

К. Ю. КОСТРЮКОВА

К ЭМБРИОЛОГИИ *LILIUM MARTAGON* L.

Род *Lilium* давно является объектом эмбриологических исследований. Еще в 1880 г. Трейб и Меллиник [28] показали для *Lilium bulbiferum*, что все четыре ядра, появившиеся в результате мейоза, принимают участие в дальнейшем развитии зародышевого мешка и что, следовательно, два мейотических деления сразу приводят к его четырехъядерной стадии. Отсюда вытекало, что необходимо лишь одно деление после двух делений мейоза для завершения развития восьмиядерного зародышевого мешка. Гиньяр [16] первый установил, что халазальные ядра зародышевого мешка лилий крупнее микропиллярных и имеют увеличенное число хромосом. В более поздней работе [17] он проследил развитие зародышевого мешка вплоть до его зрелой стадии.

В дальнейшем этому вопросу посвящали свои исследования такие известные эмбриологи, как Саргант [23], Мотье [21], Страсбургер [27]. Они подтвердили данные предыдущих работ и дали подробное описание развития женского гаметофита лилий, иллюстрированное многочисленными рисунками. Во всех этих работах, начиная с работы Гиньяра, особое внимание уделяется *Lilium martagon* L., ставшей классическим объектом эмбриологических исследований. Однако все названные авторы ошиблись в серьировании наблюдавшихся ими картин, не заметили или не придали значения некоторым важным моментам превращений зародышевого мешка. Благодаря этому они не только не внесли ясность в понимание развития женского гаметофита лилий, а скорее способствовали его запутыванию. Последнее хорошо видно на подробном исследовании Фризендаля [15]. Фризендаль изучил развитие мужского и женского гаметофита у *Muscicaria germanica*, имеющей сходный с лилиями тип развития. Будучи под влиянием работы Страсбургера, несмотря на большой фактический материал, названный ученый пошел по ошибочному пути, не замечая противоречий в своем изложении.

Обстоятельный анализ развития зародышевого мешка типа *Lilium* сначала на *Fritillaria persica*, а затем на других растениях, в том числе и лилиях (*Lilium candidum* L.), был дан Валерией Бамбачиони [7, 8, 9], которая установила, что 1) после окончания мейоза распределение ядер микроспор происходит таким образом, что лишь одно из них отходит к микропиле, а три направляются к халазе и что это распределение вовсе не является аномалией, а необходимым

этапом дальнейшего развития; 2) крупные халазальные ядра с увеличенным числом хромосом образуются путем слияния трех делящихся халазальных ядер и завершения деления уже продукта их слияния. Таким образом она наблюдала совершенно особый тип деления, где в профазе видны три обособленные делящиеся фигуры с гаплоидным числом хромосом каждая, а в анафазе и телофазе две триплоидные группы хромосом, два триплоидных ядра; 3) деление четырех ядер макроспор приводит не к восьмиядерному, а к так называемому вторично четырехъядерному зародышевому мешку, поэтому для формирования зрелого зародышевого мешка названных растений необходимо четыре деления, а не три, как полагали все предыдущие авторы.

Данные Бамбачиони были подтверждены другими исследователями на лилиях (Купер [12]) и на других растениях (Романов [4], Фагерлинд [13], Магешвари, Сринивазан [20]; Магешвари [19]).

Хотя Бамбачиони и Купер изучили эмбриологию некоторых лилий, но классический объект эмбриологических исследований *Lilium martagon* L. остался почти полностью вне поля зрения новейших работ. Лишь у Купера имеется упоминание в сноске, что в числе изученных им лилий была и лилия мартагон. Это обстоятельство побудило нас приступить к исследованию развития зародышевого мешка лилии мартагон.

Завязи бутонов разного размера этой лилии фиксировались жидкостью Навашина. Толщина микротомных срезов составляла 20 μ . Препараты обрабатывались согласно методике Фельгена. Подкраской служили световой зеленый и оранжевый G.

Археспориальная клетка лилии мартагон, как и других лилий, закладывается под эпидермисом на верхушке нуцеллуса в период, когда намечается его односторонний рост, приводящий к изгибу семязачки (рис. 1). Интегументы еще не заложены. Последние возникают позднее, когда первичная клетка зародышевого мешка уже дифференцировалась. Археспориальная клетка отличается от окружающих ее клеток значительно большим количеством густой цитоплазмы и крупными размерами ядра, содержащего более рыхлую сеточку хроматина и одно-два ядрышка. Обычно закладывается одна археспориальная клетка, редко наблюдаются две, причем развитие дополнительной археспориальной клетки может доходить до формирования четырехъядерного зародышевого мешка.

Археспориальная клетка растет и превращается непосредственно в первичную клетку зародышевого мешка с очень крупным ядром, обычно содержащим одно, не окрашивающееся при обработке по Фельгену ядрышко и тонкую нить, дающую положительную реакцию на ДНК. Рис. 2 изображает первичную клетку зародышевого мешка в стадии синapsиса. Видно крупное ядро с бледным ядрышком и прилегающим к нему плотным синаптическим клубком. Не останавливаясь на описании гетеротипического деления (оно должно быть предме-

том специального изучения), отмечу лишь, что в телофазе этого деления между ядрами заметно формирование фрагмопласта и клеточной пластинки (рис. 3). Однако существование их эфемерно, они исчезают и ядра расходятся к полюсам зародышевого мешка. Ядра имеют вид покоящихся, в них появляются 1—2 ядрышка (рис. 4). Таким образом оба деления мейоза разделены стадией покоя, по-видимому, довольно кратковременной.

Вскоре совершается переход ко второму мейотическому делению. На рис. 5 изображена фигура поздней метафазы деления ядер диады. Хорошо заметна двойственность длинных и тонких хромосом. Как видно на рисунке, ось фигуры деления микропиллярного ядра перпендикулярна к длинной оси зародышевого мешка, тогда как ось фигуры деления халазального ориентирована под другим углом. Хромосомы занимают самое различное положение в отношении экваториальной плоскости фигуры деления: одни лежат в этой плоскости, другие отходят от нее под углом, третьи поднимаются прямо к наблюдателю. Такое расположение, обычное для метафазы при большой длине хромосом, делает фигуры деления очень сложными, в особенности фигуру деления халазального ядра, экваториальная плоскость которой наклонена к плоскости среза зародышевого мешка. Положение осей фигур деления может быть и иным; они могут лежать параллельно друг другу и перпендикулярно к длинной оси зародышевого мешка, или образовывать с ней некоторый угол. Так, на рис. 6 показана ранняя телофаза деления диады. Оси фигур деления по отношению друг к другу и к длинной оси зародышевого мешка занимают иное положение, чем на рис. 5; они ориентированы почти параллельно друг другу и имеют тот же наклон к оси зародышевого мешка. Сравнение двух рисунков показывает, что у *Lilium martagon* не наблюдается такого постоянства положения фигур деления на этой стадии развития, какое описано Бамбачиони для *Fritillaria persica*.

