

Ս. Պ. ՍԵՄԵՐՉՅԱՆ, Թ. Ա. ՍԱՀԱԿՅԱՆ, Զ. Հ. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

ԼՈՐԵՈՒ ԲԶՋԱ-ՍԱՀՄՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՌԵՆՏԳԵՆՅԱՆ
ՀԱՌԱԳԱՅԹՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ԴԵՊՔՈՒՄ

Բուսական տարբեր տեսակների մոտ բեղմնավորման պրոցեսի սաղմնա-բանական ուսումնասիրությանը, նրա առանձին կողմերի լուսաբանմանը նվիրված են բազմաթիվ հետազոտողների աշխատություններ:

Սակայն քիչ աշխատություններ կան բեղմնավորման պրոցեսի և սաղմի զարգացման վրա իոնացնող ճառագայթների ազդեցության վերաբերյալ [1, 2, 5, 7]:

Ներկա աշխատության նպատակն է եղել՝

1. Լորու բջջա-սաղմնաբանական ուսումնասիրությունը ճառագայթաճարված ու ճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի խաչաձևման դեպքում:

2. Լորու բջջա-սաղմնաբանական ուսումնասիրությունը ճառագայթաճարման տարբեր դոզաների ազդեցության դեպքում:

Առաջին հարցի ուսումնասիրման համար վերցվել է լորու մեկ սորտ՝ Հայկական կարմիր, որի օդաչոր սերմերը ճառագայթաճարվել են 5000 ու դոզայով: Փորձը կատարվել է հետևյալ տարբերակներով՝

1. Զճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկները փոշոտվել են նույնպիսի բույսերի ծաղկափոշով (ստուգիչ):

2. Զճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկները փոշոտվել են նույնպիսի բույսերի ծաղկափոշով:

3. Զճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկները փոշոտվել են ճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղկափոշով:

4. Զճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկները փոշոտվել են ճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղկափոշով:

Լորու ծաղիկների առէջքները հեռացվել են երեկոյան՝ ժամը 16—17-ը, փոշոտումը կատարվել է հաջորդ օրն առավոտյան: Վարսանդները ֆիքսվել են փոշոտումից 10 և 24 ժամ հետո:

Երկրորդ հարցի ուսումնասիրության համար լորու Հայկական կարմիր, Փսեթական 302 և Կիևյան 5 սորտերի օգային չոր սերմերը ճառագայթաճարվել են 500 ու, 3000 ու, 5000 ու դոզաներով: Վարսանդները ֆիքսվել են փոշոտումից 10 և 30 ժամ հետո:

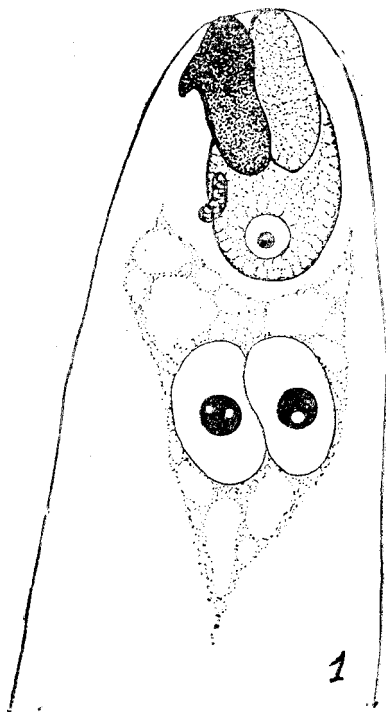
Աշխատանքը կատարվել է ՀՍՍՀ երկրագործության ինստիտուտի կենսաբանական ֆիզիկայի լաբորատորիայում: Սերմերը ճառագայթաճարվել են ՌՈՒՄ-11 ռենտգենյան սարքի միջոցով, 185 կիլովոլտ լարվածության, 13 միլիամպեր հոսանքի ուժի պայմաններում: Դոզայի հզորությունը եղել է 620 ռենտգեն/րոպե:

Վարսանդները ֆիքսվել են քրոմ-ացետո-ֆորմոլ ֆիքսածում, ըստ Ս. Գ. Նավաշինի, նախապես մշակելով 96% -անոց սպիրտում: Կտրվածքների հաս-

տուֆյունը եղել է 12 միկրոն: Պրեպարատները ներկվել են ըստ Մոզիլևսկու, մեթիլեն կապույտ լրացուցիչ ներկով: Նկարներն արվել են ՌԱ-4 նկարչական ապարատով:

Լորու հասուն սաղմնային պարկն ունի իր էլեմենտները, որոնք միմյանցից տարբերվում են ոչ միայն ֆիզիոլոգիապես, ֆունկցիոնալ տեսակետից, այլև մորֆոլոգիապես: Դրանք են՝ ձվաբջջային ապարատը, բևեռային կորիզները և անտիպոդները:

