

## ELEKTRONIMIKROSKOOPPISIA TUTKIMUKSIA MÄNNYN JA KUUSEN KUKKA-AIHEIDEN KEHITYKSESTÄ

G. M. KOZUBOV

Neuvostoliiton tiedeakatemia Karjalan haaraosaston Metsäinstituutti,  
Petroskoi.

### SUMMARY:

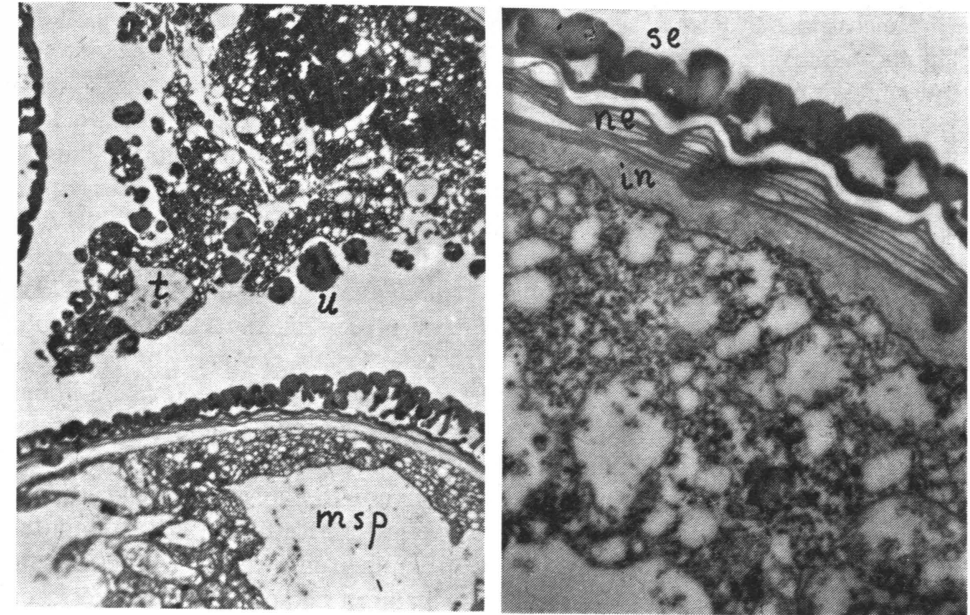
ELECTRON MICROSCOPIC STUDIES ON THE DEVELOPMENT OF STROBILE  
PRIMORDIA OF SCOTCH PINE AND NORWAY SPRUCE

Saapunut toimitukselle 1. 5. 1971

Tämä kirjoitus on lyhennelmä Metsätalolla Helsingissä 2. 12. 1970 pidetystä esitelmästä. Tekijä haluaa kiittää Metsäntutkimuslaitoksen professoreita R. Sarvasta ja V. Koskea sekä assist. K. Etholenia esitelmätilaisuuden järjestämisestä ja avusta esitelmän julkaisemisessa. Tämän lyhennelmän on alustavasti kääntänyt assist. K. Etholen ja viimeistellyt metsänhoitaja J. Mikola. Viimeksimainitut valittavat tekstissä ilmeneviä epäselvyyksiä; pääasiassa terminologian vieraudesta johtuvien käännösvaikeuksien takia alkuperäistä lyhennelmää on jouduttu supistamaan entisestäänkin.

Havupuiden lisääntymiselimien fysiologisten prosessien tutkiminen kytkeytyy nykyisin tärkeänä perustutkimuksena metsäpuiden siementämisen lisäämispyrkimykseen, siemenhankinnan organisointiin ja metsänjalostukseen. Fysiologiset erilaisuudet kehittyvien kukka-aiheiden eri osissa kuvastuvat solukkojen hienorakenteesta, mm. soluorganellien rakenteista ja runsaudesta, tuman ja sytoplasman määräsuhteista sekä kromatiinien esiintymistavasta. Elektronimikroskopian avulla voidaan kukka-aiheiden solukoiden anatomiseen tarkasteluun yhdistää niissä samanaikaisesti tapahtuvien elintoimintojen tutkiminen. Seuraavassa esitetään lyhyesti tietoja männyn ja kuusen kukka-aiheiden hienorakenteesta. Ne perustuvat NL:n Tiedeakatemia Karjalan haaraosaston Metsäinstituutissa neljän viime vuoden aikana suoritettuihin elektronimikroskooppisiin tutkimuksiin.