Гомеотипическое деление приводит к стадии первично четырехъядерного зародышевого мешка (рис. 7). Между молодыми, однако по виду уже вполне покоящимися парами ядер, видны нити веретена. Как видно на рисунке, нити веретена заметны не только между парами ядер, вышедшими из одного кариокинеза, но и между ядрами разных пар.

В дальнейшем связывающие ядра нити веретена исчезают, и покоящиеся ядра четырехъядерной стадии пребывают в таком состоянии длительное время, вплоть до наступления следующего деления (рис. 8).

В бутонах определенной длины эти стадии обнаруживаются постоянно на целой серии следующих друг за другом срезов. Однако взаимное расположение ядер за этот период изменяется. Вначале одна пара ядер располагается ближе к микропиле, вторая — к халазе. Но затем можно наблюдать постепенное перемещение одного

из микропилярных ядер к халазе, и тогда в зародышевом мешке одно ядро оказывается в микропилярной и группа из трех ядер в халазальной части (рис. 9).

Затем ядра переходят к делению. В них появляется хроматиновая нить, исчезают оболочка и ядрышки. Фигуры деления принимают форму веретена, что очень характерно для ядер с такими длинными хромосомами, как у лилий (рис. 10). Далее происходит сближение халазальных веретен (рис. 11) и их слияние (рис. 12). На рис. 12 изображена метафаза сливающихся ядер. Веретена трех ядер наклонены к плоскости среза под разными углами, благодаря чему при вращении микрометрическим винтом обнаруживается трехполюсная фигура. Хромосомы расположены тремя группами, но полного обособления фигур деления уже нет. У микропиле видно веретено делящегося гаплоидного ядра. Слияние заканчивается формированием у халазы общего ахроматинового веретена трех ядер и тогда в зародышевом мешке видны два ядра в стадии метафазы деления: одно у микропиле и второе у халазы. Это вторично двухъядерная стадия (рис. 13). Различие между метафазой вторично двухъядерной стадии и метафазой диады заключается в значительно большем размере халазальной фигуры деления первой и очевидным, даже без специального подсчета, большим количеством хромосом у халазы. Метафаза вторично двухъядерной стадии развивается в анафазу и телофазу, которые также выявляют резкое различие между фигурой деления гаплоидного ядра у микропиле и полиплоидного—у халазы.

Деление ядер вторично двухъядерной стадии приводит ко вторично четырехъядерной стадии, которая длится очень долго.

Такой тип развития зародышевого мешка был впервые описан Карано [11] для *Euphorbia dulcis*, а затем подробно исследован и иллюстрирован многочисленными рисунками Бамбачиони на *Fritillaria persica*.

Можно сейчас подтвердить, что основная линия развития зародышевого мешка у лилии мартагон идет именно таким образом.

В процессе изучения зародышевых мешков лилий я обратила внимание на некоторые картины, которые не находили места в описаниях итальянских ученых и в дальнейших работах в этой области. На рис. 15 изображен зародышевый мешок, содержащий два ядра. Ядра находятся в покое. Они заметно отличаются своим размером, поэтому это не может быть стадия диады. Кроме того, зародышевый мешок вакуолизирован, что является показателем более поздней стадии развития. Все это говорит о том, что рисунок изображает не первично, а вторично двухъядерный мешок, который сформировался до перехода трех ядер у халазы в профазу деления. Что это действительно иногда так происходит, свидетельствует рис. 15а. На рисунке показано с большим увеличением слияние трех халазальных ядер. Ядра находятся в стадии покоя, они бедны ДНК и содержат ядрыш-

ки. Слияние ядер в такой стадии должно привести ко вторично двухъядерной стадии, изображенной на рис. 15.

На рис. 16 показан трехъядерный зародышевый мешок. Два ядра расположены на его полюсах, а одно ядро между ними несколько справа. Это ядро удлинено и значительно крупнее двух других. В нем 4 ядрышка, в то время как микрoпиллярное и халазальное ядра содержат по 2 ядрышка каждое. Размеры среднего ядра, число ядрышек в нем, а также необычное число ядер в этом зародышевом мешке—все это указывает на то, что крупное ядро возникло в результате слияния двух ядер. Слияние уже завершилось, слившиеся ядра одеты общей оболочкой, непрерывность которой легко проследить на препарате. Сливались покоящиеся ядра как и в зародышевом мешке, изображенном на рис. 15. Как пойдет дальнейшее развитие такого трехъядерного зародышевого мешка? Возможно, что базальное ядро включится в слияние позднее. Такие случаи описаны в литературе для других родов растений (Фагерлинд [13]). Но возможны и другие пути развития, о чем будет сказано дальше.

Вторично четырехъядерный зародышевый мешок (рис. 14) длительно пребывает в покое. Это вероятно наиболее часто встречающаяся на препаратах стадия развития. После окончания предыдущего деления крупные халазальные ядра имеют округлую форму, затем верхнее становится цилиндрическим, вытянутым поперек зародышевого мешка, а нижнее, обычно большего размера с большим количеством ядрышек, вытягивается соответственно более узкому нижнему концу зародышевого мешка; чаще всего оно имеет в разрезе треугольную форму. Зародышевый мешок сильно вырастает за это время. В нем появляются вакуоли; вначале это мелкие вакуоли, потом, сливаясь, они превращаются в более крупные. Стадия эта настолько характерна, что ее невозможно смешать ни с одной из предшествующих или последующих стадий развития. Однако встречаются зародышевые мешки, обладающие некоторыми особенностями. Так, зародышевый мешок, изображенный на рис. 17,—типичный вторично четырехъядерный зародышевый мешок. Его размеры, вакуолизация цитоплазмы, расположение ядер, их величина свидетельствуют, что это вполне нормально развивающийся зародышевый мешок. Однако в нем, у самого основания халазального конца, имеется еще одно (пятое) дегенерирующее ядро. Каково происхождение этого ядра? Если сопоставить рис. 16 и 17, то легко предположить, что базальное ядро предыдущей стадии не приняло участия в слиянии и дегенерировало. Возможно, что его рано начавшаяся дегенерация и была причиной его особого поведения. Слись только два халазальных ядра. Интересно сравнить эти зародышевые мешки с шестиядерным зародышевым мешком *Plumbagella micrantha*, который наблюдал Бойс [10]. Как известно, у *Plumbagella micrantha* также происходит слияние трех халазальных ядер. Появление шестиядерного зародышевого мешка Бойс объясняет тем, что одно из ядер отстает и не принимает участия в

