

ЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. Г. Симонян

Оплодотворение у ржи

Явление двойного оплодотворения со времени его открытия С. Г. Навашиным [5] и до наших дней служит предметом многочисленных и тщательных исследований. Однако в ряде случаев эти исследования затрудняются индивидуальными особенностями исследуемого объекта (семяпочки недостаточно хорошо фиксируются обычными способами). К такому типу растений можно отнести и рожь, у которой, повидимому, из-за указанной причины до сих пор в известной нам литературе не показано ясных картин оплодотворения.

Для исследования процесса оплодотворения у ржи сорта „Лисицнская“ было произведено внутрисортное скрещивание. С этой целью, за несколько дней до раскрытия, средние цветки колоса, находящиеся приблизительно на одной и той же стадии развития, кастрировались, и на колос одевался пергаментный изолятор. На четвертый—пятый день после кастрации производилось опыление и фиксация завязей через 30 минут, 45 мин., 1 ч., 1 ч. 15 мин., 1 ч. 30 мин., 1 ч. 45 мин., 2 ч., 2 ч. 15 мин., 2 ч. 30 мин., 2 ч. 45 мин., 3 ч., 3 ч. 30 мин., 4 ч., 4 ч. 30 мин., 5 ч., 5 ч. 30 мин., 6 ч., 24 ч. и 30 часов после опыления. Материал фиксировался жидкостью Навашина с предварительным погружением завязей в спирт с уксусной кислотой в соотношении 3:1 на 1—1,5 минуты. Картины оплодотворения, полученные из материала, фиксированного другими способами (одними только фиксацией Навашина или Карнуа), всегда уступали таковым при предварительном погружении в спирт с уксусной кислотой. Срезы делались толщиной в 18 микронов, препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгейну с подкраской эритрозинном.

Изучено 500 завязей.

При изучении препаратов было установлено, что вполне зрелый, готовый к оплодотворению зародышевый мешок ржи всегда постоянный, со значительной дифференцировкой своих частей. Синергиды имеют характерную грушевидную форму с большими вакуолями в расширенных нижних частях и ядрами в плазме над ними; яйцеклетка грушевидной формы; ядро, лежащее в ее середине, не гомогенно, в нем постоянно наблюдаются хроматиновые нити, тянущиеся по его периферии; в ядре яйцеклетки, в подавляющем большинстве случаев, находится одно крупное ядрышко. Полярные ядра не слиты и имеют

резко выраженную структуру в виде небольших телец сферической формы, хроматиновых нитей и глыбок; обычно в них имеется по одному ядрышку (рис. 1).¹

Пыльцевые трубки у исследуемого растения при температуре 17—19° дорастают до зародышевого мешка через 30 минут после опыления. Их содержимое изливается в промежуток между цитоплазмой зародышевого мешка и яйцевым аппаратом и долгое время сохраняется в виде маленьких зернышек, окрашивающихся гематоксилином в темный цвет. Излившееся содержимое пыльцевой трубки, в большинстве случаев, обливает и яйцеклетку. При этом у ржи происходит помутнение одной из синергид (рис. 2, 3, 4 и 6) и только

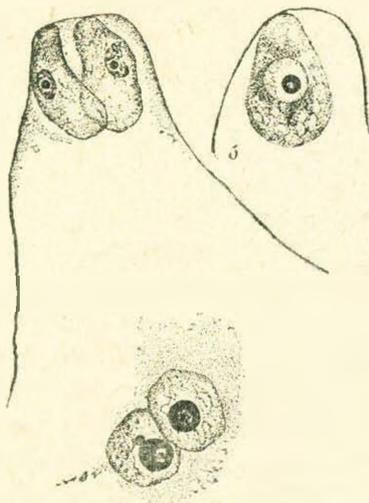


Рис. 1. а—верхняя часть зародышевого мешка ржи до опыления. Видны обе синергиды и прижатые друг к другу полярные ядра. б—яйцеклетка из зародышевого мешка, изображенного на рисунке а.

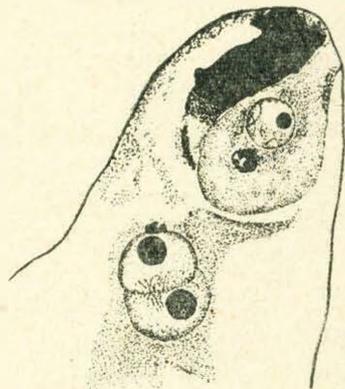


Рис. 2. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 30 минут после опыления; пыльцевая трубка излила содержимое в зародышевый мешок, синергида темная, на яйцеклетке находится спермий, другой спермий тесно соприкасается с одним из еще не слившихся полярных ядер.

