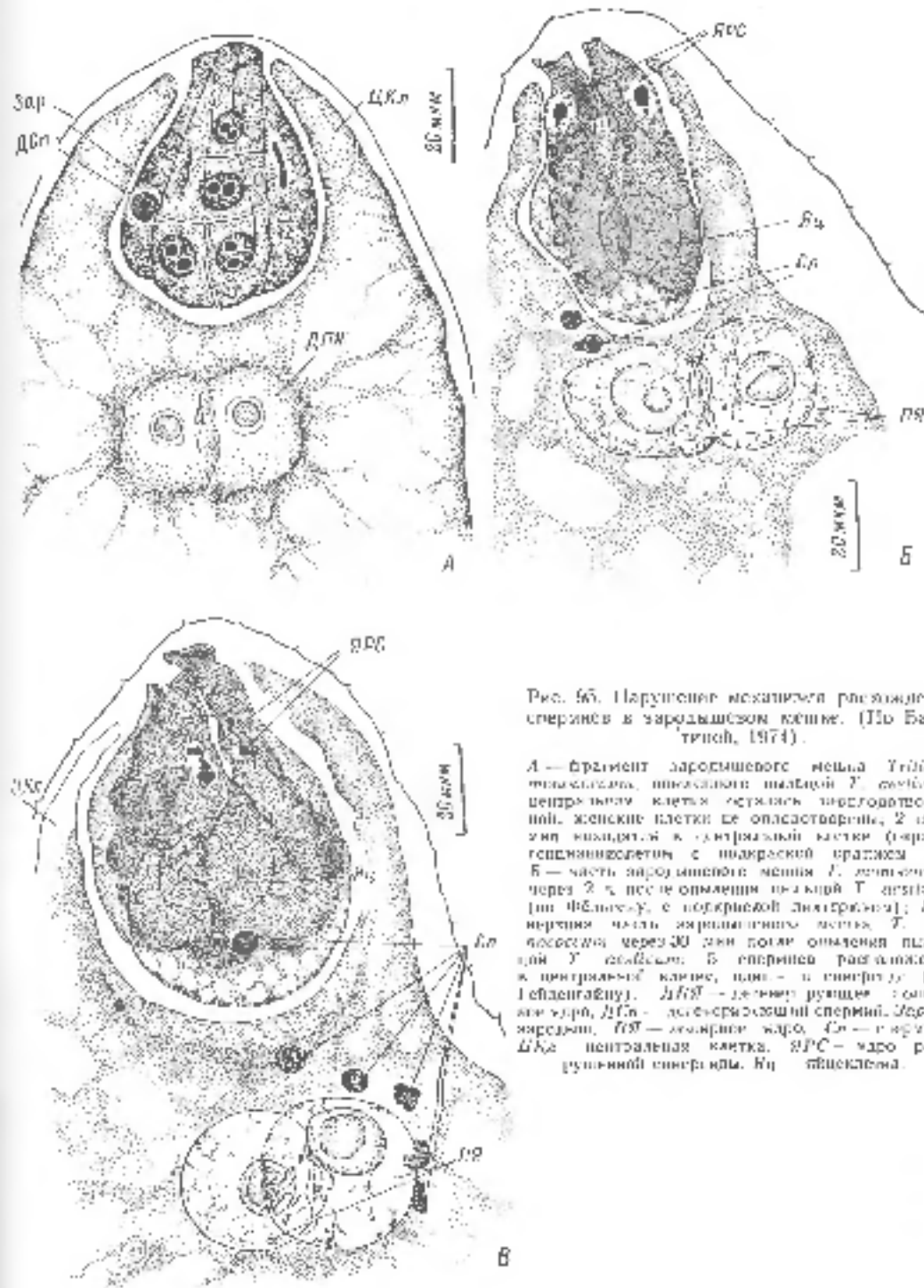
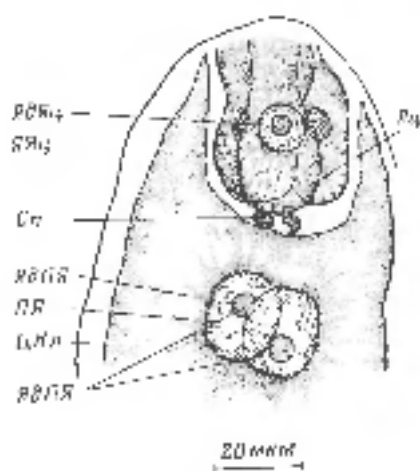
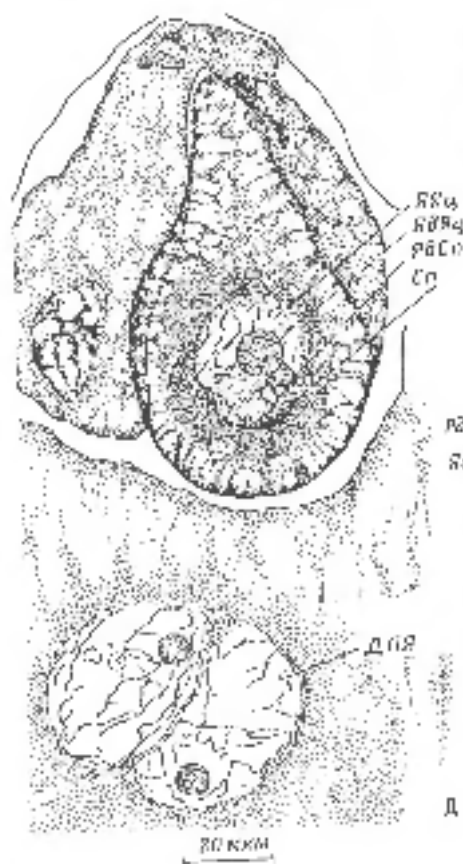


Рис. 56. Нарушение механизма расхождения спермиев в зародышном мешке. (По Батытиной, 1974).

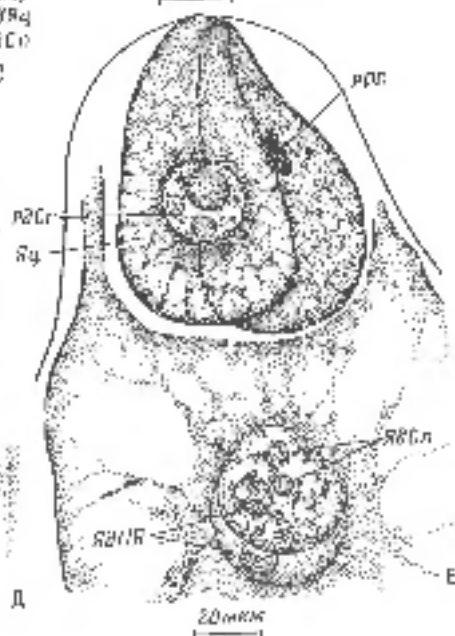
А — фрагмент зародышевого мешка *Yucca puberulenta*, инвазивная стадия *Y. puberulenta*; центральная клетка остается инвазивной, женские клетки не оплодотворены, 2 ядра в центре и 4 в периферии (ядро в центре гомоплазматическое с инвазивной стадией ЯЧ). Б — часть зародышевого мешка *Y. puberulenta* через 2 ч после оплодотворения Т-спермием (по Фельдману, с периферической стадией ЯЧ). Б' — часть зародышевого мешка *Y. puberulenta* через 30 мин после оплодотворения Т-спермием *Y. puberulenta*. В спермий разделился в центральную клетку, ядро — в синергид (по Гейденгайну). ДСп — дорсальная часть зародка, ДПН — дорсальная часть зародка, ДП — дорсальная часть зародка, ЦКЛ — центральная клетка, ЯС — ядро, ЯЧ — ядро, ДП — дорсальная часть зародка, ПЯ — периферическая часть зародка.



В



Д



Е

Рис. 96 (продолжение).

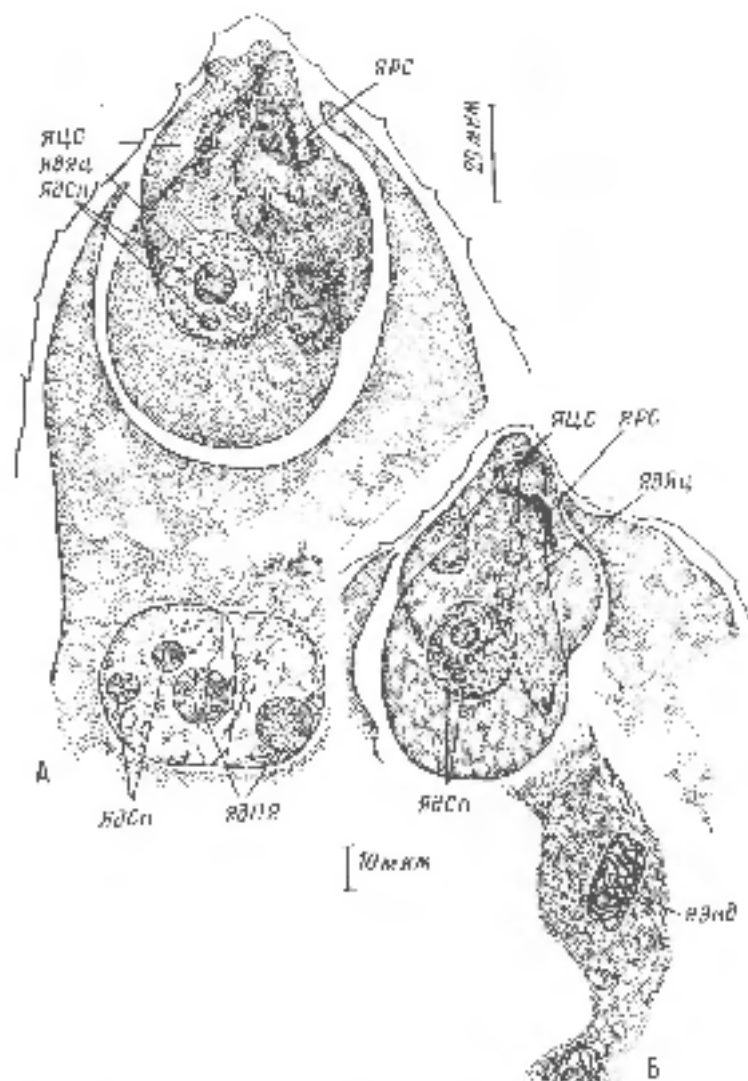


Рис. 97. Верхняя часть зародышкового мешка *Trifolium vestitorum* через 7 ч после опыления пыльцой *T. pratense* (А), лигота и центральная клетка в интерфазе (окраска гемаксалином) и часть зародышкового мешка *T. vestitorum* через 7 ч после опыления пыльцой этого же вида (Б), лигота и ядро, в эндосперме - несколько ядер (по Фельдену, с подкраской антрахином). (По Потемкина, 1974).

ЯВЯЦ - ядро эндосперма. Установка плазматическая как на рис. 95, 96

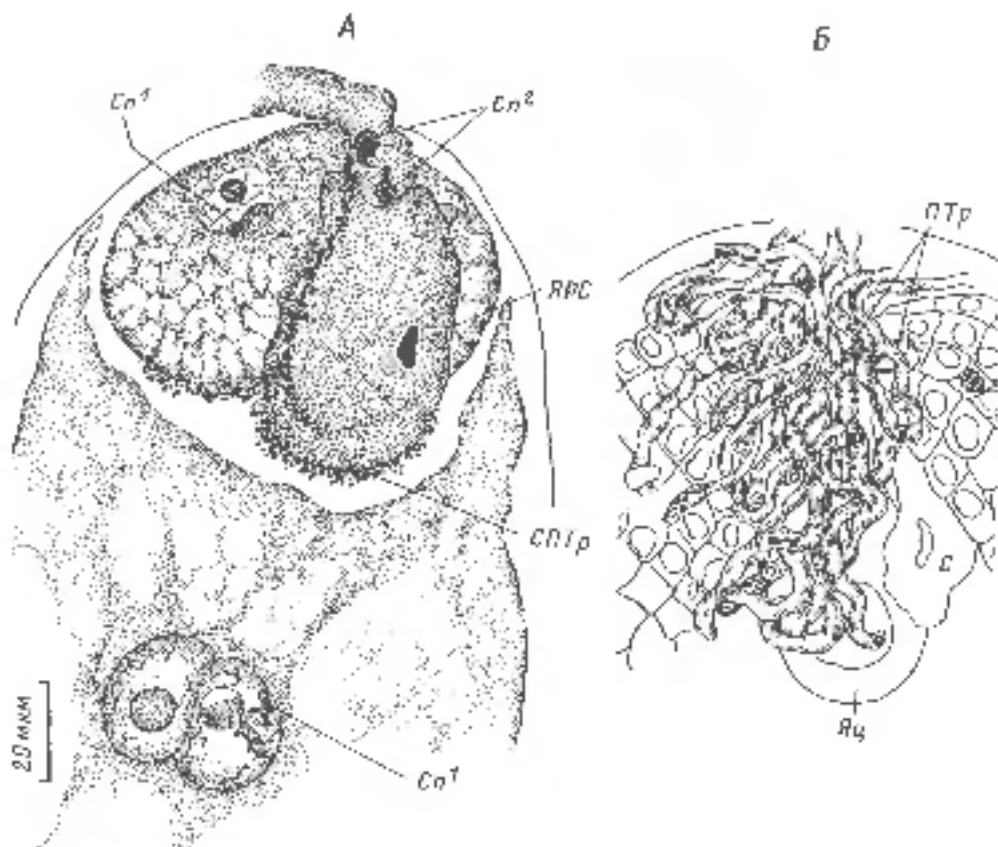


Рис. 98. Первые части зародышевого мешка *Tritonia marmorata* через 60 мин после опыления гильей *T. aestivum*, в зародышевый мешок попали 2 пальчащие трубки (А), и большое число пальчащих трубок с диссимирующими сперматозоидами в незащиточеренной зародышевом мешке через 3 ч после опыления *T. marmorata* гильей *T. aestivum* (Б). (По Батыгиной, 1974).