халазальном слиянии. Дальнейшее деление трех ядер такого зародышевого мешка должно привести к шестиядерному зародышевому мешку. Что такой путь развития действительно может иметь место подтверждает зародышевый мешок на рис. 16. В случае, изображенном на рис. 17, показано другое направление развития: базальное ядро не включилось в халазальное слияние. Оно не участвует в дальнейших делениях в связи с дегенерацией, что и ведет к появлению пятиядерного зародышевого мешка.

Какими бы путями не сформировался вторично четырехъядерный зародышевый мешок, после длительного периода роста и развития в нем наступает четвертое и последнее деление. Рис. 18 показывает профазу последнего деления. В ядрах появилась хроматиновая нить, однако ядрышки еще видны; оболочка ядер также сохранилась, сохранилась и своеобразная цилиндрическая форма верхнего халазального ядра. Обращает внимание, что самое крупное базальное ядро не вступает в профазу деления. Оно содержит ядрышко и обнаруживает характерную для стадии покоя структуру. Вероятно в этом проявляется начало дегенерации, которая, как будет видно дальше, обычна для базальных ядер. Однако дегенерация базального ядра уже на этой стадии развития не обязательна для всех зародышевых мешков. Во многих из них базальное ядро делится как и другие ядра зародышевого мешка.

Профаза деления развивается в метафазу. Рис. 19а и 19б представляют два последовательных среза одного и того же зародышевого мешка. На рис. 19а видна с полюса экваториальная пластинка одного из микропилярных ядер. Хромосомы лежат почти в одной плоскости, так что их подсчет и изучение их формы не представляет трудности. Все группы хромосом, описанные Стьюартом [26] для лилии мартагон, можно легко различить на этой пластинке. Гаплоидное число хромосом этой лилии установлено еще в прошлом столетии Гиньяром [16]. Как известно, оно равно 12. На этом же срезе видна в профиль фигура метафазы верхнего полиплоидного ядра. Она разрезана на две части; на этом срезе находится приблизительно половина экваториальной пластинки. Фигура деления очень характерна для метафазы в профиль при большой длине хромосом. Базальное халазальное ядро дегенерирует. По-видимому, оно вступило в деление, но дальнейшие превращения пошли по пути дегенерации. Подобные аномальные фигуры деления базального ядра, надо думать, послужили основанием для описания амитозов при формировании антипод в зародышевом мешке лилии мартагон (Саргаит [22]).

На следующем срезе (рис. 19б) расположено второе микропилярное ядро. Хорошо видно ахроматиновое веретено, ось которого ориентирована наклонно. Ниже—вторая половина полиплоидной фигуры, очень сходная с находящейся на предыдущем срезе, а также часть дегенерирующего базального ядра. По-видимому, второй срез лежит ближе к стенке зародышевого мешка, так как цитоплазма

здесь не вакуолизована. На первом срезе (рис. 19a), представляющем среднюю часть зародышевого мешка, видна одна большая и вторая несколько меньшего размера вакуоли между группой микропилярных и халазальных ядер.

Авторы, исследовавшие развитие зародышевого мешка лилий, обычно останавливаются на описании последнего деления. Изредка приводится еще рисунок, изображающий оплодотворение. Так, из ранних авторов Саргант заканчивает свою работу на переходе четырехъядерного зародышевого мешка к делению. Страсбургер описывает зафазу последнего деления. Из более новых работ Купер схематически изображает восьмиядерный зародышевый мешок и рядом, также очень схематично, двойное оплодотворение. Однако развитие зародышевого мешка не останавливается на завершении четвертого деления, и между этим последним и зрелым зародышевым мешком лежит еще долгий путь превращений.

Когда ядра завершают деление, происходит обособление клеток на двух полюсах зародышевого мешка. По-видимому, оно может происходить на разных этапах зрелости ядер.

Так, на рис. 20 все ядра еще имеют характер телофатических клеток и не выделили ядрышек. Клетки как в микропилярной, так и халазальной части полностью сформировались. Видна тончайшая их оболочка, описанная С. Г. Навашиным [3] для *Fritillaria tenella* (рис. 1). В центральной части зародышевого мешка находятся две довольно крупные вакуоли. Началась также вакуолизация цитоплазмы клеток яйцевого аппарата. В цитоплазме двух клеток, по-видимому синергид, имеется по небольшой вакуоле. И в этом зародышевом мешке базальное ядро дегенерировало и не разделилось, так что зрелый зародышевый мешок здесь семиядерный. Следует отметить, что семиядерные зародышевые мешки встречаются чаще других.

Иная картина видна на рис. 21. В этом зародышевом мешке ядра имеют вид покоящихся, они содержат 2—4 ядрышка. Но обособление клеток еще не завершено. В халазальной части верхняя антипода по-видимому только что отделилась от центральной клетки зародышевого мешка, появилась тончайшая оболочка между ними. Справа между нижним полярным ядром и ядром антиподы видны еще нити исчезающего фрагмопласта. Две базальные антиподы с дегенерировавшими ядрами также обособились. В микропилярной части между ядром яйцеклетки, лежащим у самой верхушки, и верхним полярным ядром виден фрагмопласт, имеющий цилиндрическую форму, и намечается клеточная пластинка в его пределах. Одно из ядер синергид лежит правее, несколько глубже ядер, соединенных фрагмопластом; ядро второй синергиды на срез не попало. Как видно из рисунка, оболочки клеток в микропилярной части еще не сформировались.

Сравнение рис. 20 и 21 показывает, что обособление клеток может происходить на разных стадиях развития ядер, даже у растений одного и того же вида.

Оболочки клеток зародышевого мешка, хорошо заметные вскоре после формирования клеток,—это тончайшие плазматические оболочки — „первичные оболочки“, как их назвал С. Г. Навашин [3].

После обособления клеток происходит сильная вакуолизация цитоплазмы как центральной, так и других клеток зародышевого мешка. В цитоплазме клеток яйцевого аппарата появляется большое количество мелких и довольно крупных вакуолей, так что вся цитоплазма оказывается состоящей из тонких переплетающихся и сливающихся тяжей.

Вакуолизация клеток на ранней стадии развития яйцевого аппарата и антипод была отражена С. Г. Навашиним на рис. 1 работы 1909 г. [3]. Однако ни в тексте, ни в объяснении рисунков об этом не говорится.

Вакуолизация цитоплазмы происходит и в антиподальных клетках; она может иметь место и в клетках с дегенерирующим ядром.

В центральной клетке вакуоли растут между верхним и нижним полярными ядрами, и в зрелом зародышевом мешке эта клетка обычно содержит одну крупную вакуоль и тонкие периферические слои цитоплазмы, в которых расположены полярные ядра. Плазматические оболочки клеток на этой стадии развития зародышевого мешка могут быть еще различимы как темные тончайшие полоски на периферии клеток.

Рис. 22а и 22б показывают с большим увеличением, чем другие рисунки, верхнюю часть зародышевого мешка лилии мартагон на двух последовательных срезах. Как видно на рисунках, все клетки яйцевого аппарата лежат на одном уровне, располагаясь у верхушки зародышевого мешка. Клетки содержат вакуоли разного размера. Цитоплазма представлена тончайшими тяжами, соединяющими периферический слой с участком, в котором лежит ядро.

На рис. 22а, судя по выпуклой поверхности клетки, налегающей на другую клетку, можно сказать, что она сильно тургесцирует. Слева под этой клеткой, которая по-видимому является яйцеклеткой, в участке цитоплазмы расположено верхнее полярное ядро. Оно разрезано ножом микротомы и часть его находится на другом срезе.

На рис. 23 показан еще более продвинувшийся в развитии зародышевый мешок. Цитоплазма клеток представлена тонким периферическим слоем и двумя-тремя нитевидными тяжами, на которых как бы подвешено ядро. Оболочки клеток уже не различаются. В еще более зрелых зародышевых мешках, поскольку слой, облегающий ядро, и тонкие тяжи иногда не видны, создается впечатление, что ядро плавает в огромной вакуоле. Подобная „пустая“ клетка—яйцеклетка лилии мартагон—изображена С. Г. Навашиним ([3] рис. 5).

Одновременно с вакуолизацией клеток яйцевого аппарата и антипод происходит и вакуолизация центральной клетки зародышевого мешка. На рис. 23 в средней части центральной клетки находится одна крупная вакуоля, отделяющая полярные ядра друг от друга.

В этом зародышевом мешке намечается дальнейшее сокращение стенок халазального конца: единственная антипода также показывает признаки дегенерации. Ее ядро не вытянуто поперек зародышевого мешка, как это обычно наблюдается, а округло и более интенсивно воспринимает окраску. Ядрышки слабо различимы. Очевидно и эта клетка, как и базальная, отомрет до оплодотворения, не нарушая этим дальнейшего хода нормального развития.

Еще одна особенность зародышевого мешка лилии мартагон: клетки яйцевого аппарата внешне очень сходны между собой. Если у сложноцветных яйцеклетка легко отличается от синергид по положению ядра в апикальной части клетки и большой вакуоле над ним, а также размещением яйцеклетки ниже обеих синергид, то у лилии цитопlasма всех трех клеток выполнена сначала мелкими, а позднее все более крупными вакуолями. Что касается взаимного размещения клеток, то из приведенных рисунков видно, что оно может быть различно. Так, на рис. 22а и 22б видно, что все три клетки расположены на одинаковом уровне у верхушки зародышевого мешка. В других случаях верхушку зародышевого мешка может занимать одна из синергид, а яйцеклетка и вторая синергида располагаются ниже (рис. 20). Наконец, самое верхнее положение может быть занято яйцеклеткой, как показано на рис. 21.

Иногда благодаря сходству яйцеклетки и синергид бывает трудно решить, какая клетка лежит у верхушки зародышевого мешка. Однако, по крайней мере в двух случаях, яйцеклетка определяется с уверенностью, а именно: в поздней телофазе деления, когда еще виден фрагмопласт, соединяющий ядро будущей яйцеклетки с верхним полярным ядром (рис. 21), а также в процессе оплодотворения (рис. 24)*.

Из приведенного описания развития зародышевого мешка лилии мартагон следует, что оно идет по пути, впервые описанному Бамбацхиони для *Fritillaria persica*, который оказался свойственным многим видам лилий, а также и другим растениям. Ранние исследователи лилии мартагон не поняли критического момента в развитии этой лилии—перехода от первично четырехъядерной ко вторично четырехъядерной стадии развития.

Нельзя, однако, забывать заслуг предыдущих исследователей, открывших ряд важных фактов. Они установили, что 1) все четыре макроспоры принимают участие в развитии зародышевого мешка лилий; 2) между ядрами диады, а также и тетрады макроспор не образуются перегородки, хотя и формируется фрагмопласт, как это отразили на своих рисунках Саргант, Мотье и Страсбургер. Мотье видел даже

* Е. Н. Герасимов-Навашица и С. Н. Коробова [2] на основании своих исследований утверждают, что синергиды всегда лежат выше яйцеклетки. Из приведенного видно, что у лилии мартагон наблюдается и другое взаимное расположение клеток яйцевого аппарата.

заложение нитей веретена между ядрами макроспор, в том числе и между ядрами разных пар. Бамбачиони подтвердила эти данные ранних исследователей, однако она не видела веретена между ядрами разных пар макроспор. Теперь можно отметить и правильность этих наблюдений Мотье*; 3) Гиньяр, а затем и другие исследователи указали, что халазальные ядра зародышевых мешков лилий крупнее микропилярных и обладают большим числом хромосом.

Бамбачиони [9] дала подробную критическую оценку работ предыдущих исследователей. Она отметила неправильность серьирования и изображенных на рисунках картин, противоречивость объяснений предыдущих авторов. И действительно, многие авторы наблюдали стадии развития зародышевого мешка, которые прямо подводили к правильному его толкованию. В особенности последнее касается Саргант, которая видела буквально все важнейшие стадии развития. Так, она видела зародышевые мешки с одинакового размера ядрами, группирование трех ядер у халазы, переход их к профазе деления, формирование веретенообразных хроматиновых фигур, сближение веретен. Саргант отмечает два очень важных момента: во-первых—наблюдаемая группировка ядер у халазы не является патологическим явлением, во-вторых—четырёхъядерные зародышевые мешки с крупными ядрами у халазы вакуолизированы и гораздо большего размера, чем четырёхъядерные с одинаковыми ядрами. И все же она не смогла разобратся в наблюдаемом. Это свидетельствует о том, как трудно подойти к новой точке зрения.

Таким образом, нужно отметить, что ранние исследователи лилий видели очень многое и видели правильно. Некоторые интересные их наблюдения в дальнейших работах не нашли своего отражения, как, например, данные Мотье о заложении нитей веретена между ядрами разных пар. В этой связи интересно отметить одно наблюдение Гиньяра [17], изобразившего на рис. 58 двухъядерную стадию развития с двумя покоящимися ядрами разного размера на полюсах. Этот рисунок Гиньяра вполне соответствует моему рис. 15 и не укладывается в принятую со времени работ Бамбачиони схему.

Под влиянием работ Бамбачиони исключительный интерес проявляется к периодам деления ядер в зародышевом мешке лилий. Некоторые эмбриологи, как, например, Купер, за картинами деления не видят всего богатства превращений женского гаметофита лилий. Из рис. 41 (таблица) Купер приводит только три, где схематически показаны покоящиеся стадии: первично четырёхъядерная стадия, восьмиъядерный зародышевый мешок и двойное оплодотворение. Автор, конечно, сообщает интересный материал о подробностях четырех деле-

* На рис. 15 в работе Мотье показаны не только веретена, соединяющие ядра, но и лучисто расположенные нити, окружающие ядра со всех сторон. Такая лучистость вокруг ядер была вновь описана Флинтом [14] в докладе на IX Международном конгрессе ботаников в Канаде.

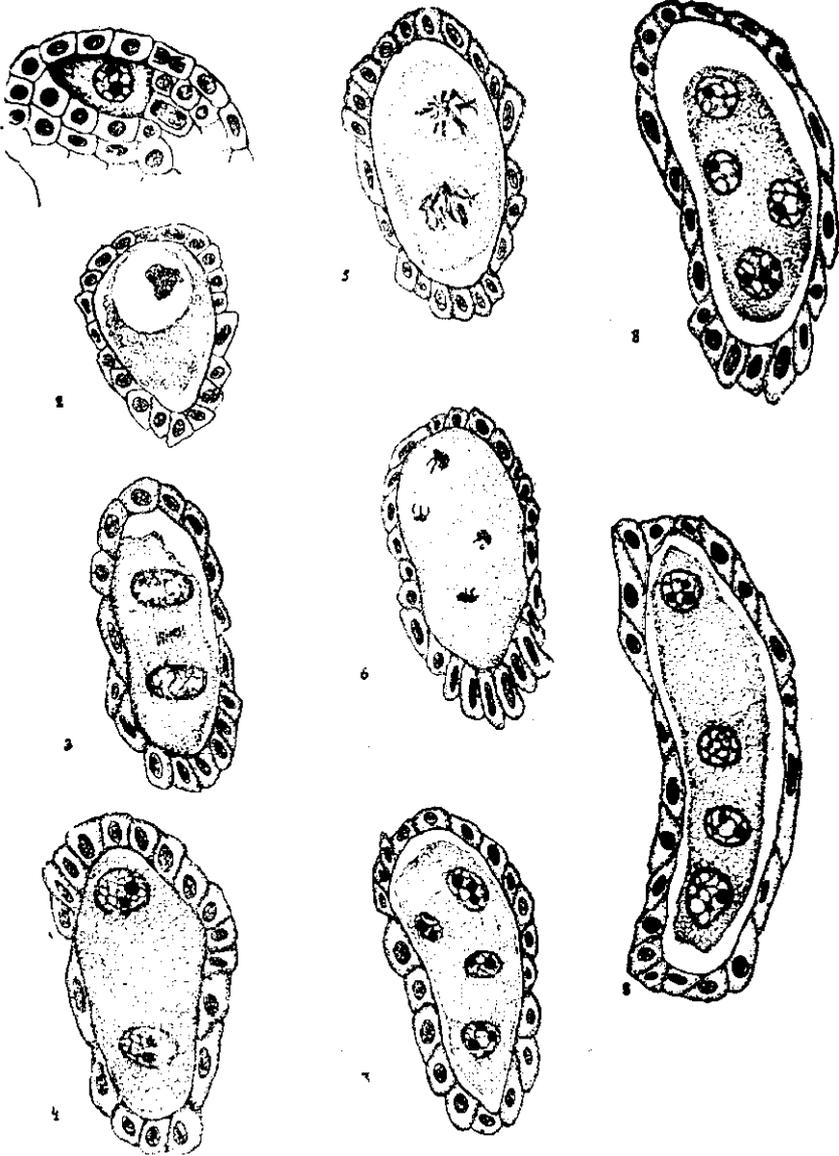


Рис. 1—9. Обяснение на обороте.

Рис. 1--9. Археспориальная клетка под эпидермисом начинающего изгибаться бугорка кукурузы. 2. Первичная клетка зародышевого мешка: ядро содержит неокраснившееся ядрышко и прилегающий к нему плотный синаптический клубок. 3. Телофаза 1-го мейотического деления; между ядрами виден фрагмопласт и едва заметная клеточная пластинка. 4. Стадия диады; ядра разошлись к полюсам и имеют вид покоящихся. 5. Поздняя метафаза 2-го мейотического деления: видна двойственность длинных и тонких хромосом; ось микроплярной фигуры деления перпендикулярна к длинной оси зародышевого мешка, ось халазальной фигуры несколько отклонена от перпендикулярного положения. 6. Телофаза 2-го мейотического деления; на полюсах фигур деления плотные комки, от которых местами отходят тонкие концы еще не втянутых хромосом; видны нити веретена; оси обеих фигур деления ориентированы по отношению к длинной оси зародышевого мешка приблизительно под одинаковым углом. 7. Первично четырехъядерный зародышевый мешок; ядра перешли в походящее состояние; все они соединены нитями веретена, в том числе и ядра разных пар. 8. Более поздняя стадия, фрагмопласты исчезли. 9. Первично четырехъядерный зародышевый мешок; одно из ядер микроплярного конца перемещается к халазе.

