

Е. Г. СИМОНЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН

## О БЕЗЗАРОДЫШЕВОМ РАЗВИТИИ СЕМЯН У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ВИНОГРАДА

Несмотря на большой масштаб селекционных работ по винограду, процессы оплодотворения этой культуры, и особенно семяобразования, освещены недостаточно. Имеющиеся работы [2, 7, 8—10] посвящены главным образом биологии цветения, а приводимые в некоторых работах данные недостаточны, чтобы иметь сколько-нибудь полное представление об эмбриологии этой ценной культуры.

Это обстоятельство объясняется тем, что семяпочки винограда трудно поддаются цитоэмбриологическому изучению из-за большого содержания дубильных веществ и оксалатов, которые препятствуют проникновению фиксажа и других сред в материал; они имеют своеобразное строение, заключающееся в том, что элементы зародышевого мешка их сравнительно мелкие, цитоплазма имеет нежную структуру, поэтому они быстро разрушаются и при применении соответствующих красителей сморщиваются, теряют форму и становятся трудноразличимыми. В литературе почти отсутствуют описания ранних и особенно поздних стадий эмбриогенеза винограда. Применение известных в микроскопической технике методов фиксации и окраски материала в наших предыдущих работах не дает положительных результатов при исследовании поздних стадий [10—12].

Из разных способов фиксации наиболее удовлетворительными оказались фиксаж Навашина, фиксаж Навашина с предварительным погружением в спирт с уксусной кислотой в соотношении 3:1, фиксаж Карнуа — смесь спирта с уксусной кислотой. Однако нами испытывались и другие фиксажи, из которых вполне приемлемым и перспективным не только для исследования поздних стадий эмбриогенеза, но и вообще для эмбриологических работ оказался фиксаж Бродского, известный в практике цитохимических исследований. Он состоит из трех частей нейтрального формалина, 1 части 96° спирта и 0,3 — ледяной уксусной кислоты. При указанном способе завязи выдерживались в растворе 1—3 часа, затем материал промывался в проточной воде в течение суток. Последующая обработка производилась по обычной методике: препараты окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, по Фельгену, метил-грюн пиронином по прописи Тревана и Шаррока и в различных буферных растворах метиленовой синей и кислого фуксина.

Известно, что пригодность того или иного способа окраски зависит от стадии развития. В наших исследованиях на всех стадиях развития

наиболее приемлемым оказался гематоксиллин. Остальные способы не дали удовлетворительных результатов из-за наличия в тканях завязи и семяпочки большого количества дубильных и других веществ, препятствующих нормальному протеканию реакций (Фельген, метил-грюн пиронин).

Целью настоящего исследования было выявление особенностей развития семяпочки на поздних стадиях эмбриогенеза у двух сортов винограда (Кахет, Воскеат) с функционально обоеполюми цветками, возделываемых в условиях Армянской ССР.

В процессе исследования у этих сортов было обнаружено явление беззародышевого развития семян, являющееся разновидностью партенокарпии, которая встречается как у диких, так и у культурных видов покрытосеменных растений. Особенно хорошо она выражена у плодовых культур — груши, яблони, винограда, мандарина и многих других.

Явление партенокарпии в отношении винограда известно издавна под названием мелкаягодности или горошения [8]. Оно особенно хорошо выражено у функционально женских сортов, т. е. таких, у которых цветки морфологически обоеполые, но пыльца и даже пыльники частично или полностью дегенерировали.

Изучению вопросов осыпания и мелкаягодности винограда посвящена работа Мержаниана [6], в которой автор касается вопросов ненормальности в строении тычинок у «женских» цветков. На основании микроскопического исследования пыльцы и прорастивания ее на искусственных средах автор приходит к заключению, что пыльца «женских» сортов вообще является стерильной. Но имеется также большое число указаний на оплодотворяющую способность пыльцы «женских» цветков [7 и т. д.].

