

Д. П. ЧОЛАХЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН

ДАННЫЕ О РАННЕЙ СТЕРИЛЬНОСТИ СЕМЯПОЧЕК У АЙВЫ (*CYDONIA OBLONGA* MILL)

Айва (*Cydonia oblonga* Mill) в цитозэмбриологическом отношении по сравнению с другими представителями подсемейства (Maloideae) мало исследована. Особенно плохо освещены в литературе такие вопросы, как ранняя и поздняя стерильность женских репродуктивных органов.

Имеющиеся немногочисленные литературные данные относятся к вопросам образования цветочных почек, морфогенезу и биологии цветения айвы.

Кропотливая и ценная работа по исследованию закладывания плодовых почек, их развитию, а также биологии цветения айвы была проведена Габриелян-Бекетовской в условиях АрмССР на большом коллекционном материале местных и привозных сортов и гибридов [1, 2]. Ею установлено, что образование частей цветка в плодовых почках у айвы происходит в конце лета—начале осени; в зависимости от погоды продолжительность срока от отодвигания почечных чешуй до начала цветения длится 1—2 месяца, от появления бутонов до их распускания—8—10 дней, а цветение каждого цветка в отдельности—2—3 дня.

Руденко [8, 9, 10] пришел к выводу, что образование цветочных почек у айвы не особенно отличается от других семечковых культур. В теплую зиму в почках появляются бугорки лепестков, а в холодную—почки остаются в фазе бугорков чашелистиков до конца февраля. Дальнейшая дифференциация продолжается весной, чем и объясняется позднее цветение айвы. Таким образом, цветковые почки айвы, в отличие от яблони и груши, начинают формироваться на 2,5—3 месяца позже, когда у яблони и груши они уже сформировали зачатки основных органов.

По данным Ангелова [13], образование цветков у айвы начинается в половине октября, реже—в конце августа.

В условиях АрмССР айва хорошо растет, в основном нормально плодоносит, цветет и практически мало страдает от ранневесенних заморозков, что, видимо, также связано со сравнительно поздним развитием цветковых почек и дифференциацией репродуктивных органов. Однако в различные годы даже у хорошо плодоносящих сортов отмечается обильное цветение и плохое завязывание плодов, являющееся, вероятно, следствием каких-то нарушений, обусловленных различными причинами.

Колесников и Мурсалов [5] отмечают, что в зависимости от весенней погоды у айвы с момента распускания почек до начала цветения проходит 30—39 дней, со времени появления бутонов до их распускания—4—

8 дней, а цветение продолжается 6—8 дней (иногда 16). Зацветает она на 12—15 дней позже груши и яблони и поэтому практически не страдает от заморозков и возврата холодов. Однако, как и для других культур, для активного роста и развития плодовых почек, а также дифференциации репродуктивных органов определенное значение для нее, видимо, приобретают климатические условия года, ускоряющие или затягивающие сроки цветения и плодообразования.

По данным Ангелова [13], дифференциация тычинок у айвы начинается в январе. Плодслистики в зависимости от температуры возникают в феврале или марте. Дифференциация пыльников и пестиков проходит почти одновременно, большей частью в начале апреля.

В работе Руденко [10] приводятся данные, показывающие, что с повышением температуры в начале марта рост и дифференциация частей цветка айвы значительно ускоряются, а к концу месяца начинают формироваться пыльники. В середине апреля появляются бугорки плодслистиков, спорогенная ткань пыльников образует клетки археспория: к 20 апреля формируются бугорки семяпочек в семенных камерах.

Что представляет собой стерильность женских репродуктивных органов у айвы, когда и как она проявляется морфологически на разных этапах развития—вот вопросы, стоящие перед нами в процессе проведенного исследования.

Наши исследования проводились в 1961—1970 гг. в условиях нижнего пояса предгорной зоны АрмССР над местными сортами айвы Еревани 12 и Арарати 1. Цветочные почки, бутоны и цветки фиксировались на разных этапах развития на Паракарской базе НИИ ВВиП АрмССР. Цитоэмбриологическая часть работы проводилась на кафедре генетики и цитологии биологического факультета Ереванского государственного университета.

Фиксация ранних этапов развития производилась в растворе Навашина, а поздних— в растворе Бродского. Материал обрабатывался по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну, реактивом Фельген-Шиффа с подкраской плазменных элементов лихтгрюном, краской Модилевского и генциан виолетом. Срезы приготавливались толщиной в 18—24 м.