Все рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата с об. ап. (масл. имм.) \times комп. ок. 5, за исключением рисунков 15а, сделанного с об. ап. 90 \times комп. ок. 10, 22а и 22б, сделанных с об. ап. 90 \times комп. ак. 5; при репродукции рисунки уменьшены до 0,6 первоначальной величины.

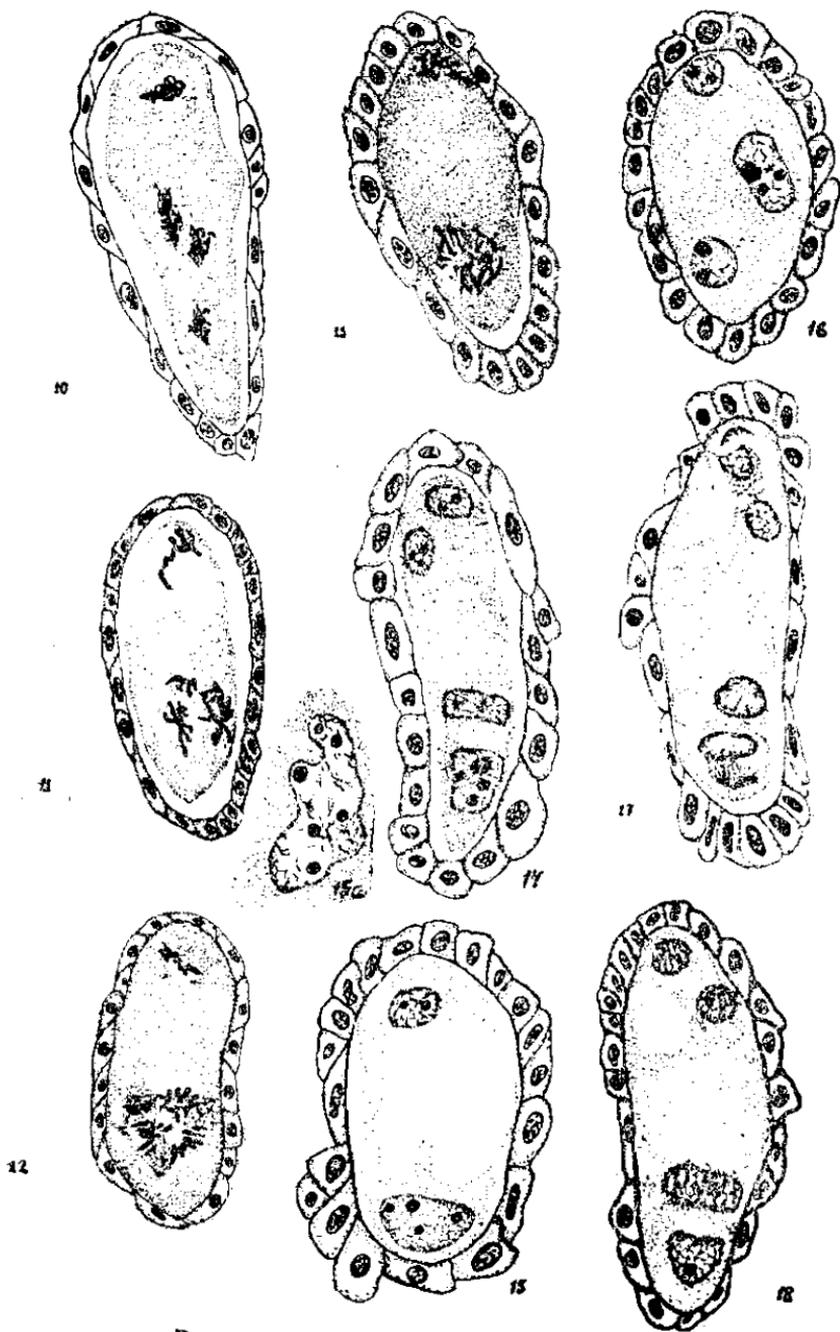


Рис. 10—18. Объяснение на обороте.

Рис. 10—18. 10. Профаза 3-го деления; оболочки ядер и ядрышки исчезли; профатические клубки приняли веретеновидную форму. 11. Сближение трех халазальных веретен. 12. Слияние халазальных ядер; хромосомы сформировались; экваториальные плоскости трех фигур деления несколько наклонены друг к другу и тесно сближены; атроминовые веретена образуют трехлобусную фигуру. 13. Вторично двухъядерный зародышевый мешок; стадия метафазы. 14. Вторично четырехъядерный зародышевый мешок; у халазы два крупных триплоидных ядра характерной формы. 15. Вторично двухъядерный зародышевый мешок; ядра в покоем состоянии, они разделены крупной вакуолью. 15а. Слияние трех халазальных ядер в покоем состоянии. 16. Трехъядерный зародышевый мешок. Среднее ядро возникло в результате слияния двух ядер. 17. Вторично четырехъядерный зародышевый мешок; внизу у халазы пятос дегенерирующее ядро. 18. Вторично четырехъядерный зародышевый мешок; ядра в профазе деления, за исключением базального, сохраняющего обычную для стадии покоя структуру; у микропиллярного конца ниже ядер одна округлая вакуоля-



Рис. 19—24. Объяснение на обороте.