в редких случаях обеих. Расстояние, которое предстоит пройти мужским гаметам после их освобождения из цитоплазмы пыльцевой трубки до соприкосновения с яйцеклеткой и полярными ядрами, незначительно; однако нам много раз приходилось наблюдать спермии до их слияния с женскими клетками. На рис. 2 представлен один из таких моментов: через 30 минут после опыления спермий виден на яйцеклетке и, повидимому, погружается в плазму последней, другой спермий тесно прикладывается к одному из еще не слившихся в это время полярных ядер.

Наши данные не совпадают с утверждением Ф. Л. Лесика [3] о том, что пыльцевые трубки ржи изливают свое содержимое в заро-

¹ Рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббэ с увеличением об. 40 × ок. 7 х.

дышевый мешок через 15—18 часов после опыления, а Ф. Л. Лесик в подтверждение своего положения не приводит сколько-нибудь убедительных картин по оплодотворению данной культуры.

Аналогичные нашим данные приводит Я. С. Модилевский [4] на ячмене. По наблюдениям автора „через 30 минут после опыления почти во всех зародышевых мешках можно обнаружить излившиеся пыльцевые трубки“.

По интересующему нас вопросу Р. А. Бейлис [1] приводит данные о том, что у ржи сорта Таращанская в течение первых суток после опыления происходит слияние полярных ядер со спермием, после чего первичное ядро эндосперма приступает к делению. Как видно из сказанного автор названной работы не указывает на сроки оплодотворения яйцеклетки и не приводит картин, показывающих этот процесс. Исследованиями Е. И. Устиновой и М. И. Дьяконовой [8] установлено, что у кукурузы, в зависимости от условий погоды во время опыления, пыльцевые трубки достигают семязпочек через 20—30 часов после опыления. Заслуживает упоминания также факт, установленный Е. Н. Герасимовой-Навашиной [2] при изучении оплодотворения у крепис и кок-сагыза. В условиях Алма-Ата в силу климатических условий процесс оплодотворения протекал с чрезвычайной быстротой: через 15—20 мин. спермии уже достигали зародышевого мешка; в условиях Москвы — через 30—45 минут. Такой же срок оплодотворения констатируют и В. А. Поддубная-Анольди и В. Дианова [7] для некоторых представителей рода *Taraxacum*.

Данные Ф. Л. Лесика [3] о форме и структуре спермиев у ржи на нашем материале также не подтвердились. Исследуя большое количество гамет и постоянно наблюдая картины двойного оплодотворения, мы видим, что спермии ржи имеют изогнутую форму (рис. 2, 3 и 4), сходную с таковой, описанной Я. С. Модилевским [4] у ячменя и Е. И. Устиновой и М. И. Дьяконовой [8] у кукурузы; при этом спермии одной и той же пары сходны между собой как по размерам, так и по форме.

Проникая в цитоплазму яйцеклетки и в одно из полярных ядер, спермии некоторое время сохраняют свою форму (рис. 3). Мужские гаметы проникают в цитоплазму яйцеклетки и в одно из полярных ядер почти одновременно (рис. 3.), но иногда это слияние наступает раньше то с яйцеклеткой, то с полярным ядром. Спермий из цитоплазмы яйцеклетки быстро переходит в ее ядро (рис. 8), здесь он теряет свою форму и постепенно превращается в массу хроматинного вещества, внутри которой появляется ядрышко (рис. 7). Мужской хроматин постепенно теряет свое обособление, распределяясь по периферии ядра. Последовательные моменты этого процесса можно наблюдать на рис. 6—7. На первом из них мужской хроматин еще заметно обособлен, однако значительно слабее, чем на рисунке 5.

Оплодотворение полярных ядер протекает аналогичным образом: как и в ядре яйцеклетки, в массе хроматинного вещества полярного

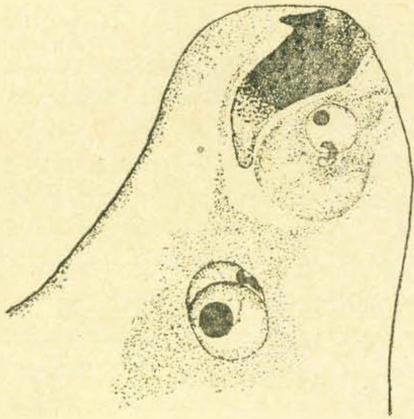


Рис. 3. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 10 минут после опыления; пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок; синергида темная, в яйцеклетке находится спермий, другой спермий—в полярном ядре.