Siitepölyhiukkasten emosolukko (arkesporium) on kehityksensä alkuvaiheessa tavallisten kasvusolukoiden kaltainen. Keväällä se käy läpi erilaistumiskehityksen, jonka lopputuloksensa on siitepölyhiukkausten muodostuminen. Mikrosporosyyteissä tapahtuvien muutosten tarkoituksena on aikaansaada perintöaineen määrätynlainen jakautuminen muodostuville siitepölyhiukkasille, val-



Kuva 1.

Kuva 1. Kehittyvä kuusen mikrospori (msp) ja tapettisoluja (t) monitumavaiheessa.

U = Ubiin kappaleita

Suurennus 9.000 ×

Kuva 2.

Kuva 2. Kehittyvän kuusen mikrosporiin pintaa.

se = seksiini, ne = neksiini, in = intiini

Suurennus 18.000 ×

mista niille suoja epäedullisia ulkoisia vaikutuksia vastaan ja koota niiden toiminnan ja kehittymisen vaatima vararavinto ja muut elintoiminnoille tarpeelliset aineet. Näitä tehtäviä vastaavasti siitepölyhiukkasten emosoluissa on suuret tumat ja niissä paljon nukleinihappoja, suuret mitokondriot, heikosti kehittyneet endoplasmakalvostot ja vähän ribosomeja. Emosoluissa on myös vähän diktyosomeja ja plastideja, ja ne ovat pienempiä kuin heteen muissa soluissa.

Generatiivisten solujen muodostumisen tärkein vaihe on meioosi. Siinä tapahtuu geneettisen materiaalin puoliutuminen ja täsmällinen jakautuminen neljään emosolusta syntyvään soluun, heteissä neljään siitepölyhiukkasen alkusoluun eli mikrosporiin. Ennen meioosia mikrosporosyyttiin täytyy kertyä rakennusaineita mikrosporien muodostumista varten. Männyn kromosomien on todettu esiintyvän meioosin profaasissa rakenteeltaan ns. »lamppuharjakromosomien» kaltaisina, mikä kuvastaa emosolun samanaikaista voimakasta biokemiallista aktiiviteettia. Ennen meioosia tumajyvät suurenevat, ja niihin muodostuu vaaleita rakkuloita. Nämä suurentavat tumajyväsien aktiivista pintaa ja ovat mahdollisesti yhteydessä samanaikaiseen RNA — synteesin voimistumiseen.

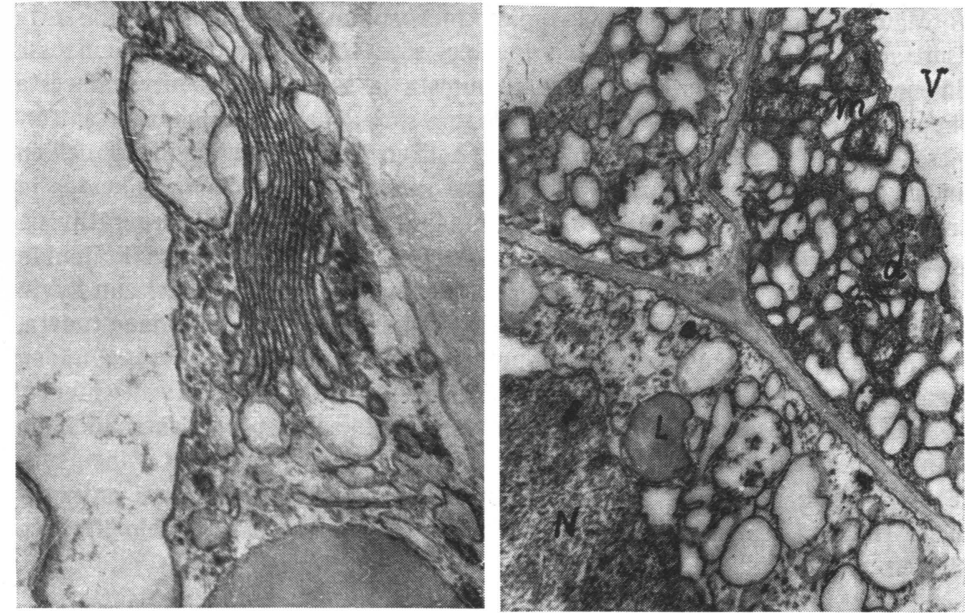
Meioosista syntyneet mikrosporit kehittyvät heteiden ponsissa toukokuun lopulla valmiiksi siitepölyhiukkasiksi. Kuusen mikrosporien muodostuvan sporodermiksen pinnalla voidaan tällöin havaita erillisiä kiekkomaisia ja pallomaisia jyväsiä. Ne näyttävät tiiviytensä ja rakenteensa puolesta samanlaisilta kuin mikrosporeja ympäröivän tapettisolukon erittämät ainekset. Samanaikaisesti näiden aineksien erittymisen kanssa soluväleissä näkyy erillisiä ns. Ubišin kappaleita, jotka ilmeisesti ovat juuri tapettisolukosta lähtöisin (kuva 1). Kehittyvän mikrosporin neksiini näyttää olevan kerroksellinen (kuva 2). Sen ulkopinnalla esiintyvät erilliset pallomaiset kappaleet puuttuvat kypsästä siitepölyhiukkasesta. Ilmeisesti mikrosporin neksiini kehittyi ulkoapäin, tapettisolukosta tulevasta Ubišin kappaleista.