Наши исследования на сортах Арарати 1 и Еревани 12 установили закладку мужских репродуктивных органов в основном в первой или во второй декаде марта, в зависимости от температурных условий года, а формирование женских репродуктивных органов—сравнительно позже, в апреле (табл. I, рис. 1—4). При этом в апреле, с одной стороны, отмечается дифференциация различных тканей пыльников, а с другой—образование сначала маленьких, а в дальнейшем укрупняющихся бугорков в полости завязи будущих, пока еще недифференцированных семяпочек (табл. I, рис. 4). В этот период у этих бугорков нет различия в размерах, строении и форме клеток (табл. II, рис. 1). На ранних этапах развития семяпочки айвы недифференцированы на центральные и покровные части, однако уже в III декаде апреля происходит развитие сосудистых пучков, проводящих тканей на нижней части семяпочек, которые бывают окружены тельцами различной формы и размеров (табл. II, рис. 2). Постепенно происходит образование интегументов, окружающих цент-

ральную часть семяпочки—нуцеллус (табл. II, рис. 3). На сравнительно поздних этапах хорошо развитый нуцеллус занимает основную часть семяпочки в виде яйцевидного тела и отграничивается от интегументов отдельным слоем различных форменных телец, по всей вероятности, оксалатов, которые в большинстве случаев по форме и размерам отличаются от таковых, окружающих внешние слои интегументов (табл. II, рис. 4).

Как проявление аномального развития нами отмечалось образование второго или третьего нуцеллуса под одним общим слоем интегументов (табл. III, рис. 1, 2, 4) в гнездах завязи айвы, где вместе с каждым из них на нижней части вблизи от плаценты развивались проводящие сосуды, также окруженные веществами различной формы. Такие групповые нуцеллусы в наших исследованиях образовывались в основном в те годы (табл. III, рис. 2), когда климатические условия в период закладывания частей гинецея и дифференциации семяпочек бывали неблагоприятными.

Данные об отрицательном влиянии пониженных температур на айву встречаем в работе Масюковой [7], которая обратила внимание на то, что в условиях Молдавии айва редко повреждается от понижения температуры, причем степень повреждения зависит от сорта, месторасположения, возраста деревьев, степени плодоношения в предыдущем году и агротехники. Как отмечает автор, прежде всего наиболее сильно повреждаются плодовые веточки.

В наших исследованиях такие групповые нуцеллусы в недоразвитых осыпающихся цветках сравнительно немногочисленны и являются одним из следствий недоразвитости цветочных почек по различным причинам.

Интересные данные по осыпанию цветков айвы встречаются в исследованиях Колесникова и Мурсаловой [5], которые отмечают, что после отцветания осыпаются недоразвитые и поврежденные завязи айвы, а затем уже в I декаде июля—избыточная завязь.

В работах Руденко [10] приводятся данные, показывающие, что в зависимости от степени повреждения почки могут даже некоторое время развиваться и распускаться весной и затем осыпаться.

Нас интересовал вопрос проявления женской стерильности у айвы на ранних этапах развития.

Кобель [4] принимает 3 случая стерильности зигот, обусловленных: цитологическими причинами вследствие ненормального набора хромосом; факториально, когда наступает нарушение процесса нормального развития зародыша; физиологическими условиями питания, когда для развития семян не хватает необходимых веществ или гормонов.

В наших исследованиях стерильность, обусловленная нежизнеспособностью зиготы или элементов женского гаметофита, у айвы проявляется сравнительно поздно, т. е. во время цветения или после него. На наш взгляд, стерильность женских репродуктивных органов проявляется намного раньше образования женского гаметофита. Это своеобразное развитие приводит к тому, что вместо образования нормально развитых

