

О ПОЗДНЕЙ ЖЕНСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ У
CERASUS AVIUM MOENCH

Д. П. ЧОЛАХЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН, А. И. БАХШИНЯН

Обсуждается эндоспермогенез и эмбриогенез в норме и патологии. Приводятся данные о поздней женской стерильности сортов черешни Дрогана желтая и Приусадебная в условиях Араратской равнины. Предполагается, что нарушения нормы развития связаны с онтогенетическими свойствами данного рода и приспособлением к быстрому формированию и созреванию плодов у раннесозревающих сортов, у которых семяобразование, независимо от ряда отклонений, является в основном толчком к плодообразованию.

Ключевые слова: черешня, эндоспермогенез, эмбриогенез, стерильность.

Селекционному и агробиологическому изучению черешни в Армянской ССР посвящены многочисленные обстоятельные исследования [1—6]. Однако вопросы, связанные с отклонениями в период эмбриогенеза и образования семян у этой культуры, в цитоэмбриологическом аспекте освещены недостаточно, хотя и представляют несомненный интерес.

Имеется ряд исследований, посвященных изучению неполноценных семян раннеспелых сортов [15, 16] и черешне-вишневых гибридов [12], а также воспитанию и получению из них хороших сеянцев [7—10].

Тукей в первых своих работах [15] писал, что образование нежизнеспособных семян не является генетическим признаком, а зависит от условий питания, вызывающих нарушения во время развития семени и околоплодника. В более поздней работе [16] он отмечает, что у abortивных зародышей при остановке развития и их разложении большое значение имеют те факторы, которые влияют на развитие околоплодника. Он приходит к заключению, что у сортов, созревающих сравнительно раньше, питательных веществ для сохранения семян в жизнеспособном состоянии как в плодах на материнском растении, так и позже, в период хранения, недостаточно.

По Здруйковской-Рихтер [7—10], у ранних сортов черешни Красная майская и Ранняя рынка к моменту окончательного созревания плода семя отмирает, зародыш к этому времени наполняет половину или несколько большую часть косточки, при этом отмирание семени начинается с эндосперма. Установлено, что у розовых плодов, хотя эндосперм и нуцеллус в семенах отмирают, зародыш остается жизне-

способным. В красных же, полностью созревших плодах большая часть семян вместе с зародышами отмирает. Созданные А. И. Здруйковской-Рихтер искусственные питательные условия стимулируют прорастание семян, но не способствуют эмбриональному росту [8].

Аналогичные явления наблюдаются также и у вишне-черешневых гибридов [12].

Ранее [14] нами были приведены данные, показывающие мегаспорогенез, формирование женского гаметофита и его нарушения у этой культуры. Были отмечены некоторые отклонения, происходящие в процессе оплодотворения и приводящие к женской стерильности и опадению многочисленных цветков на сравнительно ранних стадиях их развития.

Целью данной работы являлось исследование отклонений на различных стадиях эмбриогенеза и эндоспермогенеза и выявление причин женской стерильности.

Материал и методика. Исследования проводились в 1970—1978 гг. в условиях нижнего пояса предгорной зоны Армянской ССР. Цветки сортов вида *Cerasus avium* Moench Дрогала желтая и Приусадебная после опыления на различных стадиях эмбриогенеза и эндоспермогенеза фиксировались на Паракарской базе НИИ ВВиП Армянской ССР и на биостанции ЕГУ. Цитозембриологическая часть работы была проведена на кафедре генетики и цитологии ЕГУ. Фиксация завязей на различных стадиях развития проводилась в растворах Навашина и Бродского. Материал обрабатывался по общепринятой цитологической методике. Срезы имели толщину 16—20 мк и окрашивались железным гематоксилином по Гейденгау. Микрофотографии сделаны на микроскопе МБИ-6.

Результаты и обсуждение. После оплодотворения при нормальном развитии зиготы у черешни проходит определенный период созревания. Оплодотворенное центральное ядро или полярные ядра сразу же переходят к активному делению. Ядра с крупными ядрышками поначалу располагаются под стенками зародышевого мешка, некоторое время оставаясь на ядерной стадии развития (табл. 1, рис. 1). Одновременно происходит образование предзародыша, увеличение его клеток и превращение в недифференцированное шаровидное тело. Именно в это время в ядрах эндосперма, благодаря присутствию в них многочисленных ядрышек, происходит активное формирование рибосом. Одновременно хорошо развитый ядерный аппарат клеток эндосперма способствует транскрипции различных РНК и трансляции, что обуславливает синтез необходимых структурных белков. Их накопление и в дальнейшем использовании является основным условием нормальной дифференциации частей зародыша.

Переход в клеточную стадию эндосперма у черешни происходит гораздо позже, иногда через 36—60 ч, когда зародышевый мешок почти заполнен ядерным эндоспермом. К этому времени у шаровидного многоклеточного зародыша начинается дифференциация: образуется сердцевидный зародыш за счет закладки тканей меристематических бугорков будущих семядолей (табл. 1, рис. 2). В нижней части его к этому времени эндосперм занимает 2/3 зародышевого мешка, имеет крупные

паренхиматические клетки. И хотя количество этих клеток постепенно увеличивается, и они занимают все большее место в зародышевом мешке за счет растворения нуцеллярных клеток, однако одновременно происходит и их лизис, особенно тех клеток, которые находятся непосредственно вокруг и окружают все увеличивающиеся части зародыша. Таким образом, одновременно протекает ряд взаимосвязанных и синхронных процессов: рост предзародыша и его постепенная дифференциация; образование семядолей (табл. 1, рис. 2, 3); превращение нуцеллярного эндосперма в целлулярный, увеличение эндоспермальной ткани за счет активного деления ее клеток; растворение клеток нуцеллуса под влиянием растущей ткани эндосперма.

Начальные стадии эмбриогенеза у черешни обычно определяют дальнейший ход и состояние последующих стадий. Видимо, нарушение процесса формирования зародыша и его дифференциации не случайное явление. Можно предположить, что судьба будущего семени predetermined в первичных эмбриональных клетках, начиная с зиготы или, более того, с тех половых клеток, которые, соединяясь, образуют будущий зародыш. Естественно, во время созревания зиготы протекает ряд сложных процессов, связанных с синтезом и накоплением структурных белков, без которых предзародыш после некоторого роста не может нормально дифференцироваться. Часто быстрый рост зародыша еще не определяет его будущее состояние: полноценность или неполноценность. Определенное время клетки предзародыша растут за счет увеличения и активного деления, и в какой-то момент этот процесс приостанавливается, не имея возможности формировать разнофункциональные ткани и части зародышевых органов. В тех случаях, когда по различным причинам эндосперм не развивается или его развитие протекает с нарушениями, нарушается также комплекс всех важнейших процессов, что соответственно отрицательно влияет на дальнейшее развитие и дифференциацию частей зародыша.

Нормально развитый предзародыш черешни, дифференцируясь, постепенно приобретает крупные семядоли, занимающие всю полость нуцеллуса (табл. 2, рис. 1, 2; табл. 3, рис. 1), растворяя и используя запасные вещества эндосперма. Нуцеллус в такой семяпочке почти полностью разрушен. В верхней части зародышевого мешка отмечается образование новой ткани—перисперма, имеющего запасные питательные вещества (табл. 2, рис. 1, 2).

Особое значение имеет дифференциация прокамбиальной ткани, частей будущего корня и корневого чехлика. Клетки семядолей крупные, с большим количеством запасных веществ (табл. 2, рис. 1, 2; табл. 3, рис. 1, 2). В отдельных случаях, хотя зародыш черешни активно растет, занимая всю полость семяпочки, однако дифференциация частей, образование семядолей, корня и т. д. не происходит. Отмечаются явления и другого порядка: образование неполноценных семядолей—крупных, морфологически как будто полноценных, и мелких, составляющих примерно 1/3 величины нормальной семядоли (табл. 3, рис. 2; табл. 4,

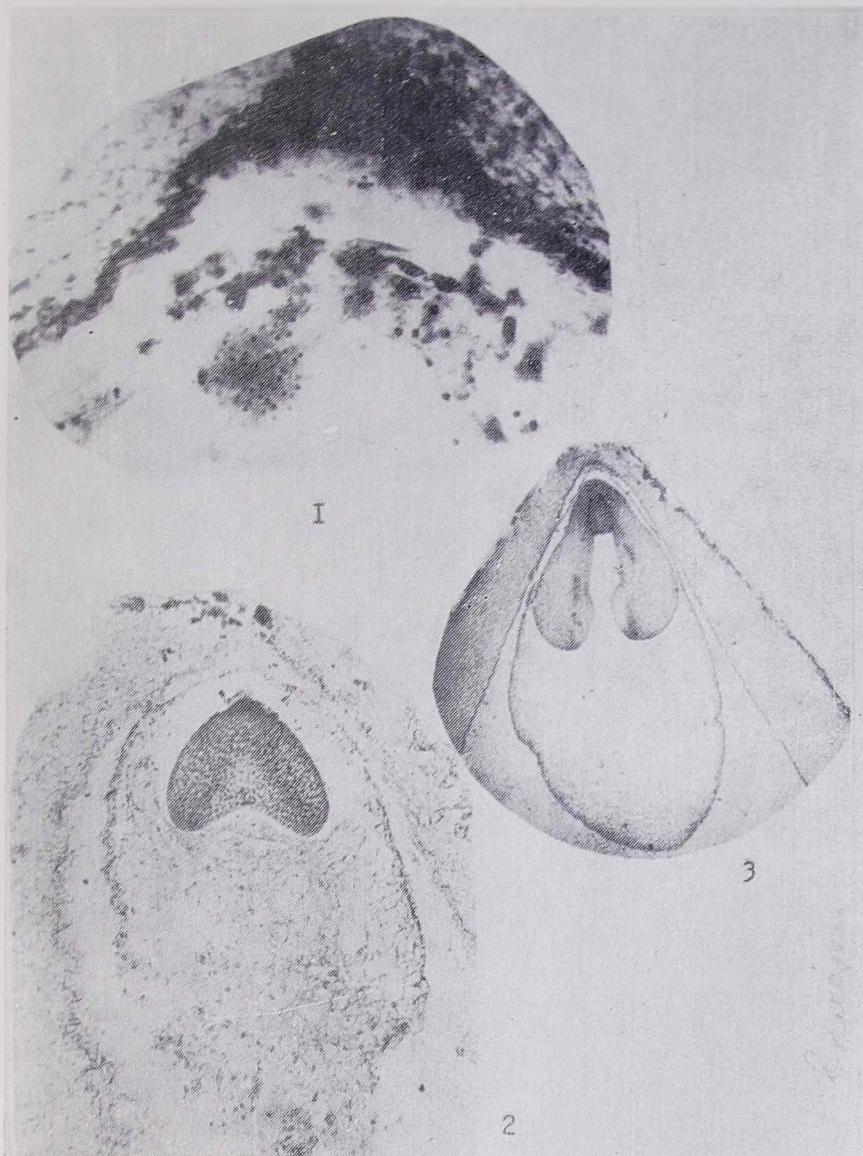


Таблица 1. Различные стадии развития зародыша у сорта Приусадебная.

Рис. 1. В полости зародышевого мешка расположены шаровидный многоклеточный зародыш и немногочисленные ядра эндосперма ($\times 280$). Рис. 2. Сердцевидный зародыш расположен в разрушенных слоях клеток эндосперма, занимающего основное место в нуцеллусе ($\times 63$). Рис. 3. Зародыш на стадии дифференциации, с некрупными семядолями, крупными клетками эндосперма и нуцеллуса ($\times 65$).

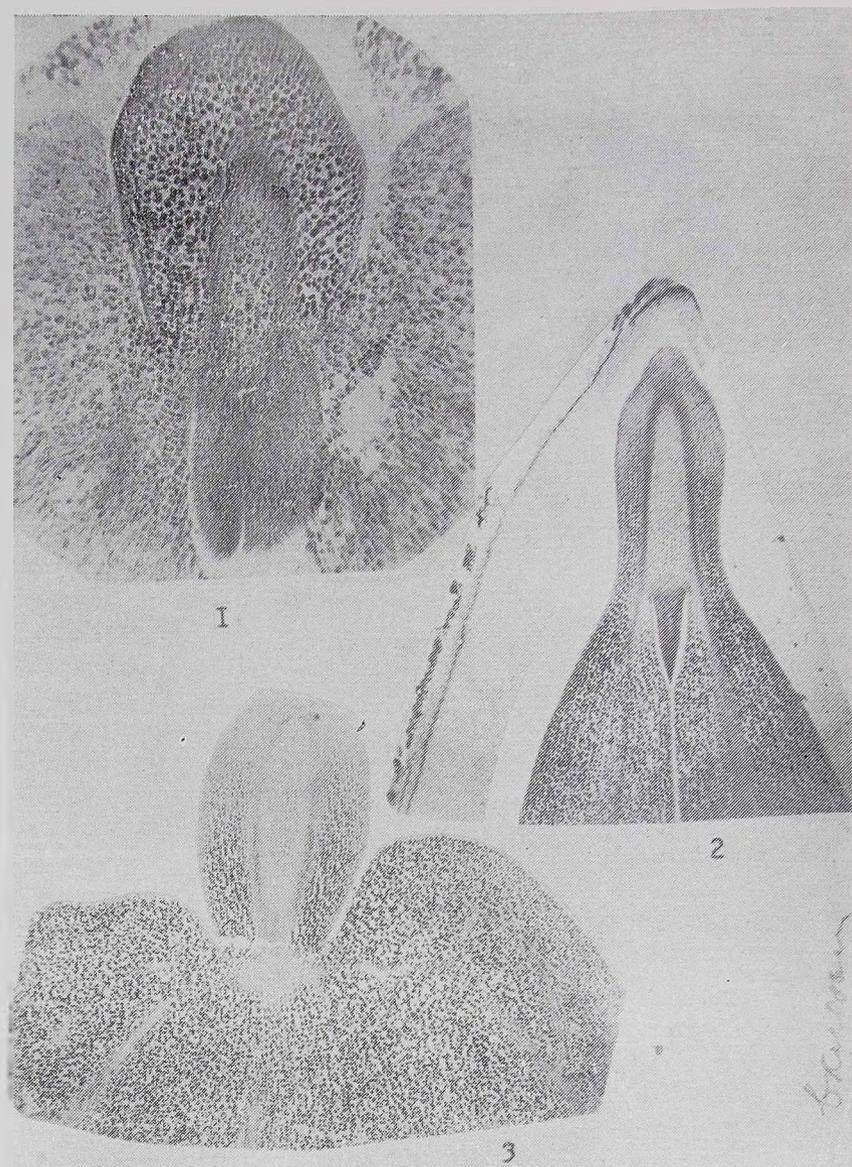


Таблица 2. Различные стадии развития зародыша сорта Дрогана желтая.

Рис. 1. Верхняя часть дифференцированного зародыша с крупными семядолями и корешком, с прокамбиальной тканью и периспермом (X63).

Рис. 2. Верхняя часть дифференцированного зародыша с крупными семядолями, с небольшим слоем эндосперма под интегументами (X35).

Рис. 3. Недифференцированный крупный зародыш с развитой прокамбиальной меристемой (X35).

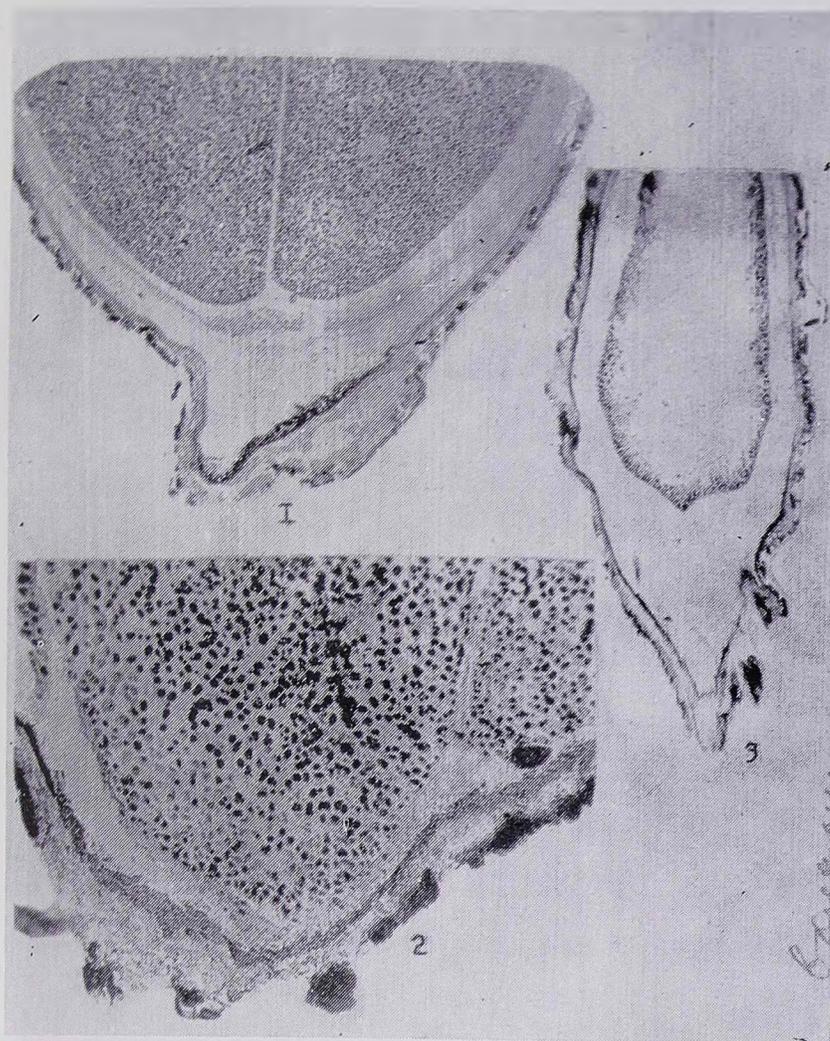


Таблица 3. Нижняя часть зародышевого мешка Дрогана желтая.

Рис. 1. Видны крупные семядоли, слой полуразрушенных клеток эндоспермальной ткани и интегументов, окруженных темноокрашенными тельцами ($\times 35$). Рис. 2. Видны неравномерно развитые семядоли, остатки разрушенных клеток эндосперма и укрупненные клетки эпидермиса нижнего интегумента ($\times 63$). Рис. 3. Нижняя часть семяпочки с педиферен-
 (89X) мәһһәтәре мәһһәтәре

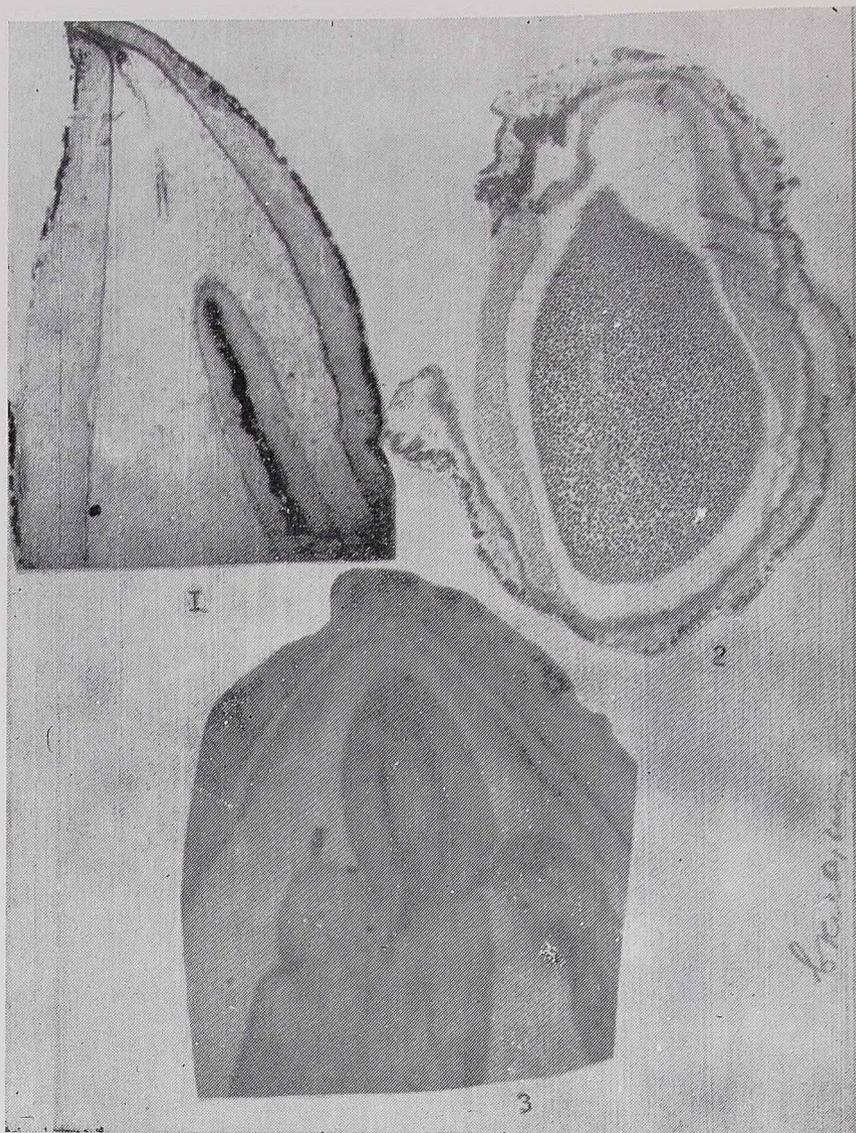


Таблица 4. Различные части стерильной семяпочки сорта Дрогана желтая.

Рис. 1. Развитие предзародыша и эндосперма на начальных стадиях развития. Интегументы с нижней части семяпочки проникли в ткань пучеллуса ($\times 63$). Рис. 2. Недифференцированный полуразрушенный зародыш. Между зародышем и эндоспермом образовалась полость ($\times 35$). Рис. 3. Верхняя часть стерильной семяпочки с неравномерно сформированными семядолями и клетками перисперма ($\times 65$).

рис. 3). Нами отмечен также случай приостановки роста недифференцированного зародыша, у которого, однако, происходило частичное растворение клеток нуцеллуса и даже эндосперма. образовывалась полость между зародышем и интегументами (табл. 3, рис. 3; табл. 4, рис. 2). Хотя семена с такими неполноценными зародышами увеличиваются, и плоды достигают полной технической зрелости, однако они неполноценны, в отдельных случаях биологическая спелость вообще не наступит, и семена таких плодов оказываются нежизнеспособными.

При отклонениях отмечается также образование шаровидного некрупного предзародыша и ядер эндосперма, но одновременно с этим наблюдаются многочисленные случаи проникновения тканей интегументов с халазальной части семяпочки в нуцеллус, часто занимающих большое место и оказывающих тормозящее влияние на дальнейший ход эмбриогенеза. Завязи черешни в таких случаях, хотя и несколько увеличиваются, однако часто опадают. В основном они не формируют плодов, а если и формируют, то они мелкие и почти до конца вегетации не только биологической, но часто и технической зрелости не достигают.

Нарушения нормального процесса эмбриогенеза не ограничиваются лишь опадением завязей. Часто происходит формирование сморщенных, щуплых и нежизнеспособных семян, в которых развитие зародыша останавливается на различных стадиях. Однако даже такое развитие зародыша имеет определенное положительное значение. Так, в данном случае различные стадии эмбриогенеза, даже происходящие с отклонениями, являются как бы стимулом не только к семяобразованию, но и формированию плодов, благодаря чему часть завязей не опадает, растет и, превращаясь в плод, достигает технической зрелости.

Таким образом, нами изучались поздние стадии развития женской половой сферы, когда в зародышевом мешке формируются предзародыш, ядра эндосперма, в дальнейшем происходит постепенная дифференциация предзародыша, и выявлены его отклонения

Наши предыдущие цитологические исследования показали [11], что при проращивании семян с такими неполноценными зародышами отмечаются некоторые патологические явления в митозе и ряд нарушений в хромосомном аппарате меристематических клеток корешков. Это говорит о том, что при женской стерильности *Cerasus avium* Moench, видимо, определенную роль играют не только физиологические, но и генетические факторы.

Как результаты наших исследований, так и литературные данные приводят к мысли, что в эволюционном аспекте отклонения в эмбриогенезе и эндоспермогенезе черешни имеют, по-видимому, также и определенное положительное значение. Фактически хозяйственная ценность таких плодов у раннеспелых сортов черешни не слишком снижена. Кроме того, поскольку плодовые растения в основном являются многолетниками, количество полноценных семян для каждого года не является особой необходимостью. И в какой-то момент, особенно у раннеспелых сортов, когда возникает необходимость мобилизовать все возможности

(питательные вещества, влага) для формирования, роста и достижения технической зрелости плода в женских генеративных органах приостанавливаются или замедляются все остальные процессы, в том числе процессы эндоспермогенеза и эмбриогенеза. Выходит, что одно лишь присутствие зародыша, нормально ли развитого или с определенными нарушениями, является необходимым стимулом для плодообразования, и дерево не особенно страдает от этого. В некотором отношении это явление напоминает беззародышевое развитие плодов у бессемянных сортов винограда.

Наши исследования показывают, что у изученных сортов вида *Cerasus avium* Moench в эмбриологическом аспекте много общего с сортами вида *Cerasus vulgaris* Mill [13], характеризующегося более разнообразными и часто встречающимися нарушениями в эмбриогенезе и эндоспермогенезе, которые приводят к образованию неполноценных, маложизнеспособных семян.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 27.VI 1980 г.

CERASUS AVIUM MOENCH-ի ՌԻՇ ԻԳԱԿԱՆ ՍՏԵՐԻԼՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Գ. Պ. ՉՈՒԱԽՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ, Հ. Ի. ԲԱՆՇԻՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է կեռասենու Դրոպանա ժողտայա և Պրիուսադեբնայա սորտերի էնդոսպերմոգենեզը և էմբրիոգենեզը: Պարզվել է, որ նորմալ պրոցեսի հետ մեկտեղ, ուսումնասիրված ծաղիկների 70—95% -ի վաղ զարգացման ընթացքում իգական ռեպրոդուկտիվ օրգաններում գոյություն ունեցող իգական գամետոֆիտի զարգացման խախտումներից բացի, լինում են նաև էնդոսպերմի և սաղմի զարգացման փուլերի որոշակի խախտումներ: Դրա հետևանքով էնդոսպերմի զարգացումը կանգ է առնում վաղ փուլում: Դանդաղում ու խախտվում է նաև նախասաղմի զարգացումը: Տեղի է ունենում ինտեգումենտների անցում՝ սերմնաբողբոջի մեջ: Նման դեպքերում սերմը դառնում է տձև և ձևափոխված, պտղում գրավու մէ փոքր տղեւ Չնայած դրան պտուղների ձևավորումը, մեծացումը ու հասունացումը շարունակվում է: Դա թույլ է տալիս ենթադրել, որ էվոլյուցիոն առումով վերցված, հավանաբար, այդ պրոցեսը պտղատուների համար դարձել է նորմային չհակասող երեվույթ: Փաստորեն պտղատուների համար սերմաառաջացման պրոցեսը շունենալով այնպիսի մեծ նշանակություն, ինչպես դաշտային կուլտուրաների մոտ է, դարձել է խթանիչ պտուղների ձևավորման համար, որոնք հաճախ օգտագործվում են տեխնիկական հասունացման ժամանակ:

Նման երևույթը հիշեցնում է խաղողի որոշ սորտերի անսերմ պտուղների զարգացման պրոցեսը:

ON THE LATE FEMALE STERILITY OF *CERASUS*
AVIUM MOENCH

D. P. CHOLAKHIAN, G. E. SAMVELIAN, A. I. BAKHSHINIAN

Endospermogenesis and embryogenesis under norm and pathology are discussed. Data concerning late female sterility of Drogana yellow and Priusadebnaja sweet cherry sorts under the conditions of Ararat valley have been presented. It is supposed that the breaches of norm development depend on the genus ontogenetic properties and on adaptation to quick formation and fruit ripening.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетян М. А. Сб. научн. тр. Арм. МСХ, 13, 1963.
2. Айрапетян М. А. Изв. с/х наук МСХ Арм. ССР, 11—12, 1964.
3. Айрапетян М. А. Канд. дисс., Ереван, 1966.
4. Бекетовская А. А. Изв. с/х наук Мян. произ. заг. с/х продуктов Армянской ССР), 2, 1965.
5. Бекетовская А. А. Канд. дисс., Ереван, 1968.
6. Бекетовская А. А. Биолог. ж. Армении, 26, 5, 1969.
7. Здруйковская А. И. Агробиология, 1, 1951.
8. Здруйковская-Рихтер А. И. Бюлл. Главного бот. сада АН СССР, вып. 22, 1955.
9. Здруйковская-Рихтер А. И. Тр. Гос. Никитского бот. сада АН СССР, 29, 1959.
10. Здруйковская-Рихтер А. И. Сб. научн. тр. Гос. Никитского бот. сада, 37, 1964.
11. Самвелян Г. Е., Чолахян Д. П. Тез. докл. III съезда Армянск. об-ва генетиков и селекционероv им. Вавилова Н. И., Ереван, 1976.
12. Спицын И. П. Научн. докл. высшей школы (биол. науки), 4, 1966.
13. Чолахян Д. П., Агаджанян Э. А., Самвелян Г. Е. Биолог. ж. Армении, 25, 11, 1972.
14. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Самвелян Г. Е. Биолог. ж. Армении, 28, 7, 1975.
15. Tukey H. V. Sourth. Hered., 24, 1933.
16. Tukey H. V. Proc. amer. Soc. Hort. sci, 32, 1934.