Cn¹ — первый первый пальчащий трубки, *Cn²* — первый второй пальчащий трубки, *Cn¹р* — первый первый пальчащий трубки, *ЯРС* — ядро разрушенной гильей, *Яц* — яйцеклетка. Остальные обозначения как на рис. 95, 96.

А



Б



Рис. 95. Развитие зародка *T. tolusensis* × *T. vestitus* (А), *T. vestitus* × *T. tolusensis* (Б) и внешние гибридные зародки, полученные от скрещивания *T. vestitus* с *T. tolusensis*, через 20 сут после оплодотворения (В) (По Батягиниц, 1974).

1–14 зародки в дорентральном сечении (2а–6а его схематическое изображение), 11–15 зародки в билатеральном сечении (16а–19а — его схематическое изображение), 20–25 — срезы в различных сечениях. На В, а — полнокровный зародок в зародке, б — он же при большом увеличении. Зар — зародок, ЗарКор — зародковый корень, Кл — клетчатка, Клр — клетчатка, Сир — сиринговидная, ТР — точка роста, Ш — шток, Зед — эндостер, Зиб — эндобласт.

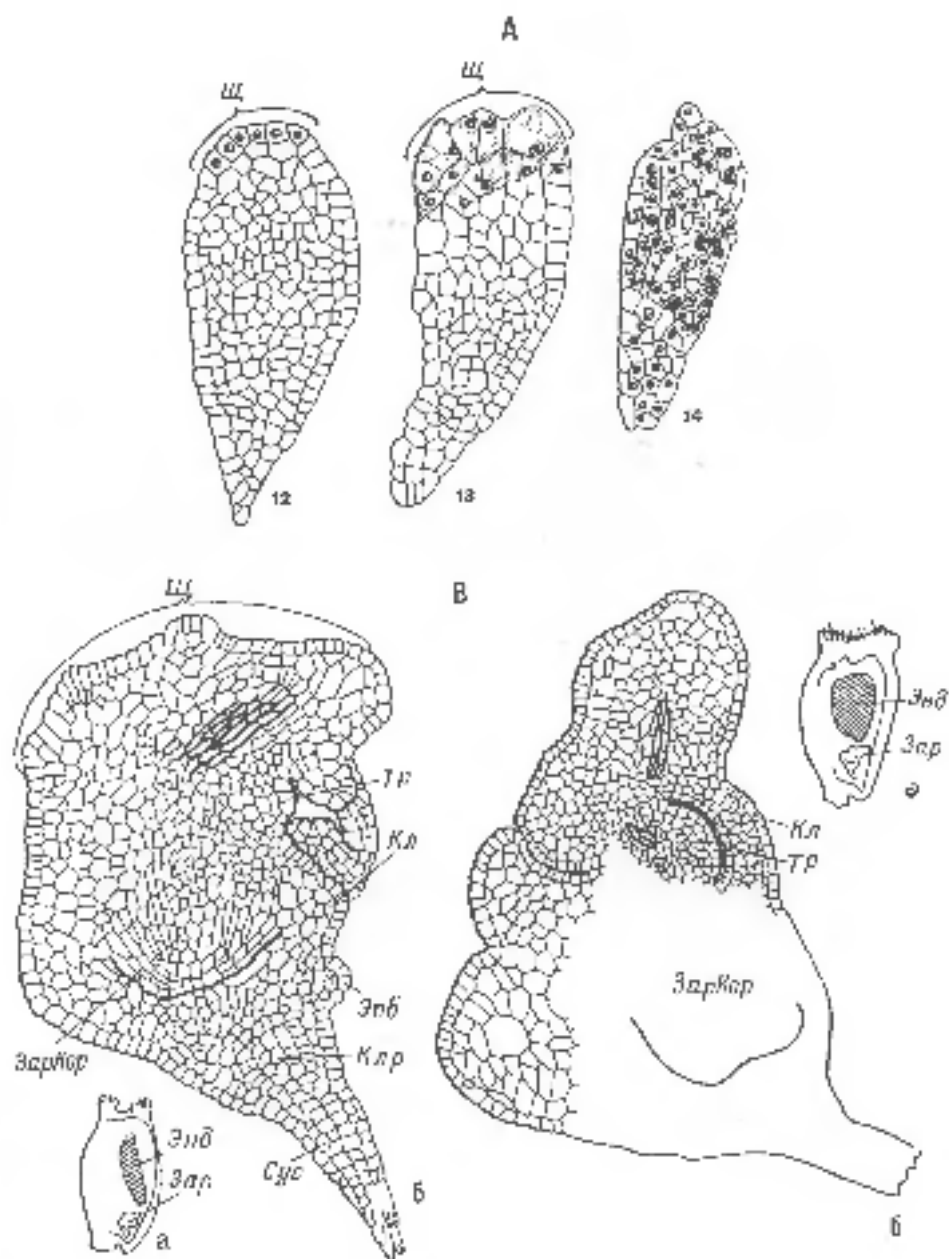


Рис. 93 (продолжение).

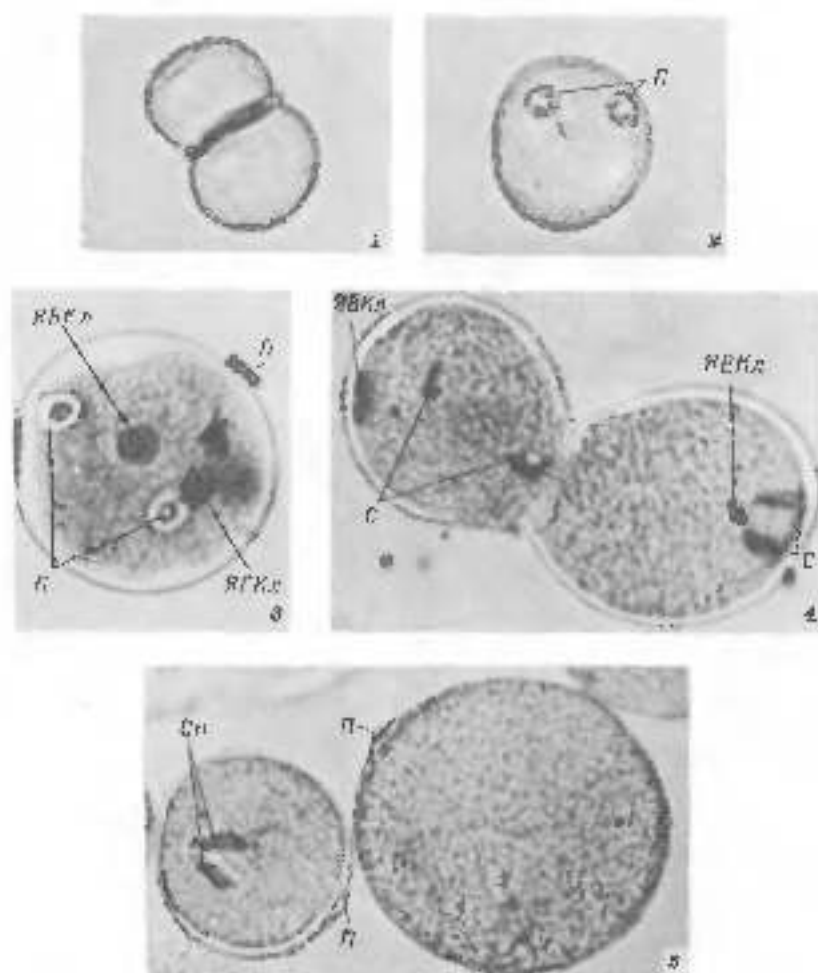


Рис. 101. Нарушения и стрессовые состояния зерен у растений формы тритикале в фазу прорастания ($\times 600$). (По Тихонову, 1980, опубликовано)

1 — хеоперированная дробь микросеив; (А.А. 322), 2 — 2-х годовая микросеив; (А.А. 322), 3 — 3-х годовая микросеив; (А.А. 322), 4 — фертильные микросеивные зерна, образовавшиеся в результате нарушения аутокинеза; (А.А. 322), 5 — полиморфные фертильные микросеивные зерна (А.А. 322). П — плод, Сп — спермий, ЯГКЛ — ядро-гематогенная клетка, ЯГКЛ — ядро-гематогенная клетка.

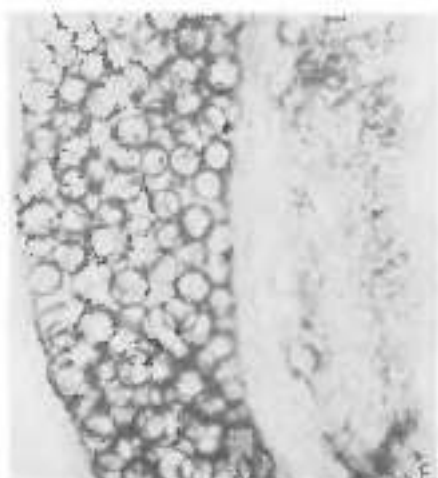
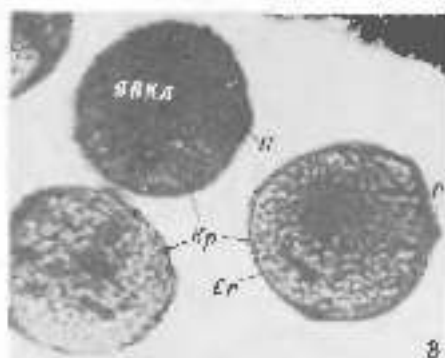
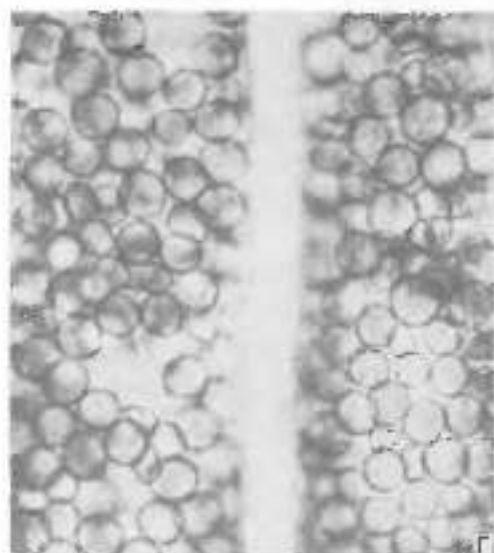
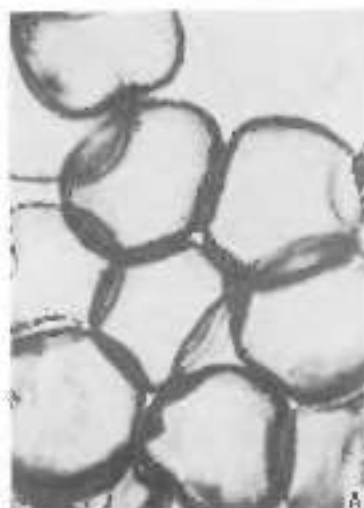


Рис. 102. Различные этапы развития пыльцы и микроспоры некоторых видов *Trifolium* (А - В — по Пескову, Батагирей, 1984; Г - Е — по Орловой, Ригину, 1977)

А — стерильная пыльца и микроспора *Trifolium* АД 537 в фазе созревания. Б — микроспора в микроспоре *Trifolium* АД 537 в фазе созревания. В — фертилизированные микроспоровые зерна *Trifolium* АД 537 в фазе созревания. Г — прикреплённые в КМД зерна микроспор *Trifolium dactyloides* × *Sesale sesale*. Д — микроспоровые зерна различной величины, часть из стерильных (*T. dactyloides* × *S. sesale*). Е — микроспоровые зерна с различной степенью разрушения спорогенных тканей *T. dactyloides* × *S. sesale*. Кр — крахмал, Я — ядро, Сп — споры, ЯВЯД — ядро вегетативной клетки, ЯМ — ядро микроспоры.

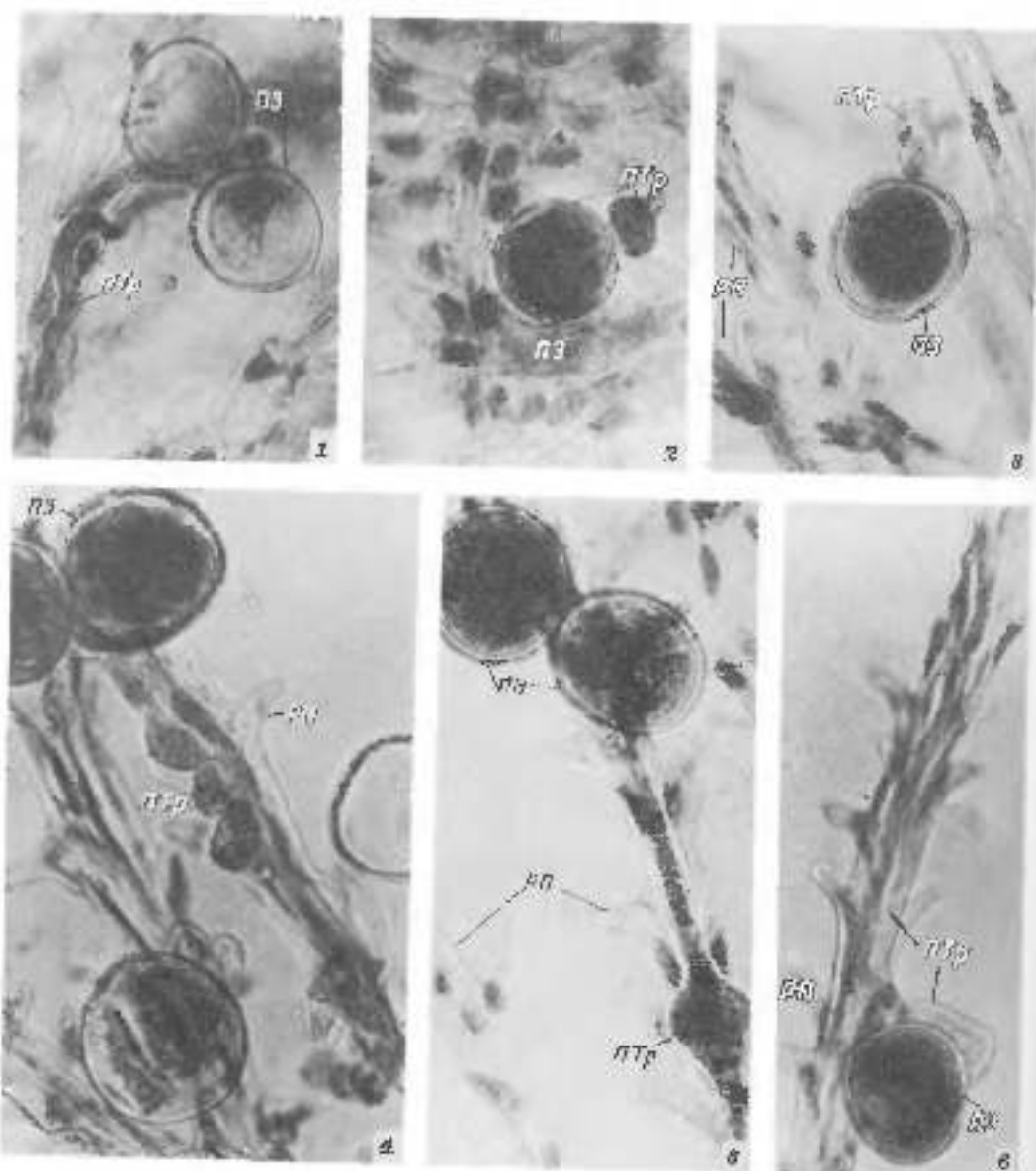


Рис. 104. Особенности роста гифиальных трубок в колониях растений различных форм *Trichia* (X550). (По Тименко, издана, дарены).