Рис. 19—24. 19а и 19б. Два последовательных среза одного и того же зародышевого мешка: на рис. 19а видна с полюса экваториальная пластинка одного из микропиларных ядер, половина фигуры метафазы в профиль верхнего халазального ядра и дегенерирующее нижнее халазальное ядро; две довольно крупные вакуоли расположены между микропиларными и халазальными ядрами. На рис. 19б видно перетяжку второго микропиларного ядра, расположенную наклонно к плоскости рисунка, в также часть верхнего и нижнего халазальных ядер, разрезанных ножом микрогома. 20. Мезиодермный зародышевый мешок; ядра еще имеют вид телофатических, но тончайшие первичные оболочки клеток уже сформировались; базальное ядро дегенерирует и не участвовало в последнем делении; в двух клетках яйцевого аппарата, вероятно в синергидах, имеется по небольшой вакуоле, в центральной клетке расположены две довольно крупные вакуоли ближе к микропиларному концу. 21. Зародышевый мешок во время развития первичных оболочек клеток; ядра имеют структуру покоящихся; ядро яйцеклетки соединено фрагмопластом с верхним полярным ядром, в пределах еще узкого в средней части фрагмопласта видна клеточная пластинка; правее фрагмопласта видно ядро одной из синергид, ядро второй синергиды на срез не попало; у халазы клетки уже обособились, между нижним полярным ядром и ядром верхней антиполы справа видны следы исчезающего фрагмопласта. 22а и 22б. Два последовательных среза верхней части зародышевого мешка; все три клетки яйцевого аппарата занимают одинаковое положение относительно верхушки зародышевого мешка; цитоплазма их сильно вакуолизирована и представляет сеть тонких переплетающихся тяжей, слева, непосредственно прилегая к клеткам яйцевого аппарата, расположено верхнее полярное ядро. 23. Дальнейший этап развития; цитоплазма клеток представлена тонким периферическим слоем и двумя тремя нитевидными тяжами, на которых как бы подвешено ядро; в этом зародышевом мешке отмерло базальное ядро; ядро верхней антиполы находится также на пути к дегенерации; оно темно окрашено, его ядрышки едва различимы. 24. Зародышевый мешок во время двойного оплодотворения; яйцеклетка занимает самое верхнее положение из клеток яйцевого аппарата, она содержит так мало цитоплазмы, что кажется пустой; в синергидах видны тяжи цитоплазмы; один спермий прилегает к ядру яйцеклетки, второй свернулся на верхнем полярном ядре, сблизившись с нижним полярным ядром.

ной в зародышевом мешке, однако мимо его внимания проходят другие изменения, свидетельствующие о непрерывно совершающемся развитии.

Стадии развития зародышевого мешка в период, когда ядра находятся в покоящемся состоянии, очень длительны и характеризуются важными для понимания этого развития превращениями. Так, во время первично четырехъядерной стадии происходит перемещение одного из микропиллярных ядер к халазе. Во время очень длительной вторично четырехъядерной стадии идет интенсивный рост зародышевого мешка, его вакуолизация, изменяется форма халазальных ядер, начинается процесс дегенерации базального ядра. После окончания 4-го деления происходит развитие, ведущее к зрелости зародышевого мешка.

Большой материал, собранный исследователями эмбриологии лилий, показывает, насколько богаты и многообразны превращения на разных этапах становления зародышевого мешка. Естественно возникает вопрос, как нужно понимать вариации, неоднократно наблюдаемые исследователями. Являются ли эти вариации аномалиями, отклонениями, заводящими в тупик развитие? Нам кажется это не так. Нельзя, конечно, исключить и возможность аномалий. Но несомненно, что в ряде случаев наблюдаются необычные, но никак не патологические для данного растения, явления; имеют место разные, но нормальные пути развития, приводящие к нормально протекающему оплодотворению. Как известно, такие вариации развития, не нарушающие нормального его хода, хорошо известны в литературе. Так, у одних растений, например у сложноцветных, полярные ядра всегда сливаются до оплодотворения. У других, например у лилий, спермий обычно сливается с верхним полярным ядром и лишь затем происходит тройное слияние. Шибата [24] в исследовании на живом материале доказал, что у *Monotropa uniflora* время слияния полярных ядер различно и зависит от условий, в которых происходит развитие растения. М. В. Чернояров [6] уделил этому вопросу большое внимание. На основании собственных исследований процесса оплодотворения у *Myosurus minimus* и литературных данных, он впервые поставил и решил вопрос о том, что понимать под состоянием зрелости зародышевого мешка, обратил внимание на существующие формы координации, обеспечивающие поступление содержимого пыльцевой трубки в момент полной зрелости зародышевого мешка и исследовал их. Он теоретически предвидел, что у растений, обладающих координацией, характерной для *Lilium martagon*, состояние зародышевого мешка в момент оплодотворения может быть различным. В докладе на совещании по морфогенезу высших растений Е. Н. Герасимова-Навашина [1] сообщила, что у *Arachis hypogaea* по-разному протекает процесс оплодотворения в различных условиях среды.

Лабильность процесса развития зародышевого мешка, конечно, не связана только с моментом оплодотворения. Я наблюдала, что у

лилий лабильным является процесс слияния ядер в четырехъядерном зародышевом мешке. Эта лабильность может выражаться 1) в состоянии сливающихся ядер (ядра в профазе, метафазе или даже в покоящемся состоянии); 2) в слиянии лишь двух из трех халазальных ядер; 3) в положении веретен сливающихся ядер. Переход от первично четырехъядерного ко вторично четырехъядерному зародышевому мешку является критическим моментом развития и не удивительно, что на этой стадии наблюдаются вариации, проявление новых путей развития.

Подвижным является у лилий расположение клеток яйцевого аппарата, что имеет несомненное значение для протекания процесса оплодотворения.

Процесс дегенерации халазальных ядер также может значительно варьировать. Он может, как мы видели, начинаться еще до слияния ядер, и зрелые зародышевые мешки могут содержать три, две, одну и, по видимому, даже ни одной антиподы.

Что описанные явления действительно представляют не аномалии, а разные пути развития видно из того, что они встречаются у других растений и даже иногда являются правилом. Можно указать, как пример, слияние лишь двух халазальных ядер, что, как предполагает Бойс [10], имеет место у *Rumbagella micrantha*. Положение веретен сливающихся ядер как в отношении друг к другу, так и в отношении к длинной оси зародышевого мешка, которое Бамбачиони для *Fritillaria persica* считает постоянным, варьирует у лилий и у других растений, что хорошо видно на рисунках Купера [12] и И. Д. Романова [4].

Что касается состава халазальной части зародышевого мешка, то редукция здесь, как известно, может начинаться очень рано. В связи с этим в зрелом зародышевом мешке могут отсутствовать не только антиподы, но и нижнее полярное ядро, как это показано для *Clintonia* (Магешвари [18]).

Лабильность процесса развития у разных растений, по видимому, различна. У видов рода *Lilium*, насколько позволяют судить имеющиеся данные, развитие зародышевого мешка, за редкими исключениями, идет так, как это описано Бамбачиони для *Fritillaria persica*. У видов рода *Tulipa* отношения гораздо более подвижны: даже в пределах того же вида имеются значительные вариации в развитии зародышевого мешка, как это отмечено И. Д. Романовым [5]. Эволюция этого рода становится как бы зримой.

Однако, если у лилий путь развития более устойчив, то это вовсе не означает, что дальнейшая эволюция женского гаметофита в пределах этого рода невозможна. О том, что такая эволюция совершается, свидетельствуют только что рассмотренные необычные для лилий пути развития.