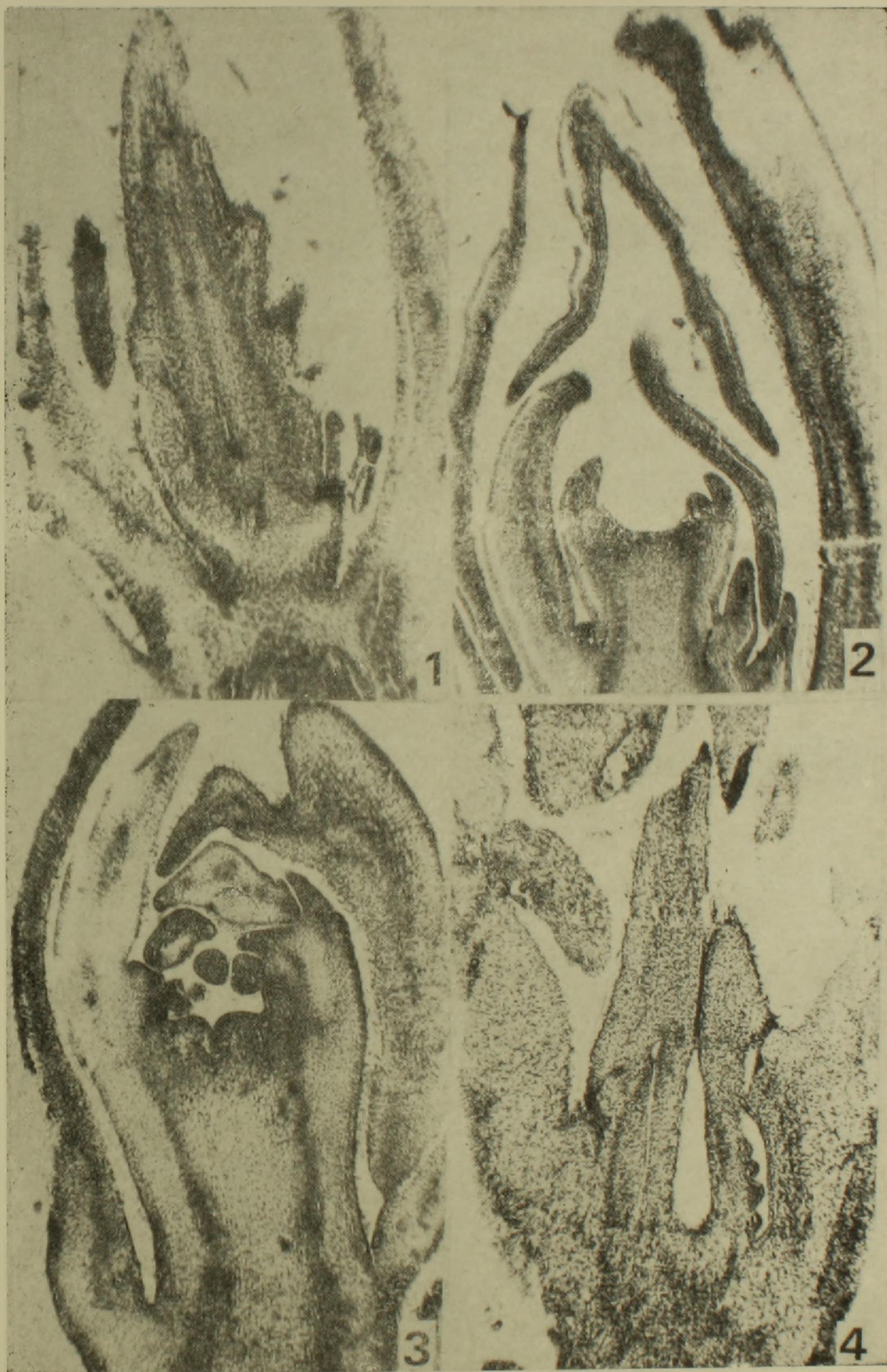


Таблица 1. Срезы цветочных почек сорта айвы Еревани 12 на разных этапах органо-генеза. 1. фикс. 7/IV (ок. 15 × об. 3,5); 2. фикс. 10/IV (ок. 15 × об. 3,5); 3. фикс. 15/IV (ок. 15 × об. 3,5); 4. фикс. 20/IV (ок. 12,5 × об. 9).