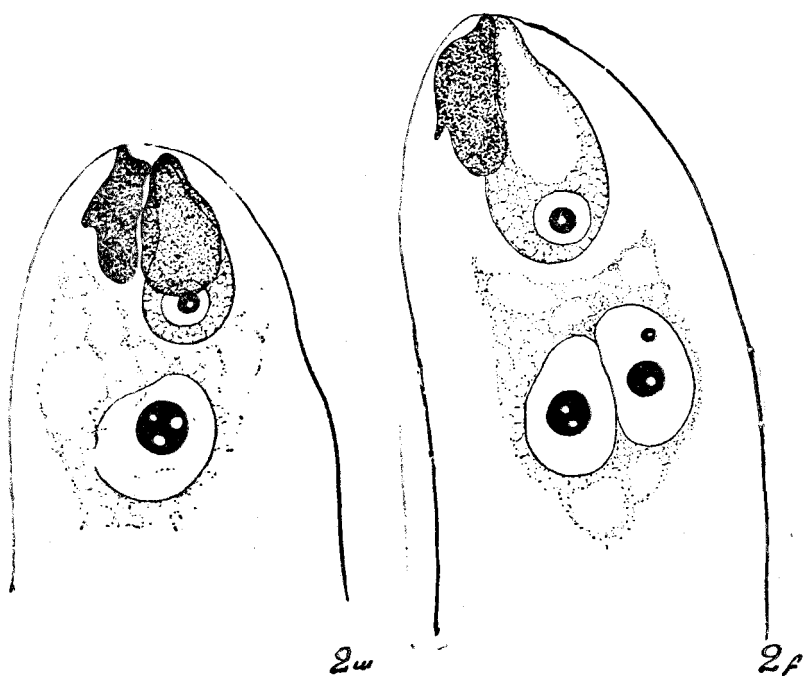
Մեր կողմից դիտվել է ձվաբջջային ապարատը՝ կազմված ձվաբջից և երկու սիներգիդներից: Բևեռային կորիզներն ընկած են ցիտոպլազմայում, որը սահմանազատում է բևեռային կորիզները ձվաբջջային ապարատից: Նրանք աչքի են ընկնում իրենց մեծ, լավ արտահայտված կորիզակներով (նկ. 1):



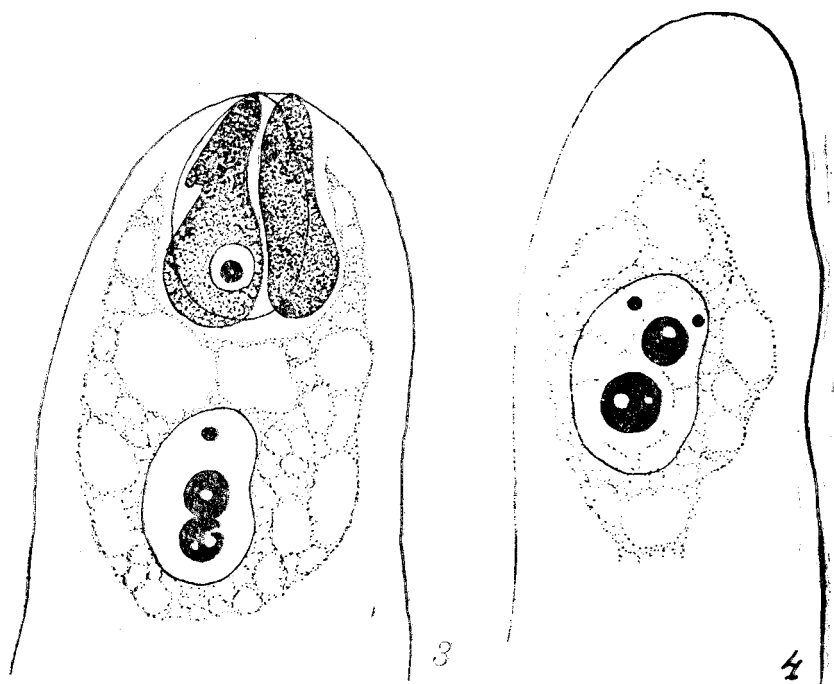
Նկ. 1. Լորու սաղմնային պարկի վերին մասը:
Երևում են՝ սիներգիդները, ձվաբջիցը և
բևեռային կորիզները: Ձվաբջջին հպված է
սպերման:

Ինչպես Վ. Վ. Կրիլովայի [4] կողմից, այնպես էլ մեր պրեպարատներում նույնպես դիտվել է, որ հաճախ բևեռային կորիզները ձուլվում են մինչև բեղմնավորումը, վերածվելով սաղմնային պարկի կենտրոնական կորիզի: Եվ հակառակը, բեղմնավորումից հետո էլ դեռևս բևեռային կորիզները շեն ձուլվել, այլ հպված են եղել միմյանց (նկ. 2ա, 2բ):

Մի շարք պրեպարատներում դիտվել են բևեռային կորիզները մեկ ընդհանուր թաղանթում և լրացուցիչ կորիզակների առկայություն: Դա վկայում է այն մասին, որ բեղմնավորումը սաղմնային պարկի կենտրոնական կորիզում կատարված է (նկ. 3, 4):



Նկ. 2. Սաղմնային պարկի վերին մասը. ա. բևեռային կորիզները ձուլվել են միմյան
բեղմնավորումը, բ. բևեռային կորիզները բեղմնավորումից հետո դեռևս չեն ձուլվել:



Նկ. 3 և 4. Սաղմնային պարկի վերին մասը: Բևեռային կորիզները մեկ ընդհանուր
թաղանթում, դիտվում է չրացուցիչ կորիզակների առկայությունը:

Մեր կողմից չեն դիտվել անտիպոզներ, հավանաբար նրանք երկարակյան, արագ ձևավորվում են և արագ էլ քայքայվում:

ԼՈՐՈՒ ճառագայթահարված և չճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի խաչաձևման դեպքում Հայկական կարմիր սորտի մոտ բջջասաղմնա-բանական ուսումնասիրության արդյունքներն ամփոփված են աղյուսակ 1-ում:

Աղյուսակ 1

ԼՈՐՈՒ սաղմնային պարկերի ուսումնասիրությունը ճառագայթահարված և ճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի խաչաձևման դեպքում

Ցարբերակը	Փոշոտման և ֆերման միջև բնորոշ ժամանակամիջոցը (ժամ)	Սաղմնադարձվում փոփոխությունները (%)	Փոշոտվողները և պարունակությունը (%)	Բեղմնավորումը կատարված է (%)		Էնդոսպերմի կորիզների առաջացումը (%)	Սաղմի առաջացումը (%)
				կո-րիզում	կենսորոշման կորիզում		
♀ ճառագայթահարված	10	67	33	—	—	—	—
♂ ճառագայթահարված	24	—	—	—	10	75	15
♀ ճառագայթահարված	10	60	20	—	20	—	—
♂ ճառագայթահարված	24	14	43	—	—	29	14
♀ ճառագայթահարված	10	50	20	—	10	10	10
♂ ճառագայթահարված	24	—	—	—	—	100	100
♀ ճառագայթահարված ×	10	50	50	—	—	—	—
♂ ճառագայթահարված	24	—	—	—	—	60	40

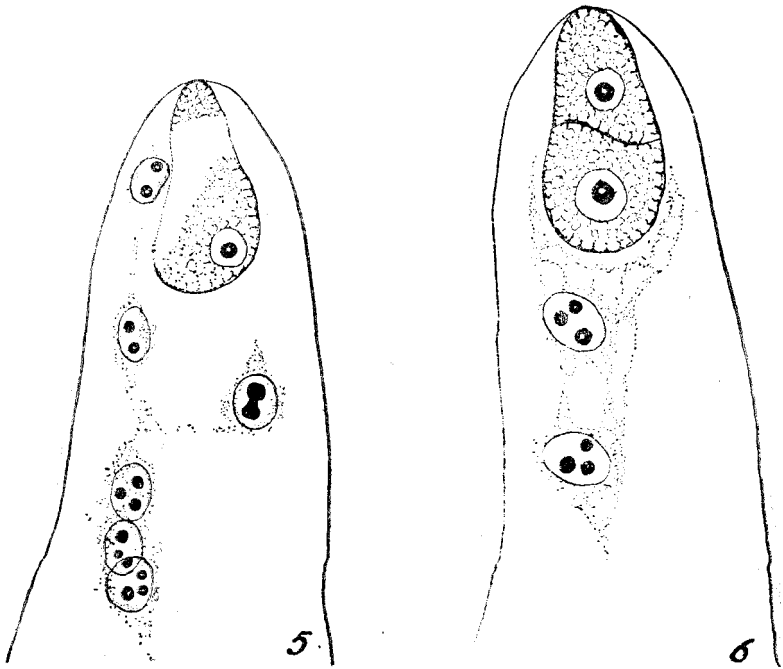
Աղյուսակի տվյալները ցույց են տալիս, որ բոլոր տարբերակներում փոշոտումից 10 ժամ հետո փոշոտողովակները հասնում են սաղմնապարկին և իրենց պարունակությունը լցնում նրա մեջ:

Դրա հետևանքով բոլոր տարբերակներում փոշոտումից 10 ժամ հետո սաղմնային պարկերում դիտվում են սևացած սինեթրոֆներ: Ստուգելի մոտ այն կազմում է 33%, իսկ ♀ ճառագայթահարված × ♂ ճառագայթահարված տարբերակում՝ 50%:

Հստ Ն. Ռ. Իվանովի [3], լոբու մոտ փոշոտումից 8—9 ժամ հետո փոշոտողովակները հասնում են սաղմնային պարկ, որից հետո արագ տեղի է ունենում բեղմնավորումը: Իսկ մեկ օր հետո ձևավորվում է շրջաբջջանի սաղմը:

