

УДК 576.3

Т. Л. ХАЧАТРЯН

ОБ АНТИПОДАХ У ВИНОГРАДА

Изучались зародышевые мешки некоторых сортов винограда и их сеянцев после оплодотворения. Форма и величина антипод в пределах сорта и даже одного зародышевого мешка могут быть различными. Выявлена сохранность антипод в зародышевых мешках изучаемых сортов в течение длительного времени. Почти всегда сохранившимся антиподам сопутствовало наличие ядер эндосперма в зародышевых мешках, а следы яйцевого аппарата были обнаружены в единичных случаях.

Антиподальный аппарат образуется в результате дифференциации в нижней части восьмиядерного зародышевого мешка, которая происходит одновременно с дифференциацией яйцевого аппарата. Обычно образуются три довольно крупные клетки с более или менее густым содержимым.

У некоторых видов, например у *Woodfordia floribunda*, антиподальный аппарат располагается в микропилярной, а яйцевой—в базальной или боковой частях зародышевого мешка, как у *Rhopaloenemis phaloides*. У растений, имеющих согнутую семепочку, обычно зародышевый мешок тоже более или менее согнут. У таких видов антиподы оказываются смещенными вбок в результате внедрения в халазальную часть семепочки выростов, образующихся из нижней части зародышевого мешка.

Число, форма и величина антиподальных клеток у покрытосеменных более разнообразны, чем у яйцевого аппарата. Число антипод варьирует в пределах 1—300 (злаки, бамбук). Обычно же присутствуют три антиподы, иногда они вообще не образуются [8, 6, 12, 10].

Величина антипод также колеблется. Особенно велики антиподы у видов рода аконит. У *Aconitum napellus* они занимают значительную часть зародышевого мешка, а ядра их во много раз превосходят таковые других клеток зародышевого мешка, эндосперма и зародыша. Часто ядра таких гипертрофированных антипод изобилуют хроматином и содержат крупные ядрышки. У злаков антиподы тоже сравнительно большого размера, с большими ядрами неправильной формы, содержащими крупные сгустки хроматинового вещества и неправильной формы крупные ядрышки.

В результате неравномерного роста развивающегося зародышевого мешка у злаков вся группа многочисленных антипод оказывается смещенной на его боковую стенку [8].

По своей форме антиподы в зародышевом мешке или сравнительно сходны или различаются.

У некоторых растений антиподальный аппарат напоминает яйцевой, так как средняя антипода имеет вид яйцеклетки, а две боковые—вид синергид. Иногда это морфологическое сходство оказывается и функциональным. В таких случаях из антиподы может образоваться зародыш [7, 16, 19, 31]. Исходя из этого, антиподы, как и полярные ядра, можно считать потенциально эмбриональными элементами [15].

Нередко ядра антипод имеют полиплоидные числа хромосом, являются гигантскими и имеют гигантские хромосомы.

В одной и той же антипode число ядер может быть значительным (у некоторых представителей сем. *Asteraceae* до 32—40). В таких антиподах происходит слияние отдельных ядер, приводящее к уменьшению их числа и образованию больших ядер часто неправильной формы.

В некоторых случаях (сем. *Rubiaceae*) клетки антипод сильно удлиняются, вытягиваются и раздуваются, образуя гаусториеобразные выросты, проникающие в нижнюю часть семепочки. Такая форма называется антиподальной гаусторией. Это явление наблюдается, например, у некоторых родов маренных [17, 18].

Продолжительность жизни антипод также неодинакова. У многих покрытосеменных к моменту созревания зародышевого мешка антиподы начинают исчезать и перед оплодотворением совсем исчезают, у других—они сохраняются довольно длительное время.

По мнению некоторых ученых [9, 23], изменчивость антиподального комплекса указывает на его рудиментарность и отсутствие жизненно важных функций, а также различная продолжительность существования антипод и ранняя гипертрофия не позволяют им выполнять какую-либо физиологическую функцию.

По мнению Цингер [14], вся халазальная часть семепочки—базальная часть нуцеллуса, гипостаза, халаза и антиподы—выполняет по существу одни и те же функции, являясь как бы единым гаусториальным аппаратом, способствующим более энергичному привлечению к зародышевому мешку различных веществ из материнского растения.

Многие исследователи рассматривают антиподы как органы, выполняющие питательные функции при росте и формировании зародышевого мешка, а изредка—даже зародыша и эндосперма и принимающие, таким образом, специфическое участие в образовании семени [21, 33].

Установившегося определенного мнения о функции антиподального аппарата в системе зародышевого мешка до сих пор нет.

Расположенная вблизи приводящего пучка семепочки антиподальная группа получает больше питательных веществ, чем микропиллярная группа яйцевого аппарата, в связи с чем клетки антипод приобретают иные, чем клетки яйцевого аппарата, функции.

Обобщая мнения по вопросу о значении антипод в системе зародышевого мешка, Шнарф [32] указывает, что антиподы следует рассматривать как «какой-то физиологический аппарат питания» зародышевого мешка. Существует мнение [15] о многочисленных функциях антипод: а) через них поступают питательные вещества, идущие по сосудистому пучку к

семепочке в плаценти-халазе [30]; б) способствуют разрушению клеток, находящихся в контакте с зародышевым мешком (это нефункционирующие археспориальные клетки, нуцеллярные клетки и даже интегументы), при этом отмечается железистая функция антипод [1—4, 20, 22, 26, 27, 29, 34]; 3) перерабатывают неспецифические вещества, поступающие из спорофита, в специфические вещества гаметофита, которые ими легко усваиваются [24, 25, 32].

Материал и методика. Материал для исследования был представлен из Научно-исследовательского института виноградарства, виноделия и плодоводства МСХ АрмССР. Исследовались 32 контрольных растения сортов Воскеат, Мсхали, Саперави и Спитак Араксени и 64 сеянца этих сортов от свободного опыления и гибридизации с обоополым типом цветка.

За несколько дней до начала цветения было выделено по 10 растений каждого сорта примерно одинаковой мощности. Во избежание чуждоопыления по 1—3 грозди на каждом кусте были взяты в изоляторы, которые были сняты в период образования ягод. Через 20 дней после взятия соцветий в изоляторы была произведена фиксация завязей по общепринятой цитозмбриологической методике фиксажем Бродского (3—1—0,3: нейтральный формалин—96% спирт—ледяная уксусная кислота). Толщина срезов 20 мк. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну.

Результаты и обсуждение. Чаще всего наличие антиподального аппарата в зародышевых мешках (где уже могло произойти оплодотворение) отмечалось у сортов Мсхали и Саперави (рис. 1), чуть реже—у сорта Воскеат, и менее всего способны сохраняться антиподы у ранне-спелого сорта Спитак Араксени.

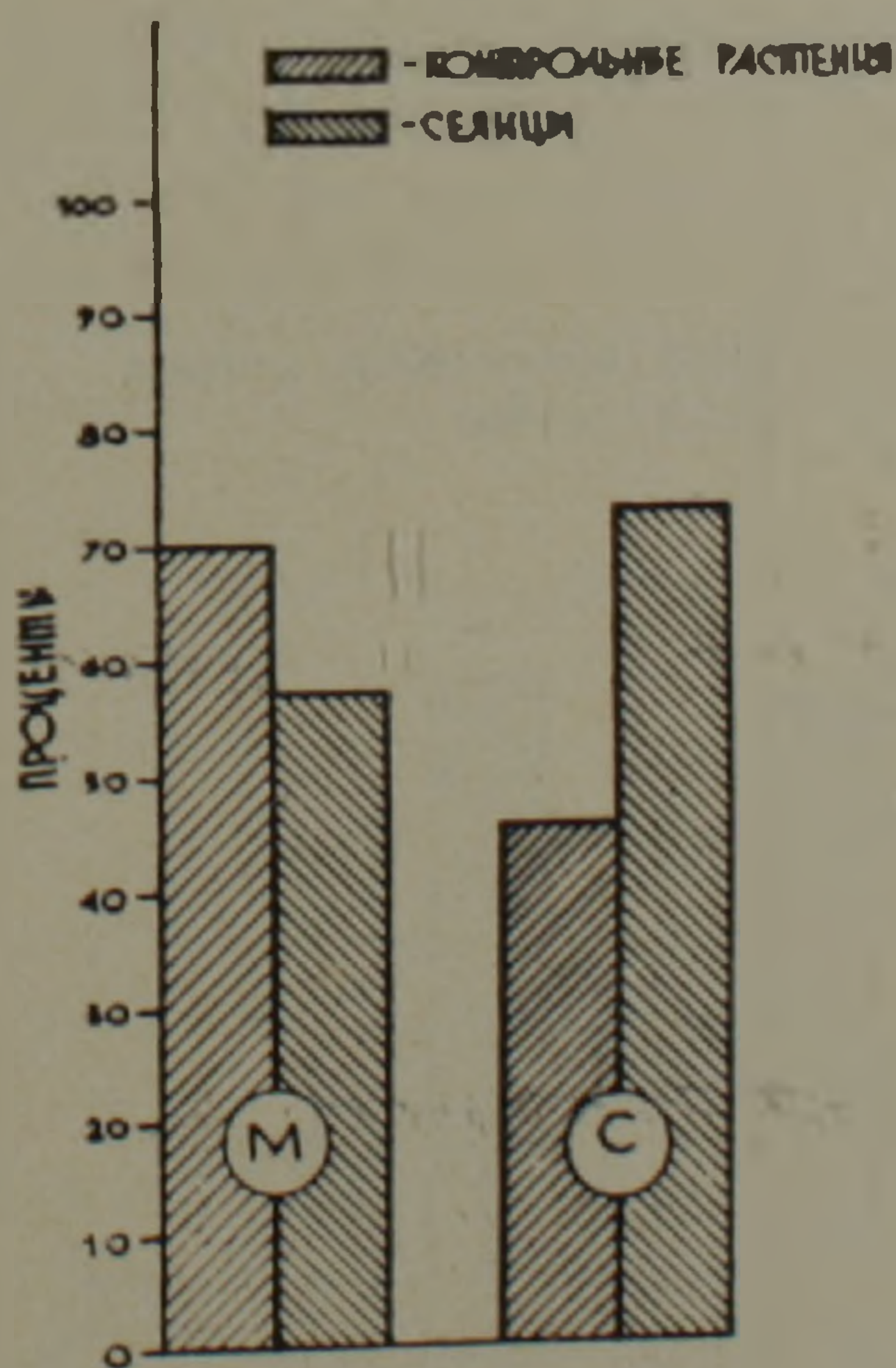


Рис. 1. Наличие антипод у сортов Мсхали, Саперави и их сеянцев. М—Мсхали, С—Саперави.

Надо отметить, что в большинстве случаев антиподы находились на обычном для них халазальном конце зародышевого мешка и выглядели хорошо сохранившимися, однако разрушающиеся антиподы или их следы встречались в определенном количестве у всех сортов и их семян.