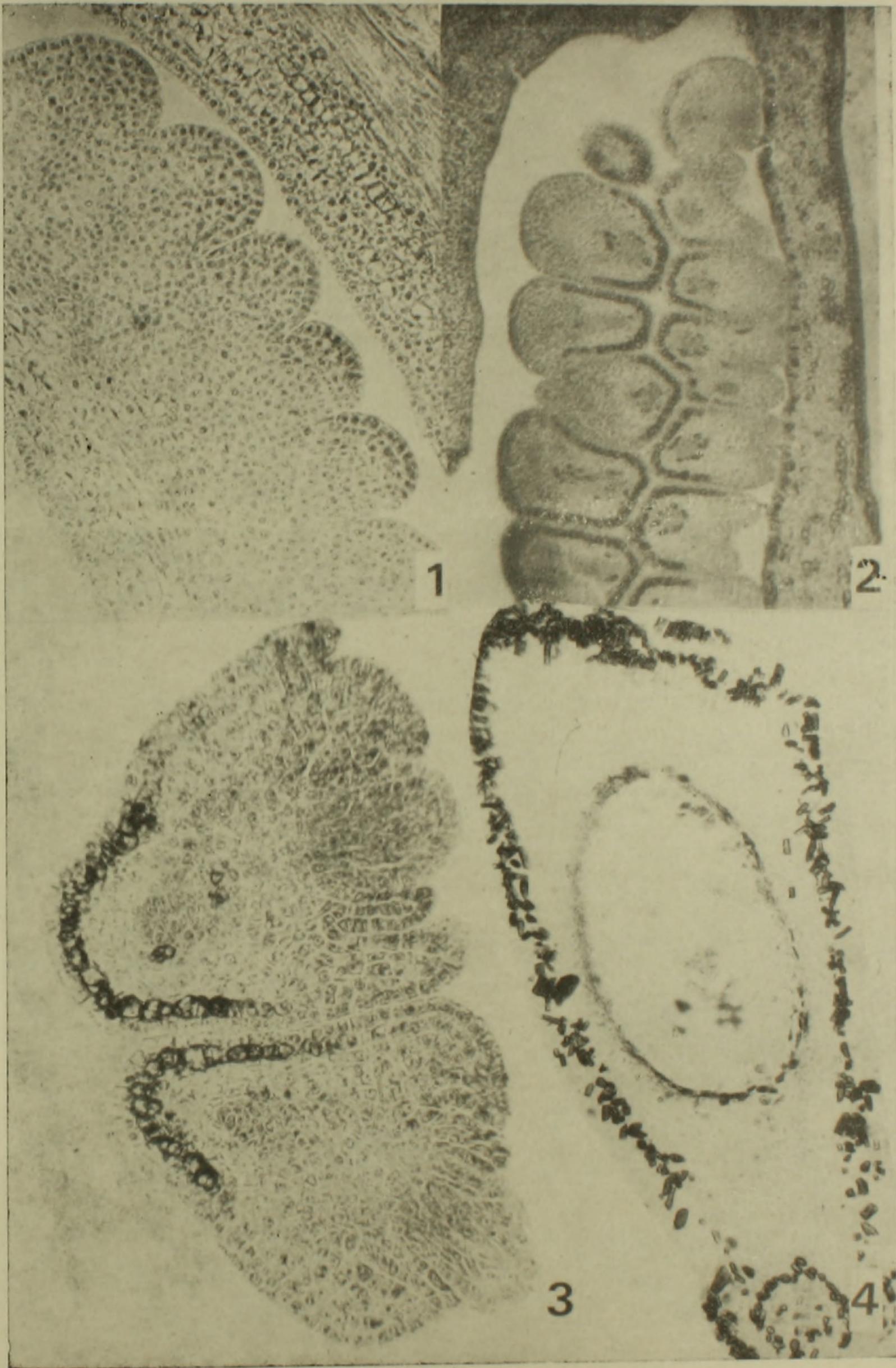


Таблица II. Семяпочки айвы на разных этапах развития. 1. Образование бугорков семяпочек на плаценте в завязи айвы сорта Еревани 12, фикс. 24/V (ок. 10 × об. 20). 2. Многочисленные семяпочки сорта Арарати 1 на раннем этапе развития; нет дифференциации на внешние и внутренние части, фикс. 27/IV (ок. 10 × об. 40). 3. Формируются интегументы семяпочек у сорта Еревани 12, фикс. 28/IV (ок. 12,5 × об. 20). 4. Семяпочка айвы сорта Арарати 1. В центре—яйцевидный нуцеллус; вокруг и между клетками нуцеллуса и интегументов, а также сосудистых пучков расположены тельца разной формы; в нуцеллусе находится маленький зародышевый мешок со своими элементами.

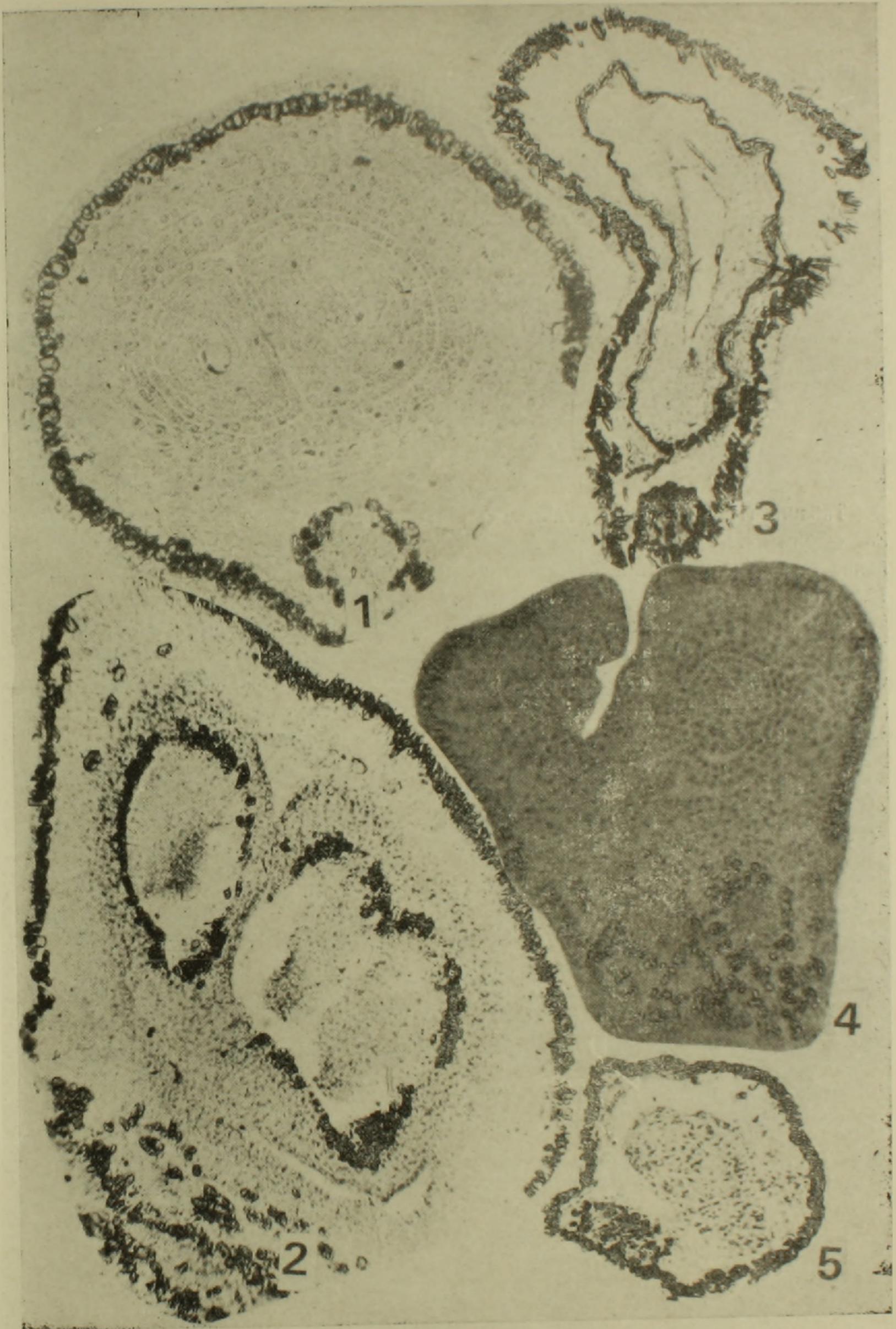


Таблица III. Аномальное развитие семяпочек айвы. 1. Образование двух нуцеллусов под общим интегументом у сорта Арарати 1, фикс. 13/V (ок. 10 × об. 20). 2. Формирование трех нуцеллусов под общим интегументом у сорта Еревани 12, фикс. 21/V (ок. 12,5 × об. 9). 3. Деформированная семяпочка сорта Еревани 12. Изменилась форма интегументов и нуцеллуса; в центре—полость с остатками разрушенных клеток, фикс. 19/V (ок. 7 × об. 9). 4. Образование второго нуцеллуса под общим интегументом у сорта Еревани 12, фикс. 25/V (ок. 10 × об. 20). 5. Стерильная семяпочка сорта Арарати 1; между нуцеллусом и интегументом с боковой части образовалась полость, фикс. 18/V (ок. 12,5 × об. 9).

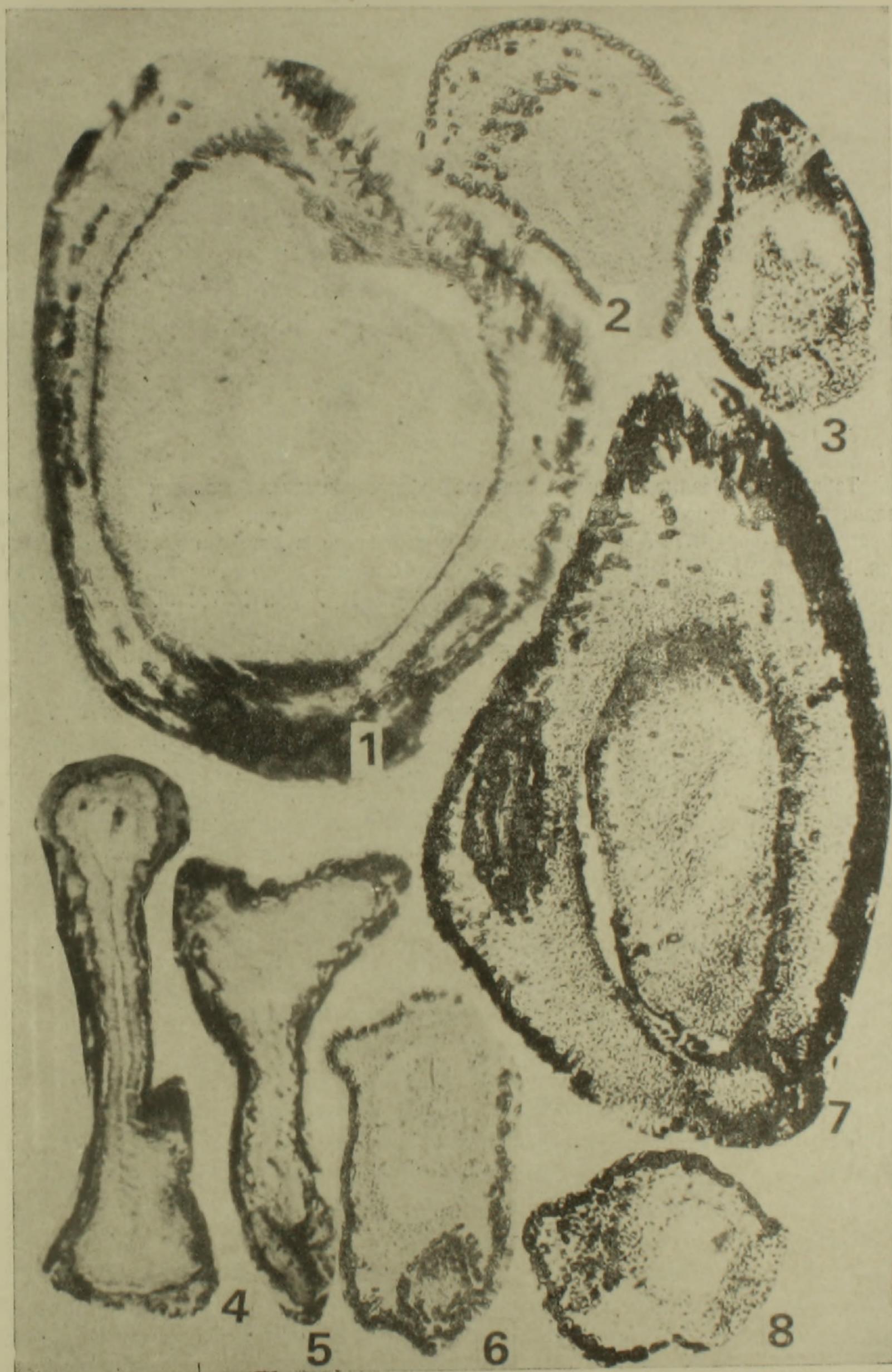


Таблица IV. Разные формы стерильных деформированных семяпочек айвы, 1. У семяпочки сорта Еревани 12 с верхней части интегументы входят во внутрь; отмечается перемещение сосудистых пучков с халазального конца в боковую часть, фикс. 23/V (ок. 10 X об. 20). 2. У семяпочки сорта Арарати 1 в двух боковых частях между нуцеллусом и интегументом образовалась полость, фикс. 18/V (ок. 12,5 X об. 7). 3. Образование полости в халазальной части между интегументами и нуцеллусом у сорта Еревани 12, фикс. 12/V (ок. 15 X об. 3,5). 4. 5. Деформированные семяпочки сорта Еревани 12, где с различных частей интегументы входят во внутрь, притесняя клетки нуцеллуса; деформированный зародышевый мешок с разрушенными элементами, фикс. 12/V (ок. 15 X об. 7). 6. Почти со всех сторон нуцеллус отошел от интегументов, и образовалась большая полость у семяпочки сорта Арарати 1, фикс. 18/V (ок. 12,5 X об. 10). 7. Стерильная семяпочка сорта Еревани 12, где отмечается перемещение сосудистых пучков в боковую часть, фикс. 12/V (ок. 15 X об. 3,5). 8. Образование большой полости с разрушенными клетками нуцеллуса в центре семяпочки сорта Еревани 12, фикс. 19/V (ок. 10 X об. 9).

тканей семяпочки с элементами женского гаметофита формируются деформированные тела, где нуцеллус недоразвит или с различных сторон входит во внутрь, образуя полости различной формы и величины между слоями интегументальных и нуцеллярных клеток (табл. III, рис. 5; табл. IV, рис. 2, 3, 6, 8). Так, например, у сорта Арарати 1 (при фиксации 18/V) отмечается образование 2 полостей в боковых частях семяпочек, расположенных между нуцеллусом и интегументом, в другой же семяпочке наблюдается образование большой полости между нуцеллусом и интегументом, так что нуцеллус только в одной маленькой боковой части своими клетками связан с интегументом (табл. IV, рис. 2, 6). У Еревани 12 (при фиксации 12/V) были семяпочки, у которых образовались большие полости между нуцеллусом и халазальным концом или в центре семяпочки (табл. IV, рис. 3, 6). Выявлены также многочисленные случаи, когда интегументальный слой в какой-либо части семяпочки, или даже в нескольких частях ее, проникает в ткань нуцеллуса, образуя деформированные, несколько сморщенные тела (табл. III, рис. 3; табл. IV, рис. 4, 5). Как аномальное явление, у сорта Еревани 12 при фиксации во II половине мая (12/V, 23/V) обнаружены семяпочки, в которых женские гаметофиты не сформировались, и сосудистый пучок почему-то из халазального конца был перемещен в боковую часть ее (табл. IV, рис. 1, 7).

Таким образом, в многочисленных семяпочках сортов айвы Еревани 12 и Арарати 1 нами наблюдались не только морфологические изменения внешних и внутренних слоев, но и, что, на наш взгляд, очень важно, физиологическое изменение тканей нуцеллуса, вследствие чего первичная археспориальная ткань не развивается, и клетки не переходят в качественно новое состояние, не превращаются из диплоидных в гаплоидные—фактически женские гаметофиты не образуются.