Այլ պատկեր է ստացվել այն տարբերակում, երբ ճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկները փոշոտվել են ճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղկափոշով: Այդ տարբերակում փոշոտումից 10 ժամ հետո սաղմնային պարկերի մի մասում (10%) դիտվում է ոչ միայն բեղմնավորում սաղմնային պարկի կենտրոնական կորիզում, այլև էնդոսպերմի կորիզների ու երկբջջանի սաղմի առաջացում (նկ. 5, 6): Այդ տարբերակում պատկերը այլ է նաև փոշոտումից 24 ժամ հետո: Ուսումնասիրված բոլոր (100%) սաղմնային պարկերում դիտվել են էնդոսպերմի կորիզներ և 2—4 բջջանի սաղմ:

Հակադարձ խաչաձևման տարբերակում՝ ♀ ճառագայթաճարված $\times$ ♂ շճադայթաճարված, փոշոտումից 24 ժամ հետո սաղմնային պարկերի 60%-ի մոտ զիտվում են էնդոսպերմի կորիզները, 40%-ի մոտ՝ երկբջջանի սաղմ:



Նկ. 5 և 6. Կորու Հայկական կարմիր սուբսի սաղմնային պարկի մի մասը շճադայթաճարված $\times$ ճառագայթաճարված տարբերակի դեպքում փոշոտումից 10 ժամ հետո: Երևում են էնդոսպերմի կորիզները և երկբջջանի սաղմը:

Աղյուսակի տվյալները ցույց են տալիս, որ երկու ծնողական ձևերի ճառագայթաճարման դեպքում իջնում է էնդոսպերմի կորիզների և սաղմի առաջացման տոկոսը: Այդպիսի սաղմնային պարկերը կազմում են 29 և 14%: Ստուգիչի մոտ սաղմնային պարկերի մեծ մասում (75%) զիտվում են էնդոսպերմի կորիզները:

Այսպիսով, ուսումնասիրություններից պարզվում է, որ լոբու մոտ շճադայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկների փոշոտումը ճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղկափոշով, խթանում է սաղմի և էնդոսպերմի կորիզների առաջացումը:

Ճառագայթաճարման տարբեր դոզաների ազդեցության դեպքում լոբու բջջա-սաղմնաբանական ուսումնասիրության արդյունքներն ամփոփված են աղյուսակ 2-ում:

Աղյուսակում բերված տվյալները ցույց են տալիս, որ բեղմնավորման պրոցեսը, էնդոսպերմի կորիզների և սաղմի առաջացումը ուսումնասիրվող երեք սորտերի մոտ ողող չափով տարբերվում են միմյանցից: Փոշոտումից 10 ժամ հետո բոլոր սորտերի համար ստուգիչ բույսերի մոտ սաղմնային պարկերի 33%-ում բեղմնավորումը կատարված է ձվաբջջում կամ կենտրոնական կորիզում: 500 ու դոզայով ճառագայթաճարված սերմերից ստացված բույսերի մոտ փոշոտումից 10 ժամ հետո ստացվում է զրեթե նույնանման արդյունք: Երբեմն

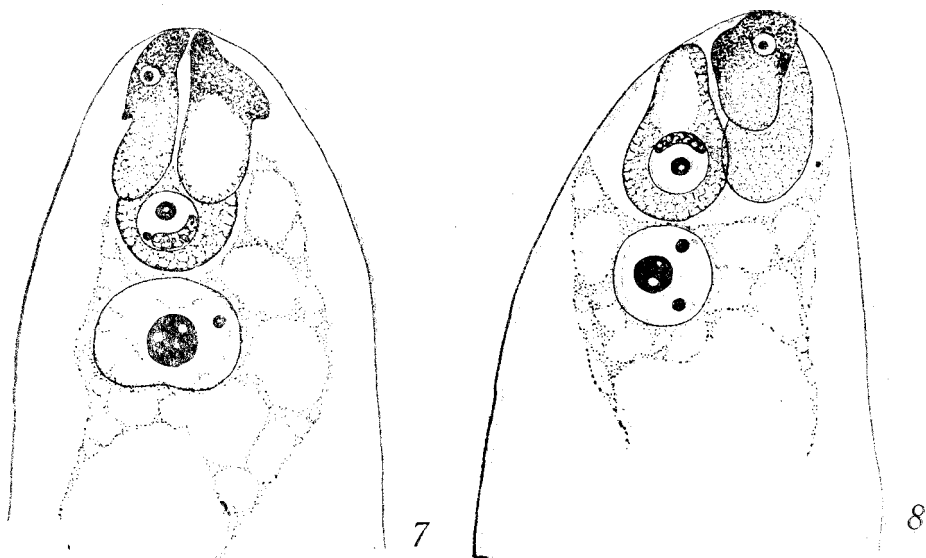
Ա Ղ Ղ Ո Ս Ա Կ 2

Հորու սաղմնային պարկերի ուսումնասիրությունը ճառագայթահարման տարբեր ղողանների դեպքում

