

Լ. Ս. ՉՕԼԱԽՅԱՆ, Գ. Ե. ՏԱՄՎԵԼՅԱՆ

О РАННЕЙ ЖЕНСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ *ARMENIACA VULGARIS* LAM. В УСЛОВИЯХ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ АРМЯНСКОЙ ССР

Изучались генеративные органы абрикоса у сортов Еревани, Хосровени, Нахиджевани и Сатени. В процессе развития установлено, что раннее опадение цветков обусловлено дефективностью женской генеративной сферы, что, возможно, имеет не генетические, а физиологические основы.

Среди других косточковых пород обыкновенный абрикос (*Armeniaca vulgaris* Lam.) имеет сравнительно короткий период естественного покоя. Вследствие этого в условиях Армении он часто повреждается или гибнет от незначительных морозов в конце зимы или ранней весной. От неблагоприятных условий особенно страдают цветочные почки абрикоса на различных стадиях дифференциации генеративных органов и клеток. Следовательно, для нормального развития генеративных органов и половых клеток нужен ряд условий именно в период закладки цветочных почек, чтобы в завязях сформировались хорошо развитые семена.

В работе Кобеля [11] отмечается, что для косточковых пород не установлено влияние плохих условий питания на стерильность или нарушения в зародышевом мешке.

Многочисленными исследованиями, проведенными в различных почвенно-климатических условиях, установлено, что закладка и дифференциация цветочных почек абрикоса тесно связаны с температурным режимом, изменение которого приводит к нарушению их нормального развития. Согласно ряду авторов, причиной гибели абрикоса в зимний период является не низкая температура, а зимние оттепели, вызывающие преждевременное окончание периода глубокого покоя, вследствие чего даже незначительные морозы способствуют его вымерзанию. Имеются интересные данные по вопросам зимнего развития, особенностям зимовыносливости и закладки цветочных почек и генеративных органов, а также по цитохимическому составу в различные периоды развития [6, 8—10, 13, 15—18, 21].

Интересные исследования проведены также в Армении по вопросам морфогенеза цветочных почек различных сортов абрикоса в состоянии глубокого и вынужденного покоя, относительной морозостойкости цветочных почек в зависимости от почвенных условий, влияния минеральных удобрений на интенсивность закладки их и морозостойкость в поливных условиях Армянской ССР и т. д. [1—5].

Однако в цито-эмбриологическом аспекте генеративные органы различных сортов абрикоса в связи с формированием дефективных зародышей и семян мало изучены [7, 12, 22].

Настоящая работа проводилась с целью выяснения ряда вопросов, касающихся одной из основных частей репродуктивных органов—семяпочек, нарушения в развитии которых приводят к ранней женской стерильности, опадению бутонов и цветков ранней весной.

Исследования проводились в 1962—72 гг. в условиях нижнего пояса предгорной зоны АрмССР над сортами *Armeniaca vulgaris* Lam. Еревани, Хосровени, Нахиджевани и Сатени. Цветочные почки, бутоны и цветки в различных стадиях развития были зафиксированы на Паракарской базе НИИ ВВиП АрмССР, а также на биостанции ЕГУ. Цито-эмбриологическая часть работы проведена на кафедре генетики и цитологии биологического факультета ЕГУ. Фиксация проводилась в растворе Навашина и Карнуа. Материал обрабатывался по общепринятой цитологической методике. Срезы готовились толщиной 12—14 μ и окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну.

В условиях Араратской равнины в фазе материнских клеток микроспор в полости завязи одногнездного гинецея абрикоса закладываются 2 семепочки, сначала в виде мелких недифференцированных бугорков. Стенки завязи имеют крупные, почти овальные клетки, отличающиеся от клеток семепочек. Они на ранних стадиях развития бывают наполнены многочисленными тельцами (табл. 1, рис. 1, 2), которые, видимо, являются запасными веществами или продуктами метаболизма.