Tapettisolut ovat lepoaikanaan hyvin emosolujen kaltaisia. Keväällä niiden aktiivisen toiminnan jaksossa voidaan erottaa kaksi vaihetta. Ensimmäisessä vaiheessa, ennen meioosia, niissä on vallitsevana karkearakenteinen endoplasmaattinen kalvosto, ja sytoplasmassa esiintyy vapaita polysomeja. Diktyosomeja on paljon enemmän kuin mikrosporosyyteissä, mutta niiden eritystoimintaa ei ilmene. Mitokondrioilla on tiivis krista-tyyppinen ulkokuori. Plastideissa tapahtuu tärkeilyn kertymistä. Tämän vaiheen aikana tapettisolukossa on nähtävästi käynnissä niiden valkuaisaineiden ja energiaa sisältävien vararavintoaineiden valmistus- ja kokoamisprosessi, joista osa myöhemmin tulee mikrosporosyyttien käyttöön. Toisessa jaksossa, tetradin jakauduttua mikrosporeiksi, tapettisolujen karkearakenteinen endoplasmakalvosto muuttuu sileämmäksi ja ribosomien määrä vähenee. Diktyosomien eritystoiminta lisääntyy huomattavasti ja niiden lähellä alkaa erottua suuria eriterakkuloita (kuva 3). Plastideihin kertynyt tärkeily liukenee ja osa plastideista turpoaa ja täyttyy pienirakeisella aineksella.

Männyn heteissä epidermiksen alla olevan solukerroksen solujen rakenne on erikoislaatuinen. Niissä on erilaisia soluorganelleja enemmän kuin missään muissa heteen solukoissa. Subepidermissolukossa on runsaasti viherhiukkasia, joten tämä solukko voi osallistua assimilatioon. Kloroplasteissa tapahtuukin keväällä nopeata tärkeilyn muodostumista, mikä osoittaa subepidermissolukon osallistuvan jossakin määrin heteiden omatoimiseen ravinnonhankintaan. Näiden solujen sisältämistä lipidiyhdisteistä ja tärkeilyksestä sekä plastidien, mitokondrioiden ja diktyosomien runsaudesta päätellen subepidermissolukolla täytyy olla erittäin tärkeitä ravitsemus- ja eritystoiminnallisia tehtäviä hedekukien kehityksessä.

Siitepölyhiukkasten kypsyessä niistä poistuu paljon vettä. Samalla ne tulevat hyvin säilyviksi ja keventymisen takia niiden lentokyky paranee. Veden haihtumisesta seuraa hiukkasten elintoimintojen pysähtyminen, sytoplasma tiivistyy ja osa sen komponenteista surkastuu. Kun siitepölyhiukkanen joutuu sopivalle itämisalustalle, elintoiminnat heräävät siinä nopeasti, ja sytoplasman kokoonpuristuneet organellit palautuvat ennalleen.

Männyn siemenaiheen rakenne on monimutkaisempi ja sen solukot vaihtele-



Kuva 3.

Kuva 3. Voimakkaasti toimiva diktyosomi männyn tapettisolussa.  
Suurennus 60.000 ×

Kuva 4.