Կ. Յու. ԿՈՍՏՐՅՈՒԿՈՎԱ

LILIUM MARTAGON L-Ի ՍԱԳՄՆԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Lilium ցեղը մաղոց է ինչ սաղմնարանական հետազոտությունների եկտ է հանդիսանում: Շատերն են հետազոտել մի քանի զծերի սաղմնա-նախնությունը, բայց *Lilium martagon* L.-ը, սաղմնարանական հետազոտու-թյունների կրասիկ օրջեկորը, գրեթե ամբողջությամբ դուրս է մնացել նորա-մյուս աշխատանքների տեսադաշտից: Միայն Կուպերը հիշատակություն ունի, որդատակի ծանոթագրություն մեջ, որ իր ուսումնասիրած զծերի թվում էլ է նաև մարտագոն գիծը: Այդ հանգամանքը զրգեց ինձ ձեռնամուխ լի-նգ մարտագոն զծի սաղմնապարկի զարգացման ուսումնասիրությունը:

Այդ զծի տարրեր չափի կոիոնների սելմնարանները ֆիլըսֆել են նա-խնի լուծույթով: Միկրոտոմային կալվածքների հաստությունը կազմել է 10 մկր: Պրեպարատները մշակվել են Ֆյուլգենի մեթոդով:

Ներկանյութ ծառայել են լուսաչին կանաչը և նարնջագույն Գ-ն: Մար-տագոնի սաղմնապարկի զարգացման նկարներից ու նկարազրույթումներից (նկ. 1—24) հետևում է, որ այն քնթանում է *Fritillaria persica*-ի համար առաջին անգամ Բամբաչիոնի կողմից նկարազրույթում ուղիով:

Հնուագույնների հավաքած ընչարձակ նյութը ցույց է տալիս, թե որ-քան հարուստ և բազմազան են փոխակերպումները սաղմնապարկի զույգ-ման տարրեր էտապներում:

Հետազոտություններից երևում է, որ զծերի զարգացման ուղին ավելի կալուն է, բայց դա ամենին էլ չի նշանակում, որ իրական դամեոսֆիտի հետագա էվոլյուցիան այդ ցեղի սահմաններում հնարավոր չէ: Ար այդպիսի էվոլյուցիա տեղի ունի, այդ մասին վկայում են զարգացման հենց նոր դի-տարկված ուղիները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Герасимова-Навашина Е. Н. Цитологические вопросы двойного оплодотворения. Сообщение по морфогенезу высших растений. Сб. тезисов докладов, т. II, Изд-во МГУ, М., 1959.
2. Герасимова-Навашина Е. Н. и Коробова С. Н. О роли синергид в процессе оплодотворения. Труды Института Московского университета биологический, 5, 1959.
3. Навашина С. Г. О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. Отиск из 20-го тома Записок Киевского общества естествоиспытателей, 1909.
4. Романов Н. Д. Die Embryosackentwicklung in der gattung *Gagea* Salisb. Planta, B. 25, N. 3, 1936.
5. Романов Н. Д. Новая форма зародышевого мешка *Adoxa*—типа у *Tulipa tetraphylla* и *T. Ostrowskiana*. ДАН СССР, т. 19, 1—2, 1—38.
6. Чернояров М. В. Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus* L. Отиск из 24-го тома Записок Киевского общества естествоиспытателей, 1915.
7. Bambacini V. Come avviene in "*Fritillaria persica*" L. lo sviluppo del gametofito femminile e l'innervamento dei cromosomi nella regione calazale. Rendiconti Accademia naz. Lincei, v. 6, 1927.

8. Bambacioni V. Ricerche sulla ecologia e sulla embriologia di „Fritillaria persica“ L. Annali di Botanica, v. 18, f. 1, 1923a.
9. Bambacioni V. Contributo alla embriologia di „Lilium candidum“ L. Rendiconti. Accademia naz. Lincei, v. 8, 1928b.
10. Boyes J. W. Demonstration of embryo sac development of *Plumbagella micrantha*. Proceedings of the IX International Botanical Congress, v. II, Abstracts, University of Toronto Press, 1959.
11. Carano E. Sul particolare sviluppo del gametofito ♀ di „Euphorbia dulcis“ L. Rendiconti Accademia Lincei, Ser. VI, V. 1 (цитировано по Bambacioni 1928a). 1925.
12. Cooper D. C. Macrosporogenesis and development of the embryo sac of *Lilium Henryi* The Botanical Gazette, v. 97, 2, 1935.
13. Fagerlind Folke. Drei Beispiele des Fritillaria-typs. Svensk. Botanisk. Tidskrift B. 33, 2, 1939.
14. Flint F. F. Relationships of the female gametophyte and the Megasporangium. Proceedings of the IX International Botanical Congress, v. II. Abstracts. University of Toronto press, 1959.
15. Frisendahl A. Cytologische und entwicklungs-geschiliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens Handlingar. B. 48, 7, 1912.
16. Guignard L. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales des Sciences naturelles, VI Série. Botanique, T. 17, 1, 1884.
17. Guignard L. Nouvelles études sur la fécondation. Comparaisons des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux. Annales des Sciences naturelles. Botanique, VII série. T. 14, 1891.
18. Maheshwari P. Tetranucleate embryo sacs in Angiosperms. Lloydia, v. 10, 1, 1947.
19. Maheshwari P. The angiosperm embryosac. The Botanical Review, v. 14, 1, 1948.
20. Maheshwari P. and Srinivasan A. R. A contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor* Nutt. The New Phytologist, v. 43, 2, 1944.
21. Mottier D. M. Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, B. 31, 1, 1898.
22. Sargant E. Direct nuclear division in the embryo sac of *Lilium Martagon*. Annals of Botany, v. 10, 37, 1896a.
23. Sargant E. The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*. Annals of Botany, v. 10, 39, 1896a.
24. Shibata K. Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*, Flora, B. 90, 1902.
25. Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Verlag Borntraeger. Berlin, 1927—1929.
26. Stewart R. N. The morphology of somatic chromosomes in *Lilium*. American Journal of Botany, v. 34, 1, 1947.
27. Strasburger E. Chromosomenzahlen, Plasmastructuren, Vererbungsträger und Reduktion-teilung. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, B. 45, 3, 1903.
28. Treub M. et Melnik J. F. A. Notices sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Archives Neerl. d. Sc. exact. et nat., v. 15 (цитировано по Schnarf 1927—1929), 1880.