При исследовании гинецея указанных сортов нами особых сортовых различий в строении семепочек не обнаружено. Как и у сортов Байрак и Сорочинский [12], у исследуемых сортов из 2 гемитропных семепочек нормально развивается только одна (табл. 1, рис. 2, 3). Развитие другой либо приостанавливается на различных стадиях развития женского гаметофита, либо качественные изменения в нуцелярных клетках не происходят, и гаплоидная фаза развития клеток не наступает. Однако в отдельных случаях, как у сорта Еревани, обе семепочки развиваются нормально и находятся почти на одинаковой стадии развития (табл. 1, рис. 1). В отдельные годы в завязях сорта Хосровени отмечается закладка тканей не двух, а нескольких семепочек, однако в этом случае также нормально развивается одна или в редких случаях две.

У краснуцелятных семепочек абрикоса на ранних стадиях развития клетки различных частей не отличаются морфологически друг от друга (табл. 2, рис. 1). Основная ткань семепочки—нуцеллус, где происходит образование первичного археспория и дифференциация женского гаметофита, состоит из крупных, однотипных паренхиматических клеток (табл. 3, рис. 1). Цитохимические, физиологические и генетические различия клеток нуцеллуса выявляются в дальнейшем. Вследствие этого происходит специфическая дифференциация немногочисленных, непосредственно находящихся под микропиле клеток, переходящих в новую, редуцированную стадию развития. Именно благодаря этому начинается чередование диплоидного и гаплоидного поколений. Остальные многочисленные клетки, хотя и не формируют женский гаметофит, но принимают участие в этом процессе. Вначале немногочисленные клетки нуцеллуса растворяются и окружают будущий зародышевый мешок. Процесс

лизиса продолжается в период увеличения женского гаметофита, во время формирования эндосперма и зародыша и под конец используется активно растущим дифференцированным зародышем.

В фазе одноядерной пыльцы в пыльниках вокруг крупного хорошо развитого нуцеллуса появляются зачатки интегументов, которые полностью покрывают нуцеллус в фазе формирования двухъядерного мужского гаметофита в пыльниках (табл. 2, рис. 2). Наличие двух развитых интегументов у абрикоса, клетки которых при развитии претерпевают ряд изменений в эволюционном отношении, является примитивным признаком. Каждый интегумент представляет собой отдельно развитую часть эпидермальной ткани. Наружный и внутренний интегументы образуются постепенно, после формирования нуцеллуса, и на ранней стадии развития семечки особенно не отличаются друг от друга. Однако в отдельных случаях при нарушении их развития приостанавливается на какой-либо начальной стадии, и нуцеллус в своей верхней части бывает голым (табл. 4, рис. 2). В большинстве случаев накопление различных веществ под внутренним интегументом происходит сравнительно позже, когда в нуцеллусе развивается женский гаметофит. Эти вещества накапливаются в виде кристаллов, округлой или различно-продолговатой формы и как будто находятся вне клеток, между нуцеллусом и интегументами или на эпидермисе нуцеллуса. При этом группа этих телец часто расположена также с обеих внутренних сторон микропиле.

В базальной части семечки нуцеллус абрикоса переходит в халазу (табл. 3, рис. 3), но точной границы между ними не существует. Халаза семечек абрикоса состоит из изодермальных клеток, с неутолщенными оболочками. Питательные вещества поступают в семечку через халазу, и фактически она является промежуточным звеном между семечкой и семеножкой. Для выполнения этой важной функции семечка абрикоса имеет хорошо развитую проводящую ткань, которая расположена в халазальной части и в наружном интегументе (табл. 3, рис. 2, 3). Многочисленные темноокрашенные тельца с развитием семечки накапливаются в халазальной части (табл. 1, рис. 1—3) и в наружном интегументе вокруг проводящих пучков, как бы являясь отбросами метаболизма (табл. 2, рис. 3, табл. 4, рис. 3). Возможно, они являются оксалатами или дубильными веществами, бывают различной формы, величины, имеют различные цитохимические свойства и при окраске гематоксилином окрашиваются в темно- или светло-черно-бурый цвет. Продолжением проводящей системы халазы у абрикоса являются хорошо развитые проводящие пучки, собранные в определенных частях верхнего интегумента (табл. 2, рис. 3, табл. 3, рис. 2, табл. 4, рис. 3).

При развитии семечки абрикоса заметные изменения происходят с клетками эпидермиса, окружающего наружный интегумент, который является продолжением эпидермиса плаценты. Они вытянутые и представляют собою слой клеток, отличающихся по форме и размерам от клеток интегумента. Эпидермис, окружающий сверху интегумент, является настоящей покровной частью семечки. Она представляет специали-

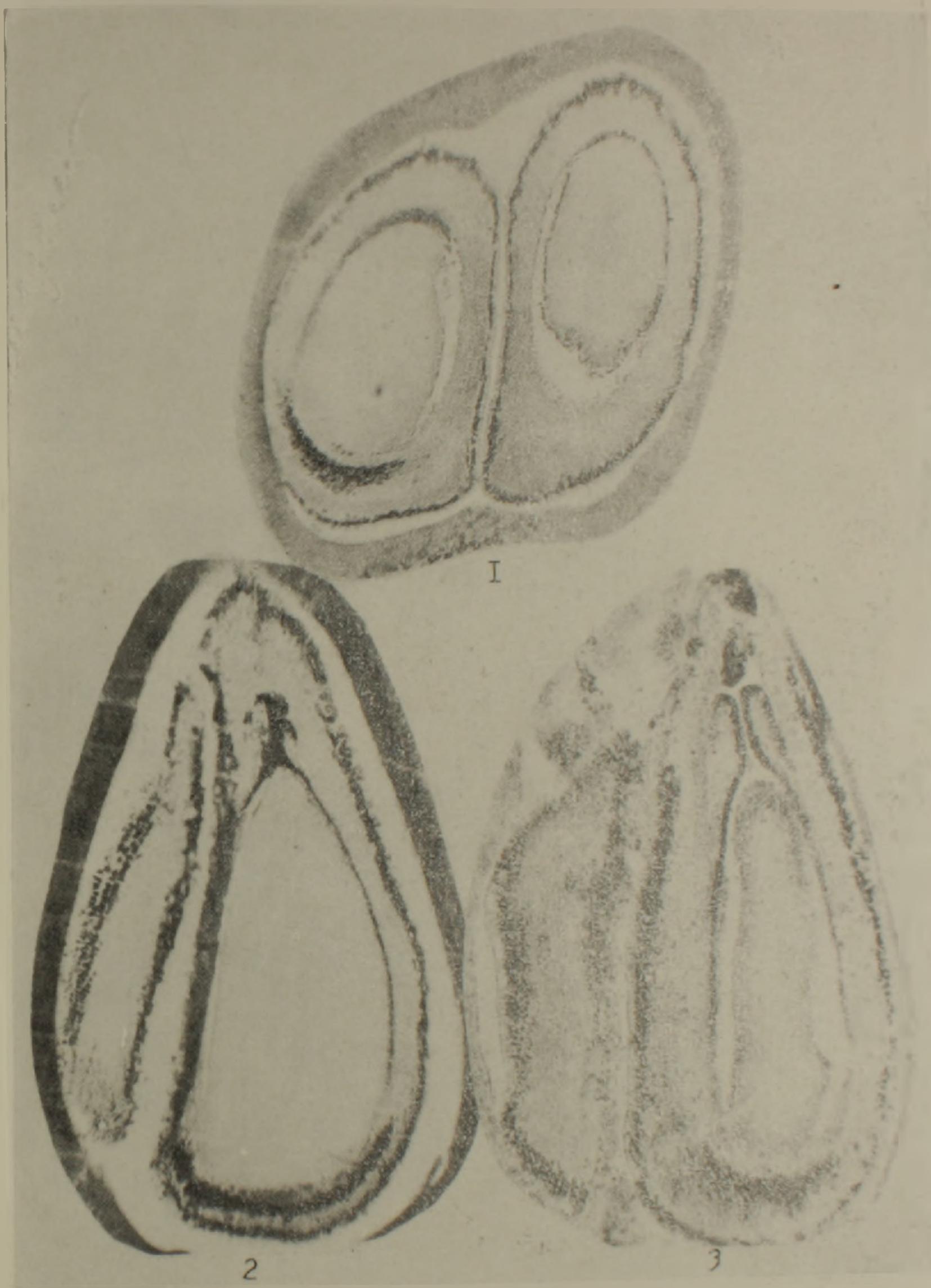


Рис. 1. Завязи сорта Еревани с двумя семепочками (X69). Рис. 2 Завязь сорта Хосровени с одной полноценной семепочкой (X69). Рис 3. Завязь сорта Нахиджевани, где одна семепочка неполноценная, а у другой интегументы отошли от нуцеллуса. Видна группа темноокрашенных телец в халазальной части семепочки, вокруг внутренней стороны микропиле и на паружном интегументе (X90).



Рис. 1. Завязь сорта Хосровени (Х69). Рис. 2. Семечка сорта Еревани (Х112). Рис. 3. Часть наружного интегумента сорта Еревани с проводящими пучками. Видны различные окрашенные тельца вокруг проводящих пучков, а также крупные тельца на эпидермисе внешнего интегумента (Х400).