Kuva 4. Männyn siemenaiheen nukellussoluja.  
N = tuma, d = diktyosomi, m = mitokondrio, L = lipidejä, V = vakuoli  
Suurennus 12.000 ×

vampia kuin vastaavat osat hedekukissa. Siemenaiheen ensimmäisenä kehitysvuotena sen nukelluksen solukot osallistuvat sekä ravitsemus- että eritystoimintoihin, niissä esiintyvistä lukuisista plastideista ja mitokondrioista sekä suurista vakuoleista ja diktyosomeista päätellen (kuva 4).

Siemenaiheen integumentin ulko- ja sisäkerroksella on nähtävästi ravinnon kuljetus- ja varastointitehtäviä. Integumenttisolukon keskiosa tuottaa aktiivisesti osan niistä aineista, jotka tulevat nukellussolukon käyttöön, mutta toisin kuin heteiden epidermiksenalainen solukko, se ei osallistu assimilatioon. Emisuumujen solukoissa, joihin siemenaiheet välittömästi liittyvät, on runsaasti viherhiukkasia. Myös endospermisoluissa on plastideja, mutta niissä ei muodostu tärkeilystä.

On mielenkiintoista vertailla männyn siitepölyn emosoluja peittävän tapettisolukon rakennetta heteiden ponsissa ja toisaalta siemenaiheessa alkiorakon ympärillä. Solukoiden rakenteessa on paljon yhtäläisyyksiä ja toiminnallisesti ne ovat analogisia: kummassakin tapahtuu tiettyjen aineiden synteesiä ja samansuuntaista kulkeutumista. Männyn alkiorakon tapettisolujen kehitykseen näyttää kuuluvan monitumavaihe. Sporodermisten muodostumisaikaan niistä erittyy jyväsiä, jotka muistuttavat heteistä löytyviä Ubišin kappaleita.

Männyn kukka-aiheiden elektronimikroskooppinen tutkimus on toisaalta osoittanut, että lisääntymiselinten homologisten solukoiden hienorakenteessa ilmenee sukupuolisen erilaistumisen suunnasta ja solukoiden kehitysvaiheesta riippuvia erilaisuuksia, jotka osoittavat eroja solukoiden toiminnassa. Kehittyvissä hedekukka-aiheissa solukoiden metabolinen aktiivisuus ja soluorganellien määrä on suurempi kuin emikukintoaiheissa samaan aikaan. Siemenaiheiden ja emisuomujen solukoissa taas on runsaammin lipidejä kuin heteissä. Generatiivisia soluja ympäröivät tapettisolukot ovat heteissä ja emikukinnoissa kuitenkin vain heikosti erilaistuneita. Kuten edellä todettiin, ne ovat rakenteeltaan hyvin samanlaisia ja molemmat toimivat erittäin aktiivisesti. Yleisesti voidaan todeta, että männyn ja kuusen solujen sukupuolisen erilaistumisasteen kasvaessa niiden organellien metabolinen aktiviteetti heikkenee.

Kasvien sukusolut kehittyvät niiden syntypaikkaa ympäröivien solukoiden voimakkaan elintoiminnan vaikutuspiirissä ja käyttävät hyväkseen näiden synteesi- ja hajotustuotteita. Sukusolujen sytoplasmaorganellien kehitys estyy samalla tietyissä vaiheissa, ja nämä inhibitiot lakkaavat vasta hedelmöityksen jälkeen.

#### SUMMARY:

#### ELECTRON MICROSCOPIC STUDIES ON THE DEVELOPMENT OF STROBILE PRIMORDIA OF SCOTCH PINE AND NORWAY SPRUCE

*This paper is an abstract from a lecture given in Helsinki 2. 12. 1970.*

*Physiological differences in different parts of developing primordia of micro- and macrostrobiles are manifested in the ultrastructure of the cell tissues. In electron microscopy, the study of metabolic activities can be combined with the anatomical examination of the flower primordia.*

*The generative cells of Scotch pine and Norway spruce develop under the strong metabolic activity of surrounding layers of cells. Simultaneously the activity and development of the organelles in generative cells becomes hindered, and these inhibitions will exist until the fertilization. It can be concluded, that the higher the gradient of sexualization of the cells in different parts of flower primordia, the weaker is the metabolic activity in these cells.*