Негруль [8] считает, что все существующие сорта и формы винограда в отношении партенокарпии можно разбить на следующие основные три группы: не способные образовывать партенокарпические ягоды; дающие лишь часть партенокарпических ягод (частичная партенокарпия); с постоянно бессемянными ягодами (облигатная партенокарпия). Однако между указанными группами наблюдается переходность. Далее автор отмечает, что между строго семенной и бессемянной формами имеются различия по многим генам, которые определяют серию переходов частичной партенокарпии (семена нормальные, семена крупные, но пустые, семена мелкие, но пустые и т. д.).

При этом указывается, что часть этих генов контролирует процесс развития околоплодника, а другая — обуславливает разные формы дегенерации яйцевого аппарата и ненормальность развития семяпочки.

На основании своих исследований Пирсон [17] делит бессемянные сорта на три группы: не формирующие зародышевый мешок, с нормальным зародышевым мешком, но дегенерирующим яйцевым аппаратом, с абортивными у некоторых сортов семенами — обычный тип бессемянности, у которых ненормальность проявляется в интегументах при большом проценте абортивных зародышевых мешков (во многих из них имеются проникающие пыльцевые трубки и ядра эндосперма).

Стаут [18] рассматривает бессемянность как предельную форму дегенерации женского пола. При скрещивании семенных форм с бессемянными в  $F_1$ , по его данным, обычно образуются только семенные формы, а бессемянные выщепляются лишь в  $F_2$ .

Известно, что формирование плода происходит после оплодотворения, а развитие семян идет параллельно с развитием плода, однако у некоторых растений семяпочки остаются недоразвитыми и дегенерируют еще до образования семян. Тем не менее плоды у них образуются, хотя иногда отличаются меньшими размерами [9].

Из литературы известно, что типы развития семяпочек партенокарпических растений [9] обычно делят на две основные группы: образующие нормальный зародышевый мешок; не образующие его.

У одних представителей первой группы в процессе образования плодов после формирования зародышевого мешка семяпочки дегенерируют. У других происходит частичное развитие семян, но семена оказываются пустыми, вследствие того, что зародышевый мешок у них отмирает и развивается лишь семенная кожура. У третьих в нормально развитых зародышевых мешках отмирают только яйцеклетки, но эндосперм образуется; такие семена, в отличие от нормальных, характеризуются отсутствием зародыша. Однако развивающиеся хотя бы в небольшом количестве семена оказывают большое влияние на рост плода.

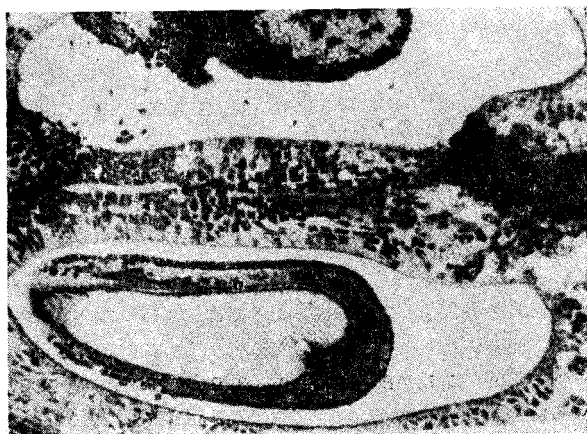


Рис. 1. Продольный срез завязи винограда со следами дегенерировавших элементов зародышевого мешка.

В настоящее время установлено, что семяпочки, развивающиеся в семена, доставляют гормон роста, увеличивающий завязь и превращающий ее в плод.

В отношении среднеазиатских сортов это явление детально исследовано Ивановой-Паройской [3]. Многочисленными опытами ею установлено, что разные сорта винограда в различных внешних условиях проявляют разную степень склонности к партенокарпии: в одних условиях они образуют большее, в других — меньшее количество мелких бессемянных,

а также с пустыми семенами ягод. Однако в одних и тех же условиях партенокарпия у винограда проявляется не у всех сортов, а лишь у некоторых.

Судя по всему, основная причина возникновения указанного явления заключается прежде всего в наследственно обусловленной склонности некоторых сортов развивать околоплодник, не образуя семян.

Наши наблюдения показали, что из известных двух типов партенокарпии, точнее у взятых двух сортов, наблюдается тип с нормальным развитием зародышевого мешка.

Следует отметить, что двойное оплодотворение у винограда имеет место редко, т. е. в одном случае из 10 или 20 исследованных семян. О происшедшем оплодотворении мы судим по разрушенной синергиде или дополнительному ядрышку в яйцеклетке или центральном ядре зародышевого мешка. Впоследствии из этих оплодотворенных элементов зародышевого мешка лишь изредка образуется зародыш или эндосперм. Примерно через 7 дней после оплодотворения наблюдаются многочисленные случаи дегенерации элементов зародышевого мешка — дегенерация плазмы яйцеклетки, центральной клетки зародышевого мешка, разрушение оболочек и содержимого последних. Содержимое зародышевого мешка этих семян растворяется, образуя аморфную массу, в которой невозможно различить отдельные клетки; со временем она рассасывается, и в семяпочке остается только полость. Имеются и нормальные зародышевые мешки, которые содержат проникшую пыльцевую трубку и ядра эндосперма, претерпевшего несколько делений. Однако развитие эндосперма приостанавливается на этой стадии и начинается постепенная дегенерация ядер его.

После дегенерации яйцевого аппарата рост завязи и его семян не прекращается, он осуществляется за счет интенсивного роста клеток нуцеллуса и интегумента, а иногда тех и других тканей одновременно (рис. 1).

В зародышевом мешке в данном случае у халазального конца еще сохранились антиподы, а у микропиле наблюдаются следы дегенерировавших оплодотворенных элементов зародышевого мешка.

На рис. 2, также изображающем продольный срез завязи, видны две семяпочки, одна из которых не изменилась, а другая сильно разрослась, несмотря на то, что внутри зародышевого мешка отсутствуют элементы яйцевого и антиподального аппаратов. В таких семяпочках элементы яйцевого аппарата дегенерируют сразу же после их образования. Как правило, в подобных случаях в них отсутствуют элементы, указывающие на факт оплодотворения или на изменение содержимого пыльцевых трубок.

Ткани наружного и внутреннего интегументов сильно разрослись и видоизменили обычную форму нуцеллуса. В этой семяпочке разрастание интегументальной ткани произошло главным образом в боковых частях семяпочки. На рис. 3 отчетливо видно равномерное разрастание как ну-

целлуса, так и интегумента. Наличие семян без зародыша и эндосперма говорит о способности данных сортов развивать семенную кожуру без оплодотворения и развития зародыша и эндосперма, а также о возможности дегенерации яйцевого аппарата до и после оплодотворения при нормальном слиянии ядер и развитии эндосперма.

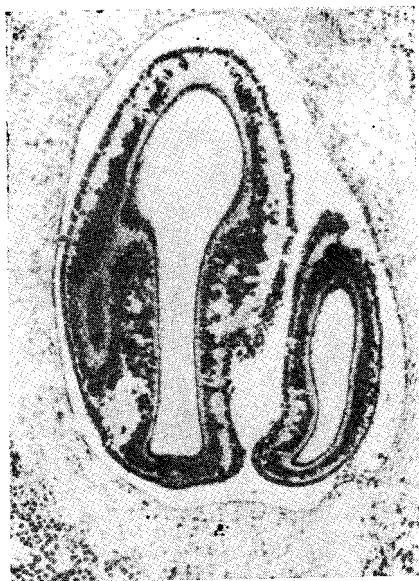


Рис. 2. Прочольный срез завязи с двумя семяпочками: на семяпочке слева видна сильно разросшаяся ткань наружного интегумента.

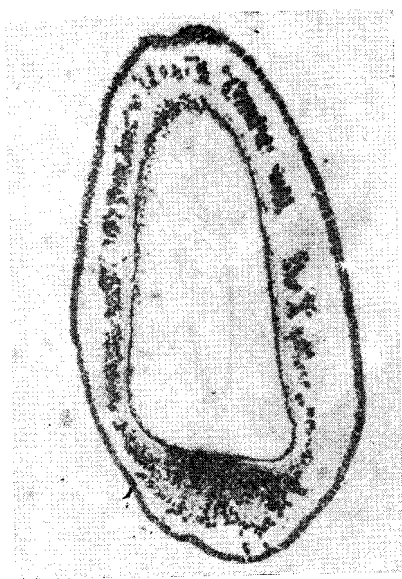


Рис. 3. Срез семяпочки с развитыми клетками тканей интегумента и нуцеллуса.

На рис. 4 также отсутствует зародыш и эндосперм, несмотря на то, что срез правильный и ясно видна микропиллярная часть. Описанная выше картина более отчетливо изображена на рис. 5—в отличие от предыдущего, нуцеллус сильно вытянут и имеет вид длинного тяжа.

В семяпочке значительное место занимает внутренний интегумент, клетки которого, как и в предыдущих случаях, сильно заполнены дубильными веществами. Как видно из приведенных микрофото, внутренний интегумент выходит из своих границ и загибается сбоку к основанию семяпочки (рис. 5). Как правило, в таких зародышевых мешках отсутствуют элементы яйцевого аппарата.

Интересно отметить, что клетки нуцеллуса и эндосперма параллельно с развитием и ростом завязи не разрушаются и не исчезают, наоборот, их клетки усиленно делятся, и ткань в общем разрастается — обстоятельство, свидетельствующее о том, что при отсутствии зародыша в семяпочках винограда питающие его ткани сохраняются целыми и невредимыми. Тонкостенность нуцеллярных клеток, связанная с функциональной ролью этой ткани, обычно подвергается быстрому и более или менее

полному исчезновению еще в период развития семени на растении; при беззародышевом развитии семени нуцеллус полностью сохраняется [15].

Наличие семян без зародыша и эндосперма свидетельствует о том, что взятые сорта развивают семенную кожуру или без оплодотворения, или после оплодотворения наступает дегенерация элементов зародышевого мешка. Наличие семян с эндоспермом без зародыша говорит о де-

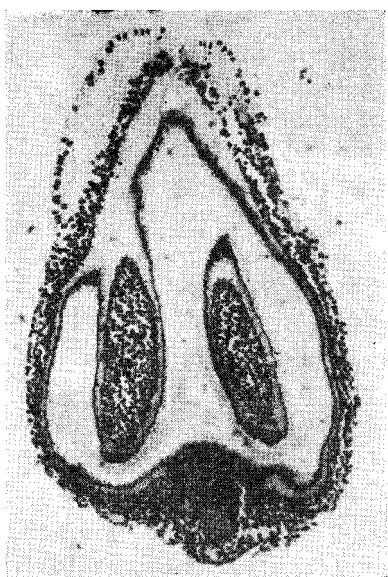


Рис. 4. Продольный срез семяпочки с картиной вставания внутреннего интегумента в ткань нуцеллуса.

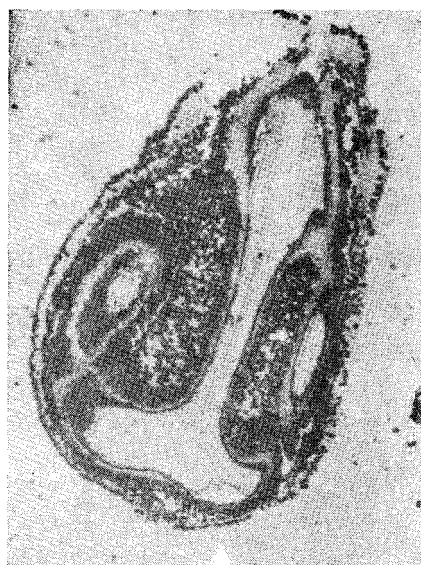


Рис. 5. На срезе, у микропиле, видны следы элементов зародышевого мешка. Внутренний интегумент вклинивается в нуцеллус с двух сторон.

генерации яйцевого аппарата без нормального слияния ядер и развития эндосперма. Семена, образующиеся из этих семяпочек, бывают пустыми, имеют в основном семенную кожуру, состоящую из интегументов и др. структур (халаза, семяшов, рубчик). Ткань нуцеллуса в том случае, когда внутри зародышевого мешка дегенерируют элементы яйцевого и антиподального аппаратов, сохраняется хорошо, клетки долгое время жизнеспособны.

Таким образом, причиной стерильности исследованных сортов винограда Кахет и Воскеат является беззародышевое развитие семян, в свою очередь являющееся следствием нарушений в развитии элементов яйцевого и антиподального аппаратов; однако не исключено, что оно может быть результатом гибридного происхождения взятых сортов или длительного вегетативного размножения.

Ереванский государственный университет,  
кафедра генетики и цитологии

Поступило 10.XII 1969 г.

## Ե. Զ. ՍԻՄՈՆՅԱՆ, Գ. Ե. ՏԱՄՎԵԼՅԱՆ

## ԽԱՂՈՂԻ ՈՐՈՇ ՍՈՐՏԵՐԻ ՍԵՐՄԵՐԻ ԱՆՍԱՂՄ ԶԱՐԳԱՅՈՒՄԸ

## Ա մ փ ո փ ու մ

Մեր կողմից կատարված աշխատանքները ցույց են տալիս, որ խաղողի «Կախեթ» և «Ոսկեհատ» սորտերի մոտ հաճախ սերմերը զարգանում են առանց սաղմի, իսկ սաղմը սնող բջիջները պահպանվում են անվնաս:

Սերմի առաջացումը առանց սաղմի վկայում է այն մասին, որ մեր կողմից վերցրած սորտերը առաջացնում են սերմնաթաղանթ կամ առանց բեղմնավորման կամ էլ բեղմնավորումը տեղի է ունենում, սակայն սաղմնային պարկի էլեմենտները ենթարկվում են քայքայման:

Սերմերի անսաղմ զարգացման պատճառը սաղմնային պարկի ձևաբանական և անտիպոդալ ապարատների զարգացման խախտումն է: Չի բացառվում նաև այն հանգամանքը, որ այդ երևույթի պատճառը կարող է հանդիսանալ վերցրած սորտերի հիբրիդային ծագումը, ինչպես նաև խաղողի վեգետատիվ երկարատև բազմացումն:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Баранов П. А. Тр. Ак-Кавакской опытно-оросительной станции, вып. 4, Ташкент, 1929.
2. Бузин Н. П. Биологические основы виноградного растения. Ташкент, 1952.
3. Иванова-Паройская М. П. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. XXIV, 1929—30 гг.
4. Иванова-Паройская М. П. Тр. сектора растит. ресурсов, вып. 10, Ташкент, 1939.
5. Лазаревский М. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, сер. VIII, 2, 1934.
6. Мержаниан Л. Об осыпании и мелкоягодности винограда. Изд. Одесской винодельческой станции, ч. I, вып. 1, 1919.
7. Мельник С. А. Сб., посвященный В. Е. Таирову, Одесса, 1925.
8. Негруль А. М. Генетические основы селекции винограда. Изд. ВАСХНИЛ, 1936.
9. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений, М., 1964.
10. Տիմոնյան Ե. Գ., Տամվելյան Գ. Ե. Изв. АН АрмССР, биол. науки, XVIII, 9, 1965.
11. Տիմոնյան Ե. Գ., Տամվելյան Գ. Ե. Изв. сельхоз. наук МСХ АрмССР, 1966.
12. Տիմոնյան Ե. Գ. Изв. АН АрмССР, сер. биол., т. XVIII, 7, 1966.
13. Ткаченко Г. В. Докл. и сообщ. Ужгородск. Гос. ун-та, сер. биол., 4, 1961.
14. Хизанцян С. Характер наследования бессемянности в гибридном потомстве винограда. Канд. диссерт., 1963.
15. Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. Изд. АН СССР, М., 1958.
16. Stot A. New-York. Stat. Tech. Bull. 82, 1921.
17. Pearson H. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 1932.