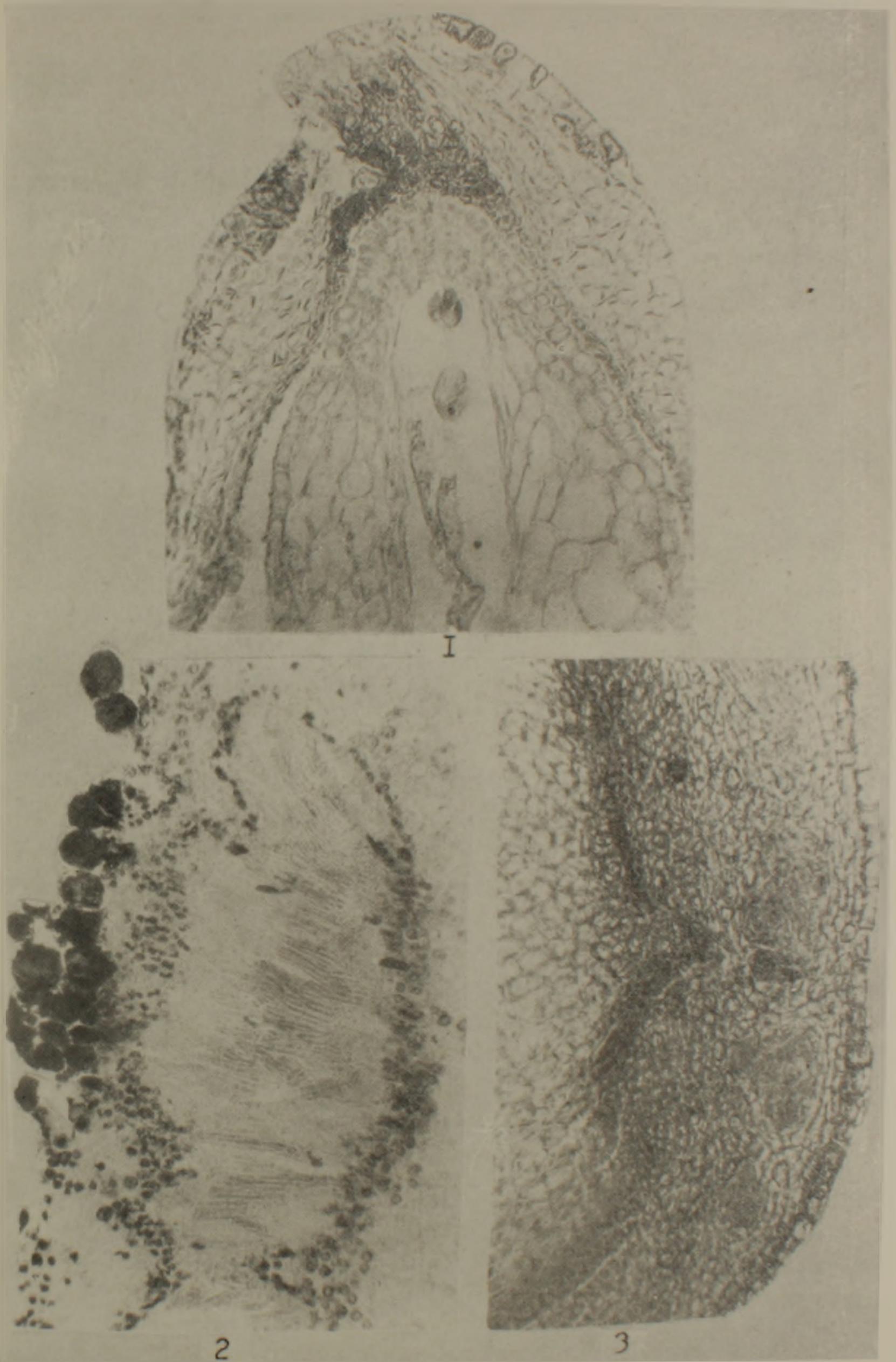


Рис. 1. Часть семпочки сорта Еревани. Видны крупные клетки нуцеллуса, эпидермис нуцеллуса, часть зародышевого мешка с элементами, микропиле, окруженной механического типа клетками ($\times 250$). Рис. 2. Часть наружного интегумента сорта Сатени с проводящими пучками, окруженными различными темноокрашенными тельцами. На наружном эпидермисе наружного интегумента расположены крупные темноокрашенные тельца ($\times 400$). Рис. 3. Часть халазы сорта Еревани ($\times 250$).