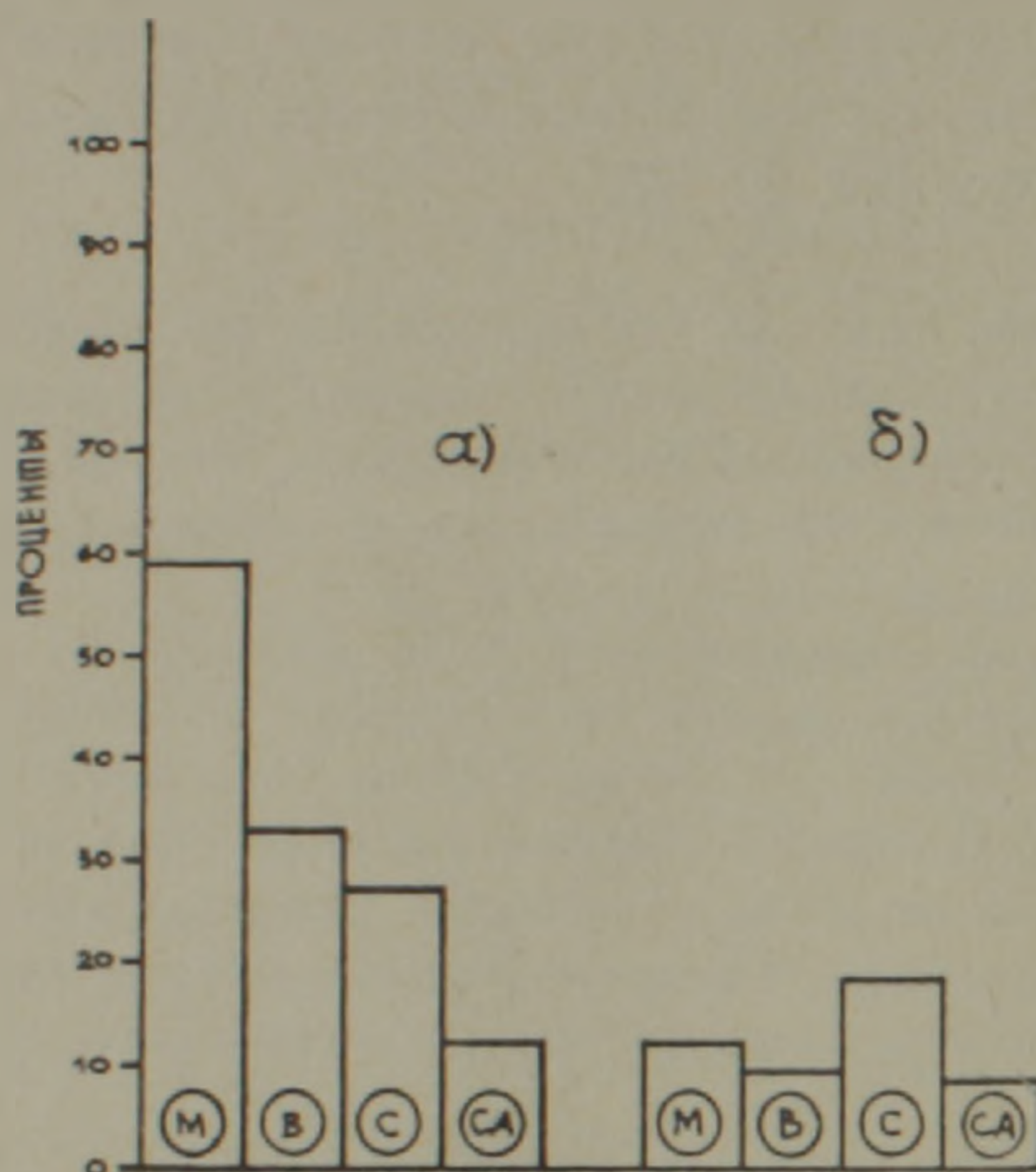


Рис. 2. Степень сохранности антипод у исследуемых сортов. а) хорошо сохранившиеся антиподы; б) остатки или следы антипод. М—Мсхали, С—Саперави, СА—Спитак Араксени.

Из рис. 2 видно, что хорошо сохранившиеся антиподы больше всего наблюдаются у сорта Мсхали (59%). Разрушающиеся антиподы или их следы составляют в контроле этого сорта всего 12% (рис. 4). У сорта Спитак Араксени максимальная встречаемость антипод (рис. 3)—20%—

