

УДК 581.33.331.1.2:58.01/07.032.3

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. И. БАРСКАЯ, Н. В. БАЛША, Е. В. КАШАН

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА ДИНАМИКУ КАЛЛОЗЫ В ПЫЛЬНИКАХ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 5 IV 1972)

Растения обладают рядом защитно-приспособительных реакций, обеспечивающих возможность сохранения их в летний период в полуденные часы при водном дефиците. И, если физиолого-биохимические и анатомо-морфологические свойства растений способны защищать вегетативные ткани от потери влаги (²), то для предотвращения обезвоживания особенно чувствительных к засухе репродуктивных клеток необходимы дополнительные, локальные средства защиты.

Известно (³⁻⁶), что каллоза в пыльниках растений является запасным полисахаридом, поставляющим в результате его гидролиза сахара формирующимся микроспорам. Нами (¹) показано, что каллоза в пыльниках несет и другую важную функцию, которая заключается в локальной защите делившихся материнских клеток микроспор (м.к.м) от потери влаги и в обеспечении их водой в условиях водного дефицита. Эта роль каллозы обусловлена ее особыми физико-химическими свойствами (⁷).

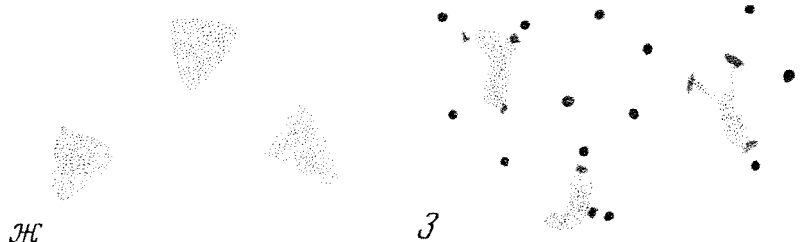
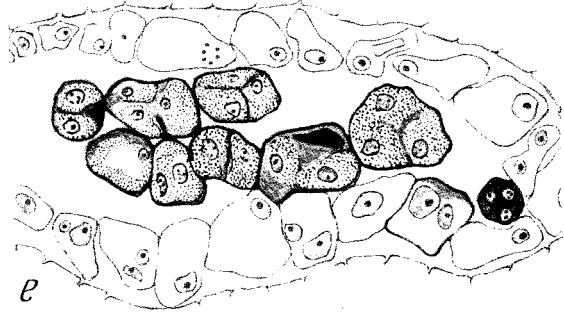
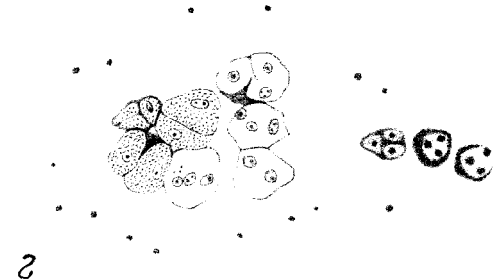
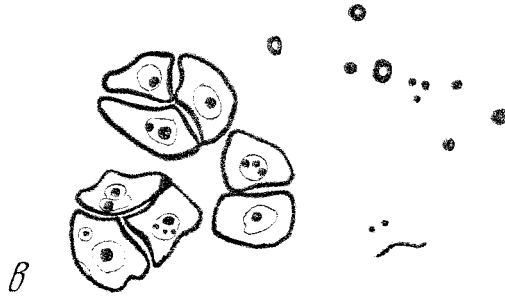
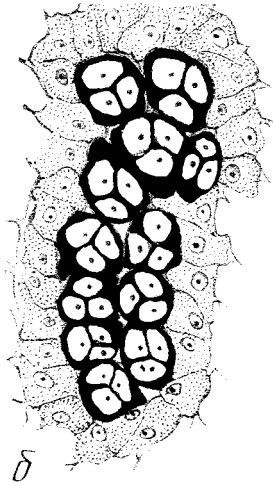
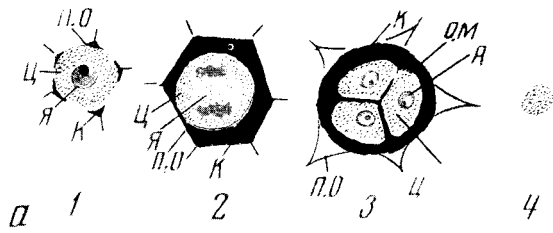
Но способность каллозы противостоять обезвоживанию не безгранична, а зависит от силы засухи и степени засухоустойчивости самого растения. Естественно предположить, что в условиях сильной засухи водные запасы каллозы более или менее быстро исчерпываются и наступает повреждение содержимого пыльника.

Цель настоящей работы — микроскопическое изучение динамики каллозы в пыльниках растений под влиянием засухи. В качестве объекта исследования была взята фасоль Сакса. Опытные растения выращивали в почвенной культуре при оптимальных условиях влажности (70% от полной влагоемкости почвы).

В фазу заложения репродуктивных органов растения подвергали действию атмосферной засухи в суховейной камере фитотрона Института физиологии растений Академии наук СССР в течение одних-двух суток. Молодые бутоны фасоли фиксировали тотчас после действия засухи, а также через 3 и 6 суток, параллельно фиксировали бутоны контрольных, не подвергнутых действию засухи, растений.

В качестве фиксатора использовали смесь Навашина (хромацет-формол). Постоянные препараты готовили обычным, принятым в микротехнике, способом, после чего обрабатывали проциановыми красителями, синим и красным, выявляющими в тканях одновременно белки и полисахариды

Рис. 1. Влияние засухи на динамику каллозы в пыльниках растений. а — схема динамики каллозы в процессе микроспорогенеза: 1 — материнская клетка микроспор (м.к.м) в профазе мейоза, начало отложения каллозы, 2 — мейоз, 3 — тетрада микроспор, 4 — зрелая микроспора; к — каллоза, я — ядро, ц — цитоплазма, п.о — первичная оболочка, о.м — оболочка микроспор. б — пыльник с тетрадами микроспор: норма. в — деформированные микроспоры, выходящие из тетрад в тонких каллозных оболочках, в пыльниках растений, перенесших действие сильной засухи. г, д, е — аномалии мейоза м.к.м и изменение окраски каллозы под действием засухи. ж — молодая пыльца (норма); в пыльнике нет следов каллозы. з — деформированные микроспоры и капли каллозы в пыльниках растений, перенесших засуху



Ж

3

Рис. 1

(⁸). Применяя эту методику, следует иметь в виду, что углеводы хорошо окрашиваются только свежеприготовленным раствором проционового красного. Поэтому навеску проционового красного не ранее, чем за 5 мин. до окраски, растворяют в необходимом объеме 1% раствора кристаллической соды ($\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$). Как отмечалось нами ранее (¹), использование проционовых красителей позволяет получать на постоянных микропрепаратах яркую, певыцветающую окраску каллозы. На препаратах, обработанных таким образом, мы изучили динамику каллозы в пыльниках фасоли в процессе микроспорогенеза в норме и патологии под влиянием засухи.

Известно (^{7-9, 11}), что каллоза в пыльниках растений, произрастающих в оптимальных условиях, начинает равномерно откладываться на поверхности цитоплазмы м.к.м в период перехода их в мейоз. В течение этого процесса содержание каллозы в пыльнике возрастает и достигает максимума к моменту образования тетрады микроспор, после чего она, быстро гидролизуясь, исчезает (рис. 1а).

Сравнительное микроскопическое изучение препаратов по фазам развития пыльников контрольных и опытных растений позволило установить некоторые своеобразные аномалии в динамике каллозы у растений, перенесших действие засухи. Так, если засуха подействовала на пыльник в самом начале каллозообразования, на микропрепаратах обнаруживается неравномерное отложение ее на поверхности протопласта, причем наряду с тонкими слоями каллозы встречаются массивные сгустки, окрашенные проционовым красным в ярко-красный цвет. Естественно, что нарушение в отложении каллозы должно повлечь за собой и нарушение в выполнении ею защитной от обезвоживания функции.

В результате нормального хода редукционного деления образуются, как известно, тетрады микроспор. Сравнительный анализ препаратов с тетрадами, образовавшимися в оптимальных условиях произрастания и в условиях значительной засухи, обнаружил отклонения от нормы в состоянии последних.

Было установлено, что в норме по мере завершения мейоза содержание белков в м.к.м возрастает и достигает максимума в тетрадах микроспор (интенсивно-синее окрашивание проционовым синим), рис. 1б. После действия засухи отмечалось некоторое ослабление реакции на белки, а в случае значительной засухи (50 час.) содержание белков резко снижалось и микроспоры тетрад едва окрашивались в бледно-голубой цвет (рис. 1в, г). Интересно отметить, что каллоза вокруг таких тетрад располагалась тонким слоем и окрашивалась при смешанной обработке проционами в фиолетовый цвет (рис. 1в, г).

Известно (¹²⁻¹⁴), что после действия засухи на делящиеся м.к.м в пыльниках обнаруживаются разнообразные аномалии, как результат неравномерного расхождения хромосом в процессе мейоза.

Наши наблюдения показали также, что засуха часто нарушает ход мейоза и у фасоли: нарушаются правильность расхождения хромосом и синхронность деления клеток в пределах одного пыльника, что приводит к возникновению разных неправильных фигур, от монад до полиад с разным числом ядер. В пыльниках нередко встречаются многоядерные образования (рис. 1 д), а также диады, тетрады и полиады разных размеров с незавершенными нерасчлещенными (рис. 1г, е).

Во всех случаях нарушения мейоза аномальные фигуры, как правило, в большей или меньшей степени окружены каллозой фиолетового цвета.

Представляет интерес и следующее необычное явление. Как отмечалось выше, в норме, как только микроспоры тетрад одеваются наружной утолщенной оболочкой — экзиной, каллоза, очень быстро гидролизуясь, исчезает, и молодые микроспоры фасоли свободно располагаются в полости пыльника, где завершают свое развитие. На этой фазе формирования микроспор мы никогда не обнаруживали следов каллозы в пыльниках растений, произраставших в оптимальных условиях (рис. 1ж).

В условиях засухи резко нарушается гидролиз каллозы и утилизация ее формирующимися клетками микроспор. На препаратах таких бутончиков в полости пыльника часто встречаются неправильной формы скопления, образовавшиеся в результате медленного распада каллозных «капсул», некогда заключавших в себе тетрады. В других пыльниках можно наблюдать средние и мелкие капли растворяющейся каллозы, окрашивающиеся проционами в разные цвета, от красного до буро-фиолетового. Как правило, в пыльникахряду с такими образованиями обнаруживаются в той или иной степени смятые от обезвоживания разрозненные микроспоры (рис. 1з).

Специальная дифференцированная обработка препаратов с фиолетовым окрашиванием каллозы отдельно проционовым синим на белки и проционовым красным на углеводы показала, что оболочки аномальных фигур и капли в полости пыльника содержат как белки, так и углеводы. Такое смешение веществ в пыльниках растений объясняется тем, что в условиях засухи происходит распад белков, продукты которого, выходя из микроспор, адсорбируются каллозой, благодаря чему она и приобретает фиолетовый цвет.

Показано⁽⁵⁾, что в норме поверхность цитоплазмы микроспор тетрады имеет амебодные выросты, проникающие во внутренние слои каллозной «капсулы». Мембраны, содержащиеся в этих выростах и несущие фермент каллозу, осуществляют быстрый гидролиз каллозы. Можно предположить, что одной из причин замедленного гидролиза каллозы является нарушение в условиях засухи субмикроскопической структуры клеток тетрады.

Отклонение от нормы в динамике каллозы в пыльниках под влиянием значительной засухи приводит к нарушению метаболизма углеводов в формирующихся микроспорах, что может в дальнейшем явиться причиной их неполноценности (стерильности).

Электронномикроскопическое изучение хода образования и распада каллозы в пыльниках растений под действием засухи поможет дать ответ на поставленные работой вопросы.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР
Москва

Поступило
5 IV 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. И. Барская, Н. В. Балина, Физиол. растений, 18, в. 4, 716 (1971).
- ² П. А. Генкель, Сборн. Физиол. сельскохозяйствен. растений, 3, М., 1967, стр. 198.
- ³ Mühldorf, Beih. bot. Zbl., 60, 557 (1941). ⁴ Э. Л. Миляева, Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 4, 129 (1960). ⁵ W. Eschrich, Protoplasma (Wien), 55, 2, 419 (1962). ⁶ W. Escherich, Zs. Pflanzenphys., 54, 5, 463 (1966). ⁷ G. Kessler, Promotionsarbeit. Ber. Schweiz. bot. Ges., 68, 5 (1958). ⁸ В. Б. Иванов, Т. К. Литинская, Цитология, 9, 9, 1163 (1967). ⁹ L. Waterkeyn, Cellula, 62, 225 (1962). ¹⁰ I. Heslop-Harrison, Pollen Physiol. and Fert., Amsterdam, 1964, p. 49. ¹¹ T. Sakamura, J. Stow, Japan J. Bot. Tokyo, 3, 2, 111 (1926). ¹² O. Heilborn, Svensk. Bot. Tidskrift, 24, 1, 12 (1930). ¹³ W. K. Rao, H. W. Li, Genetics, 48, 3, 297 (1948). ¹⁴ Е. И. Барская, Н. В. Балина, Сборн. Физиол. засухоустойчивости растений, «Наука», 1971, стр. 93.