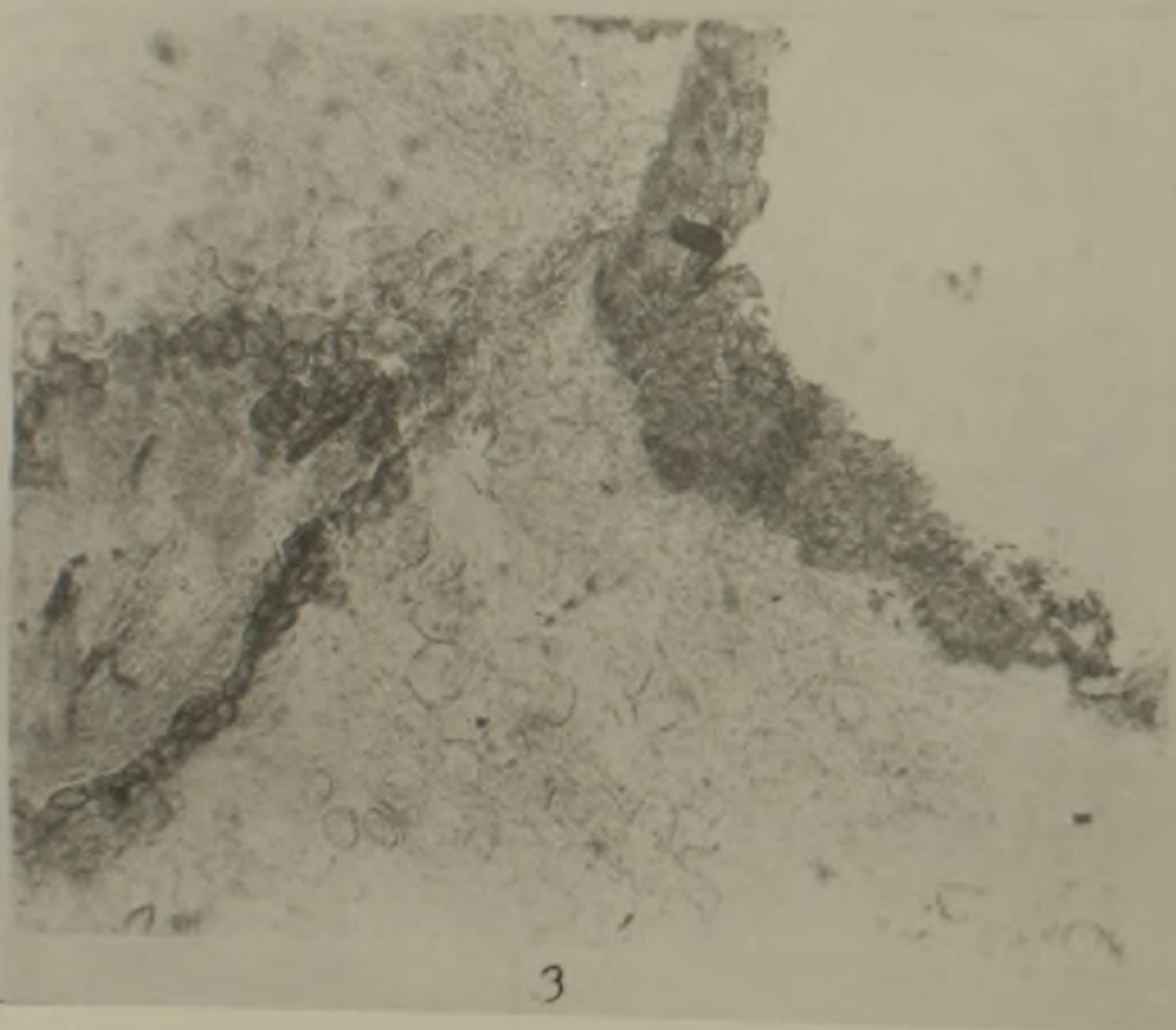


Рис. 1. Стерильная семепочка сорта Хосровени, где с халазальной части интегументы входят в ткань нуцеллуса (X69). Рис 2 Стерильная семепочка сорта Нахиджевани, где развитие интегументов приостанавливается на ранней стадии развития и верхняя часть семепочки бывает голая (X250). Рис. 3. Часть семепочки сорта Сатени, где в интегументе расположены проводящие пучки. Под интегументами развит слой механических клеток (X250).

эпидермисную ткань, выделяющуюся сложностью и разнообразием форм клеток. У абрикоса именно здесь накапливается избыток метаболитов. Обычно эпидермис на поздних стадиях развития семечки покрыт кутикулой, которая образуется вследствие переполнения выделяющихся наружу высококонцентрированных веществ. В наших исследованиях на эпидермисе семечки исследованных сортов абрикоса на разных стадиях развития были расположены крупные тельца, которые при окрашивании железным гематоксилином по Гейденгайну были коричнево-черного цвета (табл. 1, рис. 1—3; табл. 2, рис. 1—3; табл. 3, рис. 2; табл. 4, рис. 1).

У исследуемых сортов абрикоса археспорий одноклеточный и после мегаспорогенеза, как и у других сортов [12], полноценной бывает одна мегаспора, именно халазальная, а остальные, линейно расположенные мегаспоры, постепенно подвергаются лизису и уже к моменту дифференциации элементов зародышевого мешка в верхней части сохраняются лишь их остатки. Мегаспорогенез у сортов абрикоса в условиях Араратской равнины происходит рано весной, во время бутонизации цветочных почек, по типу Polygonum. Зрелые зародышевые мешки нами отмечались к началу цветения. Некоторая часть нуцеллуса в момент мегаспорогенеза подвергается растворению, и уже на различных стадиях мегагаметогенеза обнаруживаются остатки лизированных частей этих клеток вокруг зародышевого мешка.