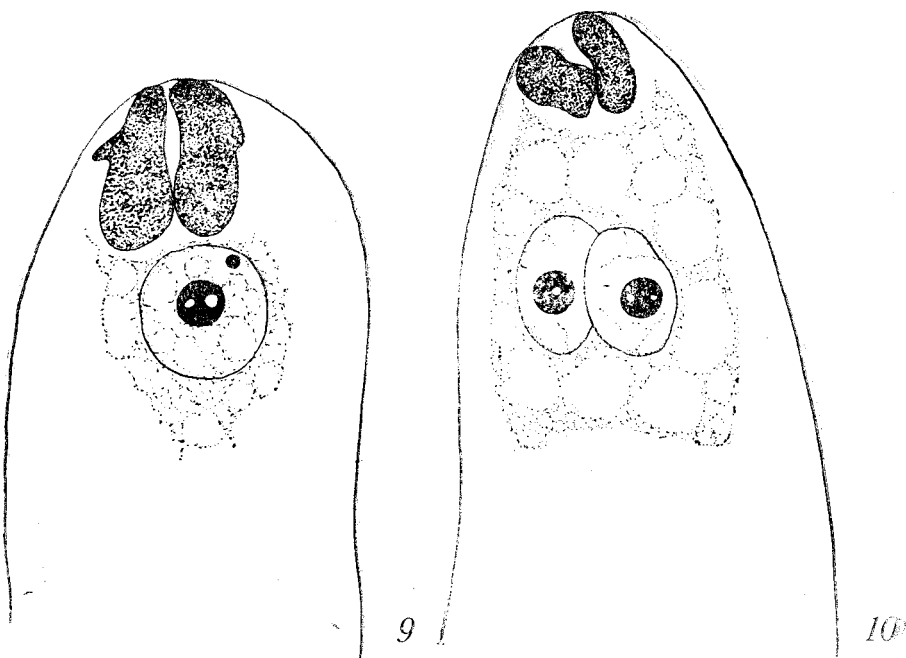
Տարբերակը	Փոշոսման և ֆլորման միջին բնիված ժամանակը (ժամ)	Սաղմնապարկում փոշոսմություններ չկան (0/10)	Փոշոսմություններ կան (0/10)	Բեղմնավորումը կատարված է (%)			Բեղմնավորման կորիզների առաջացումը (%)	Սաղմնապարկում առաջացումը (%)
				Հիմնական	Կենտրոնական	Հիմնական և կենտրոնական		
Հայրական կարմիր	Ստուգիչ (ճառագայթահարված)	10	17	50	10	23	—	—
	500 n	30	—	—	—	—	100	10
	3000 n	10	34	33	20	13	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	100	50
	5000 n	10	—	100	—	—	—	—
	5000 n	30	—	—	13	20	—	34
	5000 n	10	67	—	10	23	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	54	46
	5000 n	10	—	—	—	—	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	—	—
Օսեթական 302	Ստուգիչ (ճառագայթահարված)	10	34	—	10	23	33	—
	500 n	30	—	37	—	—	27	36
	3000 n	10	—	66	14	20	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	100	50
	5000 n	10	—	66	—	34	—	—
	5000 n	30	—	60	—	—	—	—
	5000 n	10	67	33	—	—	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	20	20
	5000 n	10	—	67	—	33	—	—
	5000 n	30	—	—	30	70	—	—
Կիևյան 5	Ստուգիչ (ճառագայթահարված)	10	—	67	—	33	—	—
	500 n	30	—	—	10	10	5	—
	3000 n	10	25	50	—	33	—	33
	5000 n	30	34	—	—	—	—	—
	5000 n	10	25	25	—	50	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	50	50
	5000 n	10	25	25	—	50	—	—
	5000 n	30	—	50	—	—	50	—
	5000 n	10	—	—	—	—	—	—
	5000 n	30	—	—	—	—	—	—

Կիևյան 5 սորտի մոտ դիտվել են կրկնակի բեղմնավորման պատկերներ (նկ. 7, 8): Այսպես, օրինակ, եթե Հայկական կարմիր սորտի մոտ 3000 n ղողանի դեպքում փոշոսումից 10 ժամ հետո սաղմնային պարկերում բեղմնավորում չի դիտվել, ապա Օսեթական 302 սորտի մոտ բեղմնավորումը կենտրոնական կորիզում կատարվել է սաղմնային պարկերի 34%-ում, Կիևյան 5 սորտի մոտ՝ 50%-ում: Օսեթական 302 սորտի մոտ շատ հաճախ դիտվել է երկու սիներգիդների սեացում և քայքայում (նկ. 9, 10): Փոշոսատիկային խողովակը սաղմնային պարկին է ներթափանցում մեկ սիներգիդի միջոցով:

