

ОБ ЭМБРИОГЕНЕЗЕ И ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ГРУШИ В УСЛОВИЯХ АРМССР

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

Ереванский государственный университет, кафедра генетики и цитологии,
Ереванский институт народного хозяйства

Описываются различные периоды образования прелзародыша и зародыша у трех сортов груши. Обсуждаются вопросы эндоспермогенеза. Отмечается ряд отклонений и эмбриогенезе и эндоспермогенезе.

Եկարագրվում են սաղսի և ձեղտույերմի առաջացման տարրեր փուլերը տասնհինգ և երեք տարի մոտ էմբրիոգենեզի հետ սեկսուալ ընկալվում են ձեղտույերմուկենեզի հարցերը: Նշվում են մի շարք շեղումներ էմբրիոգենեզում և ձեղտույերմուկենեզում:

The different periods of formation of proembryo and embryo of three sorts of pear—tree are described. The problems of endospermogenesis are discussed in parallel with embryogenesis. Some deviations in embryogenesis and endospermogenesis are detected.

Груша Pyrus L.—эмбриогенез—предзародыш—эндоспермогенез—полиэмбриония.

В исследованиях, проведенных на груше, отмечен ряд цитозембриологических особенностей данной культуры. Изучены нормальный ход эмбриогенеза [1, 3], явление полиэмбрионии [2] и партенокарпии [9], нарушения эмбриогенеза и эндоспермогенеза, являющиеся следствием неблагоприятных почвенно-климатических условий выращивания деревьев [6—8], а также при межродовых скрещиваниях [5].

Цель работы заключалась в изучении этапов прохождения эмбриогенеза и эндоспермогенеза у трех сортов груши в условиях Араратской равнины АрмССР и выяснении причины нарушений, происходящих при этом.

Материал и методика. Материал был собран на Паракарской базе НИИ ВВФП АрмССР и биостанции ЕГУ в различные периоды эмбриогенеза и эндоспермогенеза в течение 1983—1986 гг. с деревьев груши сортов Бере Арданнон, Малача и Любимица Клаппа, представляющих интерес в отношении создания высокопродуктивных плодовых культур. Обработку фиксированного материала проводили по общепринятой методике цитозембриологических исследований [5].

Результаты и обсуждение. В условиях низменных районов Арм. ССР эмбриогенез у указанных сортов груши начинается через 2—3 суток после формирования зиготы. До эмбриогенеза зародышевый мешок семязачки обычно занимает незначительное место. Но уже вначале эмбриогенеза отмечается разрушение клеток нуцеллуса, окружающих зародышевый мешок, который, наполняясь активно делящимися ядрами эндосперма, увеличивается. Обычно деление центрального ядра происходит непосредственно после его оплодотворения. В нормальных условиях эмбриогенез у груши, по сравнению с эндоспермогенезом,

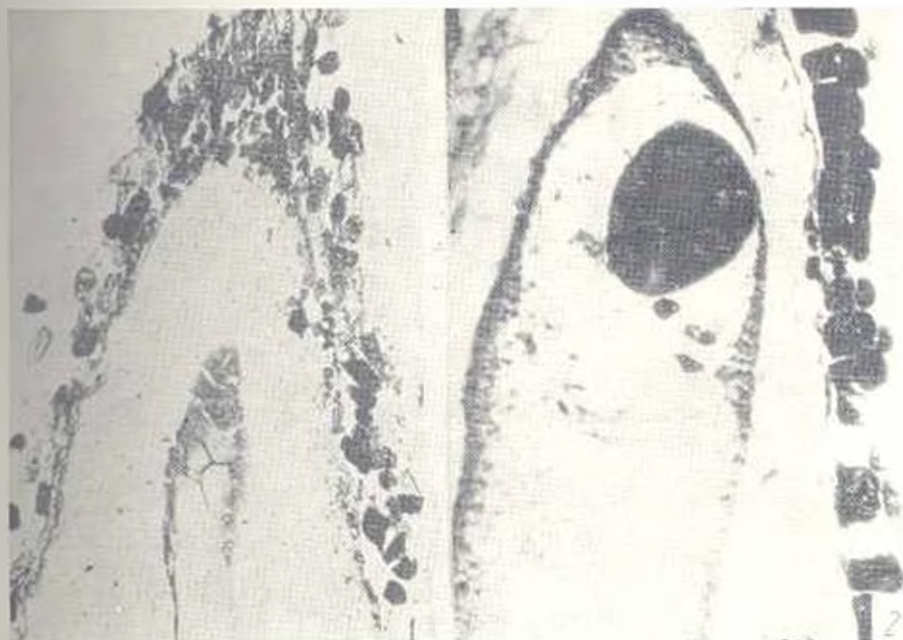


Рис. 1. Некрупный шаровидный предзародыш сорта Бере Ардalion окру-
жен небольшим количеством эндосперма ($\times 90$).

Рис. 2. Крупный шаровидный предзародыш сорта Бере Ардalion, вокруг
которого расположены остатки клеток разрушенного эндосперма. Пу-
селла окружена темнокрашенными телами ($\times 50$).

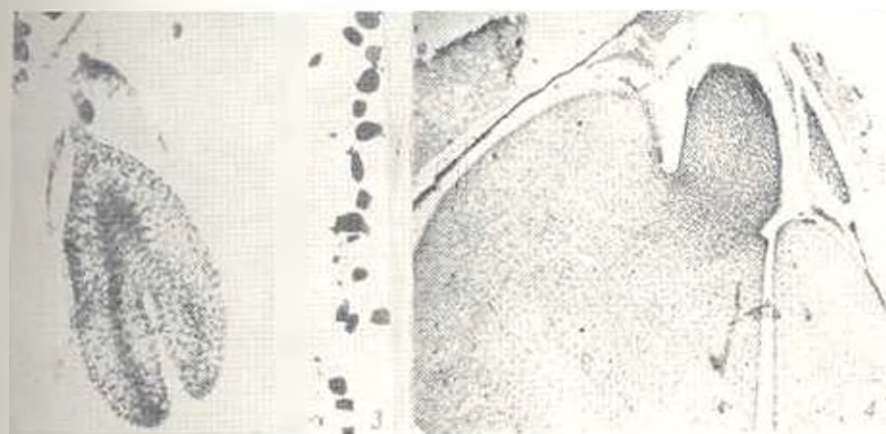


Рис. 3. Сердцевидный зародыш сорта Бере Ардalion ($\times 10$).

Рис. 4. Крупный дифференцированный зародыш сорта Любимца Казань
с неравноценными семядолями. Виден хвостик участка перисперма ($\times 40$).

несколько задерживается. После деления зиготы в зародышевом мешке одновременно протекают два процесса—образование двух, четырех и т. д. клеток шаровидного предзародыша, сопровождающееся активным формированием ядер эндосперма. Первые сформированные ядра эндосперма располагаются около стенок зародышевого мешка, а при образовании шаровидного предзародыша—также и в верхней его части, причем отмечается их скопление вокруг недифференцированного предзародыша (табл., рис. 1). Ядра эндосперма довольно крупные и после перехода эндосперма в клеточную стадию имеют 2—5 активных ядрышка.

Эмбриогенез груши специфичен тем, что и период протекания этого процесса происходит не только формирование предзародыша, а затем зародыша, но и те необходимые изменения в клетках покровных слоев семяпочки, которые формируют спермодерму. Этот процесс сопровождается определенными процессами, происходящими в клетках интегументов. В эпидермальных клетках наружного интегумента формируются многочисленные образования разной формы. Под интегументами и непосредственно на эпидермисе нуцеллуса отмечается накопление темноокрашенных телец. Для данного рода характерно также удлинение клеток эпидермиса наружного интегумента. В период эмбриогенеза отмечается наличие хорошо развитой проводящей ткани как в наружном интегументе, так и при дифференциации клеток крупного зародыша.

У представителей рода *Pyrus*, семена которых считаются безэндоспермными, уже после формирования крупного шаровидного зародыша, в период его дифференциации начинается новый процесс—растворение клеток эндосперма вокруг него (табл., рис. 2). Вследствие этого остатки растворенных клеток и ядер эндосперма накапливаются вокруг зародыша. Происходит превращение шаровидного предзародыша в сердцевидное тело (табл., рис. 3) и постепенное образование семядолей (табл., рис. 4). Фактически в одном и том же зародышевом мешке одновременно протекает тройной взаимосвязанный процесс: с одной стороны, увеличивается количество клеток эндосперма, и растущая эндоспермальная ткань занимает основное место в укрупняющемся зародышевом мешке; с другой стороны, интенсивное растворение нуцеллярных клеток приводит к увеличению количества клеток ткани эндосперма и, наконец, происходит растворение клеток эндосперма, окружающих зародыш.

Если у шаровидного предзародыша груши подвешок недостаточно четко выражен, то у сердцевидного зародыша он уже хорошо развит (табл., рис. 3). Во время эмбриогенеза в семяпочке вместо растворяющихся клеток нуцеллуса появляется новое образование—перисперм, который формируется за счет оставшихся нуцеллярных клеток и содержит запасные вещества (табл., рис. 4).

У изученных сортов груш в эмбриогенезе также отмечен ряд нарушений, причиной которых являются процессы, происходящие в ранние периоды развития зародышевого мешка. Это одно из проявлений женской стерильности, приводящей иногда к образованию неполноценных

семян, что отрицательно сказывается на плодообразовании и вызывает осыпание большого количества завязей.

Об этих явлениях в литературе имеется ряд данных. Так, цветки Бере Арданпон малочувствительны к холоду и весьма успешно оплодотворяются, но впоследствии большая масса завязей осыпается, это происходит тем интенсивнее и чаще, чем тучнее и сырее почва [6]. Явление осыпания завязей у Бере Арданпон связывают также с неблагоприятной весной и молодостью деревьев. Основной причиной является засуха, так как деревья не могут удержать большое количество плодов без обильного полива во время цветения.

Исходя из данных цитозембриологического исследования эмбриогенеза и эндоспермогенеза сортов груш, мы считаем, что возможной причиной осыпания завязей является неполноценность зиготы, связанная с экологическими условиями данного года и проявляющаяся у разных сортов с различной интенсивностью. Вероятно, вследствие генетической неполноценности зиготы в ней накапливается необходимое количество информации, за счет которой фактически происходит специфическая для представителей каждого рода и вида дифференциация частей предзародыша в нормально развитый зародыш. Процесс этот в какой-то момент развития нарушается, затем замедляется и даже приостанавливается. Результатом являются различные типы нарушений. Так, сравнительно часто у представителей изученных нами сортов груши нарушение в эмбриогенезе выражается в активном развитии эндосперма и слабом развитии зиготы и зародыша. Причем часто эндосперм, развиваясь, превращается в мощную клеточную ткань, а зародыш остается в предзародышеском состоянии. Казалось бы, хорошо развитый эндосперм, имеющий все необходимые запасные вещества, должен благоприятно влиять и на основной процесс эмбриогенеза — дифференциацию тканей. Однако наблюдается другая картина: запасные вещества эндосперма не используются клетками недоразвитого предзародыша. В таком случае семена не имеют полноценного зародыша и его место занимает эндосперм, возможности которого в образовании нового поколения весьма ограничены. В отдельных случаях эмбриогенез вследствие недоразвития и даже разрушения элементов яйцевого аппарата приостанавливается на ранних стадиях. Возможно, при этом не происходит оплодотворения, и эндоспермальная ткань образуется без активного вмешательства мужской половой клетки. Не исключено также, что эндоспермальная ткань может образоваться путем тройного слияния полярных ядер и спермия, в то время как основной процесс данного зародышевого мешка — слияние яйцеклетки со спермием из-за неполноценности яйцеклетки или родственно не близкого спермия — не происходит.

Здесь имеет место явление партеногенеза, и развитие зиготы приостанавливается на начальных стадиях развития предзародыша. Отмечаются также зародышевые мешки с шаровидными предзародышами, интегументы которых занимают центральное место в семяпочке. Дальнейшей дифференциации зародыша не происходит, и он постепенно разрушается. Были отмечены также случаи, когда зародыш активно раз-

вивался, а клетки эндосперма не образовывались. В этом случае, по-видимому, происходит аномальное развитие полярных ядер и тройное слияние нарушается.

Отставание в развитии предзародыша и эндосперма отмечалось также при межсортных скрещиваниях [6], что, по мнению исследователей, связано с запаздыванием процесса оплодотворения. По данным Гревцовой [1], полиэмбриония у груши в отдельных случаях доходила до 20—30%, а у 10% семян встречалась нуцеллярная эмбриония. Однако мы не можем считать это распространенным явлением, ибо только у сорта Любимица Клаппа отмечалось наличие в зародышевом мешке двух неравноценных зародышей, причем на стадии недифференцированных шаровидных предзародышей. По их расположению можно судить о происхождении дополнительного предзародыша от второй синергиды [1]. У сорта Бере Арданпон мы наблюдали явление перемещения зародыша с микрополярной части зародышевого мешка в боковую часть.

Таким образом, в условиях Араратской равнины у исследованных сортов груши развитие зародыша и семени не всегда происходит нормально. Отмечается ряд нарушений, приводящих к явлениям поздней женской стерильности репродуктивных органов, что присуще не только представителям рода *Pyrus*, но и некоторым другим родам семейства *Rosaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гревцова Н. А. Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М., 1968.
2. Гревцова Н. А. Вестн. МГУ. 2, 1971.
3. Киймикан Н. В., Крылова В. В. Атлас по эмбриологии плодовых (семечковых) культур. Кишинев, 1981.
4. Курсаков Г. А., Иноземцев В. А. Гр. ЦГЛ им. Мичурина, 13, 1973.
5. Паушева В. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974.
6. Смирненко Л. П. Помология. Киев, 11, 1962.
7. Чолахян Д. П. Мат-лы Всесоюз. симп. посвящ. 75-летию открытия С. Г. Навашина двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. М., 1973.
8. Чолахян Д. П., Самвелян Г. Е. Тез. VI Всесоюз. симп. по эмбриологии растений. Киев, 1978.
9. Gle G. F., Martin G. S., Griggs N. H. J. Am. Soc. Hortic. Sc., 97, 6, 731—735, 1972.

Поступило 10.1 1988 г.