1 — нормальная колония (А.Д. Никитин); 2 — развивающаяся коническая колония (А.Д. 206); 3 — спирально-завитая колония, с сепарацией в виде кольца (А.Д. 322); 4 — спирально-завитая колония, с сепарацией в виде кольца (А.Д. 206); 5 — спирально-завитая колония, с сепарацией в виде кольца (А.Д. Никитин); 6 — спирально-завитая колония, с сепарацией в виде кольца (А.Д. 206). птр — развивающаяся трубка, sp — споры.

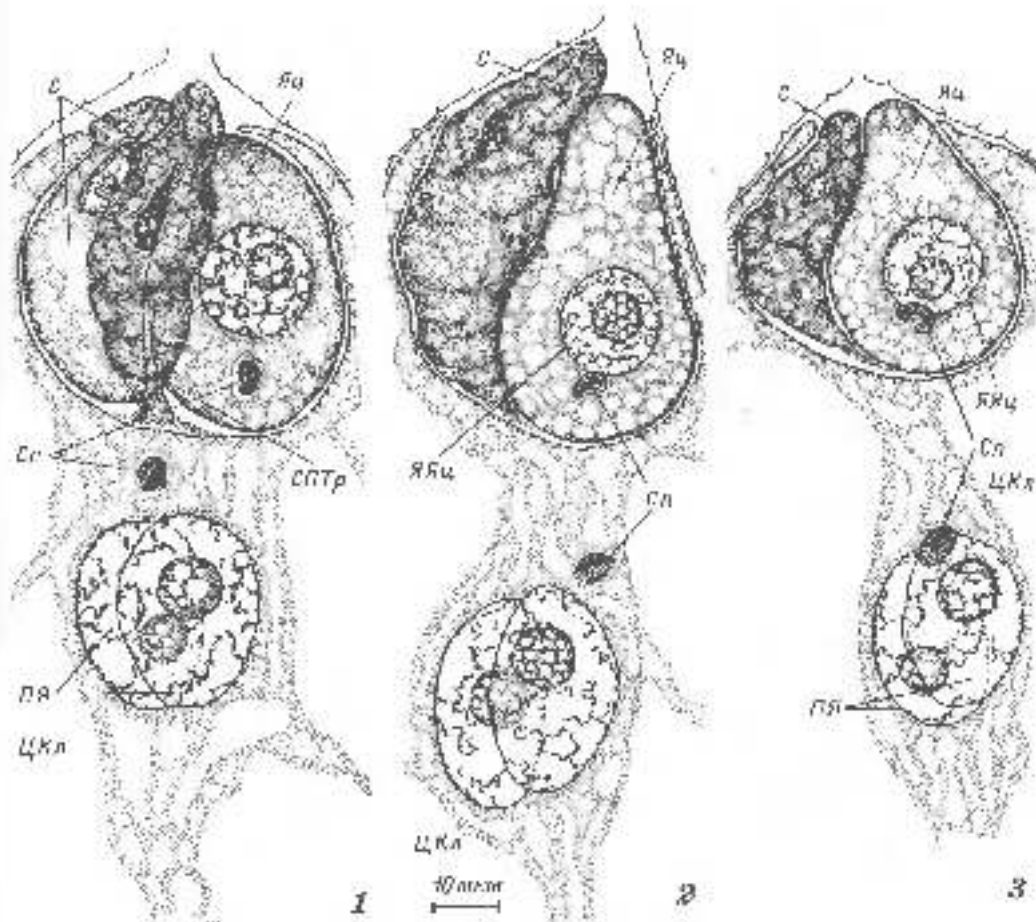


Рис. 105. Процесс оплодотворения у *Triturus* А.Д. С. (По Хвостович, 1963).

1 — черта III или IV стадии развития, 2 — 10 мкм, 3 — 20 мкм, 4 — 110 мкм, 5 — 5 ч, 6 — 4 ч, 7 — 6 ч, 8 — 6 ч, 9 — 8 ч (нарушения), 10 — 5 ч. СПТр — сперматогенная трубка, ЯЛц — ядерный аппарат, ПЯ — ядерный аппарат, ЯЛц — ядерный аппарат, ЯЛц — ядерный аппарат, ЯЛц — ядерный аппарат. Остальные обозначения как на рис. 102, 103.

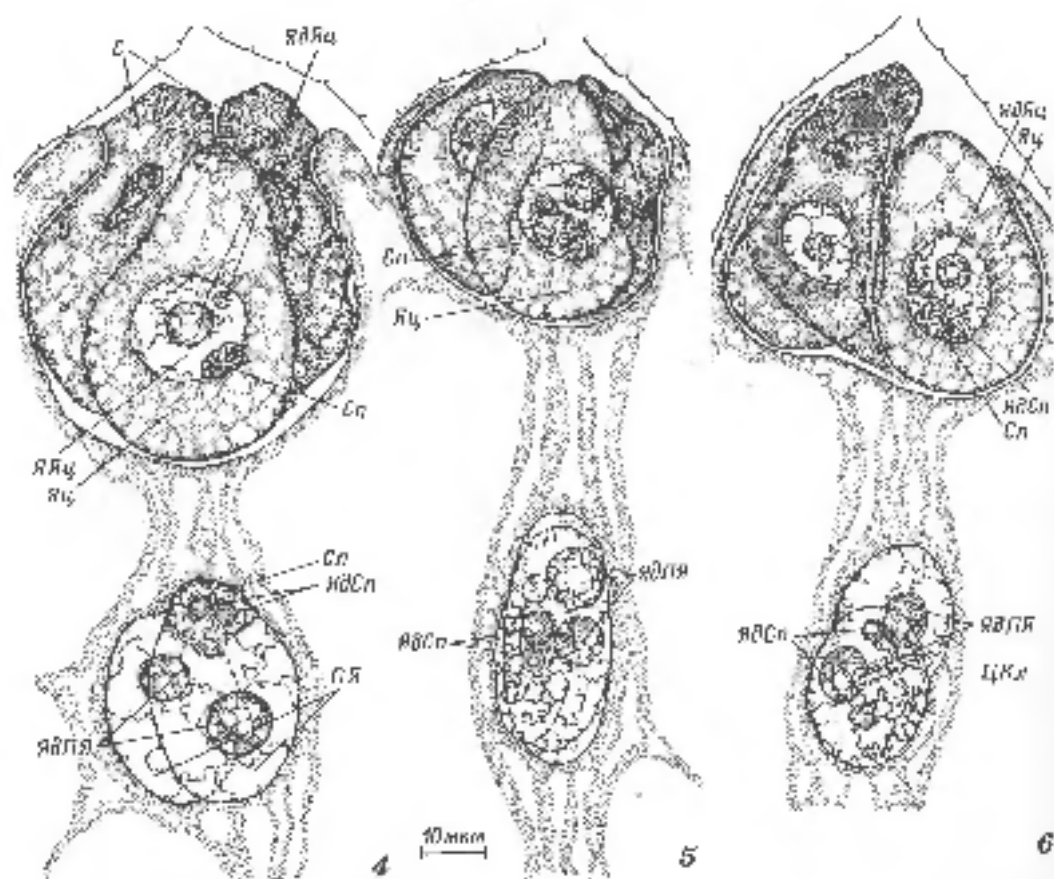


Рис. 105 (продолжение).

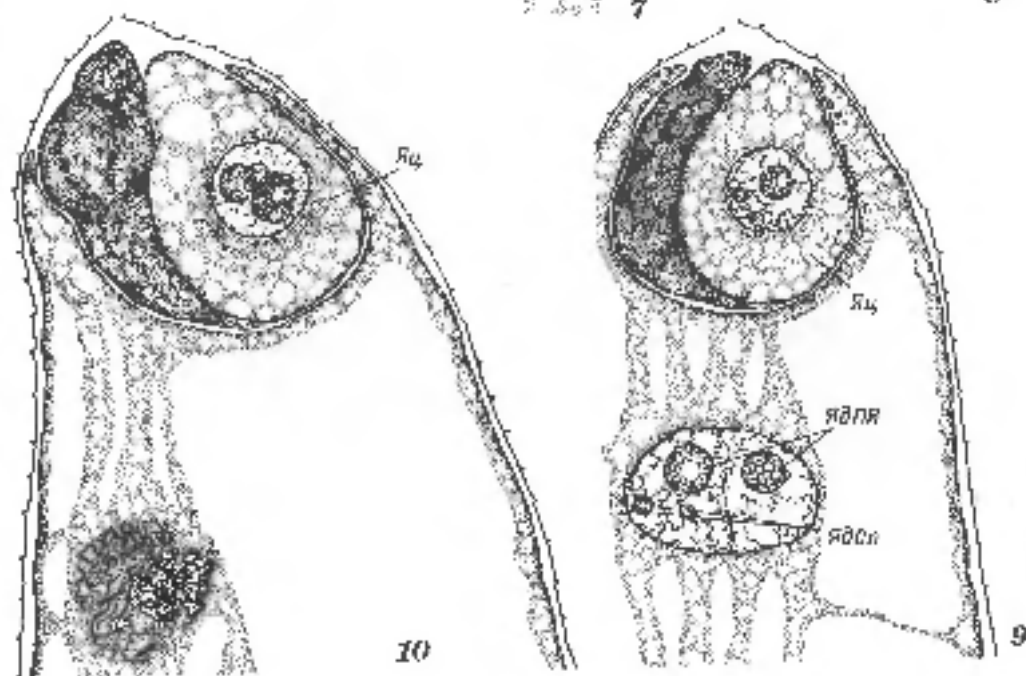
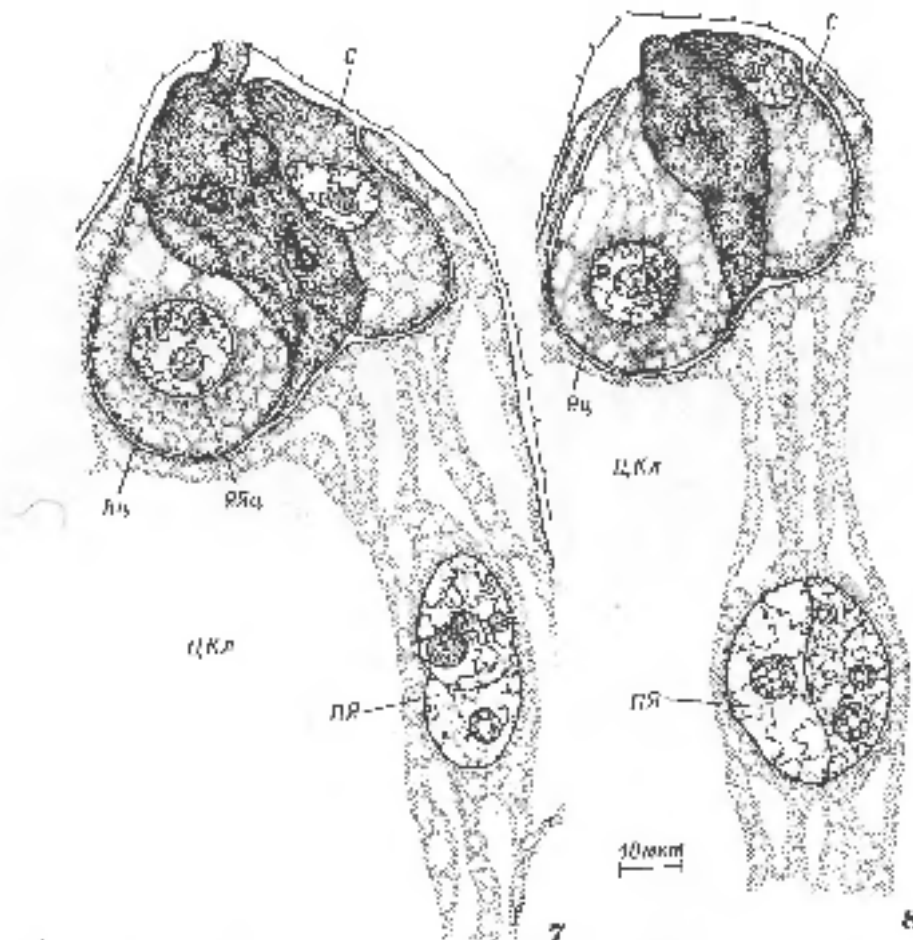


Рис. 105 (продолжение).