Վ. Վ. Կրիլովան, ուսումնասիրելով բեղմնավորման պրոցեսը սովորական լոբու մոտ, նշում է, որ փոշոսատիկային խողովակի ներթափանցումն առաջ է բերում սիներգիդի արագ քայքայում և նրա պլազմայի ու փոշոսատիկային խողովակի պարունակության ձուլում: Ըստ որում, հենց այդ ժամանակ էլ քայքայվում է երկրորդ սիներգիդը: Սակայն սիներգիդների կորիզները երկար ժամա-



Նկ. 7 և 8. Սաղմնային պարկի վերին մասը փոշոտումից 10 ժամ հետո: Կրկնակի բեղմնավորումը Կիևյան 5 սորտի մոտ 500 ո. դոզայով ճառագայթաճարման դեպքում:

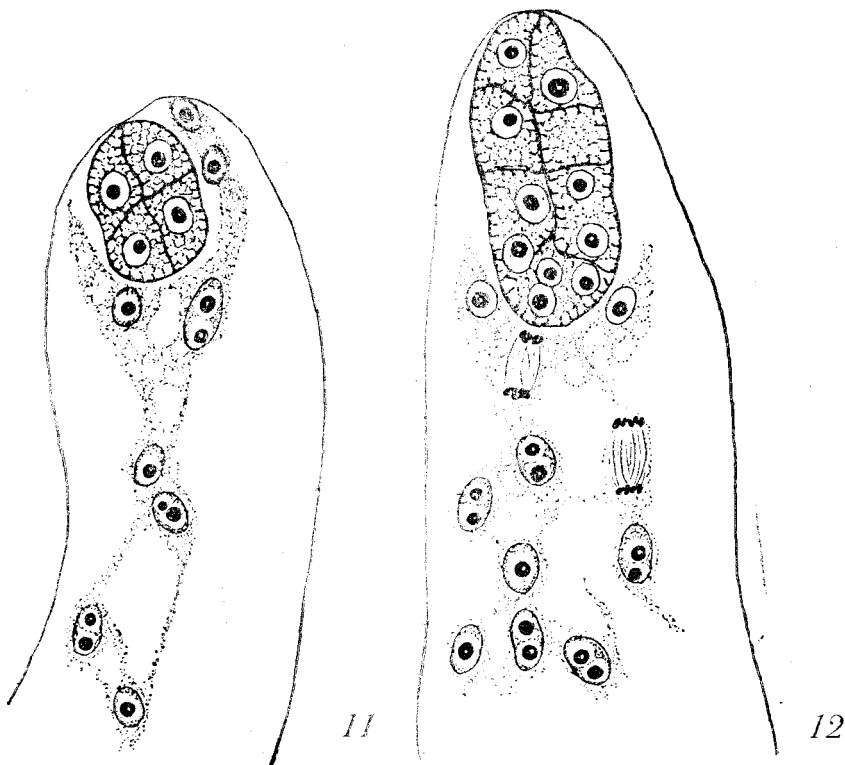


Նկ. 9 և 10. Սաղմնային պարկի վերին մասը փոշոտումից 10 ժամ հետո Օսեթական 302 սորտի մոտ 3000 ո դոզայով ճառագայթաճարման դեպքում: Նրևում է երկու սխերդիդների սևացումը և քաջքայումը: Նկ. 9-ում սաղմնային պարկի կենտրոնական կորիզում բեղմնավորումը կատարված է:

նակ պահպանվում են և ալդ կորիզները նրա կողմից դիտվել են նույնիսկ սաղմնային պարկում երկբջջանի սաղմի առկայության պայմաններում:

5000 ռ դոզայի դեպքում Օսեթական 302 սորտի մոտ փոշոտումից 10 ժամ հետո սաղմնային պարկում բեղմնավորում չի դիտվել, մինչդեռ Հայկական կարմիր սորտի մոտ բեղմնավորումը ձվաբջջի կորիզում կազմել է 10%, կենտրոնական կորիզում՝ 23, Կիևյան 5 սորտի կենտրոնական կորիզում՝ 50%:

Հայկական կարմիր սորտի մոտ փոշոտումից 30 ժամ հետո սաղմնային պարկերում դիտվում են էնդոսպերմի կորիզներ և շորսից—բազմաբջիջ սաղմի առկայություն (նկ. 11, 12):