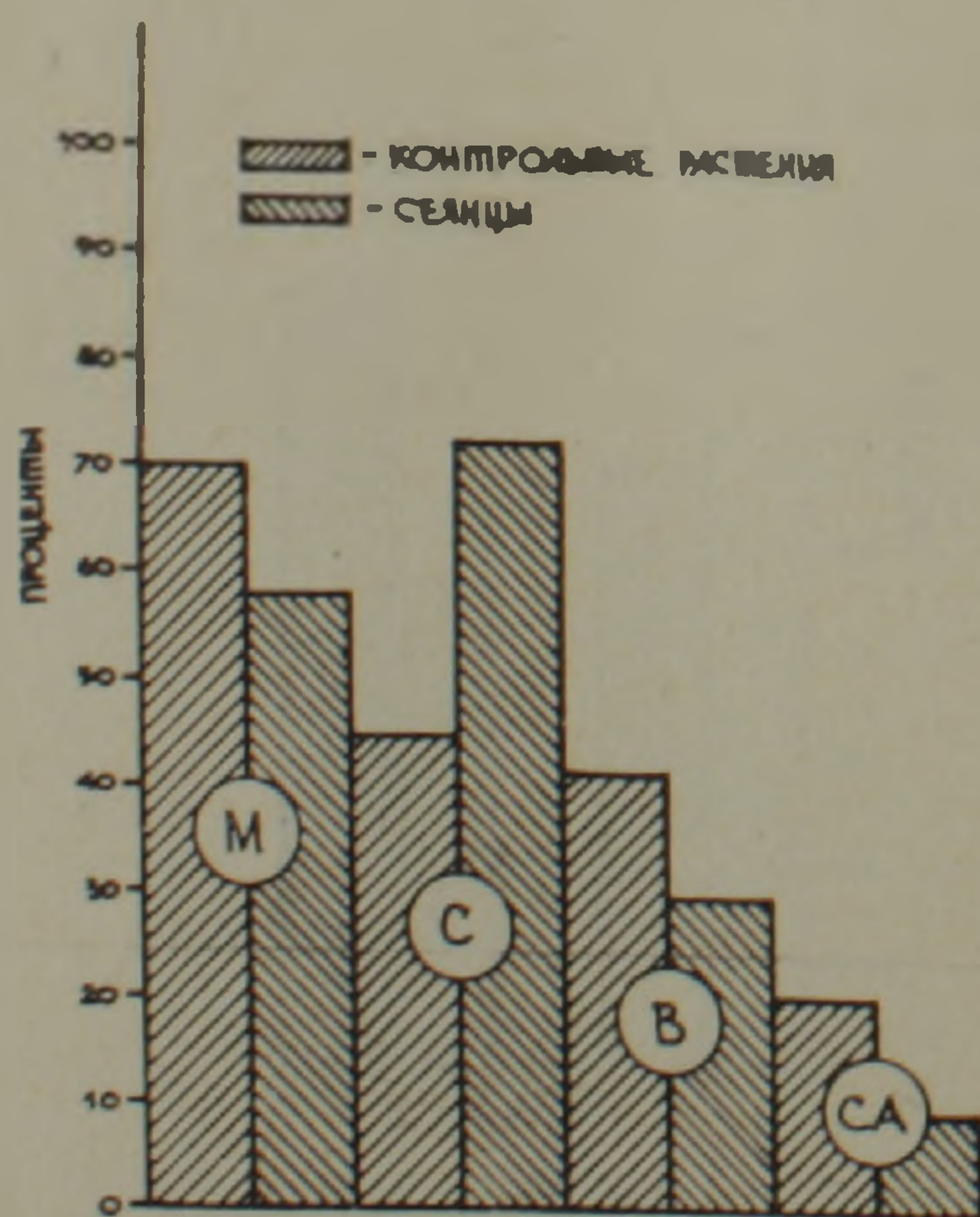


Рис. 3. Наличие антипод у исследуемых сортов и их семян. М—Мсхали, С—Саперави, В—Воскеат, СА—Спитак Араксени.

наблюдается в контроле, а хорошо сохранившиеся антиподы составляют чуть более половины всего числа—12,5% (рис. 2).

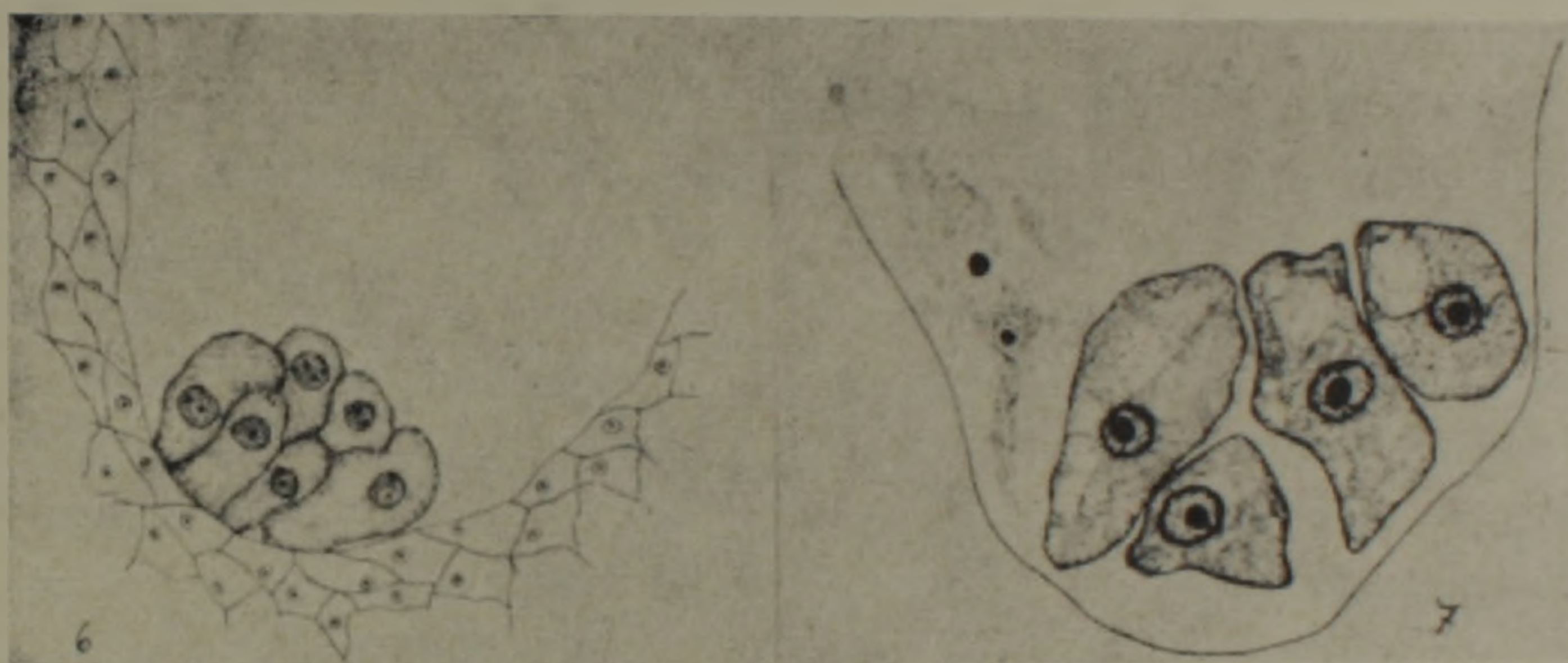


Рис. 4. Антиподы на стадии дегенерации. Ядра еще видны (Мсхали).

Рис. 5. Пять нежно структурированных антипод (Воскеат).

Рис. 6. Шесть тесно расположенных и налегающих друг на друга антипод в халазальной области зародышевого мешка. Некоторые антиподальные ядра содержат по два ядрышка (Воскеат).

Рис. 7. Четыре различные по форме и по величине антиподы (Воскеат).

Контрольные растения и вегетативное потомство сеянцев сорта Воскеат почти не отличаются друг от друга по способности антипод сохраняться в зародышевом мешке достаточно длительное время.

У сорта Воскеат сохранившиеся антиподы составляют 41, у вегетативного потомства сеянцев—39%. У сеянцев же от свободного опыления антиподальный аппарат сохраняется намного реже—в 26% случаев, причем 17% из этого числа составляют зародышевые мешки с остатками или следами разрушенных антипод. В то же время у контрольных растений на 33% хорошо сохранившихся антипод приходится всего 8% остатков или следов антиподального аппарата в зародышевых мешках. У вегетативного потомства сеянцев резкой разницы не наблюдалось.

Высокий процент антипод, причем с хорошо сохранившейся структурой, отмечен у сорта Саперави (45%) и особенно у гибрида Воскеат×Саперави (72%).

В литературе имеются данные относительно возрастания числа антипод и числа ядер на одну антиподу, что встречается, например, у сложноцветных [6, 10]. При анализе зародышевых мешков, содержащих антиподы, нами также наблюдались случаи увеличения числа антипод от 4-х до 6-ти (рис. 5, 6) и увеличение количества ядер на одну антиподу

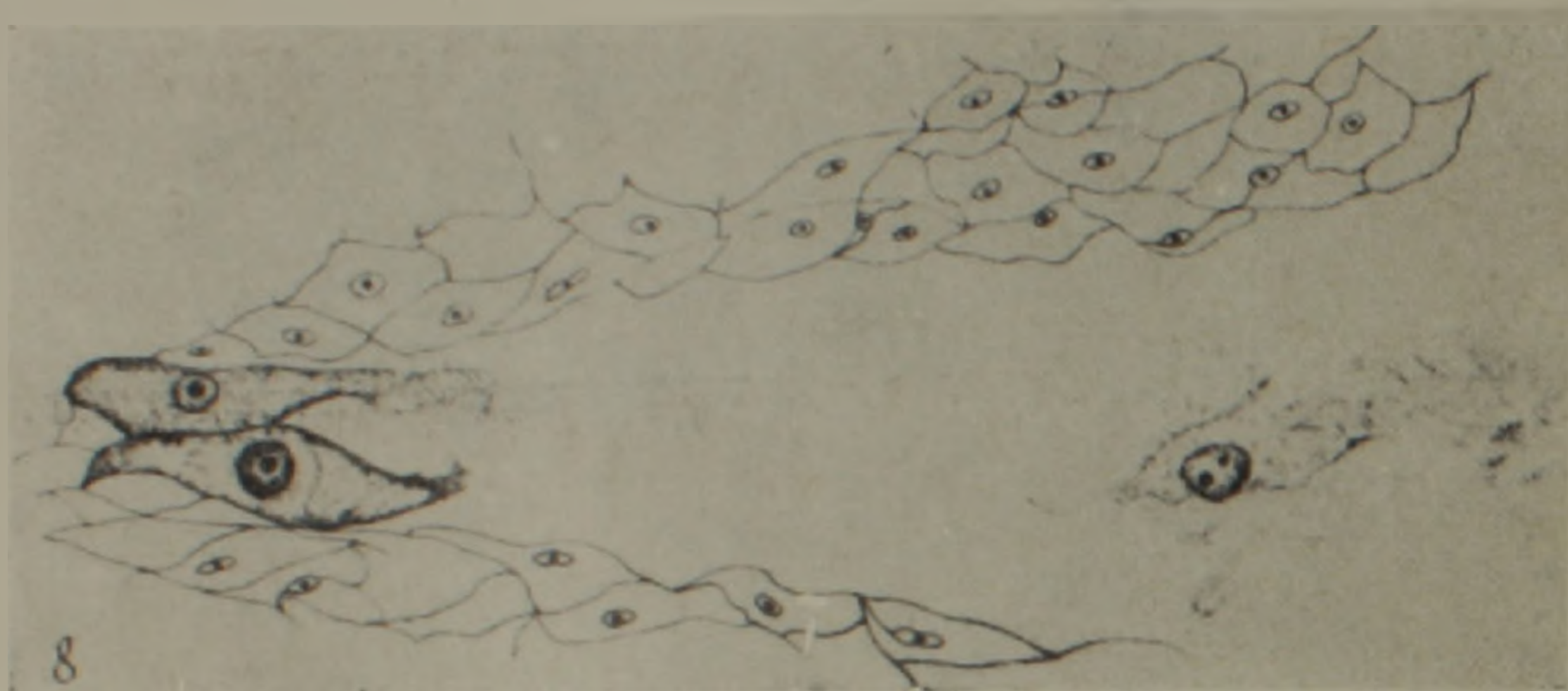


Рис. 8. Две крупные антиподы и одно ядро эндосперма (вегетативное потомство сеянцев сорта Воскеат—сорт Маштоци).

Рис. 9. Грушевидные антиподы и ядра эндосперма (Воскеат).

(рис. 6). Наряду с увеличением числа антипод, которое обычно у винограда равно 3, встречались зародышевые мешки с двумя довольно крупными антиподами (рис. 8).

О форме антипод вообще известно, что они бывают более или менее удлинённые, таблитчатые или округлые. У винограда форму антипод принято считать треугольной. Мы же наблюдали довольно крупные грушевидной формы антиподы у сортов Мсхали и Воскеат (рис. 9). Встречались зародышевые мешки, в которых антиподы отличались друг от друга по форме и величине (рис. 7). Видимо, форма, величина и количество антипод у винограда более разнообразны.

Почти во всех случаях при наличии в зародышевых мешках четко вырисовывающихся антипод имелись ядра эндосперма (рис. 9), иногда находящиеся на стадии деления. В отношении яйцевого аппарата можно сказать, что остатки его встречались очень редко, всего в нескольких случаях. Это говорит о том, что после оплодотворения (если оно произошло) прошло уже достаточно времени, и элементы яйцевого аппарата успели уже дегенерировать, а антиподы еще продолжают в разной степени целостности существовать.

Имеется мнение [5, 11], что к моменту оплодотворения антиподы у винограда разрушаются и идут на питание других растущих элементов зародышевого мешка. В исследованиях Ткаченко [13] также наблюдалось непродолжительное существование антипод, которые исчезали иногда до оплодотворения. Однако он отмечает факт разрушения антипод в последнюю очередь, в случае, когда до начала цветения семепочка и зародышевый мешок отмирают. Исходя из этого, он предполагает, что антиподы исчезают рано при нормальном ходе развития зародышевого мешка, в противном случае — сохраняются дольше других.

В наших исследованиях наличие антипод в зародышевых мешках изучаемых сортов наблюдалось в течение длительного времени. В большинстве случаев присутствию антипод сопутствовало наличие ядер эндосперма.

Таким образом, антиподы сохранялись даже после оплодотворения, что согласуется с литературными данными относительно других растений. Например, у злаков, некоторых лютиковых и др. антиподы полностью сохраняются даже при многоклеточном зародыше.

У ковылей [15] вначале процессы клеточных делений идут наиболее интенсивно в халазальном районе. После оплодотворения зигота впадает в период созревания, в то же время антиподы продолжают делиться митотическим путем и, очевидно, их жизнедеятельность остается на прежнем уровне.

По-видимому, в момент, когда был зафиксирован исследуемый нами материал, аналогично вышеописанному, наиболее жизнедеятельными оказались антиподы. Имея в виду наличие в зародышевых мешках отдельных ядер эндосперма параллельно с присутствием антипод, естественно утверждать, что деление зиготы еще не началось, так как она делится позже первичного ядра эндосперма.

Исходя из результатов данного эксперимента можно предположить [15], что только при затухании митотической активности в антиподах появляется возможность перенесения такого центра в другую зону — сна-

чала в центральную, где возникает эндосперм, а затем в микропилярную, где начинается развиваться зародыш.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии,
лаборатория цитологии

Поступило 7.VI 1974 г.

Տ. Լ. ԽԱՉԱՏՐՅԱՆ

ԽԱՂՈՂԻ ԱՆՏԻՊՈՒՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է խաղողի մի քանի սորտերի և նրանց սերմնաբույսերի սաղմնապարկը բեղմնավորումից հետո:

Պարզվել է, որ խաղողի միկնուլն սորտի մոտ, նույնիսկ մեկ սերմնապարկում անտիպոդների ձևը և մեծությունը կարող են տարբեր լինել:

Հայտնաբերվել է անտիպոդների երկարատև ողջամնացությունը սերմնապարկում, նրանց քանակի ավելացումը կամ պակասումը, կորիզների թվի ավելացումը մեկ անտիպոդում:

Ուսումնասիրված սերմնապարկերում, համարյա միշտ ողջ մնացած անտիպոդները զուգակցվում են էնդոսպերմի կորիզների առկայությամբ, իսկ ձվաբջիջային ապարատի հետքերը հայտնաբերվել են եզակի դեպքերում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г. и Александрова О. Г. ДАН СССР, 27, 5, 1940
2. Александров В. Г. и Александрова О. Г. Ботан. журн., 49, 5, 1946.
3. Александров В. Г. и Александрова О. Г. Ботан. журн., 31, 6, 1946.
4. Александров В. Г. и Александрова О. Г. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 7, вып. 3, 1952.
5. Баранов П. А. Ампелография СССР, 1, М., 1946.
6. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., 1954.
7. Модилевский Я. С. Вісн. Київ. ботан. саду, 12, 1931.
8. Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1953.
9. Модилевский Я. С. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев, 1958.
10. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964.
11. Руденко Ф. Е. Научные записки Ужгородского госунта, 8, Биология, 1953.
12. Тахтайян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных растений. М., 1948.
13. Ткаченко Г. В. Автореф. докт. дисс., биол. н. МГУ, 1958.
14. Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958.
15. Яковлев М. С., Солнцева М. П. В кн. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.--Л., 1965.
16. Ekdahl J. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 35, 2, 1941.
17. Fagerlind F. Svensk. Bot. Tidskr., 30, 1936.
18. Fagerlind F. Acta Horti Bergiani, 11, 1937.
19. Fagerlind F. A. Svenska Vet. Akad. Handl., t. III. Bd. 21, 4, 1944.
20. Göbel. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archeogoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1898--1901.
21. Golinski. Bot. Centralbl., Bd. 55, 1/2, 3/4, 5/5, 1893.

22. *Guérin*. Journ. Bot. 18, 1903.
23. *Huss*. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd 20, Abt. 1, 1906.
24. *Ikeda*. I. Trigstts hista Bull. Coll. Agric. Imper. univ. Tokyo, 5, 1, 1902.
25. *Johnson*. Bot. Gaz. 34, 5, 1902.
26. *Lloyd*. Rep. Missouri bot. Garden, 21, 1910.
27. *Lotscher K.* Flora, Bd. 91, 1905.
28. *Mauritzön J.* Diss. Lund. 1903.
29. *Pierpaoli*. Pers. Ann. Bot., 14, 1917.
30. *Tackholm G.* Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 10, 1916.
31. *Schattuck*. Bot. Caz., 40, 3, 1905.
32. *Schnarf*. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927/1929.
33. *Westermaler*. Nova Acta Leop. Carol. Acad. Naturf., Bd. 57, 1, 1890.
34. *Westerwälder*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 16, 8, 1898.