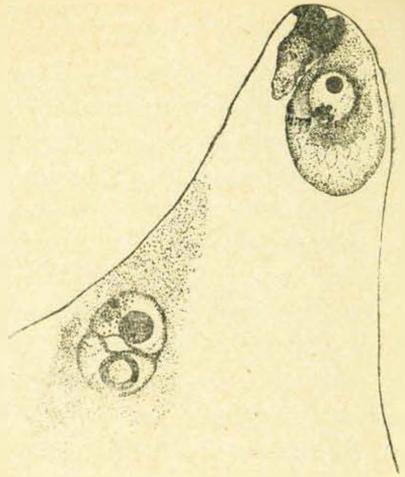


Рис. 4. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 1 ч. 15 мин. после опыления. Пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок; синергида темная, на яйцеклетке находится спермий; полярные ядра соприкасаются друг с другом в одном из них (микروпилярном) видна масса хроматинового вещества, среди которой появилось ядрышко.

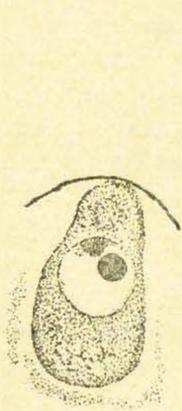


Рис. 5. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 2 ч. после опыления. В ядре яйцеклетки масса хроматинового вещества.



Рис. 6. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 2 ч. 15 мин. после опыления. Пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок; синергида темная. В ядре яйцеклетки масса зернистого хроматинового вещества; полярные ядра слиты в ядро центральной клетки зародышевого мешка.

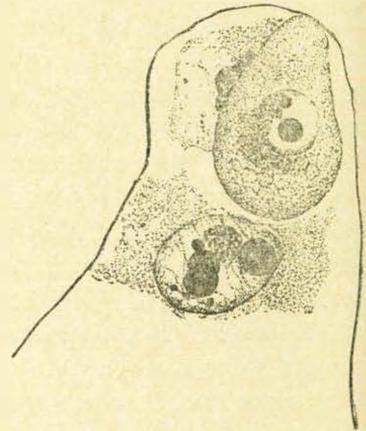


Рис. 7. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 3 ч. 30 мин. после опыления. Пыльцевая трубка излила свое содержимое в зародышевый мешок (темная синергида на рисунке не показана). В ядре яйцеклетки видна масса хроматинового вещества и ядрышко, выделенное спермием.

ядра вскоре появляется ядрышко. Вторая мужская гамета обычно сливается сначала с одним из полярных ядер, затем уже это слитое полярное ядро сливается со вторым полярным ядром (рис. 3—4). Ядро центральной клетки зародышевого мешка, как правило, вскоре после оплодотворения приступает к делению, зигота же сильно задерживается в своем делении; так что развитие эндосперма обгоняет развитие зародыша. Стадии деления ядра центральной клетки зародышевого мешка можно видеть на рис. 9, 10, 11, 12.

Как видно из рис. 11, через 4 часа 30 минут после опыления ядро центральной клетки зародышевого мешка находится в анафазе, затем оно переходит в телофазу (рис. 12).

На рис. 13 изображена верхняя часть зародышевого мешка ржи через 6 часов после опыления. Деление ядра центральной клетки зародышевого мешка уже произошло и образовалось два ядра эндосперма. Ко времени деления зиготы (через 24 часа после опыления) образуются от 8 до 16 ядер эндосперма.

На рис. 14 изображена верхняя часть зародышевого мешка ржи с зиготой в ранней профазе через 24 часа после опыления. В ядре яйцеклетки между хроматиновыми нитями еще видны три ядрышка, и скопление массы хроматинового вещества.

На рис. 15 изображена верхняя часть зародышевого мешка ржи с двуклеточным предзародышем.

Приведенные выше факты позволяют нам сделать следующие выводы:

1) пыльцевые трубки у ржи сорта Лисицынская изливают свое содержимое (при температуре 17—19°) в зародышевый мешок через 30 минут после опыления;

2) после излияния содержимого пыльцевой трубки в зародышевый мешок оба спермия имеют одинаковые размеры и форму;

3) оплодотворение яйцеклетки и полярных ядер протекает почти одновременно, через 30 минут после опыления. Вторая мужская гамета обычно сливается с одним из полярных ядер, а затем уже это ядро сливается со вторым полярным ядром;



Рис. 8. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 3 часа после опыления. Пыльцевая трубка излила содержимое в зародышевый мешок; синергида темная, в ядре яйцеклетки у самой ее границы находится спермий, потерявший свою форму. Полярные ядра слиты в ядро центральной клетки зародышевого мешка.