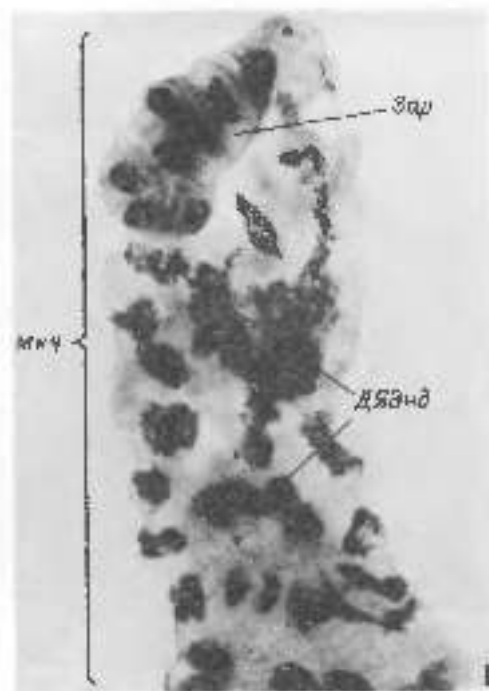
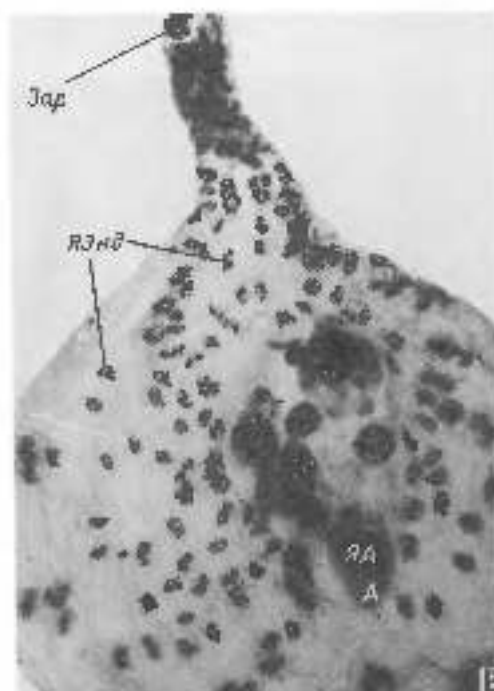
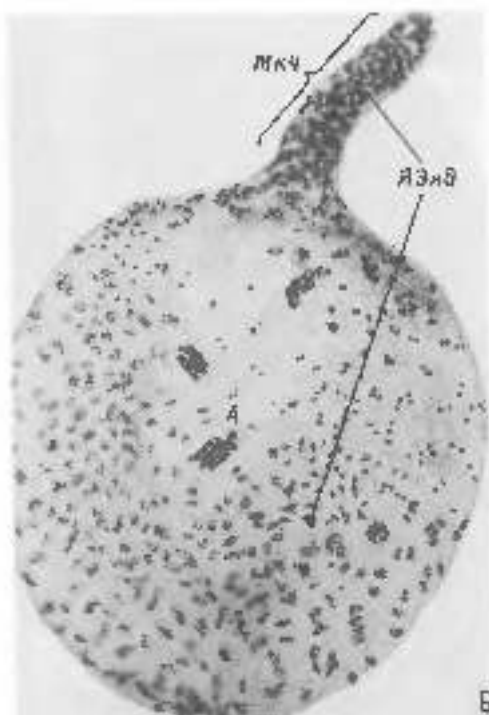
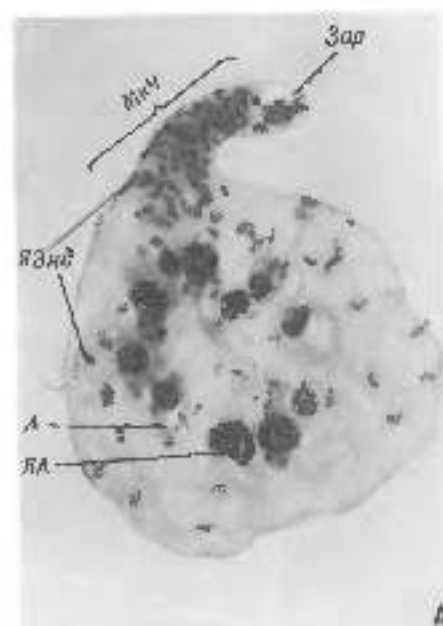


Рис. 107. Измеряемые зародковские органы тритикале (*Triticum durum* × *S. cereale*) на стадии ядерного (А, В) и клеточного (Б) андростомии и андалав митозов в микроплазматической части эндоспермального цитоплазма (Г).

А — амфистом, ДЯЭнд — развивающийся молодой эндосперм, Зар — зародок, ММЧ — микроплазматическая часть, ПА — перикарп, ЯЭнд — молодой эндосперм.

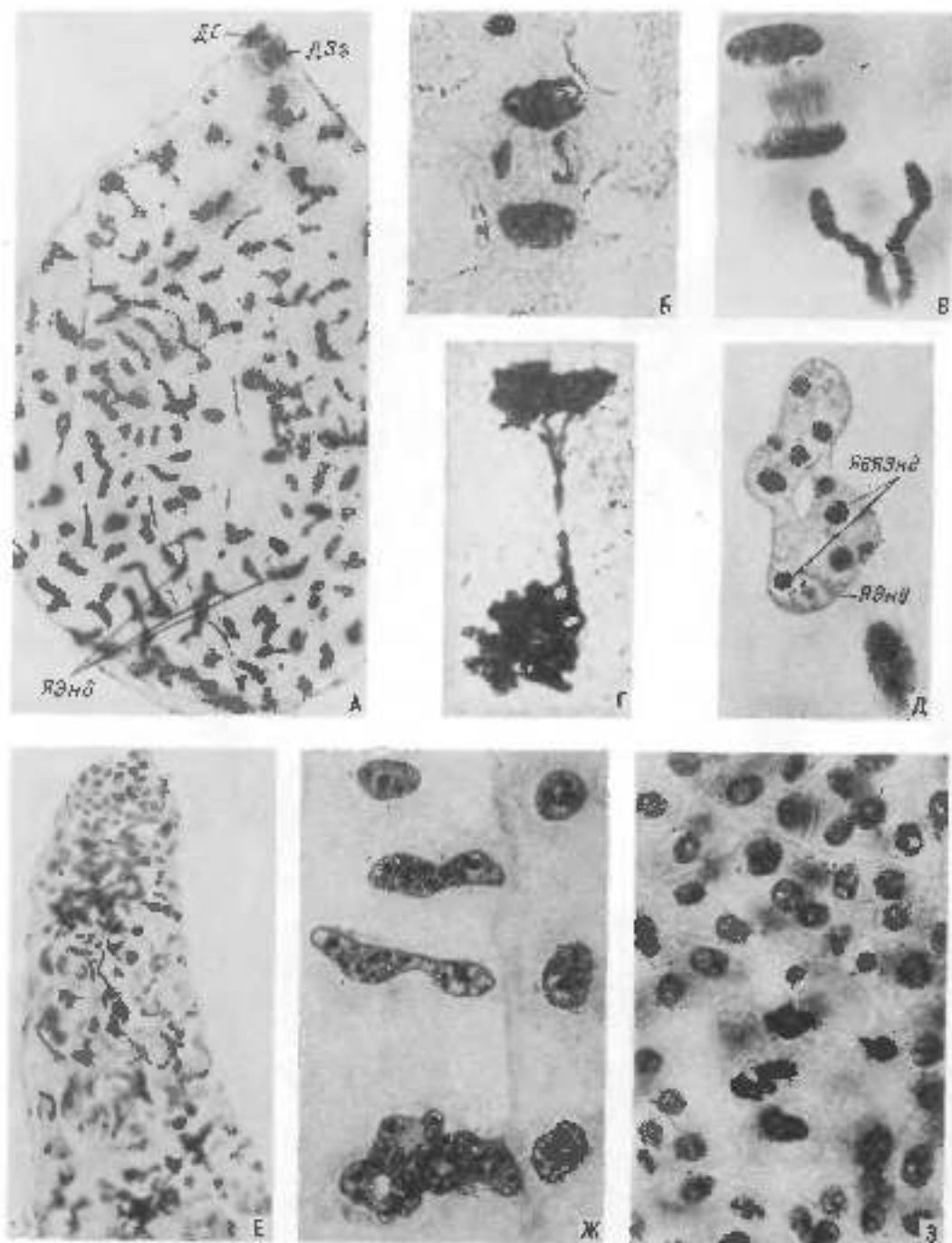


Рис. 158. Аномалии и разветвления эндостерия тритониде (*Tritonym denticulatus* x *S. serrata*). (По Орловой, 1972).

А — зародышевый мешок в фазе 128 ядер эндостерия; большинство ядер изокальны; в неэрированной части ядрам дегенерированным («мертвым») зиготам; Б—Г — митозы оогониев, происходящих из зародышевой массы; Д, Ж — ядра эндостерия различных форм и размеров в разветвленном цикле формирования; Е, И — дегенерация ядер эндостерия в митотической фазе дегенерации; ДЗс — дегенерировавшие ядра; ДС — дегенерировавшие и смертные; БВЯЭнд — ядро в ядре эндостерия; ЯЭнд — ядро эндостерия.

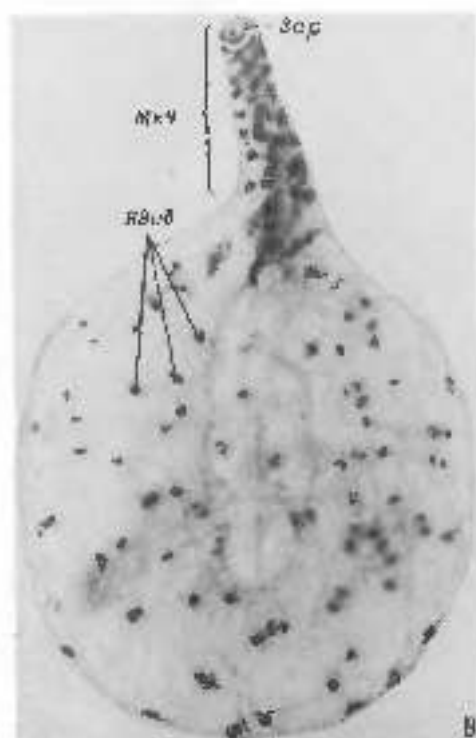
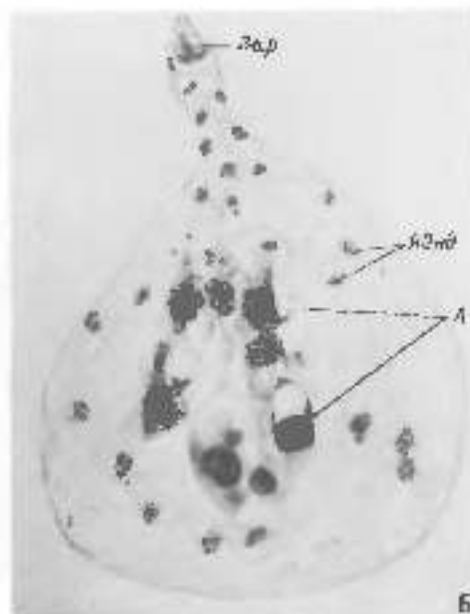
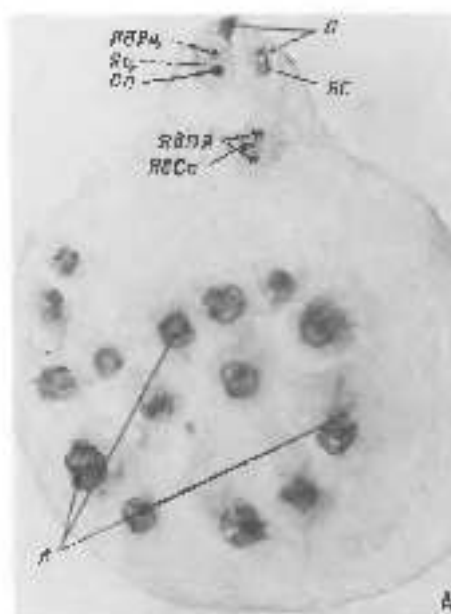


Рис. 109. Пилоэрохские зародышковые клетки *Trifolium* АД 206 на стадии двойного овоцитообразования (А), ядерного (Б) и на начальной стадии развития клеточного эндосперма; антропоидные клетки (В) (вызванные развитие). (По Орлиной, Азальской, 1985).

ЯСР — ядро сакриона. Остальное обозначения как на рис. 102, 106, 108, 107.

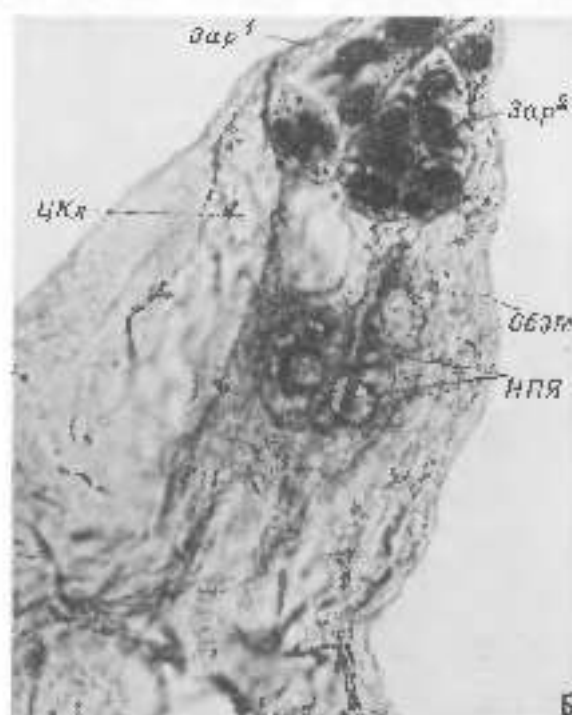
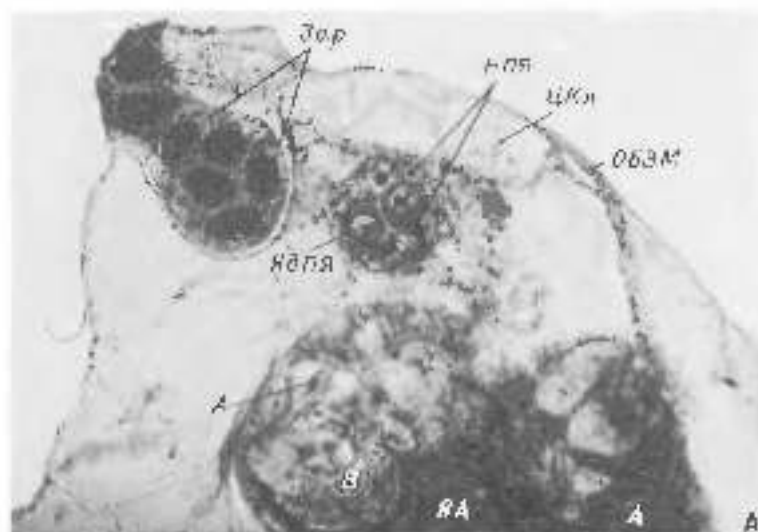


Рис. 110. Аномалии в процессе гаметогенеза у *Tribolium*. (По Орлову, Анялину, 1985).

А — отсутствие троичного скелета; зародок развивается нормально, В — 2 сформированных яйцеклетки и 2 зародка, оплодотворение поларизованных пар из оплодотворенных. В — вентраль, Зар¹, Зар² — зародки, НПЯ — нефроblastический проток, ОБЗМ — обlique мезодерма. Остальные обозначения как на рис. 90, 96, 102, 107.

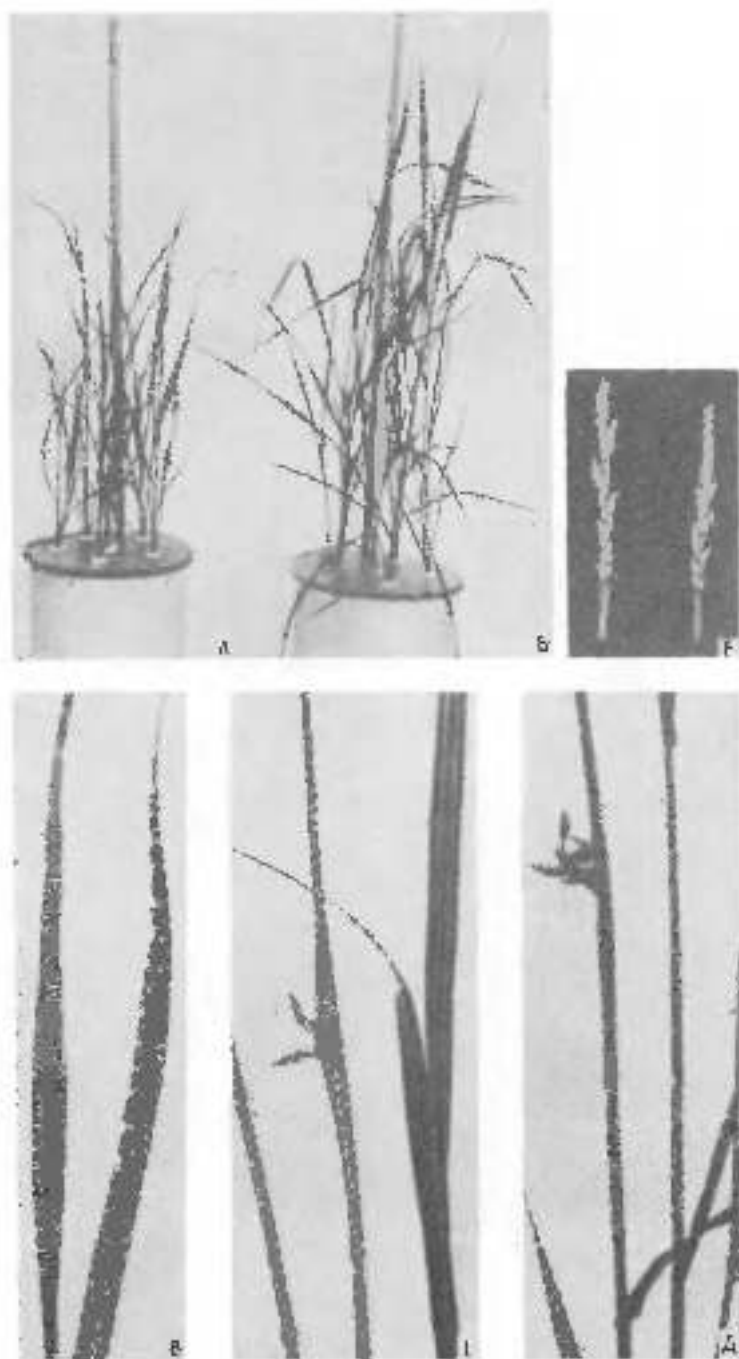


Рис. 111. Влияние бора на развитие пшеницы. (По Тропцкой, Белятиной, 1950)

А — растение в 22-суточном возрасте без бора, Б — то же с бором, В — морфологические особенности колосьев, Г, Д — нарушения выношения, Е — стоматозы в развитии колосьев

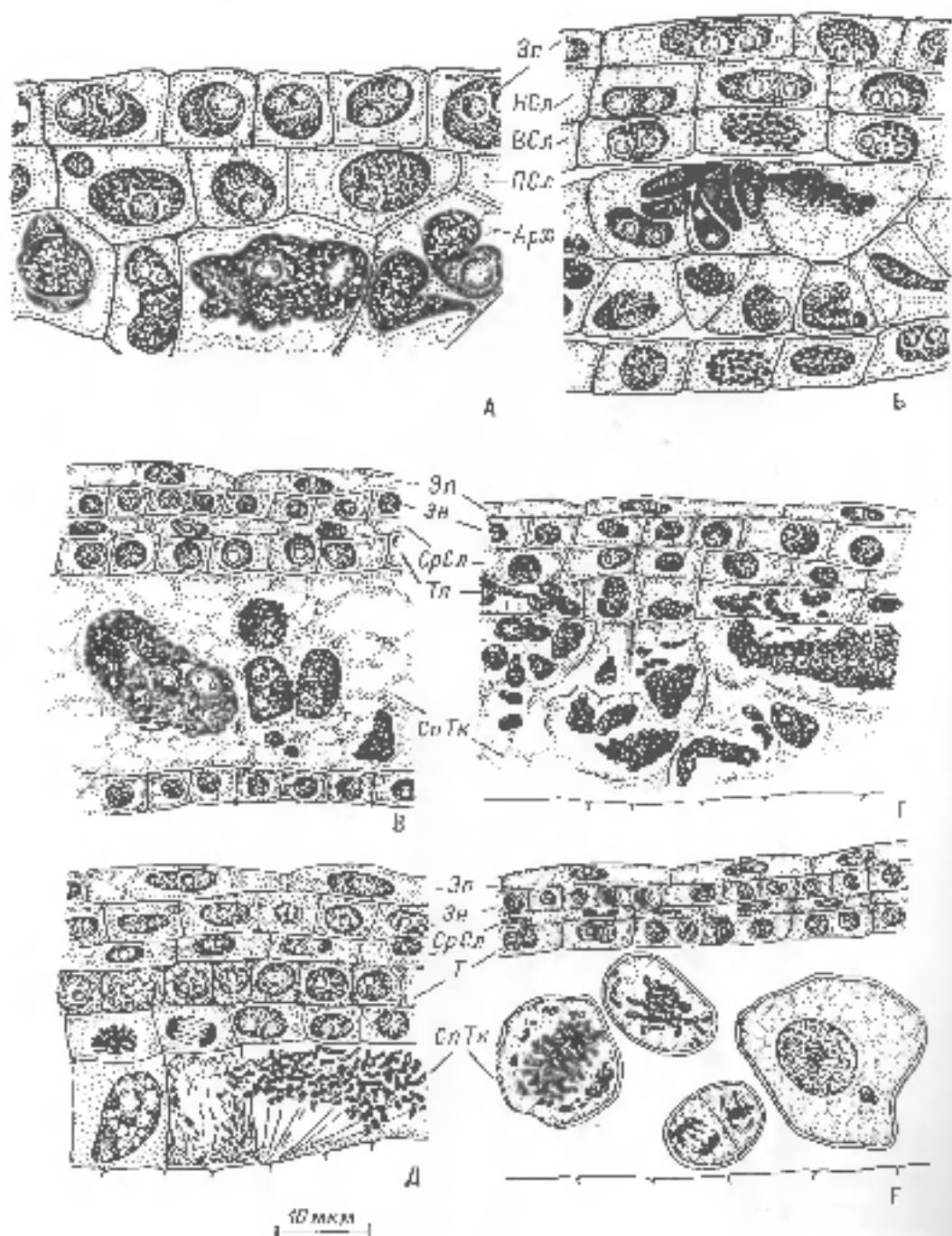


Рис. 112. Нарушения формирования пылинки при отсутствии бора (А—Е). (По Уильямсону и др., 1966). По Фельману, с индираской лингитрой.

Предметный. срезы через пыльник. *Аре* — архисперм, *ПСл* — параспериальный слой, *СрТк* — срединный слой, *Тл* — тапетум, *Зн* — эндотехий, *Зп* — эпидермис.

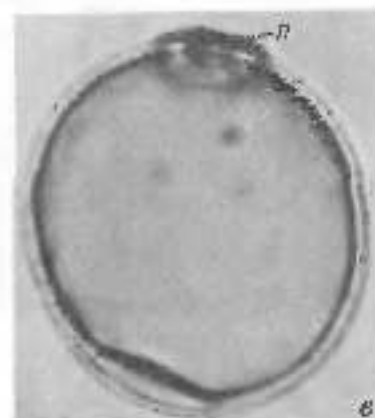
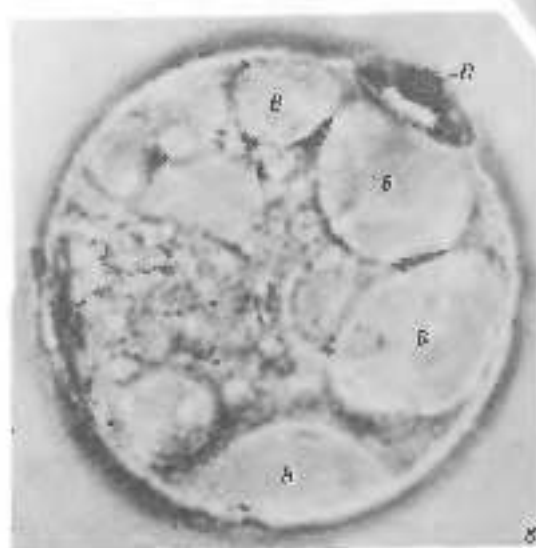
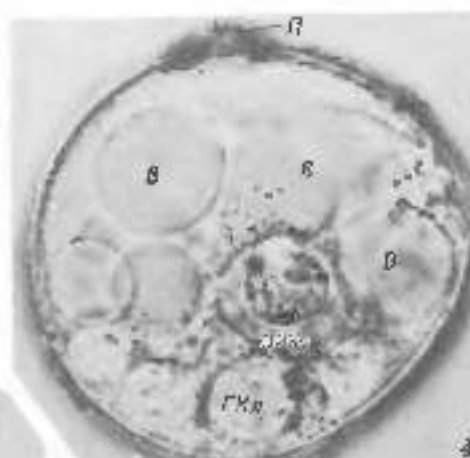
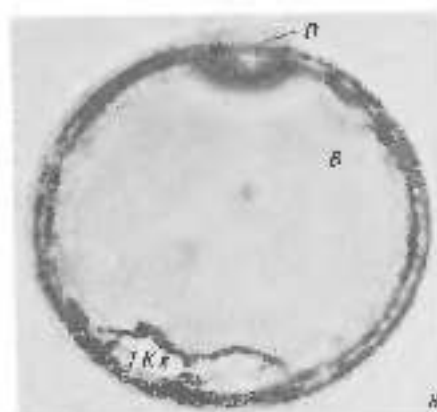
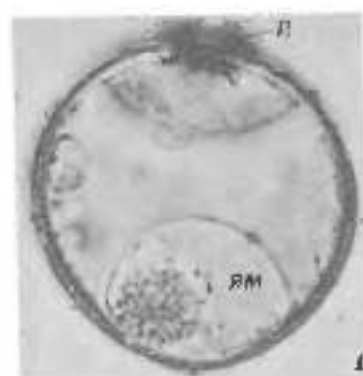


Рис. 114. Различные нарушения в развитии яйцевого зерна пшеницы при ЦМС. (По Орёл, 1962). ТЭМ

1 — микроскопия с объективом (микрофотография), 2 — микроскопия с объективом (микрофотография), 3 — микроскопия с объективом (микрофотография), 4, 5 — микроскопия с объективом (микрофотография), 6 — микроскопия с объективом (микрофотография). В — вегетарианские клетки, ГКЯ — гермафродитная клетка, П — полярная клетка, ЯМ — ядро микроскопии.

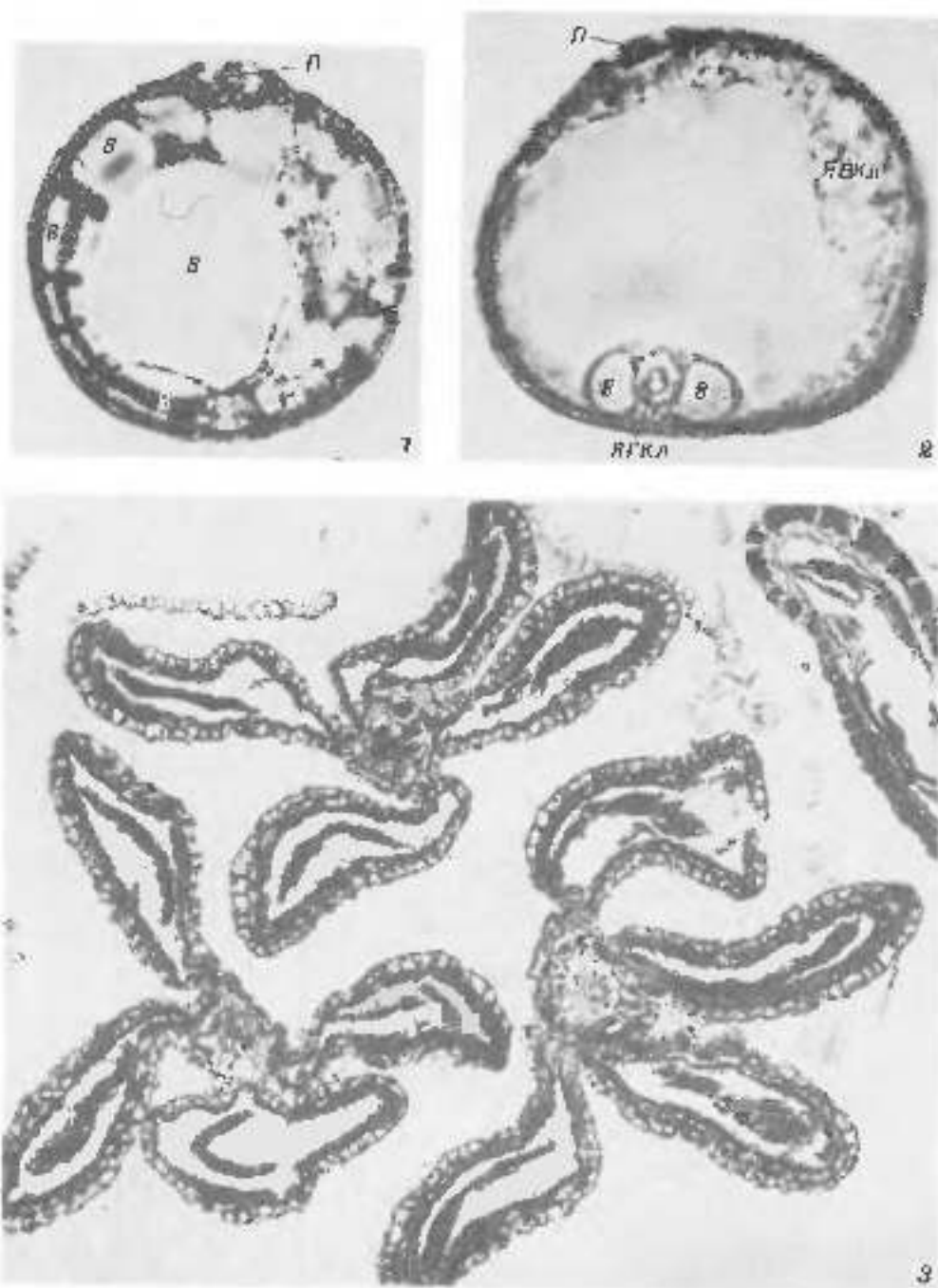


Рис. 115. Различные нарушения в развитии развивающихся зерен кукурузы при ЦМС. (1, 2 — по Орбэ, 1972; 3 — по Скинелли, экзкульт. данные).

1, 2 — развивающиеся зерна при мутационном типе ЦМС с избыточной активацией дитоплазмой интегральных клеток (1) и с избыточным образованием дитоплазмой интегральных клеток (2); 3 — развивающийся плод при стерильности 3-го порядка (линия стерильности 3-го порядка). В — перисперм, ЯВКЛ — зародышевый побег.

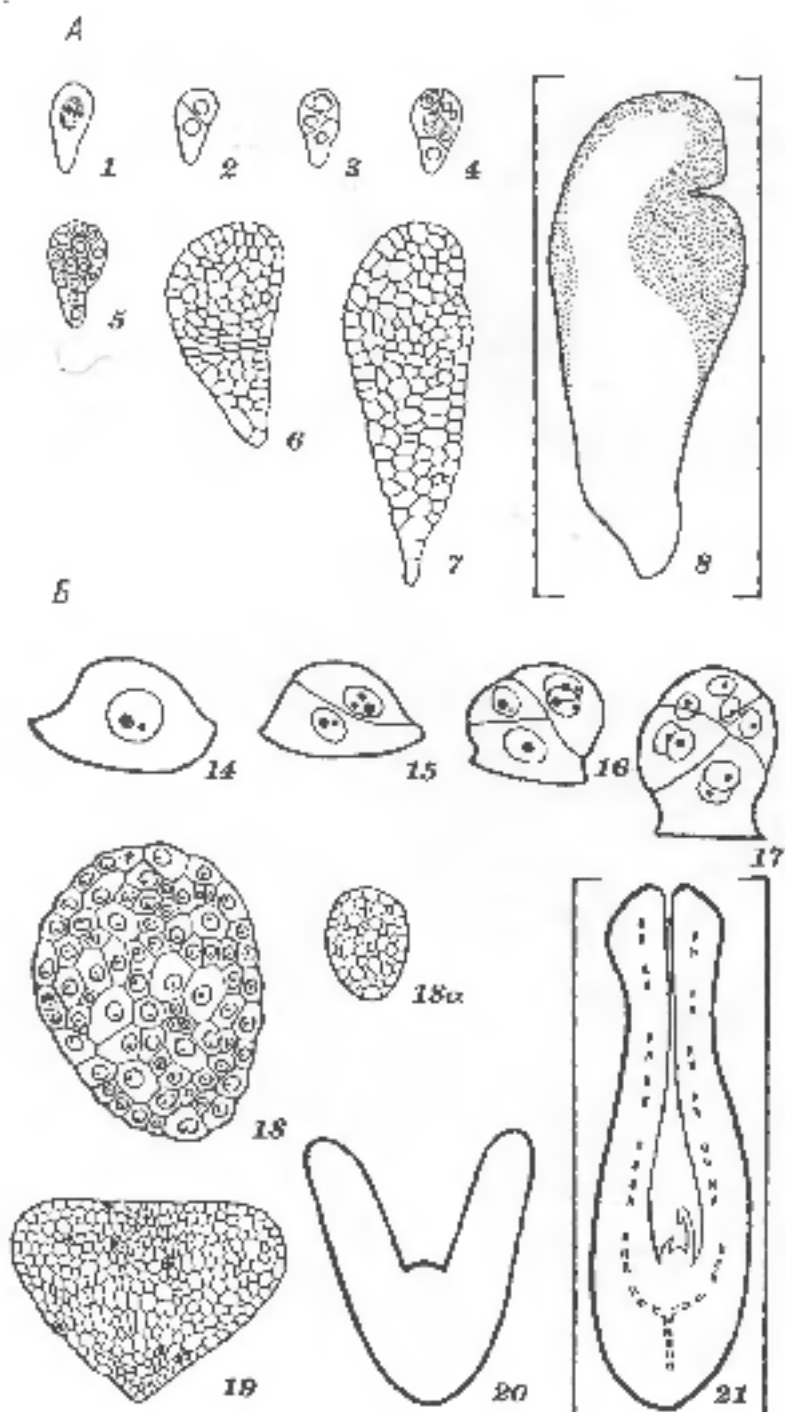


Рис. 116. Стадії автотрофності зародків у різних політrophicих личинок.

1 - 13 - личинки *Uricaria*; 14 - 22 - личинки *Nephrops* (8, 21 - стадії автотрофності); 23 - схема, ілюструюча функціональну диференцію стадій автотрофності личинок.

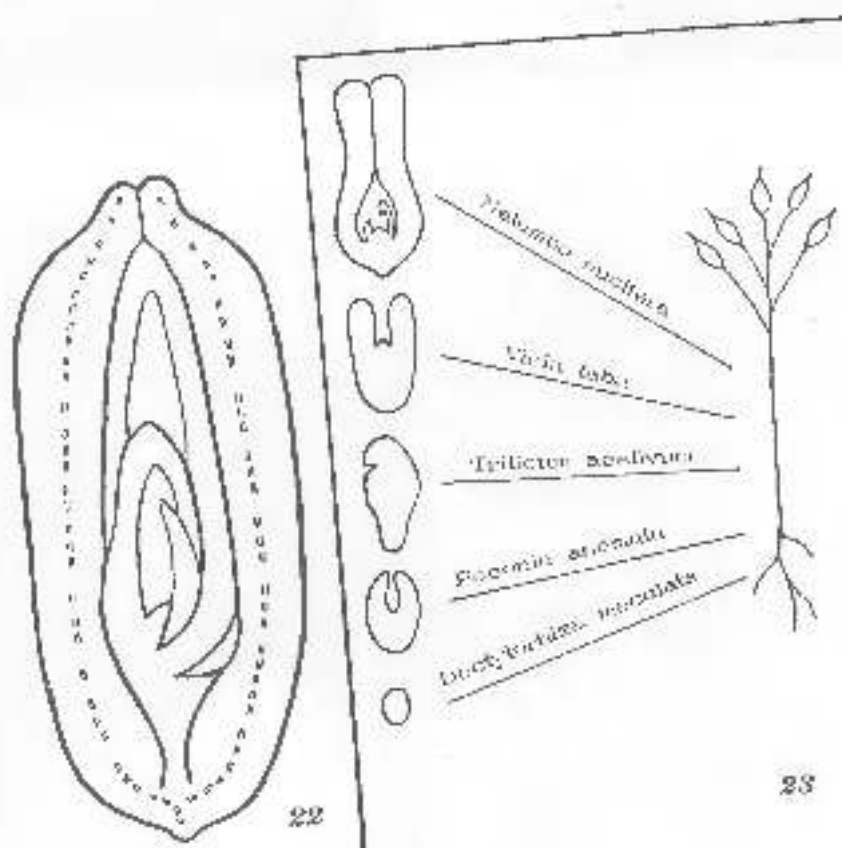
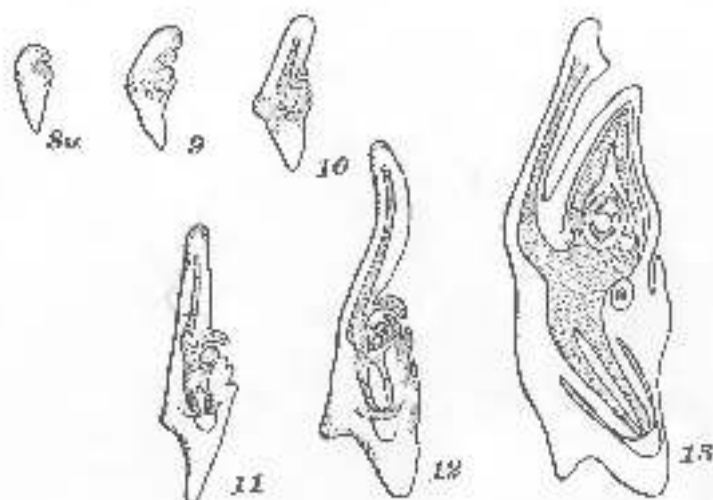


Рис. 116 (продолжение).



Рис. 117. Конкурсное сортоиспытание диталпы двиталкового, полученного от скрещивания *H. latifolius* с *H. latifolius*. (По Луканину, Игнатовой, Яковлеву, данные).



Рис. 120. Различные этапы получения гибридной тритикале в культуре диталпы. (По Игнатовой, Луканину, Яковлеву, данные).

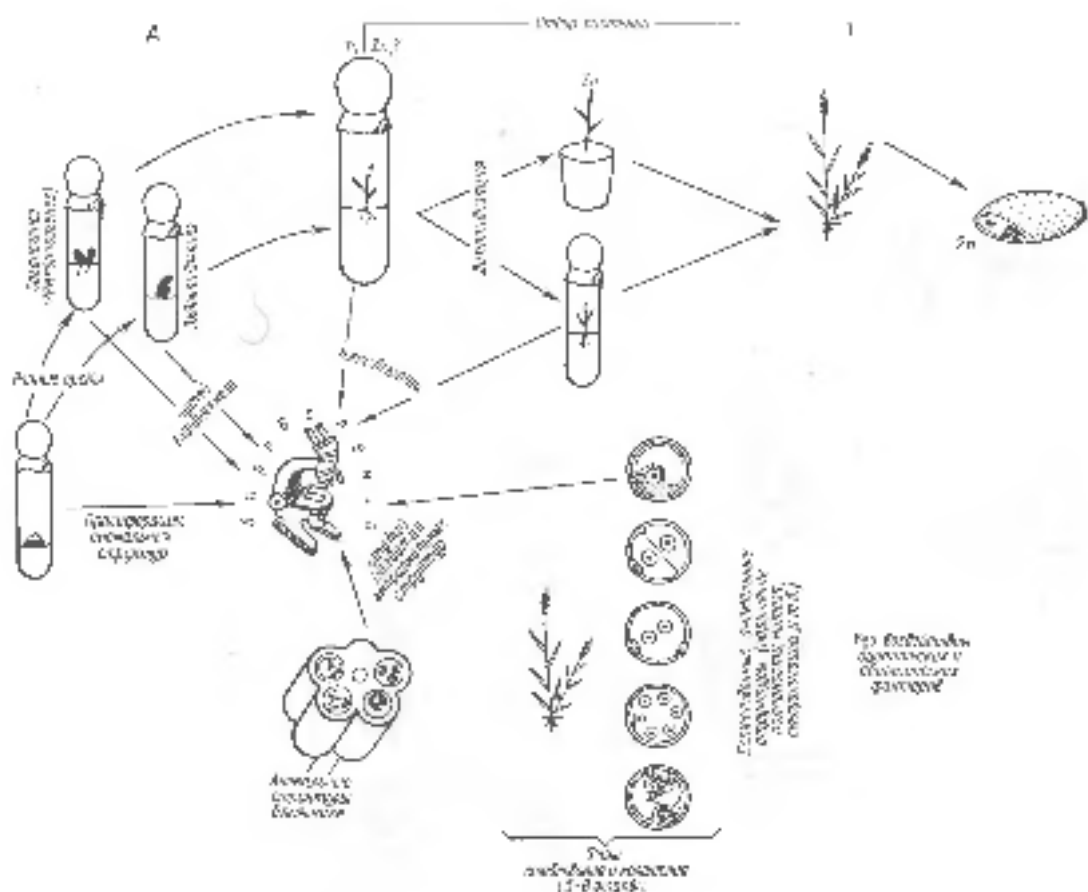


Рис. 116. Различные способы получения гаплоидов из естественных аномалий (микроспор и пыльцевых зерен) (А), из вегетативных структур, полученных путем слияния дегидратированного развитого микроспора и пыльцевых зерен (В), из вегетативных микроспор, 2- и 3-летних пыльцевых зерен (В).

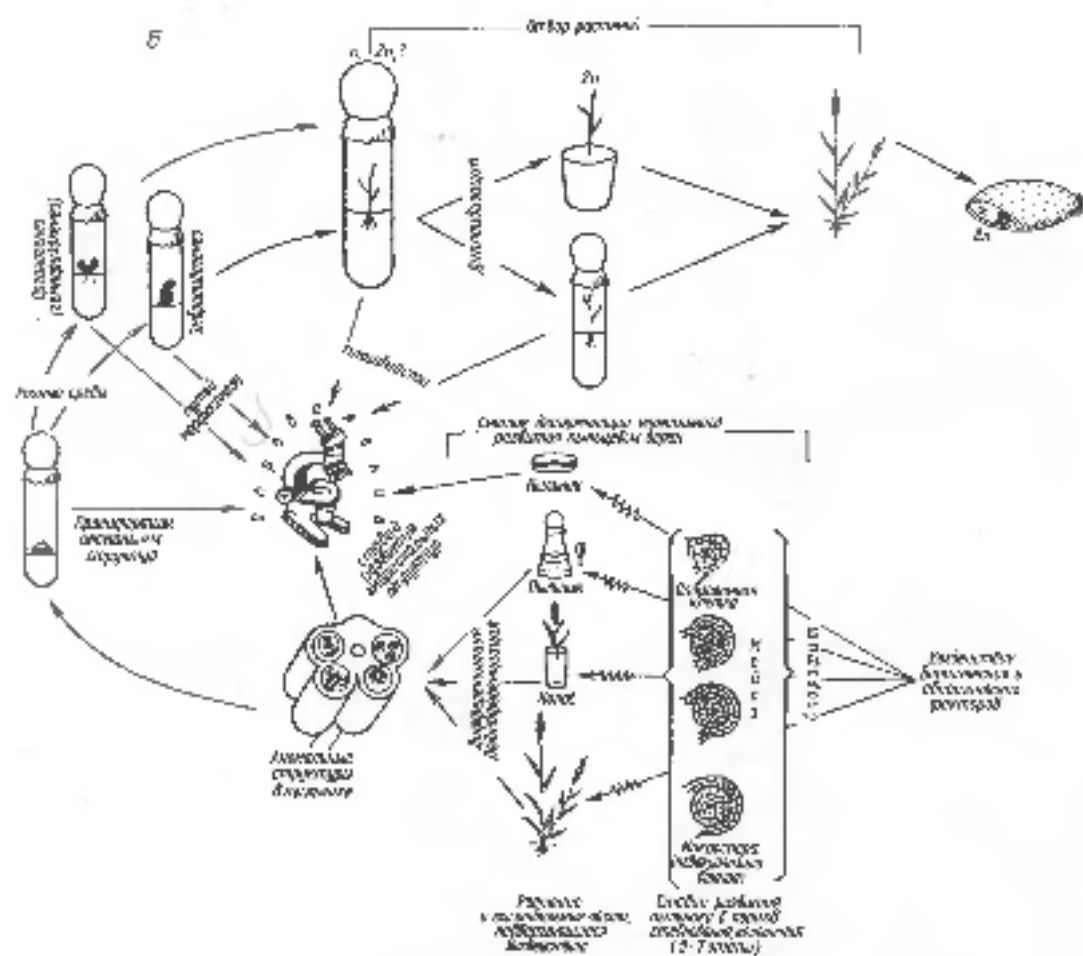


Рис. 11Е (продолжение).

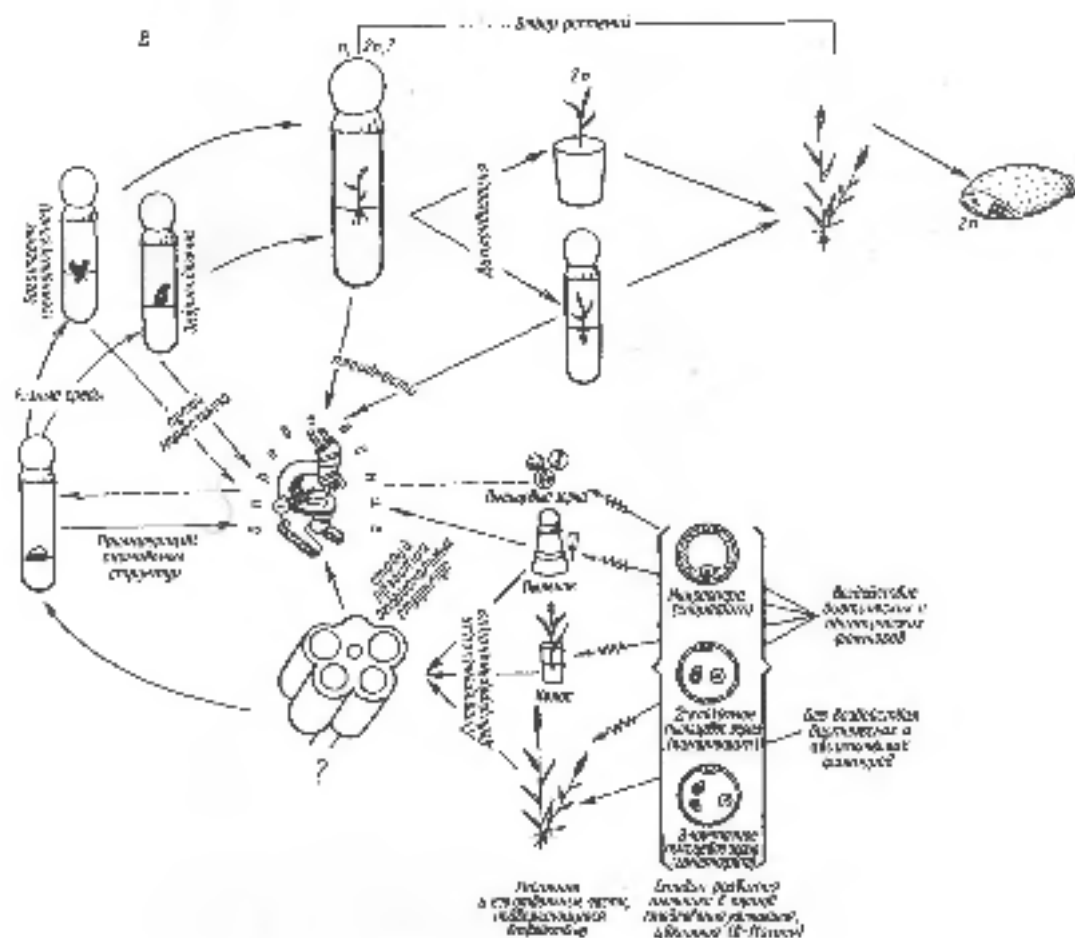


Рис. 118 (продолжение).

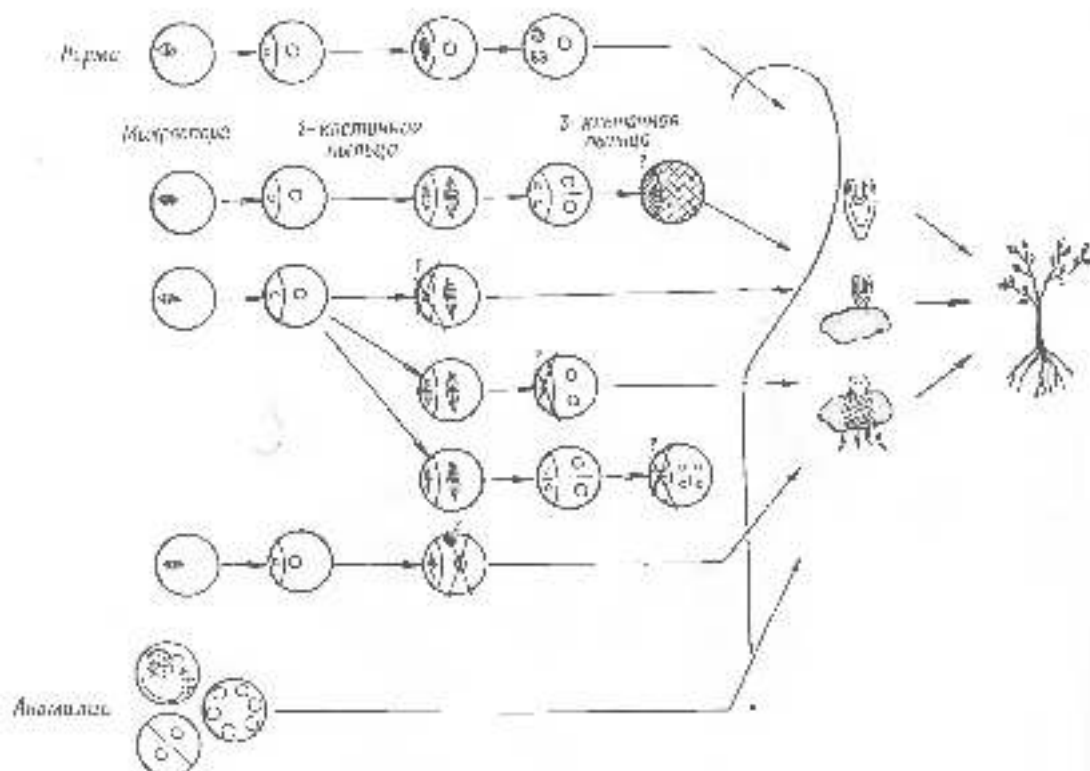


Рис. 110. Теоретические возможности эмбриона и пути получения растений из пыльца в культуре *in vitro*. (По Nilsch, 1969, 1972; Sunderland, Wicks, 1969, 1971; Bernard, 1971; Chappan., 1971; Iyer, Rao, 1972; Norrell, 1973; Pienard, 1973; Rashid, Street, 1973, 1974; Vasil, Nilsch, 1975; Slettenker, 1977; Igostova, Lukisnuk, 1980; Neelimaaswamy, George, 1982, et al.)

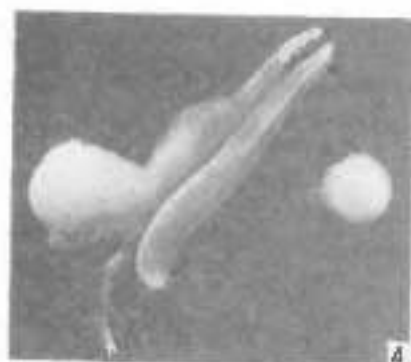


Рис. 121. Этапы размножения тапталомых растений мясистой мякотью сорта Бекетов-1 в культуре чашечной (По Приходько, 1980).

А — гибриды, образующиеся в культуре после 25 сут культивирования, Б, В — саженцы растений, Г — метаболическая активность корней из гибридных растений.

TOTIPOTENT CELL

I. EMBRYOGENESIS

II. EMBRYOIDGENESIS

III. GERMINGENESIS

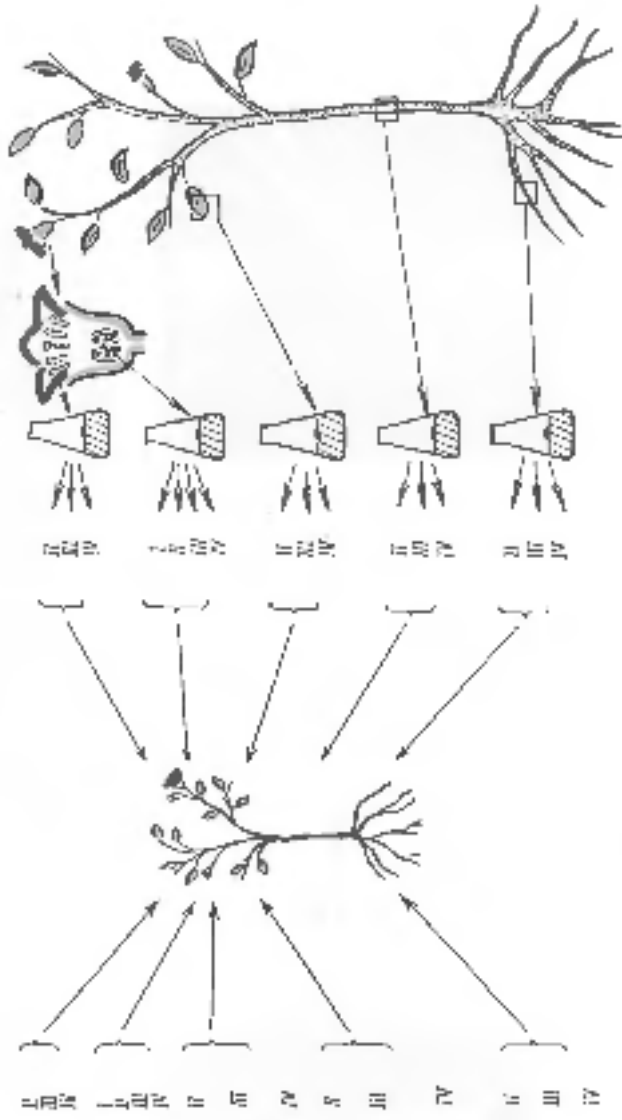
IV. HISTOGENESIS

GEMMORNYZOGENESIS, GERMINGENESIS, ANYCOGENESIS

IN SITU, IN VIVO

PLANT

IN VITRO



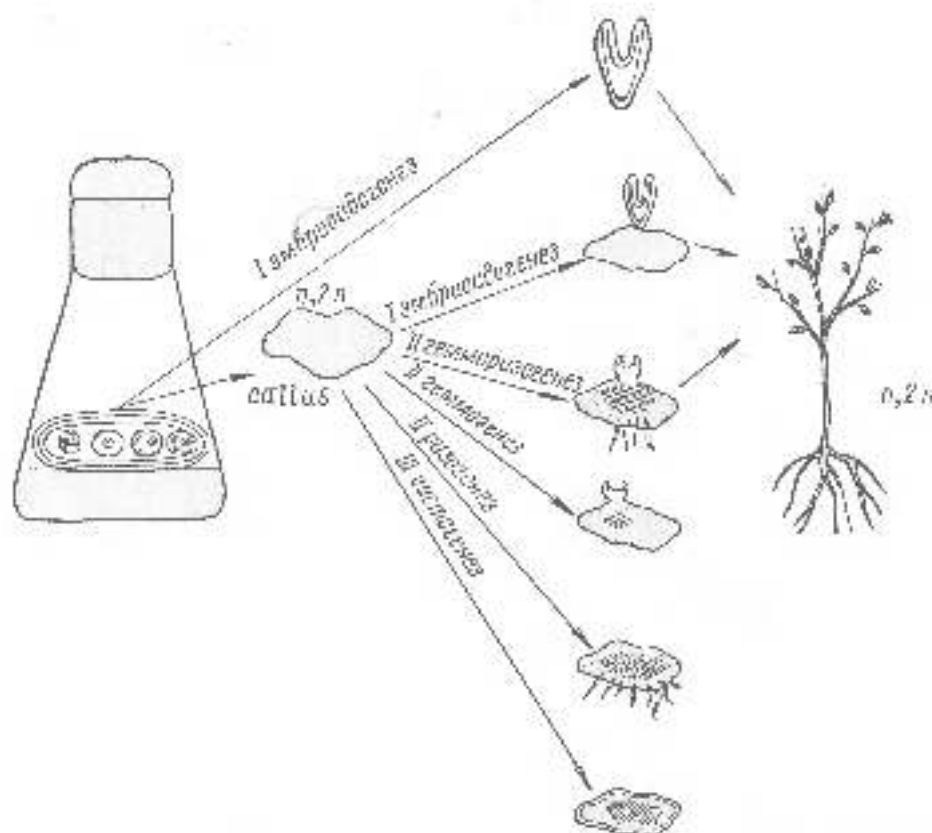


Рис. 123. Возможные пути инфицирования в культуре тканей и органов растений (схема).
[Тж. Balogun, 1964].

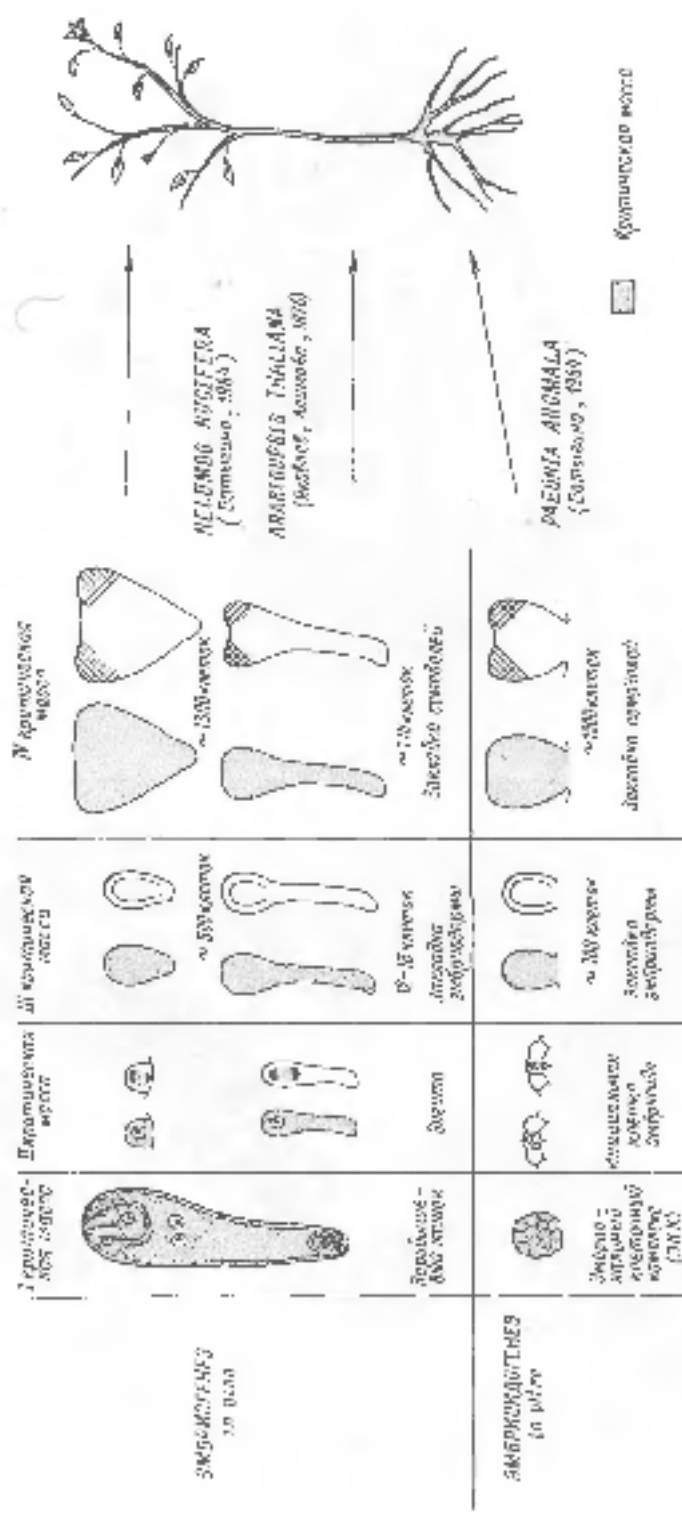


Рис. 124 Образования критической массы в морфогенезе in vivo, in vitro и in vitro. (По Ватурина, 1981).



Рис. 126. Зародышевый мешок посланный через 50 дней после оплодотворения. (Рис. Г. Н. Давыдов).
 А — тонкий слой по Пастеру с подкраской оранжеем Ж, Б — Феллген, с подкраской акотрином

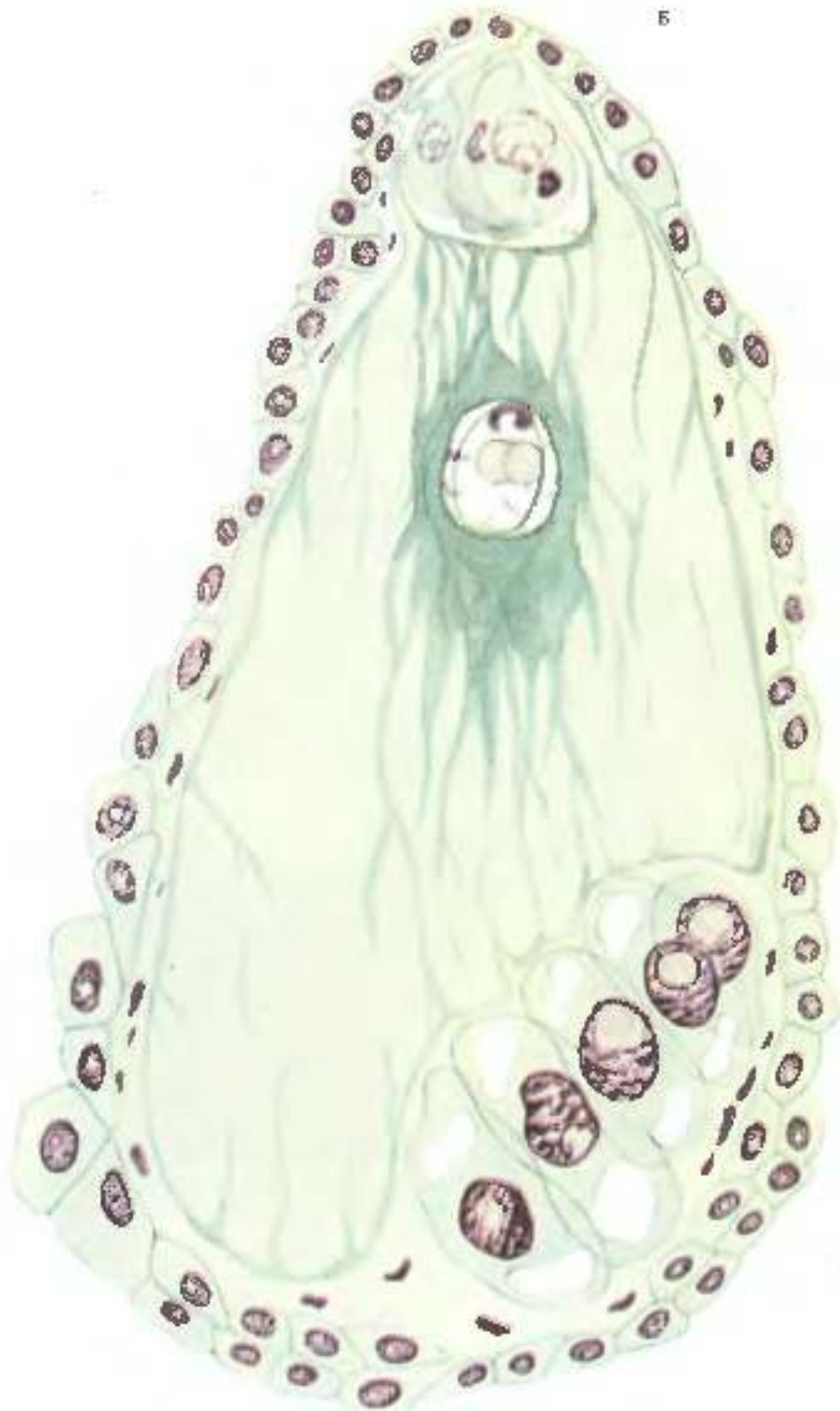


FIG. 125 (*Urophycis*).

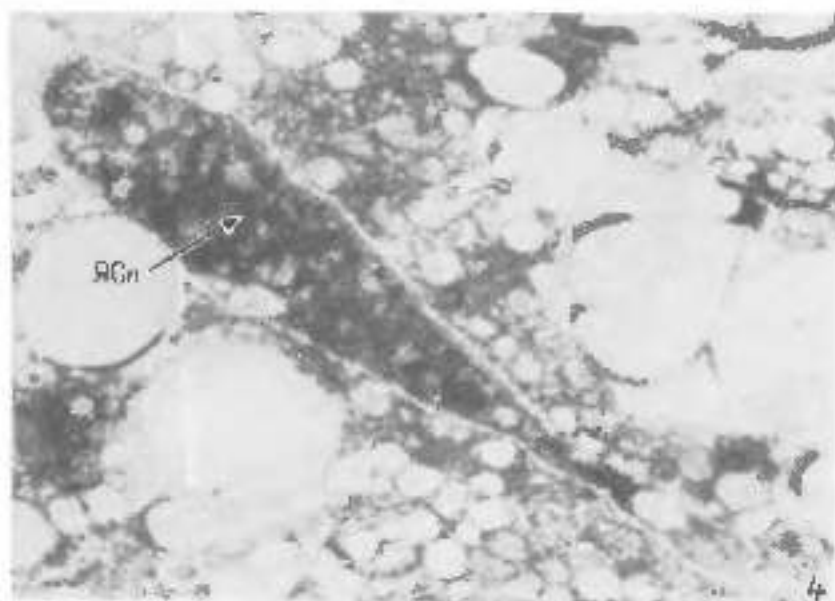
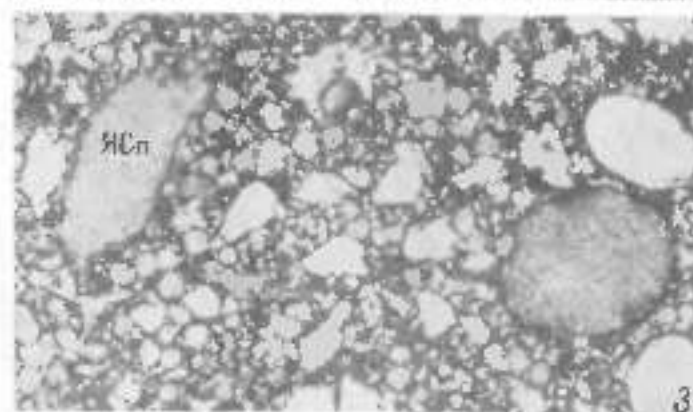
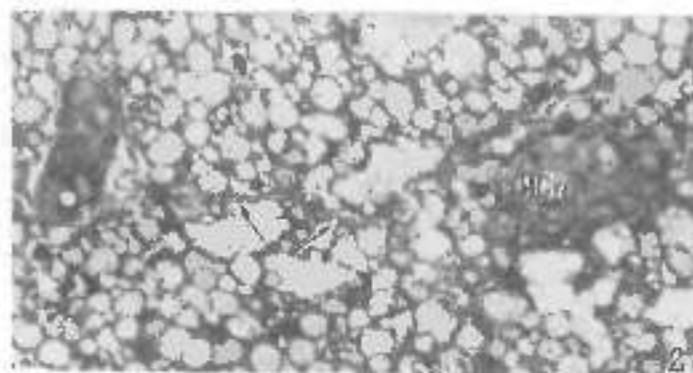
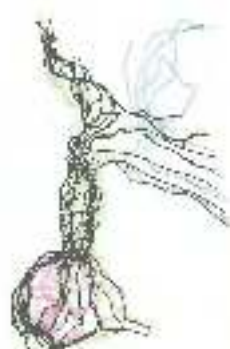


Рис. 127 (продолжение).



5

FIG. 127 (*Tridacna*).