

М. П. СОЛНЦЕВА, Л. И. ВОРСОВИНА

СЕМИГАМИЯ У *ZEPHYRANCHES CARINATA* HERB.

(Представлено академиком Е. М. Лавренко 28 XII 1971)

Открытие Батталней явления семигамии у рудбекии ⁽¹⁾ поставило этот род семейства сложноцветных в особое положение. Но уже в 1947 г. Батталия ⁽²⁾ высказал предположение о возможности наличия семигамии в роде зефирантес (семейство амариллисовых). Основанием для этого ему послужило исследование Пейс ⁽³⁾, которая установила, что у *Zephyranthes texana* спермий, проникающий в яйцеклетку, никогда не сливается с ее ядром и дегенерирует во время первого деления ядра яйцеклетки. Пейс определила это явление как апогамию (по современной терминологии ⁽⁴⁻⁷⁾ — псевдогамию). Однако внимательное рассмотрение рисунков Пейс дает основание предположить наличие у этого растения семигамии — явления, при котором мужское ядро проникает в яйцеклетку, но не сливается с ее ядром и делится независимо ⁽⁸⁾, в результате клетки зародыша содержат женские и мужские ядра.

Косе ⁽⁸⁾, следуя эмбриологию близкого к *Zephyranthes* рода *Cooperia*, обнаружил у *S. pedunculata* семигамию. Он показал, что у этого вида ядро спермия в яйцеклетке не погибает, а делится независимо от ее ядра.

Замечание Батталии и работа Косе побудили нас вернуться к более подробному изучению процесса оплодотворения и раннего эмбриогенеза рода зефирантес. Наше исследование проведено на *Zephyranthes macrosiphon*, который нормально цветет и плодоносит в условиях оранжерей Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Зрелый зародышевый мешок *Zephyranthes macrosiphon* — довольно больших размеров и содержит крупные, хорошо дифференцированные элементы (рис. 1, 1). Все элементы яйцевого аппарата нормально ориентированы. В базальной части синергид имеется хорошо выраженный нитчатый аппарат. Синергиды короткие, их апикальные концы доходят до половины яйцеклетки. Яйцеклетка несколько крупнее синергид и вдаётся глубоко в зародышевый мешок. Полярные ядра в зрелом зародышевом мешке располагаются в большинстве случаев в халазальной его части, вблизи антипод, и перед оплодотворением находятся в тесном контакте. Антипод содержится три, позднее иногда наблюдается увеличение их числа. Каждая из антипод содержит по одному ядру; в отличие от ядер других клеток зародышевого мешка, они очень сильно хроматизованы и дают наиболее интенсивную реакцию Фельгена. Антиподы сохраняются долгое время после оплодотворения, иногда их можно наблюдать при наличии 8—10-клеточного зародыша

Пыльца у *Z. macrosiphon* фертильная. Пыльцевые зерна двуклеточные (рис. 1, 2). На искусственной среде они прорастают через 1,5—2 часа после посева (рис. 1, 3). Деление генеративной клетки с образованием спермиев происходит в пыльцевой трубке (рис. 1, 4).

Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, которая при этом разрушается, и изливает в нее свое содержимое. Вторая синергида обычно остается неразрушенной. В допнувшей синергиде хорошо видны остатки вегетативного ядра пыльцевой трубки и

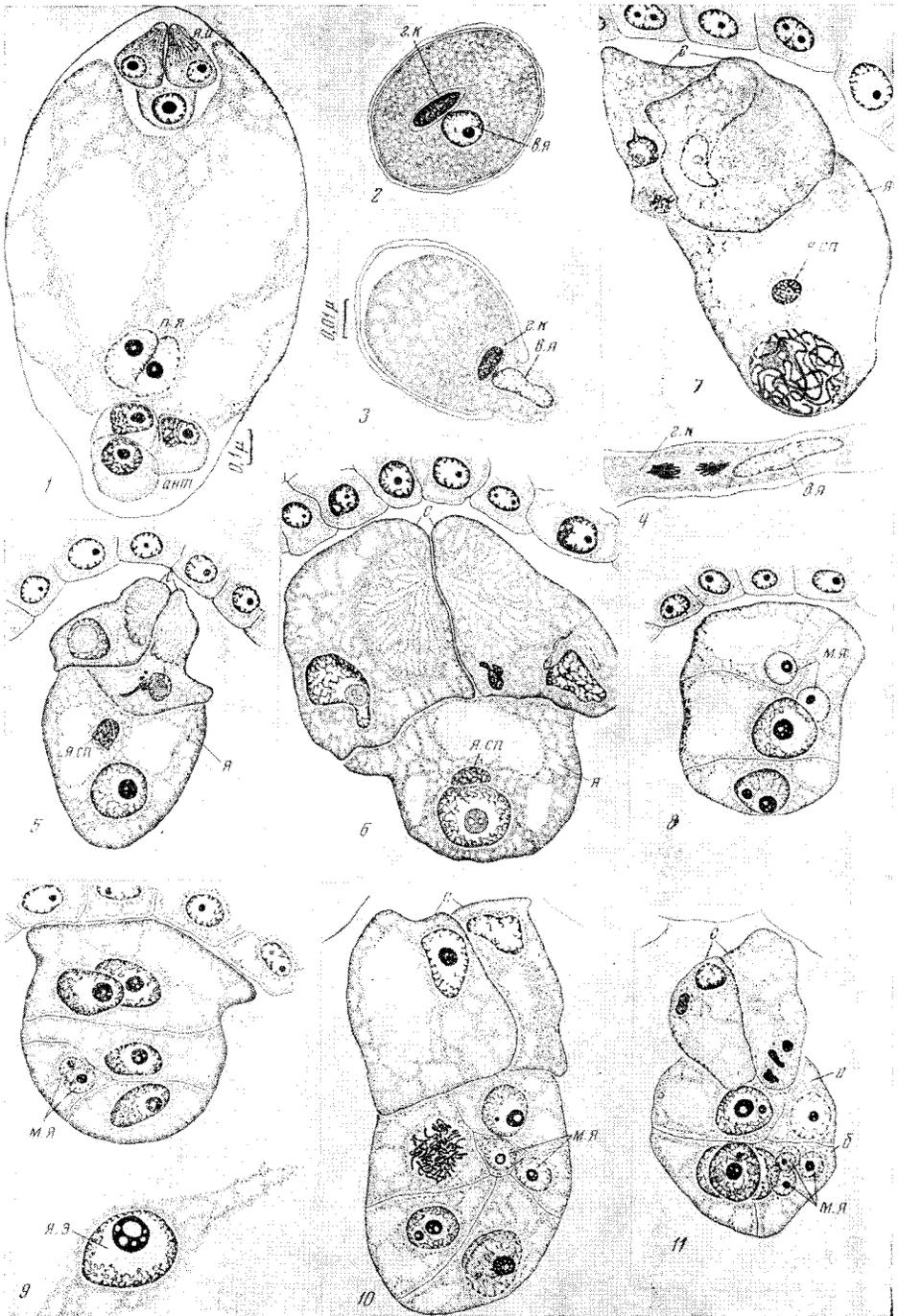


Рис. 1. 1 — зрелый зародышевый мешок *Zephyranthes macrosiphon*; 2 — зрелое пыльцевое зерно; 3 — прорастающее пыльцевое зерно; 4 — анафаза деления генеративной клетки в пыльцевой трубке; 5—7 — яйцевой аппарат: 5 — в центральной части яйцеклетки еще не округлившийся спермий, в разрушенной синергиде остатки элементов пыльцевой трубки и дегенерирующее ядро синергиды, 6 — спермий находится рядом с ядром яйцеклетки, но не контактирует с ним, 7 — в округлом спермии видно маленькое ядрышко, ядро яйцеклетки в профазе; 8 — четырехклеточный проэмбрио; 9 — шестиклеточный проэмбрио, две клетки с мелкими ядрами находятся в латеральной части проэмбрио; 10 — предзародыш в более продвинутой стадии, хорошо различима перегородка между мелкими ядрами — производными спермия; одно из ядер зародыша находится в метафазе деления; 11 — проэмбрио, у которого одно из ядер — производных спермия — не поделилось (а); в другой клетке четыре мелких ядра (б), образовавшихся в результате второго деления ядра спермия. я. а — яйцевой аппарат, с — синергида, ант — антиподы, п. я — полярные ядра, я. э — ядро эндосперма, в. я — вегетативное ядро пыльцевого зерна, г. х — генеративная клетка, я. сп — ядро спермия, м. я — ядра — производные спермия. Масштаб: для 1 0,1 м, остальные 0,01 м.

дегенерирующее ядро синергиды, дающие очень яркую реакцию Фельгена (рис. 1, 5). Один из спермиев, внесенных в зародышевый мешок, направляется к полярным ядрам, все еще не слившимся друг с другом. Деление первичного ядра эндосперма происходит несколько раньше, чем деление ядра яйцеклетки.

В яйцеклетку спермий проникает приблизительно через 24 часа после опыления. Вначале он почти всегда наблюдается в центральной части яйцеклетки (рис. 1, 5), затем спермий приближается к ее ядру и оказывается с ним почти в контакте. При особенно близком их расположении ядра спермия и яйцеклетки несколько уплощаются, и наблюдается даже инвагинация ядерных мембран. Однако объединения ядер не происходит (рис. 1, 6), и позднее ядро спермия обнаруживается уже на некотором расстоянии от ядра яйцеклетки; в это время оно уже имеет совершенно округлую форму. В ядре спермия очень хорошо различается сетчатая структура, а иногда даже и мелкое ядрышко (рис. 1, 7). Это говорит о завершении ядром спермия митотического цикла, оно становится интерфазным метаболическим ядром.

В дальнейшем ядро спермия и ядро яйцеклетки самостоятельно приступают к делению. Первым делится ядро яйцеклетки (рис. 1, 7), образуя два крупных ядра, между которыми закладывается клеточная перегородка (рис. 1, 8). Затем делится ядро спермия и возникают также два ядра, но значительно меньшие по величине. Эти ядра хорошо отличаются от ядер материнского происхождения, они имеют очень правильную округлую форму, одно мелкое ядрышко, очень тонкую хроматиновую сеть и оказываются почти полностью фельгенотрицательными. Между этими ядрами закладывается клеточная стенка (рис. 1, 8). Одновременно с этим возникают клеточные перегородки и между ядрами мужского и женского происхождения (рис. 1, 9, 10).

Дальнейшее развитие проэмбрио сопровождается усиленным делением клеток, содержащих ядра материнского происхождения. Производные ядра спермия также могут делиться, но очень часто уже при втором их делении наблюдаются большие нарушения, приводящие к возникновению нескольких мелких ядер неправильной формы или неполностью разделившихся (рис. 1, 11). Клеточные стенки между такими ядрами не закладываются.

Деление обоих ядер, производных спермия, происходит не одновременно. Чаще всего делится одно из этих ядер, другое остается неразделившимся (рис. 1, 11, a). Хотя последнее остается несколько более мелким, чем те ядра, что произошли из ядра яйцеклетки, но оно оказывается значительно крупнее тех, которые образовались в результате второго деления ядра спермия.

Образование мелких ядер и ядер неправильной формы говорит о том, что они неполноценны и не могут длительное время правильно делиться, их формативные возможности ограничены. Ядра мужского происхождения, следовательно, не принимают равное с женскими ядрами участие в построении зародыша.

В более развитых зародышах уже на шаровидной стадии различить ядра отцовского происхождения очень трудно, а часто и не удается совсем. Это происходит, по-видимому, потому, что в результате быстрых делений ядра материнского происхождения значительно мельчают и по размерам становятся равными ядрам мужского происхождения, деления которых прекращаются.

Ограниченность возможностей ядер и клеток мужского происхождения, вероятно, характерна для семигамии. Роль спермия в данном случае (у *Z. macrosiphon*) сводится в основном к стимуляции деления ядра яйцеклетки.

Таким образом, у *Z. macrosiphon* установлена семигамия, причем ее проявления несколько отличаются от тех форм семигамии, которые были описаны ранее у других растений (1, 2, 9-11).

Как известно, у рудбекии деление ядра спермия не сопровождается образованием клеточных перегородок как между дочерними ядрами спермия, так и между ними и «женскими» ядрами. У *Z. macrosiphon* вслед за делением ядер возникают клеточные перегородки, в результате чего мужские ядра и ядра женского происхождения оказываются в разных клетках.

Сходное явление обнаружено у *Cooperia pedunculata* (⁸). Однако в этом случае спермий делится только один раз, в то время как у *Z. macrosiphon* наблюдается увеличение числа делений ядра спермия.

Таким образом, семигамия — явление более распространенное, чем считалось ранее, и, вероятно, более многообразное по своему проявлению, чем удалось установить к настоящему времени. Вполне возможно, что при более тщательном исследовании псевдогамии и индуцированного партеногенеза мы можем встретиться именно с этим явлением. Поэтому при изучении частных случаев диплоидного партеногенеза или, более широко, апозиготии необходимо особое внимание уделять поведению ядер спермия после вхождения их в яйцеклетку.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
23 XII 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ E. Battaglia, *Nuovo giorn. Bot. ital.*, 52 (1945). ² E. Battaglia, *Nuovo giorn. bot. ital., New Ser.*, 53, 4 (1947). ³ L. Pace, *Bot. gas.*, 56 (1913). ⁴ W. Flory, *Herbertia*, 1939. ⁵ E. Battaglia, *Recent Advances in the Embriology of Angiosperms*, Aromixis Delhi, 1963. ⁶ В. А. Поддубная-Арнольди, *Общая эмбриология покрытосеменных растений*, М., 1964. ⁷ М. П. Солнцева, *Генетика*, 5, 8 (1969). ⁸ G. E. Сое, *Am. J. Bot.*, 40, 5 (1953). ⁹ С. Н. Мовсисян, *Изв. АН АрмССР*, 17, 2 (1964). ¹⁰ С. Н. Мовсисян, А. М. Багдасарян, *Биол. журн. Армении*, 19, 7 (1966). ¹¹ М. П. Солнцева, *ДАН*, 197, № 1 (1971).