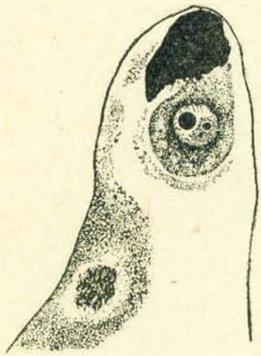


Рис. 9. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 4 ч. после опыления. Видна темная синергида, в ядре оплодотворенной яйцеклетки в массе хроматинового вещества видно ядрышко спермия; ядро центральной клетки зародышевого мешка в профазе деления.

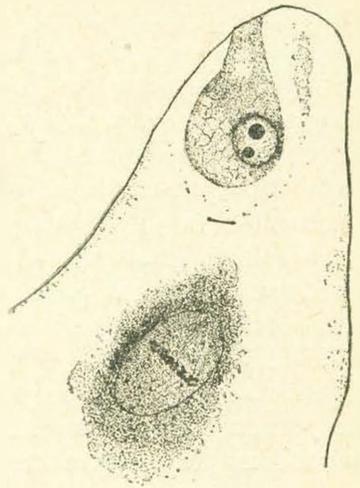


Рис. 10. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 4 часа после опыления. В ядре оплодотворенной яйцеклетки видно дополнительное ядрышко; ядро центральной клетки зародышевого мешка в метафазе деления.

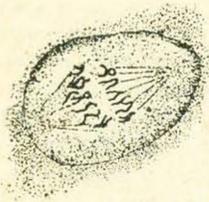


Рис. 11. Ядро центральной клетки зародышевого мешка через 4 ч. 30 мин, после опыления в анафазе деления.



Рис. 12. Ядро центральной клетки зародышевого мешка через 5 часов после опыления в телофазе деления.

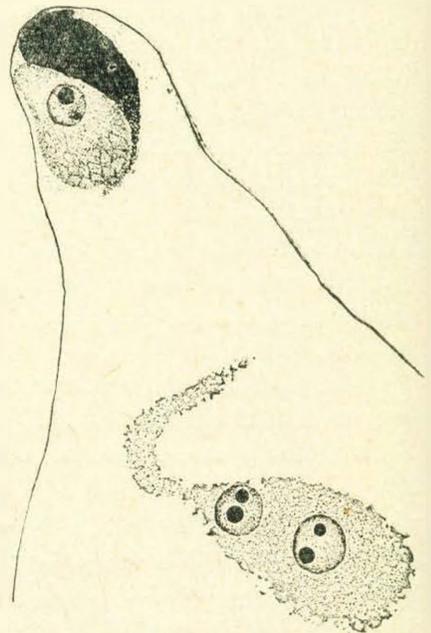


Рис. 13. Верхняя часть зародышевого мешка ржи через 6 ч. после опыления. Синергида темная, в ядре зиготы дополнительное ядрышко; эндосперм двуядерный.

4) деление ядра центральной клетки зародышевого мешка и образование ядер эндосперма наступает через 4—6 часов после опыления;

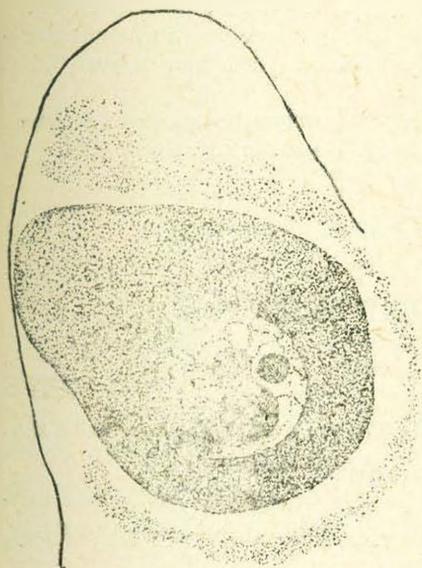


Рис. 14. Верхняя часть зародышевого мешка через 24 часа после опыления. Зигота в профазе деления (увеличено об. 90 × ок. 7 х).