При аномальном развитии нами отмечен ряд физиологических и морфологических изменений в тканях уже оформившихся семечек, которые имели в дальнейшем значительное влияние на дифференциацию и функции нуцеллярных клеток. Часто, особенно у сорта Сатени, происходило образование женского археспория, начинался мегаспорогенез, и на этой стадии прекращалось развитие.

Мы наблюдали ряд отклонений на стадиях мегаспорогенеза, мегагаметогенеза и образования женского гаметофита. Ранняя женская стерильность у исследуемых нами сортов выражалась в несвоевременном переходе нуцеллярных клеток в следующую стадию развития, а также в отсутствии образования археспориальных клеток. В отдельные годы у 80—95% семечек сортов Хосровени и Нахиджевани отмечено это явление. В ряде случаев отмечалось разрушение этих клеток на самой ранней стадии развития; часто женский гаметофит не образовывался; в отдельных случаях, хотя мегагаметогенез начинался, однако различные изменения приводили к разрушению элементов зародышевого мешка, не происходила их дифференциация и т. д. Еще Кобель в свое время отметил, что у косточковых пород, в отличие от семечковых, когда отмирает зародышевый мешок, наблюдаются совершенно другие явления, тем более, что здесь плоды не образуются партенокарпически [11].

Наши данные показали, что вследствие вышеуказанных отклонений в дифференциации тканей семечек абрикоса в отдельные годы происходит явление ранней женской стерильности, что даже при нормальном массовом цветении завершается опадением завязей.

В наших исследованиях отклонения от нормального развития в отдельных случаях выражались в активном росте и в размножении клеток интегументов с постепенным вхождением их либо с базальной, либо с апикальной части во внутрь нуцеллуса (табл. 4, рис. 1). В других случаях нуцеллярная ткань как бы отходила от интегументов и появлялась в полости. Такие семепочки физиологически бывали неполноценными и фактически являлись стерильными. Завязи, имеющие аномально развитые семепочки, обычно после массового цветения опадали. Иногда интегументы распространялись в различные части нуцеллуса, разделяя его на отдельные участки. Ряд изменений отмечался также и на верхнем слое нуцеллуса, который обычно окружен эпидермисом. Отмечался активный рост клеток и образование многоклеточного слоя и клеток тканевой механического типа, которые окружали нуцеллус и занимали довольно большой участок в семепочке (табл. 4, рис. 3).

В наших исследованиях вариации форм деформации семепочек встречались реже, чем у сортов рода *Cerasus* Juss [19]. Это, видимо, можно объяснить тем, что завязи у абрикоса опадали уже на начальных этапах аномального развития семепочек, чего не происходило у сортов рода *Cerasus* Juss, где в присутствии разнообразных деформированных семепочек в завязях образовывались сморщенные и щуплые семена, формировались мелкие плодики [20]. Опадение таких завязей и плодов происходило гораздо позже или вообще не происходило, и их неполноценность выявлялась во время прорастания семян, являющихся несхожими.

Таким образом, женская стерильность у изучаемых нами сортов абрикоса в условиях Араратской равнины АрмССР выявляется не только в нарушениях или отклонениях в формировании женского гаметофита, она обнаруживается гораздо раньше. Формируются неполноценные семепочки на ранних стадиях развития, что имеет отрицательные последствия. Частота отмеченных явлений в различные годы варьирует и, возможно, имеет не генетические, а физиологические основы.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 19.VI 1974 г.

Գ. Պ. ՉՈՒԱԽՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ

ARMENIACA VULGARIS LAM-ի ԻՔԱԿԱՆ ՎԱՂ ՍՏԵՐԻԼՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ
ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՈՇ ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ ՀԱՐԹԱՎԱՅՐԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ս. մ. փ. ո. փ. ո. Վ

Ուսումնասիրությունները կատարվել են 1962—72 թթ., ծիրանենու Երևանի, Խոսրովենի, Նախիջևանի և Սաթենի սորտերի վրա: Ուսումնասիրվել է գեներատիվ օրգանների զարգացման բնթացքը և սերմնարողրոջների տարբեր հյուսվածքների գիֆերենցիացիան՝ նորմալ և շեղումների դեպքում: Բաղմամյա ուսումնասիրություններից պարզվեց, որ Արարատյան հարթավայրի պայման-

ներում ծիրանենու սերմնարողությունը զարգացման ընթացքում ենթարկվում են մի շարք բացասաբար ներգործող ազդակների, որոնք հիմնականում շեղում են նրանց դիֆերենցիացիայի պրոցեսը և առաջացնում իգական վաղ ստերիլության երևույթ: Նման շեղումները կապված են ծաղկային բողբոջների սկզբնափորման և զարգացման ընթացքում ջերմաստիճանի տատանումների, ինչպես նաև հանգստի շրջանից դուրս դալուց հետո ցածր ջերմաստիճանի բացասական ներգործության հետ:

Իգական ստերիլության այս ձևը, ըստ երևույթին, ոչ թե գենետիկական բնույթի է, այլ ֆիզիոլոգիական, որի հետևանքով տարբեր տարիների հանդես է դալիս տարբեր հաճախականությամբ և չափով: Մեծ մասամբ նման երևույթի ենթարկվում են ավելի վաղահաս ու բիշ ցրտադիմացկուն սորտերը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аветисян М. А. Тез. докл. VI юбил. конф. мол. научн. сотр. и асп. Ереван, 1970.
2. Агулян С. Л. Сб. докл. III межд. симп. по абрикосам и их выращиванию, Чехословакия, 1966.
3. Амбарцумян М. А. Изв. АН АрмССР (биол. и с/х науки), 8, 5, 1955.
4. Амирджанян А. И. и Сантросян Р. М. Изв. АН АрмССР (биол. науки), 17, 10, 1964.
5. Аракелян Г. Е. Уч. зап. ЕГУ, 97, 1965.
6. Березенко Н. П. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 8, 1963.
7. Беспечальная В. В. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 9, 1967.
8. Елманов С. И. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 29, 1959.
9. Елманов С. И., Яблонский Е. А., Шолохов А. М., Судакевич Ю. Е. Сб. научн. тр. Никитск. гос. бот. сада, 38, 1964.
10. Ионова М. А. Докл. ВАСХНИЛ, 12, 1958.
11. Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе, 1957.
12. Радионенко А. Я. Укр. бот. журн., 20, 6, 1963.
13. Радионенко А. Я. Автореф. канд. дисс., 1964.
14. Радионенко А. Я., Березенко Н. П. Укр. бот. журн., 23, 3, 1966.
15. Тупицин Д. И. Тр. плодово-ягодного ин-та им. Шредера, 21, 1956.
16. Усков А. И. Тез. научн. конф. по вопросам морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных пород. Уфа, 1959.
17. Шолохов А. М. Сб. Морфогенез растений, 2, 1961.
18. Шолохов А. М. Сб. селекции плодовых и ягодных культур. М., 1961.
19. Чолахян Д. П., Агаджанян Э. А., Самвелян Г. Е. Биологический журнал Армении, 25, 11, 1972.
20. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Самвелян Г. Е. Биологический журнал Армении, 27, 9, 1974.
21. Brown D. S. Plant Physiol, 2, 32, 1957.
22. Eaton G. W., Samont A. M. Cv Constant "Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.", 86, 95—101, 1965.