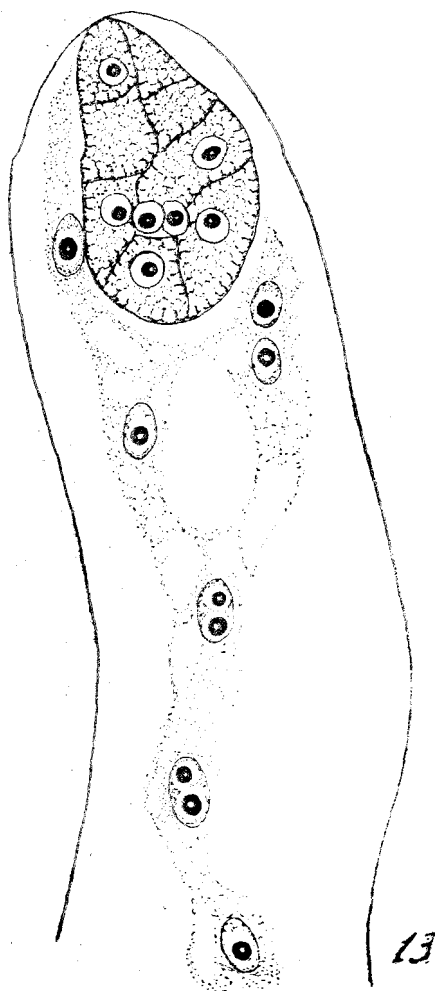


Նկ. 11 և 12. Լոբու Հայկական կարմիր սորտի սաղմնային պարկի վերին մասը փոշոտումից 30 ժամ հետո: Երևում են էնդոսպերմի կորիզները, շորս և բազմաբջիջ սաղմը:

Եթե փոշոտումից 10 ժամ հետո, միևնույն սորտի սահմաններում, ճառագայթահարման տարբեր դոզաների դեպքում դիտվող տարբերությունը մեծ չէ, ապա փոշոտումից 30 ժամ հետո այն ավելի ակնհայտ է:

Հայկական կարմիր Օսեթական 302 սորտերի մոտ 500 ռ դոզան խթանում է սաղմի ու էնդոսպերմի կորիզների առաջացումը, բոլոր սաղմնային պարկերում դիտվում են էնդոսպերմի կորիզներ, իսկ սաղմնային պարկերի 50%-ում՝ բազմաբջիջ սաղմ (նկ. 13):

Ուսումնասիրված դոզաներից լոբու Կիևյան 5 սորտի մոտ սաղմի ու էնդոսպերմի առաջացման խթանիչ պետք է համարել ճառագայթահարման 3000 ռ դոզան (նկ. 14, 15): Այդ սորտի մյուս տարբերակներում սաղմի առաջացում չի դիտվել:

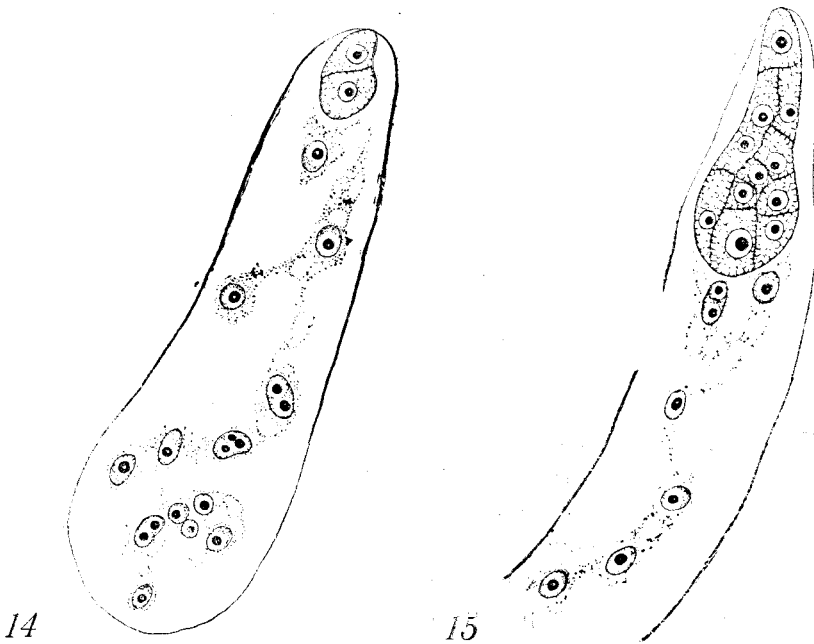


Նկ. 13. Սաղմնային պարկի վերին մասը փոշոտումից 30 ժամ հետո Օսեթական 302 սորտի մոտ 500 ա. դոզայով ճառագայթահարման դեպքում: Երևում են բաղմաբջիջ սաղմը և էնդոսպերմի կորիզները:

Ճառագայթահարման տարբեր դոզաների ազդեցության դեպքում դիտվող տարբերությունները, հավանաբար, պայմանավորված են սորտերի առանձնահատկությամբ, մասնավորապես իրենացնող ճառագայթների նկատմամբ նրանց ունեցած տարբեր զգայունությամբ:

Մեր հետազոտությունները հիմք են տալիս անելու մի շարք հետևություններ:

1. Լոբու Հայկական կարմիր սորտի մոտ ճառագայթահարված և չճառագայթված սերմերից ստացված բույսերի (զանազան տարբերակներով) խաչաձևման դեպքում, փոշոտումից 10 ժամ հետո սաղմնային պարկերի մի մասում բեղմնավորումը կատարված է: Փոշոտումից 24 ժամ հետո բոլոր տարբերակներում ձևավորվում են էնդոսպերմի կորիզներ և երկուսից-չորս բջջանի սաղմ:



Նկ. 14 և 15. Սաղմնային պարկի վերին մասը փոշոտումից 30 ժամ հետո Կիևյան 5 սորտի մոտ 3000 ո. դոզայով ճառագայթահարման դեպքում: Ծրեում են էնդոսպերմի կորիզները, երկբջջանի և բազմաբջիջ սաղմերը:

2. Չճառագայթված սերմերից ստացված բույսերի ծաղիկների փոշոտումը ճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի ծաղկափոշով խթանում է սաղմի ու էնդոսպերմի առաջացումը:

3. Խոնացնող ճառագայթների 5000 ո. դոզան չի ազդում լորու Հայկական կարմիր սորտի բույսերի մոտ բեղմնավորման պրոցեսի նորմալ ընթացքի վրա: Ճառագայթահարված սերմերից ստացված բույսերի մոտ բեղմնավորման պրոցեսն ընթանում է առանց նկատելի շեղումների:

4. Լորու Հայկական կարմիր, Օսեթական 302 և Կիևյան 5 սորտերի մոտ փոշոտումից 10 ժամ հետո ուսումնասիրված սաղմնային պարկերի $\frac{1}{3}$ -ում բեղմնավորումը կատարված է, իսկ 30 ժամ հետո ձևավորվում են կորիզային էնդոսպերմը և չորսից—բազմաբջջանի սաղմը:

5. Լորու Հայկական կարմիր և Օսեթական 302 սորտերի մոտ 500 ո. դոզան խթանում է սաղմի ու էնդոսպերմի կորիզների առաջացումը: Կիևյան 5 սորտի մոտ սաղմի ու էնդոսպերմի առաջացման խթանիչ դոզան 3000 ո. է:

ՀՍՍՀ գյուղատնտեսության մինիստրության
երկրագործության ինստիտուտի կենսաբա-
նական ֆիզիկայի լաբորատորիա

Ստացվել է 30.IX 1966 թ.

С. П. СЕМЕРДЖЯН, Т. А. СААКЯН, ДЖ. О. ОГАНЕСЯН

ЦИТО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФАСОЛИ
ПОД ДЕЙСТВИЕМ РЕНТГЕНОВЫХ ЛУЧЕЙ

Резюме

Целью настоящей работы было цито-эмбриологическое изучение фасоли при скрещивании растений, полученных из облученных и необлученных семян. Объектом исследования служил сорт обыкновенной фасоли Армянская красная. Доза облучения 5000 р. Цито-эмбриологическое изучение фасоли проводилось при облучении семян различными дозами рентгеновых лучей. Под опытом были сорта Армянская красная, Осетинская 302 и Киевская 5. Дозы облучения 500 р, 3000 р и 5000 р.

Работа проводилась в лаборатории биофизики Научно-исследовательского института земледелия МСХ Армянской ССР.

Наши исследования дают основание сделать следующие выводы:

1. При скрещивании растений фасоли сорта Армянская красная, полученных из облученных и необлученных семян, через 10 часов после опыления в некоторых зародышевых мешках происходит оплодотворение. Через 24 часа после опыления во всех вариантах формируются ядра эндосперма и 2—4-клеточный зародыш.

2. Опыление цветков растений из необлученных семян пылью растений, полученных из облученных семян, стимулирует образование зародыша и эндосперма.

3. Доза 5000 р не влияет на нормальный процесс оплодотворения растений фасоли сорта Армянская красная. У растений из облученных семян процесс оплодотворения происходит без каких-либо заметных отклонений.

4. У сортов фасоли Армянская красная, Осетинская 302 и Киевская 5 через 10 час. после опыления в $\frac{1}{3}$ части зародышевых мешков происходит оплодотворение, а через 30 час. формируются ядерный эндосперм и четырех—многоклеточный зародыш.

5. Доза 500 р стимулирует образование зародыша и ядер эндосперма у сортов фасоли Армянская красная и Осетинская 302. Для сорта Киевская 5 стимулирующей дозой образования зародыша и ядер эндосперма является 3000 р.

ЛИТЕРАТУРА

1. Глущенко И. Е., Захарова Г. М. Тр. Института генетики, 29, 164—177, изд. АН СССР, М., 1962.
2. Ефремова Л. Д. Совещание по морфогенезу растений. Изд. Московского университета, II, 217—218, 1959.
3. Иванов Н. Р. Фасоль, Сельхозгиз, Л.—М., 1961.
4. Крылова В. В. Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений, вып. 2, 89—95, изд. АН СССР, 1963.
5. Чайкина К. В., Целищев С. П. Доклады ТСХА, вып. 57, М., 1960.
6. Eupus A. M. J. Exptl. Bot., 6, 18, 409—421, 1955.
7. Mericle L. W., Mericle R. P., Amer. J. Bot., 44, 9, 747—756, 1957.