В каждой камере завязи айвы формируются многочисленные семяпочки. Однако при многократных наблюдениях было установлено, что не все семяпочки активны, физиологически полноценны, хотя морфологически на ранних этапах развития они часто и не различаются. Развитие их асинхронно. В течение 17—20 дней после их образования клетки нуцеллуса изменяются, и процесс протекает неодновременно во всех семяпочках. В условиях Араратской равнины он приходится в большинстве случаев (по годам) на третью декаду апреля, т. е. активизация и образование археспориальных клеток в нуцеллусе в основном совпадают с теплой погодой. В одной и той же завязи можно встретить семяпочки, где часть клеток нуцеллуса превратилась в первично археспориальные, и такие, у которых формируется женский гаметофит, а также—с уже готовыми элементами зародышевого мешка. Даже в тех случаях, когда семяпочки находятся на одном и том же этапе развития, в дальнейшем могут быть различные исходы: одни из них продолжают развиваться, другие на каком-то этапе сморщиваются. Следовательно, можно предположить, что не все семяпочки бывают физиологически подготовлены к созданию нового типа клеток—мегаспор, с качественно новыми особенностями, нахо-

дящимися уже на другой фазе развития—гаплофазе—в тканях диплоидного материнского организма. Здесь либо происходит нормальный мейоз, благодаря чему спорообразование протекает нормально, либо мейоз нарушается, тем самым отрицательно влияя не только на процесс спорообразования, но и на дальнейшие процессы образования женского гаметофита с физиологически нормально действующими элементами, нормальным процессом оплодотворения и эмбриогенеза.

Рыбин [11] отмечает, что у яблоки и груши мейоз как в пыльниках, так и в семязпочках протекает с большими или меньшими отклонениями от нормы. В семязпочке возникают макроспоры с анеуплоидными числами хромосом, также дающими аномальные картины зародышевых мешков, иногда гибридных, на разных стадиях своего развития.

В наших исследованиях у айвы была отмечена активизация клеток нуцеллуса, морфологически проявляющаяся в укрупнении ядер и ядрышек паренхимных клеток центральной части его. Число их иногда доходило до 12—14 и более, однако только одно из них, находящееся посередине, в дальнейшем становилось крупнее, а большинство, постепенно разрушаясь, образовывали, с одной стороны, своеобразную полость в нуцеллусе, а с другой—как бы физиологически действуя на центральную клетку, из соматической превращали ее в репродуктивную. Таким образом, хотя многие клетки нуцеллуса активизируются до мегаспорогенеза, однако только одна из них превращается в материнскую клетку мегаспор.

Отмечено также, что по каким-то непонятным причинам у семязпочек идет двойное развитие: либо развитие продолжается и в дальнейшем формируется женский гаметофит, либо активизированные клетки, долго оставаясь в таком состоянии, начинают разрушаться и не переходят в этап мегаспорогенеза. Такие семязпочки также деформируются, сморщиваются и при большом количестве их наблюдается июньское опадение завязей.

Рыбин [11] считает, что у представителей подсемейства *Romoideae* наряду с нормальными зародышевыми мешками встречаются также случаи образования дополнительных, возникающих из клеток нуцеллуса или покровов семязпочки без редукции числа хромосом. Это—явление апоспории, т. е. образование женского гаметофита без спорообразования. Автор считает, что склонность к апоспории особенно выражена у полиплоидных видов и сортов.

При исследованиях развития различных этапов пыльников у сортов айвы Арарати 1 и Еревани 12 [12] нами также наблюдалось явление мужской стерильности, проявляющееся в различные годы в различной степени, в одних случаях с явным нарушением этапов мейоза, в других—связанное с нарушениями связи и взаимодействия спорогенных и тапетальных клеток пыльников.

Какова связь между женской и мужской стерильностью этих сортов? Здесь в отдельных случаях проявлялась полная асинхронность. Бывали, конечно, многочисленные случаи, когда пыльцевые зерна в пыльниках данного цветка были полноценными, однако семязпочки—недораз-

витыми с аномальным строением и различными нарушениями. Но в основном большие нарушения наблюдались при образовании мужских гаметофитов, чем при образовании семяпочек или при мегаспорогенезе, т. е. нарушения в микроспорангиях наблюдались позже, при переходе одной ядерной фазы в другую. При женской стерильности у исследуемых сортов айвы нарушения проявлялись раньше часто в семяпочках, до перехода диплофазы в гаплофазу.

Таким образом, исходя из наших исследований над сортами Арарати 1 и Еревани 12, можно прийти к выводу, что женская стерильность у них проявляется рано и выражается морфологически, начиная с формирования семяпочек. Ранней стерильностью, видимо, нужно считать не те явления, которые происходят в зародышевом мешке, как указывает Ф. Кобель для яблони и груши, а разнообразные нарушения в развитии семяпочек (табл. III, рис. 1—5; табл. IV, рис. 1—8), которые оказывают отрицательное влияние и на дальнейшие процессы: образование мегаспор и женского гаметофита. Одним из проявлений ранней женской стерильности является разрушение активизированных археспориальных клеток. Наблюдались также случаи долгой недифференцированности нуцеллярных клеток, вследствие чего в семяпочках даже на очень позднем этапе не происходит образования женского гаметофита, хотя и наблюдается укрупнение ее.

Как показывают наши исследования, ранняя женская стерильность у изученных сортов айвы не является постоянной. В наших исследованиях это явление носит частичный характер и приводит к массовому опадению цветков лишь только в отдельные годы, когда, видимо, увеличивается количество стерильных семяпочек. Связывать это явление с пониженными температурами весны, думается, также нет оснований, ибо при формировании бутонов и цветков особых резких климатических изменений не было замечено. Очевидно, здесь сравнительно большую роль играют обеспеченность деревьев необходимой влагой, питательными веществами и пониженная температура в период закладывания и развития цветочных почек до образования бутонов, формирования и дифференциации в них репродуктивных органов и спорогенеза. По всей вероятности, большое значение здесь приобретает нормально протекающий подготовительный процесс, благодаря чему и в недрах старого материнского организма—спорофита образуется новое качество—гаметофит.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 23.III 1971 г.

Գ. Պ. ԶՈՒԱԿՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ

ՏՎՅԱԼՆԵՐ ՍԵՐԿԵՎԵՆՈՒ (CYDONIA OBLONGA MILL) ՍԵՐՄՆԱ-
ԲՈՂԲՈՋՆԵՐԻ ՎԱՂ ՍՏԵՐԻԼՈՒԹՅԱՆ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Փորձերը տարվել են սերկելենու Երևանի 12 և Արարատի 1 սորտերի սերմնարողբողբների ստերիլության ուսումնասիրության ուղղությամբ: Փորձնա-

կան նյութը վերցված է Հայկ. ՄՍՀ խաղողագործության, գինեգործության և ստղարությունների գիտահետազոտական ինստիտուտի Փարաբարի բաղաչից: Իջջասաղմնաբանական հետազոտությունները կատարվել են Երևանի պետական համալսարանի կենսաբանական ֆակուլտետի գենետիկայի և բջջաբանության ամբիոնում՝ 1961—70 թթ. ընթացքում:

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ուսումնասիրվող սորտերի ստերիլությունը արտահայտվում է ավելի շուտ՝ մինչև իգական գամետոֆիտի ձևավորումը: Այն արտահայտվում է սերմնաբողբոջների ոչ նորմալ ձևավորմամբ, 2 հիմնական մասերի՝ նուցելուսի և ինտեգումենտների միասնականության խախտմամբ, հյուսվածքների միմյանցից հեռացմամբ և տարբեր ձևի ու չափսերի խոռոչների առաջացմամբ: Նկատվում է նաև սերմնաբողբոջի խալաղալ մասից փոխադրող անոթների խրձի տեղաշարժ դեպի կողքային մասի, վաղ շրջանում սերմնաբողբոջների տարբեր տիպի կնձռոտված ձևեր ընդունելով և այլն:

Բացի մորֆոլոգիական այդպիսի փոփոխություններից նկատվել է նաև, որ միևնույն սերմնարանում տեղավորված սերմնաբողբոջների մի մասը երկար ժամանակ մնում են նույնությամբ, չեն անցնում զարգացման նոր փուլերի և իգական գամետոֆիտ չեն ձևավորում: Ըստ երևույթին դա կապված է նուցելուսի բջիջների ֆիզիոլոգիական ոչ ակտիվ լինելու և նրա մեջ արխեսպորալ բջիջների շձևավորվելու հետ: Նկատվել է նաև արխեսպորալ հյուսվածքի բջիջների քայքայում և առաջնային սպորոպեն բջիջների շվերածվելու երևույթ: Նման խախտումները առաջացնում են իգական վաղ ստերիլության երևույթ, որը տեղի է ունենում մինչև գամետոֆիտի էլեմենտների ձևավորումը: Ուսումնասիրվող սորտերի մոտ այդ երևույթը կրում է ոչ թե մշտական, այլ մասնակի բնույթ և կապված է ըստ երևույթին ծաղկաբողբոջների հիմնադրումից մինչև ողջ նախապատրաստական շրջանը տարբեր տարիների ընթացքում եղած կլիմայական պայմանների անբարենպաստ լինելու հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Габриелян-Бекетовская Э. А. Айва АрмССР, Ереван, 1957.
2. Габриелян-Бекетовская Э. А. Известия АН АрмССР (серия биолог. и с/х наук), IV, 10, 1951.
3. Ершов Л. А. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 5, 1964.
4. Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе. Изд. II, 1957.
5. Колесников В. А., Мурсалов М. К. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии, 5, 1966.
6. Масюкова О. В. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 3, 1959.
7. Масюкова О. В. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 6, 1964.
8. Руденко И. С. Известия АН Молд. ССР, 10, 1963.
9. Руденко И. С. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 8, 1964.
10. Руденко И. С. Садоводство, 2, 1966.
11. Рыбин И. С. Цитологический метод в селекции плодовых, 1967.
12. Чолахян Д. П., Самвелян Г. Е., Акопян Дж. Биологический журнал Армении, XXIII, 12, 1970.
13. Angelou T. Archiv Fur Qartenbau, 12, 3, 1964.