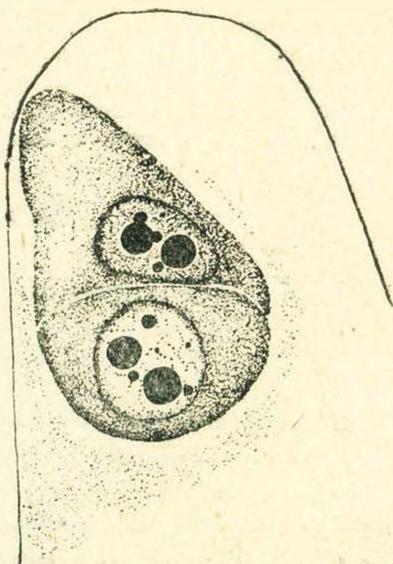


Рис. 15. Верхняя часть зародышевого мешка ржи при свободном опылении с двухклеточным предзародышем (увеличено об. 90 × ок. 7 х).

5) яйцеклетка приступает к делению через 24 часа после опыления, когда в зародышевом мешке имеется от 8 до 16 ядер эндосперма.

* * *

В заключение выражаю искреннюю благодарность кандидату биологических наук Г. К. Бенецкой за руководство и помощь в процессе выполнения данной работы.

Институт генетики и селекции растений
Академии наук Армянской ССР

Поступило 17 I 1955 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейлис Р. А. К эмбриологии и цитологии ржи. Бот. журнал АНУССР, т. I, 3—4, 1940.
2. Герасимова-Навашина Е. Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. Тр. Ботанического института им. В. Л. Комарова, АН СССР, вып. 2, серия VII, 1951.
3. Лесик Ф. Л. Развитие зерновки ржи при самоопылении, Агробиология, 4, 1949.
4. Модилевский Я. С. Оплодотворение у ячменя (*Hordeum sativum*) в связи с изучением особенностей оплодотворения у покрытосеменных растений, Бот. журнал АН УССР, т. X, 2, 1953.

5. *Навашин С. Г.* Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium Martagon* и *Fritillaria Tenella*, 1898. Избранные труды, Изд-во АН СССР. М.—Л., 1951.
6. *Оксиук П. Ф.* и *Худяк М. И.* Оплодотворение и первые фазы развития зародыша и эндосперма у мягкой пшеницы. Бот. журнал АН УССР, том IX, 4, 1952.
7. *Поддубная-Арнольди В. А.* и *Дианова В.* Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Taгахаспиз*. Бот. журнал СССР, т. 22, 3, 267—295, 1934.
8. *Устинова Е. И.* и *Дьяконова М. И.* Процесс оплодотворения и развитие зародыша и эндосперма у кукурузы, Доклады ВАСХНИЛ, вып. 5, стр. 9—15, 1953.

Ե. 2. ՍԻՄՈՆՅԱՆ

ԱՇՈՐԱՅԻ ԲԵՂՄՆԱՎՈՐՈՒՄԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Աշորայի Լիսիցինսկայա սորտի բեղմնավորման պրոցեսն ուսումնասիրելու համար կատարվել է ներսորտային խաչաձևում:

Փորձնական նյութը ֆիքսվել է ըստ Նավաշինի, նախապես վարսանդներն ընկղմվել են սպիրտ-քացախաթթվի 3:1 հարաբերությամբ լուծույթի մեջ 1—1,5 րոպե տևողությամբ:

Պրեպարատների ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ բեղմնավորմանը պատրաստ աշորայի հասուն սաղմնապարկը իրենից ներկայացնում է որոշակի կայուն պատկեր, որը կազմված է երկու սիներգիզներից, ձվաբջջից, երկու գեռես չմիաձուլված կորիզներից և մեծաքանակ անտիպոդներից:

Ուսումնասիրվող բույսի փոշեծլերը 17—19° ջերմության պայմաններում աճում են մինչև սաղմնապարկը և իրենց պարունակությունը դատարկում վերջինի մեջ՝ փոշոտումից 30 րոպե անց:

Փոշեծլերի պարունակությունը սաղմնապարկի մեջ դատարկվելուց հետո երկու սպերմաներն ունենում են միևնույն մեծությունն ու ձևը:

Ձվաբջջի ու բևեռային կորիզների բեղմնավորումը կատարվում է միաժամանակ, փոշոտումից 30 րոպե անց:

Արական երկրորդ դամետը սովորաբար սկզբում միաձուլվում է բևեռային կորիզներից մեկի հետ, որից հետո այդ կորիզը միաձուլվում է բևեռային երկրորդ կորիզի հետ:

Սաղմնապարկի կենտրոնական կորիզը կիսվում է փոշոտումից 4—6 ժամ հետո, որի հետևանքով գոյանում է էնդոսպերմի երկու կորիզ:

Ձվաբջջից կիսվում է փոշոտումից 24 ժամ հետո, երբ սաղմնապարկում առկա են էնդոսպերմի 8—16 կորիզ: