

С. М. ХИЗАНЦЯН

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЭМБРИОЛОГИИ  
БЕССЕМЯННЫХ СОРТОВ И ГИБРИДОВ ВИНОГРАДА

С целью изучения причин бессемянности у армянских кишмишных сортов и характера их проявления в гибридном потомстве, нами было изучено строение завязей 59 растений, в том числе 43 бессемянных сеянцев 9 гибридных комбинаций, родительских сортов Армении, Амбары, Воскеат, Кармир Кахани (с семенами) и Еревани желтый, Еревани розовый, Назели (бессемянные), а также кишмишных сортов Кара кишмиш и Рушаки.

Цветки подопытных растений были зафиксированы в различных стадиях развития, начиная с ранних периодов формирования до начала роста завязей после сплодотворения, а также кастрации и последующего искусственного опыления.

Фиксация проводилась: ранние периоды — по Навашину, поздние — фиксажем Карнуа. Микротомные срезы были произведены толщиной в 8—12 микрон, окрашивание проводилось железным гематоксилином по Гайденгайну.

Было изготовлено около 1500 постоянных микроскопических препаратов. В ходе работы типичные для данного растения срезы были сфотографированы или нарисованы с помощью рисовального аппарата «РА-4».

Изучением строения завязи у бессемянных сортов и гибридов было установлено, что бессемянность их обуславливается многими причинами, выражающимися, в основном, в отклонениях от нормального расположения и развития всей семяпочки, ее покровных тканей, нуцеллуса, а также в дегенеративных процессах отдельных элементов зародышевого мешка.

Ход развития семяпочек бессемянных сортов и гибридов, в смысле образования их элементов, не отличался от аналогичных процессов семянных сортов. Заложение покровных тканей, образование первичной материнской клетки и, наконец, образование нормального зародышевого мешка протекали однообразно у всех изученных сортов и гибридов винограда (рис. 1 а, б).

Ко времени цветения у некоторых сортов и гибридов было отмечено большое число семяпочек и их неправильное расположение в гнездах завязи. В одних случаях было обнаружено правильное, симметричное расположение большего количества семяпочек, как у сорта Воскеат (семянной сорт), где в трех гнездах завязи — вместо обычных двух — симметрично расположены 6 семяпочек (рис. 1в). Аналогичное отклонение

было отмечено и у бессемянного гибридного сеянца 719/32 (Армения × Назели).

Большее число семязпочек, расположенных в хаотичном порядке, было отмечено уже у бессемянных сортов и гибридов, где семязпочки расположены смешанно, иногда одна над другой, у столбика в перегородке завязи (рис. 1 г) и т. д. Такое расположение семязпочек было отмечено и другими исследователями у семянных сортов.



Рис. 1. А) гибрид 707/36 (Воскеат × Еревани желтый). Продольный разрез нормального бутона перед цветением. (Об. 8, ок. 7); Б) гибрид 719/10 (Армения × Назели). Поперечный разрез завязи. (Об. 8, ок. 7); В) Воскеат. Поперечный разрез завязи. (Об. 8, ок. 7); Г) гибрид 719/36 (Армения × Назели). Образование семязпочки в перегородке завязи. (Об. 8, ок. 15); Д) гибрид 720/13 (Армения × Еревани розовый). Развитие пыльника в гнезде завязи. (Об. 8, ок. 7).

Наряду с хаотичным расположением многочисленных семязпочек нами был обнаружен и случай образования пыльника в гнезде завязи (рис. 1 д). Такие факты наблюдаются редко. Вероятно, они носят случайный характер, но одновременно доказывают ненормальное развитие генеративных органов данного растения.

Видимо, отклонения в расположении и количестве семязпочек не могут быть серьезными причинами бессемянности у винограда, поскольку они отмечаются редко, а иногда и у семянных сортов.

Как правило, при нормальном строении семязпочек интегументы нормально покрывают нуцеллус и на месте соприкосновения их концов, со стороны яйцевого аппарата, образуется проход-микропиле (рис. 2а). Отклонения от такого положения носят аномальный характер и в той

или иной степени препятствуют нормальному прохождению пыльцевых трубок в зародышевый мешок.

Внутренние интегументы, разрастаясь, часто выходят за пределы наружных и, в большинстве случаев, загибаются к основанию семяпочки (рис. 2в). Иногда разросшиеся интегументы образуют утолщенную головку (рис. 2 б, г).

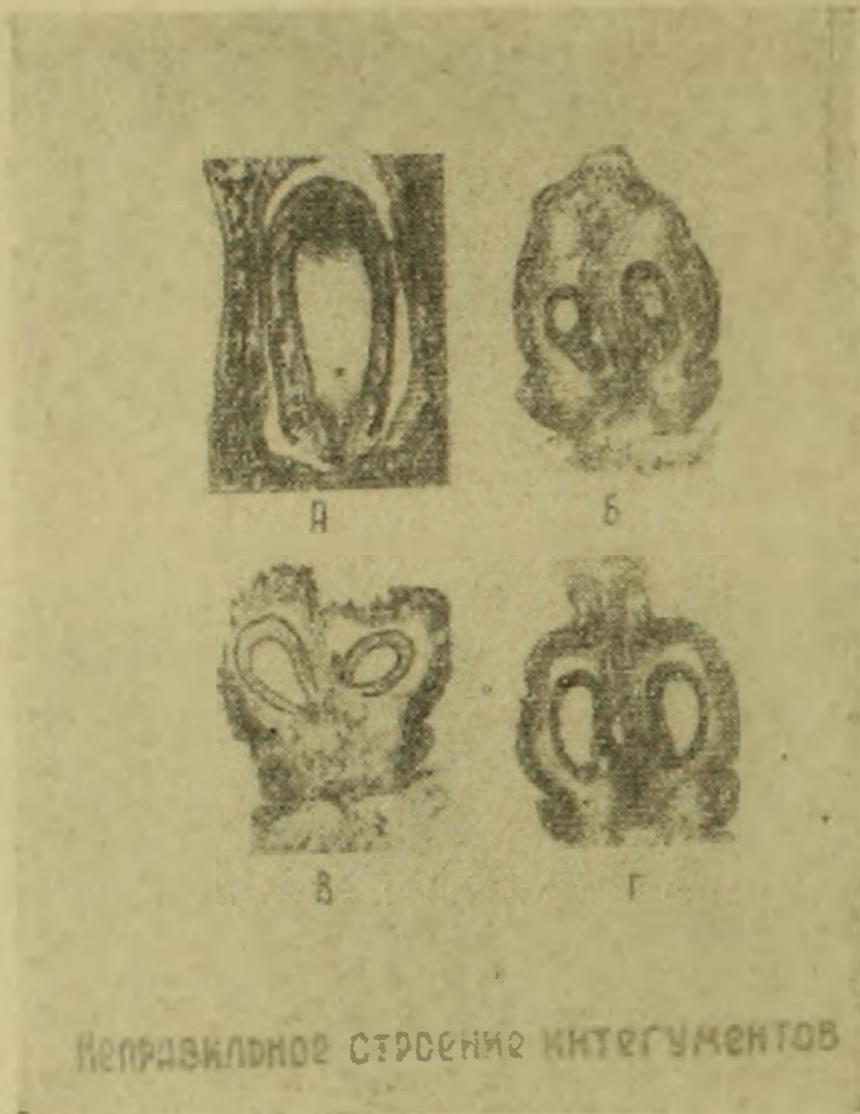


Рис. 2. А) гибрид 707/57 (Воскеат×Еревани желтый). Нормальная семяпочка. (Об. 8, ок. 15); Б) гибрид 730/9 (Кармир Кахани×Еревани розовый). Уродливые семяпочки с завитым основанием. (Об. 8, ок. 5); В) Еревани желтый. Уродливые, неправильно расположенные семяпочки. (Об. 8, ок. 7); Г) Еревани желтый. Разрастание и искривление внутренних интегументов. У левой семяпочки образовалось утолщение в виде головки. (Об. 8, ок. 5).

Разрастание и искривление внутренних интегументов наблюдалось почти у всех подопытных бессемянных сортов и гибридов.

Это явление независимо от остальных неправильностей семяпочки и ее элементов обязательно приводит к бессемянности, ибо яйцевой аппарат лишается возможности оплодотворяться лишь из-за трудности проникновения пыльцевых трубок. Как известно, бессемянность сортов группы Султанина (Кишмиш белый) ряд авторов объясняет только уродливой формой интегументов.

Отклонения в строении нуцеллуса типичны для бессемянных форм винограда. Часто встречаются уродливое разрастание, отслаивание нуцеллуса, удвоенный нуцеллус и др. Нуцеллус у некоторых бессемянных

сортов, уродливо разрастаясь, выходит за пределы интегументов и заполняет почти все свободное пространство в гнезде завязи. В таких семязпочках зародышевый мешок не развивается. Только у сорта Кишмиш черный наблюдалось данное явление, поэтому, хотя оно и есть одной из причин бессемянности данного сорта, но не может быть общей для других сортов (рис. 3 е).

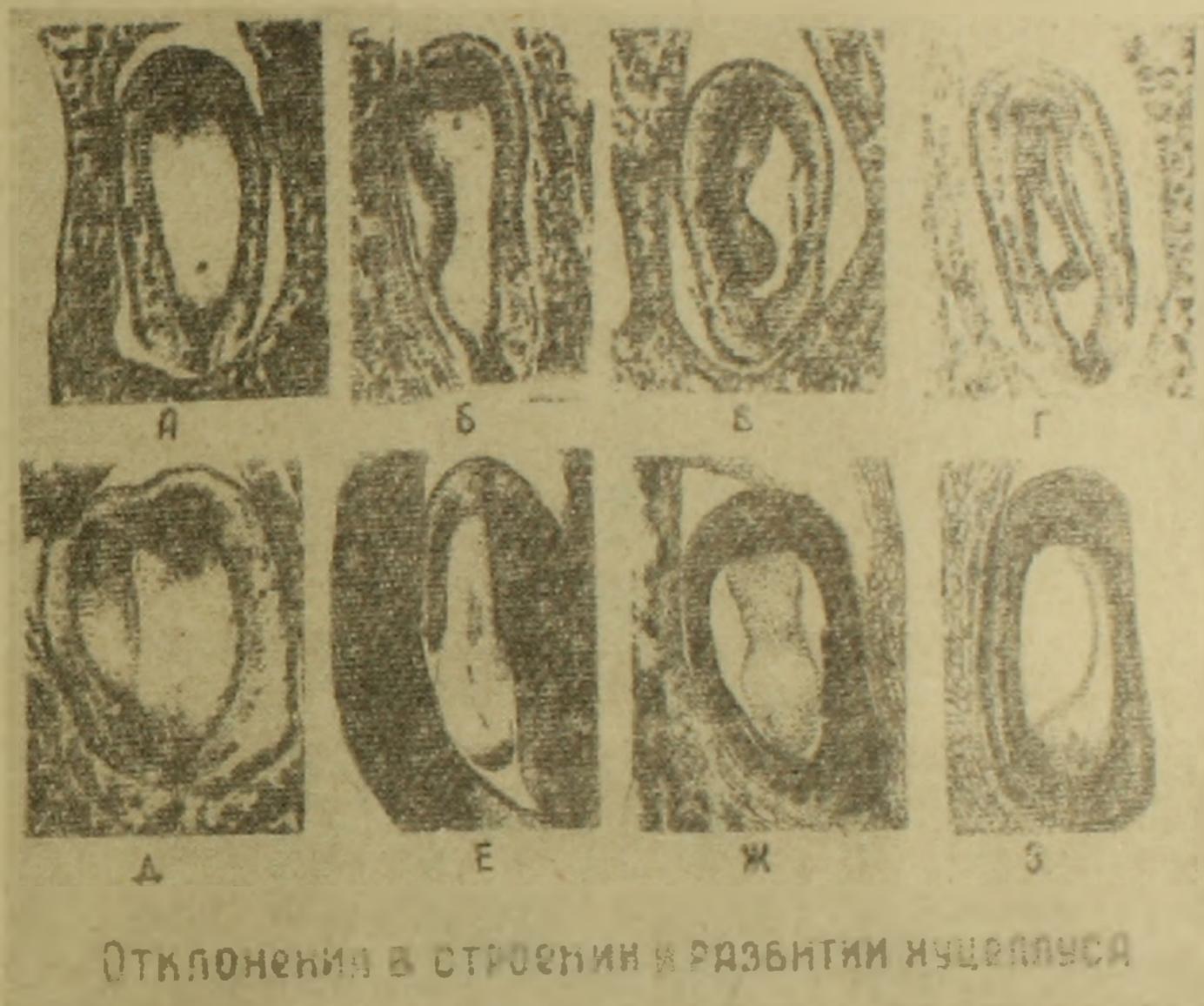


Рис. 3. А) нормальная семязпочка; Б) гибрид 710/10 (Армения × Назели); В) гибрид 749/2 (Воскеат × Назели); Г) Еревани желтый. Различные стадии отслаивания и сморщивания нуцеллуса. (Об. 8, ок. 20); Д) гибрид 479/2 (Воскеат × Назели). Удвоенный нуцеллус. (Об. 8, ок. 10); Е) Кишмиш черный. Сильно разросшийся нуцеллус. Зародышевый мешок не развит. (Об. 8, ок. 15); Ж) гибрид 749/8 (Воскеат × Назели); З) гибрид 707/46 (Воскеат × Еревани желтый). Недоразвитый нуцеллус.

У ряда изученных сортов и гибридов было отмечено отслаивание нуцеллуса от внутренних интегументов. В большинстве случаев оно не носит самостоятельного характера и заметно лишь после дегенерации элементов зародышевого мешка—синергид, яйцеклетки и вторичного ядра. Отслоенный нуцеллус постепенно сморщивается до состояния высохшей нити (рис. 3 б, в, г).

Отслаивание нуцеллуса иногда происходит вместе с внутренним интегументом от наружного. Это наблюдалось и у семянных сортов. При отслаивании нуцеллуса с внутренним интегументом яйцевой аппарат в большинстве случаев еще не бывает задетым дегенеративными процессами.

Из отклонений нуцеллуса нами впервые были отмечены удвоенный и недоразвитый нуцеллус. Под одними покровными тканями иногда

помещаются два четко разграниченных нуцеллуса. Ни в одном из них зародышевый мешок не развит, на его месте наблюдается маленький просвет, лишенный всякой дифференциации (рис. 3 д).

У бессемянных сортов и гибридов часто встречаются недоразвитые семязпочки, где нуцеллус заполняет не всю полость, образованную интегументами (рис. 3 ж). Но иногда наблюдались семязпочки с недоразвитым нуцеллусом, в зародышевом мешке которых образовался и яйцевой аппарат, который начал дегенерировать (рис. 3 з).

Насколько эти отклонения обуславливают бессемянность сортов и гибридов винограда трудно сказать, но, очевидно, они являются одной из основных причин неполного развития семян, так как часто они наблюдаются у растений с относительно развитыми, но пустыми семенами.

Дегенеративные процессы элементов зародышевого мешка преимущественно носят самостоятельный характер. Они проявляются в различных стадиях развития завязи и в той или иной степени свойственны всем сортам винограда. Чаще всего дегенерация яйцевого аппарата начинается дегенерацией синергид, а яйцеклетка и вторичное ядро долго остаются жизнедеятельными.

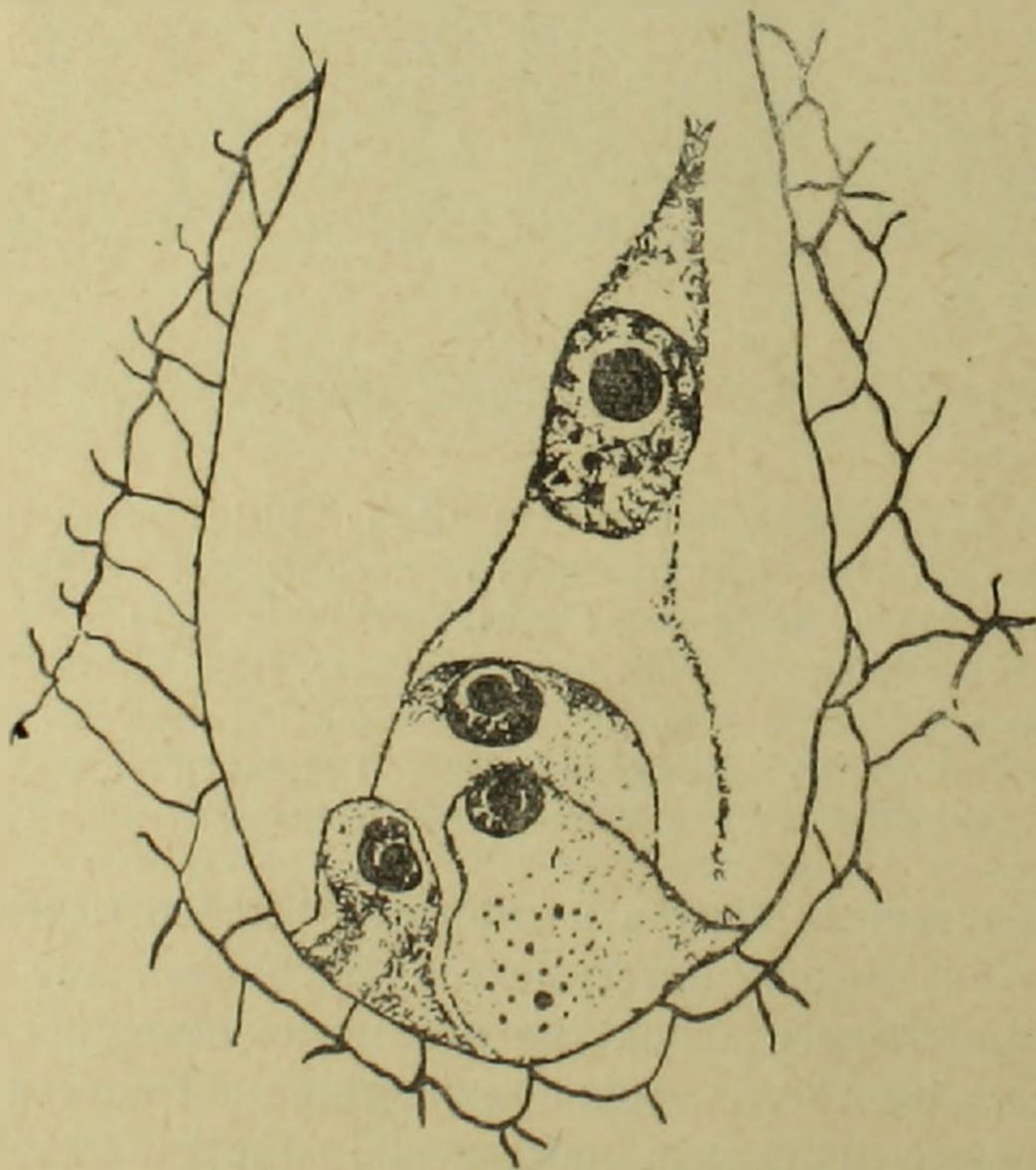


Рис. 4. Еревани желтый. Протолюный разрез зародышевого мешка. Левая синергида начала дегенерировать. (Об. 90, ок. 15).

У большинства изученных нами сортов и гибридов винограда к моменту оплодотворения антиподы не были отмечены. К этому времени зародышевый мешок представлял следующую картину (рис. 4).

У микропиллярного конца зародышевого мешка расположена яйцеклетка, а по обе ее стороны синергиды. Иногда такое расположение на-

рушается, что не носит аномального характера. Посередине зародышевого мешка находятся примкнутые друг к другу полярные ядра, иногда одно из них примыкает к яйцевому аппарату. Все элементы зародышевого мешка соединены между собой цитоплазматическими нитями. У семянных и у части бессемянных сортов эта картина наблюдается к моменту опадения колпачка. У значительной же части бессемянных форм к этому времени часто отмечается дегенерация того или иного элемента зародышевого мешка.

Из дегенеративных процессов была зафиксирована дегенерация синергид, полярных ядер, а также всего яйцевого аппарата.

Обычно у бессемянных сортов винограда вначале дегенерируют синергиды (рис. 5). Дегенерация синергиды начинается помутнением, по-

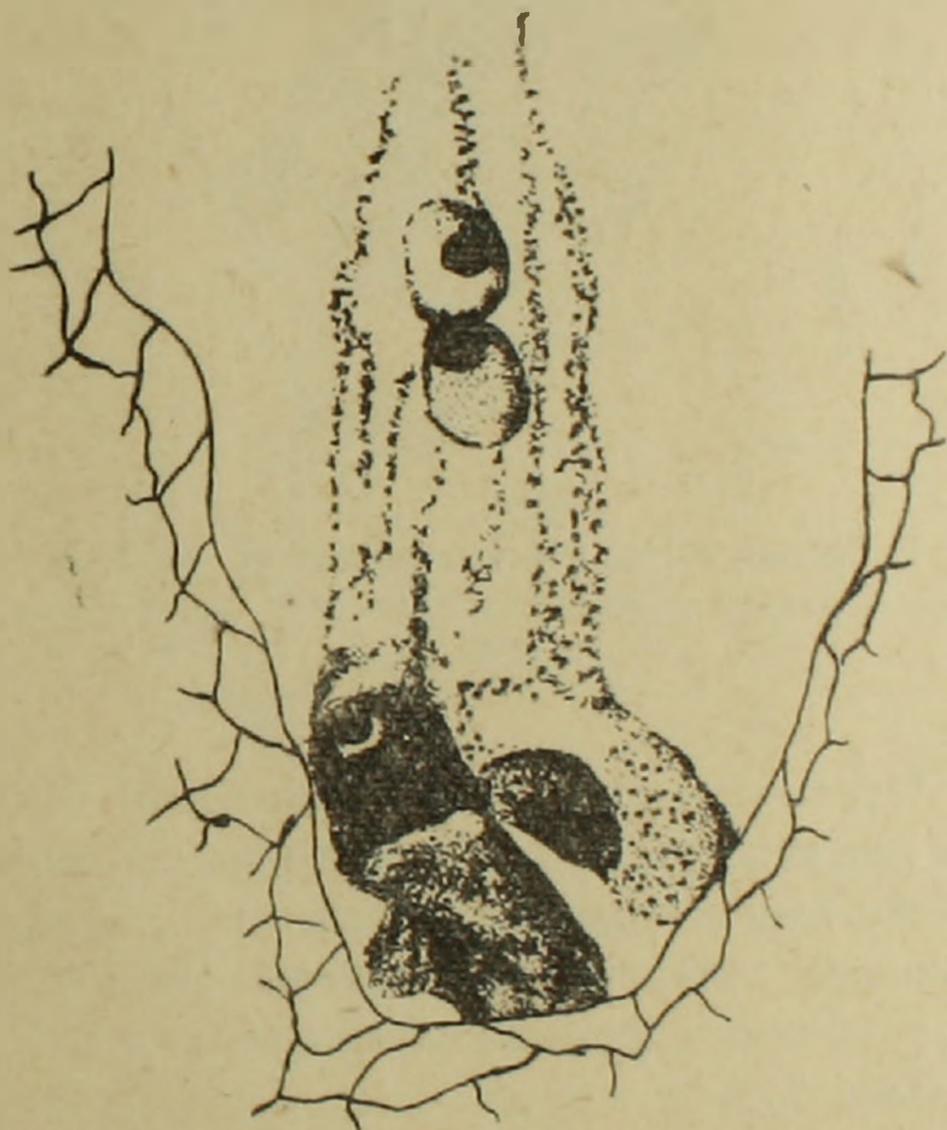


Рис. 5. Гибрид 707/36 (Воскеат × Ереван желтый). Продольный разрез зародышевого мешка. Начало дегенерации синергид. (Об. 90, ок. 15).

терей сферической формы ее ядра. В дальнейшем вся синергида приобретает расплывчатую форму и постепенно разрушается. Дегенерирующие синергиды окрашиваются густо и неравномерно. В таких случаях они представляют собой темноокрашенную, бесформенную массу, которая часто покрывает пока нормальную яйцеклетку (рис. 6).

Дегенерацией синергид, в большинстве случаев, начинается дегенерация всего яйцевого аппарата. Это явление, видимо, начинается не в результате внешних условий или вследствие видимых отклонений в строении цветка, ибо оно наблюдается и при нормальном строении всех элементов завязи и наличии обильного количества пыльцы.

Дегенерация яйцевого аппарата иногда начинается и дегенерацией

приложенных друг к другу полярных ядер. Положение последних в зародышевом мешке было различным. Часто они примыкали друг к другу (рис. 5), в других случаях сливались и в этом состоянии примыкали к яйцевому аппарату (рис. 6) или находились в центре зародышевого

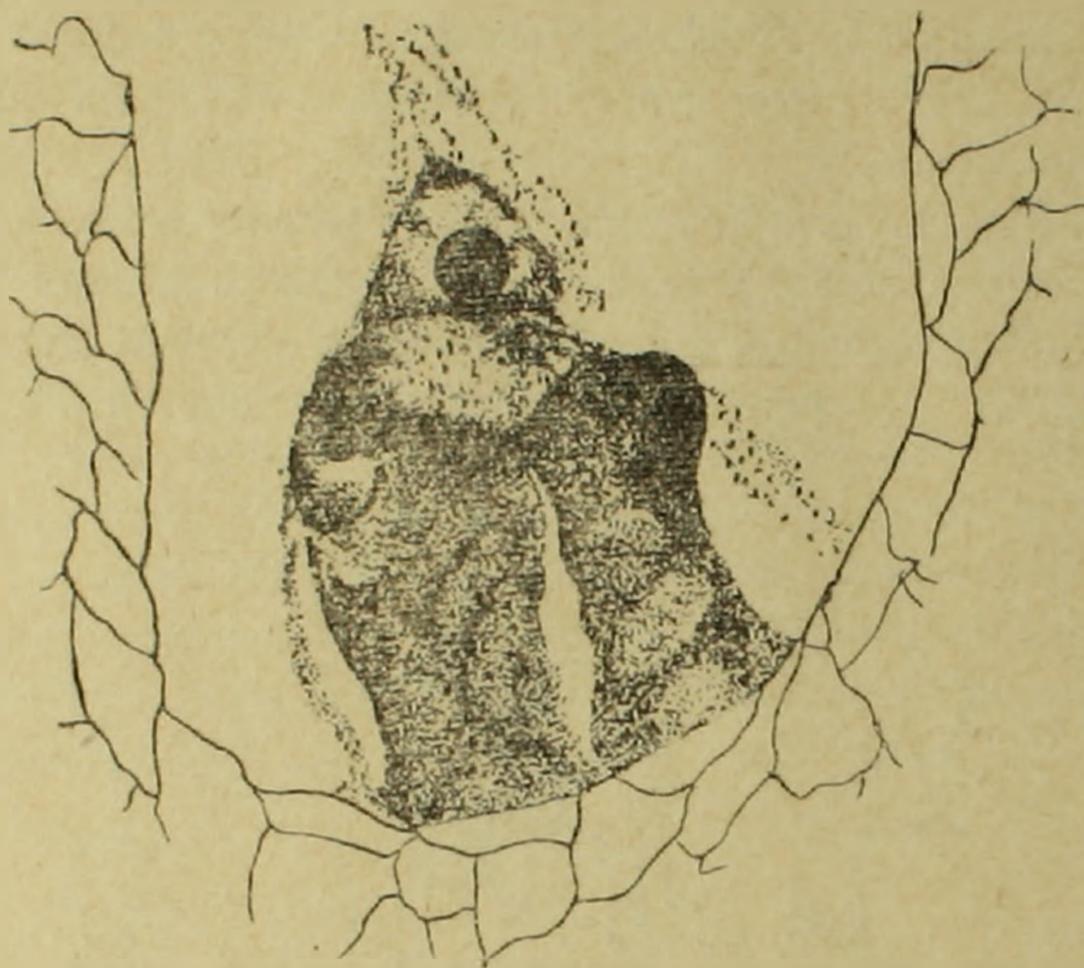


Рис. 6. Гибрид 707/46 (Воскеат - Еревани желтый). Продольный разрез зародышевого мешка: Дегенерация синергид. (Об. 90, ок. 15).

мешка (рис. 4). Однако известно, что полярные ядра сливаются в момент оплодотворения или непосредственно перед ним. Слияние полярных ядер до оплодотворения никем не наблюдалось.

При дегенерации полярные ядра теряют нормальную сферическую форму, вытягиваясь, получают вид неправильного ромба и в дальнейшем разрушаются (рис. 7).

Главной причиной бесплодности винограда ряд исследователей считает отсутствие полного двойного оплодотворения, т. е. когда вторичное ядро не оплодотворяется, в результате чего лишенный питающей среды зародыш отмирает. Зафиксированный факт дегенерации полярных ядер еще при жизнедеятельной яйцеклетке в принципе подтверждает это положение, поскольку эндосперм в этом случае уже не может образоваться. Как по данным М. И. Ивановой-Паройской\*, так и по нашим наблюдениям полярные ядра не всегда дегенерируют первыми. Из элементов зародышевого мешка они, как правило, дегенерируют одними из последних. Например, М. И. Иванова-Паройская часто наблюдала нормальную, еще неоплодотворенную яйцеклетку при уже начавшемся делиться оплодотворенном вторичном ядре (у сорта Кишмиш

\* М. И. Иванова-Паройская. Бесплодность среднеазиатских сортов винограда. Изво комитета наук УзССР, Ташкент, 1938 г.

черный в завязях величиной 6 мм). По ее данным ядро эндосперма в дальнейшем тоже отмирает. Видимо, порядок дегенерации элементов зародышевого мешка у различных бессемянных сортов и гибридов не всегда один, так как наблюдаются и случаи образования семян с эндоспермом, но без зародышей. Из сказанного вытекает, что причиной бессемянности винограда является не одно отсутствие оплодотворения вторичного ядра. Это явление возможно и приводит к бессемянности, но может проявляться не у всех бессемянных форм.

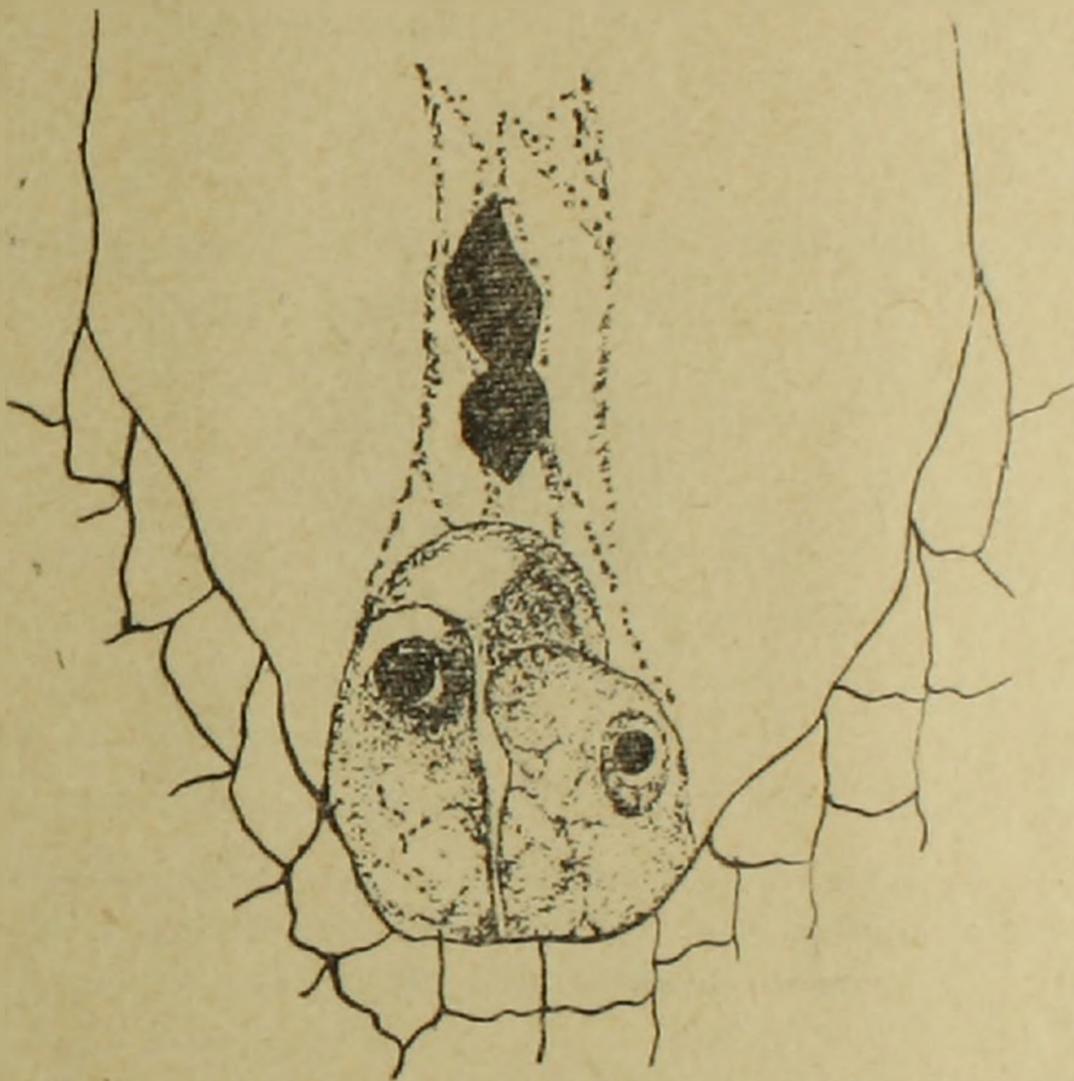


Рис. 7. Гибрид 707/57 (Воскеат × Еревани желтый). Продольный разрез зародышевого мешка. Дегенерация полярных ядер. (Об. 90, ок. 15).

Помимо описанных случаев дегенерации отдельных элементов наблюдается и одновременная дегенерация всего яйцевого аппарата. Такие случаи отмечаются как в нормальных, так и отклоненных от нормы семязпочках бессемянных сортов и гибридов (рис. 8).

При изучении завязей бессемянных форм на поздних стадиях развития (после цветения, когда завязи имеют величину 4—5 мм), развивающиеся зигота и эндосперм не наблюдаются, что показывает на отсутствие оплодотворения яйцеклетки и вторичного ядра или раннее отмирание зародыша и эндосперма после оплодотворения.

Анализ характера проявления отклонений в строении завязей исходных сортов в гибридном потомстве показал, что одни и те же отклонения у гибридов приводят к различной степени развития семян в зависимости от материнского сорта. Так, у сеянцев гибридной комбинации Армения × Еревани розовый рудименты семян развились в результате отслаивания нуцеллуса, дегенерации вторичного ядра и яйцеклетки (сеянец 720/13) или при отслаивании нуцеллуса, дегенерации синергид и

яйцеклетки (сеянец 720/7), а в гибридной комбинации Воскеат × Еревани желтый эти отклонения, даже в сочетании с другими, не привели к образованию рудиментов семян. Сеянцы этой гибридной комбинации в ягодах содержат недоразвитые, ощутимые при еде семена. Интересно отметить, что независимо от того, какой сорт был использован в скрещиваниях с сортом Воскеат, в гибридном потомстве не были получены сеянцы с ру-

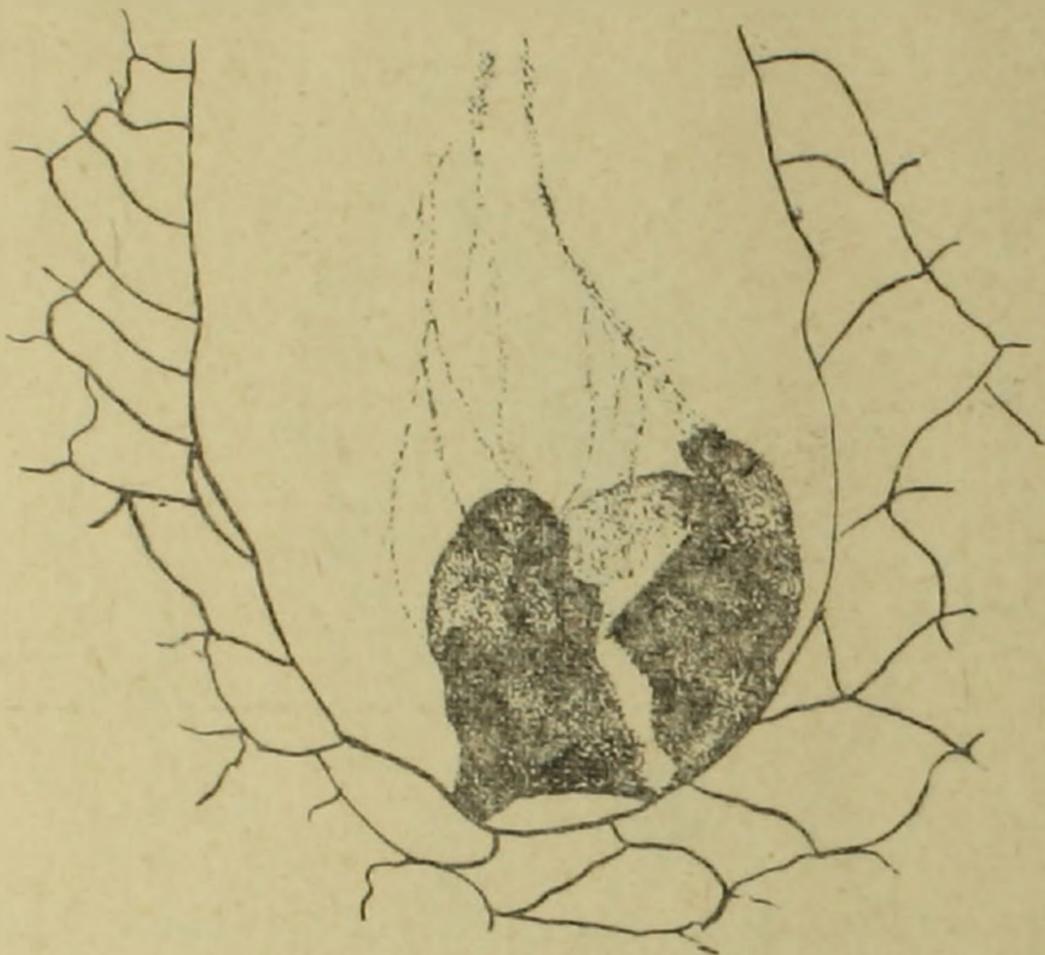


Рис. 8. Гибрид 749 15 (Воскеат × Назели). Продольный разрез зародышевого мешка. Полная дегенерация яйцевого аппарата. (Об. 90, ок. 15).

диментарными семенами, тогда как при скрещивании сорта Армения также с любым бессемянным сортом в потомстве всегда развивались сеянцы с такими семенами. Очевидно, здесь имеют и значение особенности материнского сорта. Свойства сорта Воскеат, возделываемого в Армении тысячелетиями, в гибридном потомстве могут проявляться гораздо чаще, чем свойства нового селекционного сорта Армения, воспитанного в молодом возрасте на бессемянном подвое.

Развитие сеянцев с рудиментарными семенами в потомстве гибридной комбинации Армения × Назели (Назели в ягодах содержит недоразвитые, ощутимые при еде семена) объясняется и тем, что в завязях гибридных сеянцев были обнаружены отклонения, не наблюдавшиеся у отцовского сорта.

Резюмируя изложенные выше результаты наших наблюдений, мы пришли к выводу, что основными причинами бессемянности ягод изученных сортов и гибридов являются отклонения в строении покровных тканей семяпочки — интегументов, некоторые отклонения в строении и развитии нуцеллуса (недоразвитый нуцеллус, или, наоборот, сильно разросшийся нуцеллус), а также дегенерация элементов зародышевого мешка. Все остальные отклонения в строении завязи бессемянных форм являются, частично, результатом других дефектов (отслаивание нуцел-

луса, его сморщивание), частично же проявляются самостоятельно, или относятся к нарушению нормального числа и расположения семязпочек, что имеет место и у семянных сортов. Эти отклонения в отдельности не приводят к бессемянности ягод, но, сочетаясь с другими, могут привести к этому, ибо они, как и развитие пыльника в гнезде завязи и двойной нуцеллус, одновременно свидетельствуют об аномальном развитии генеративных органов данного растения.

Армянский научно-исследовательский институт  
виноградарства, виноделия и плодоводства

Поступило 25.II 1963 г.

Ս. Մ. ԽԻՉԱՆՑՅԱՆ

ԽԱՂՈՂԻ ԱՆՍԵՐՄ ՍՈՐՏԵՐԻ ՍԱՂՄՆԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ  
ԱՌԱՆՋՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո մ

Խաղողի անսերմության ժառանգման բնույթի ուսումնասիրությունը զուգընթաց բացահայտվել են հայկական սորտերի անսերմության որոշ պատճառները և դրանց դրսևորման աստիճանը հիբրիդային սերնդում:

Ընդունված մեթոդներով ուսումնասիրվել է խաղողի 59 անսերմ սորտերի ու հիբրիդների, այդ թվում որոշ բերովի սորտերի ու ծնողական ձևերի վարսանդի կառուցվածքը:

Պատրաստված ավելի քան 1500 մանրադիտակային պրեպարատների հետազոտության շնորհիվ պարզվել է, որ խաղողի անսերմությունը պայմանավորված է մի շարք պատճառներով, որոնք հիմնականում արտահայտվում են սերմնաբողբոջի, նրան ծածկող հյուսվածքների (ինտեգումենտների), նուցելլուսի աննորմալ դիրքով ու զարգացմամբ, ինչպես նաև սաղմնապարկի առանձին էլեմենտների դեգեներացիայով:

Առաջին անգամ հայտնաբերված են խաղողի ծաղկի ու նրա առանձին էլեմենտների այնպիսի աննորմալություններ, ինչպիսիք են փոշանոթների զարգացումը վարսանդում, նուցելլուսի թերազարգացումը, կրկնակի նուցելլուսը և այլն:

Ծնողական սորտերի վարսանդի կառուցվածքի դեֆեկտները հիբրիդային սերնդում դրսևորվելու բնույթի հետազոտությունից պարզվել է, որ նույն դեֆեկտները, կախված ծնողական զույգերի ընտրությունից, կարող են տարբեր արդյունքի բերել: Այսպես, այն սերմնաբույսերը, որոնք ստացվել են Արմենիա սորտը ցանկացած անսերմ սորտի հետ խաչաձևելուց, պտուղներում ուղիմենտար սերմեր են ունենում, երբ առկա են ինտեգումենտներից նուցելլուսի պոկվելը, երկրորդային կորիզի, սիներգիզների և ձվաբջջի դեգեներացիան: Ոսկեհատ սորտը նույնպես ցանկացած անսերմ սորտի հետ խաչաձևելուց ըստացված սերմնաբույսերը, այս նույն աննորմալությունների առկայության դեպքում, պտուղներում պարունակում են թերազարգացած, շոշափելի սերմեր: