

УДК 591.3

ЭМБРИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. П. СТАРШОВА, М. П. СОЛНЦЕВА

ПРОЦЕСС ОПОЛОДОТВОРЕНИЯ У БАРХАТА АМУРСКОГО
PHELLODENDRON AMURENSE RUPR.

(Представлено академиком Е. М. Лавренко 15 XII 1975)

Бархат амурский (амурское пробковое дерево) — *Phellodendron amurense* Rupr. относится к семейству Rutaceae, очень важному в хозяйственном отношении. Ряд родов этого семейства характеризуется наличием апомиксиса в форме адвентивной эмбрионии. В отношении возможности апомиксиса у бархата амурского в литературе имеются противоречивые высказывания (¹⁻⁶).

Исчерпывающий ответ можно получить лишь при проведении эмбриологических исследований.

Наше исследование проведено на деревьях *Phellodendron amurense* Rupr., интродуцированных в г. Ульяновске. С целью выяснения возможности автономного или индуцированного апомиксиса повторен во всех вариантах опыт Н. К. Вехова (¹). Особое внимание при этом уделялось качеству изоляции (двойные марлевые изоляторы). Все варианты опыта, кроме опыления собственной пылью, дали отрицательный результат. Полученные в опытах Н. К. Вехова данные, вероятно, можно объяснить ненадежной изоляцией цветков. Для эмбриологических исследований материал собирали с тех же деревьев в 1969—1971 гг. Наиболее благоприятным годом для изучения динамики эмбриологических процессов был 1971 г., поскольку в этом году цветение бархата проходило при условиях, близких к средним многолетним, среднесуточная температура воздуха для этого периода составляла 17,9°.

Цветение началось 11 и закончилось 20 июня. Проводились темпоральные фиксации цветков в течение 3 суток после искусственного опыления одновозрастных цветков, заранее изолированных двойными марлевыми изоляторами. Изучались как женская, так и мужская репродуктивная сфера.

Зародышевый мешок *Ph. amurense* развивается по типу *Polygonum*; в момент раскрытия цветка его элементы полностью дифференцированы. Следует заметить, что морфологически зрелый зародышевый мешок довольно вариабелен как в отношении структуры его элементов, так и их взаимного расположения (⁷). Полярные ядра или центральное ядро зародышевого мешка могут находиться рядом с яйцевым аппаратом, в центре зародышевого мешка или даже около антипод.

Свежесобранная пыльца фертильна, морфологически нормальна и хорошо прорастает. Пыльцевые зерна уже перед распусканьем мужских бутонов 3-клеточные (рис. 1, 1); они содержат вегетативное ядро, слабо красящееся по Фельгену, и два спермия, интенсивно окрашенных, овальных, со светлым ореолом цитоплазмы вокруг ядер. Спермии находятся на небольшом расстоянии друг от друга. В условиях оптимального для цветения года (1971) при температуре воздуха 28° в момент опыления пыльцевые зерна прорастали через два часа после нанесения их на рыльце пестика. Спермии при выходе из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку слегка удлиняются. Пыльцевые трубки проникают в некоторые зародышевые мешки уже через 6 час. после опыления, но в большинстве зароды-

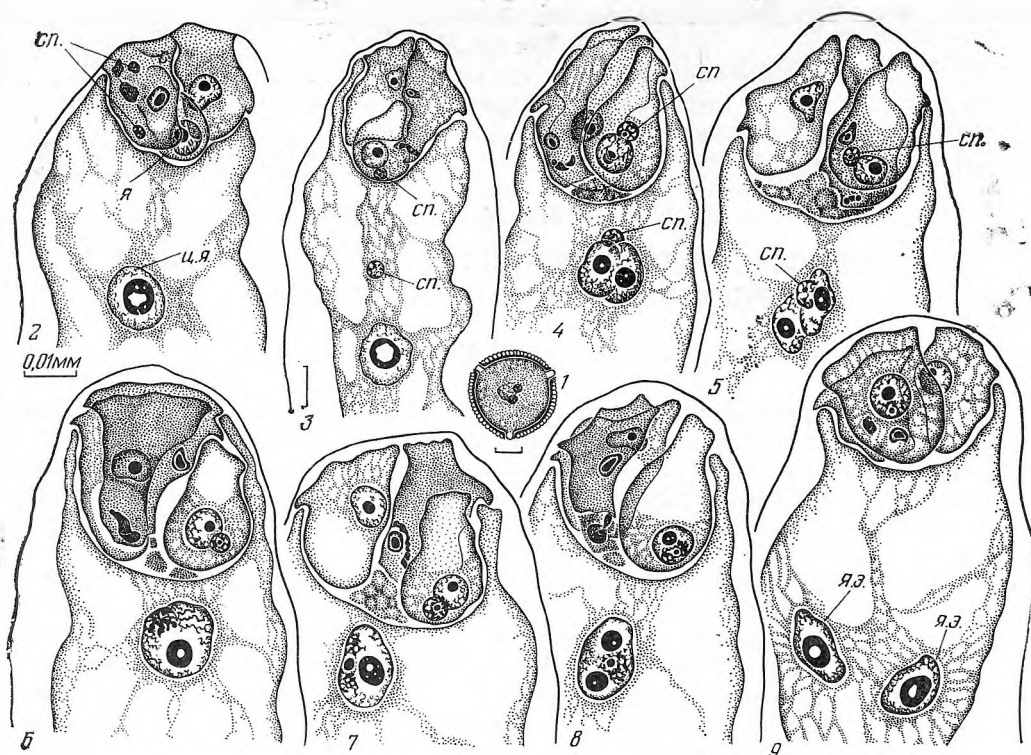


Рис. 1. Процесс оплодотворения у бархата амурского. 1 — зрелое пыльцевое зерно; 2 — спермии проникли в синергиду; 3 — спермии на пути к женским ядрам; 4—7 — последовательные картины объединения спермиев с женскими ядрами; 8 — закончилось объединение половых ядер; 9 — зигота и два ядра эндосперма. я — яйцеклетка, сп. — спермии, ц.я. — центральное ядро, я.э. — ядро эндосперма, с — синергида. Масштаб 0,01 мм

шевых мешков пыльцевые трубки обнаруживаются через 12—15 час. после опыления. Пыльцевые трубки, проходящие по микропиле и ткани пучкового колпачка, проникают в зародышевый мешок через синергиду (рис. 1, 2). В синергиду вносятся ядро вегетативной клетки и спермии, которые в ней вновь округляются, клетка деформируется, а содержимое пыльцевой трубки вместе со спермиями попадает в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой.

Спермии, вышедшие из синергиды, расходятся к женским ядрам. Цитоплазма спермиев в этот момент уже не различима, но их ядра продолжают сильно краситься по Фельгену и хроматин имеет ярко выраженную сетчатую структуру. По мере продвижения к женским ядрам спермии несколько увеличиваются в размерах и становятся шаровидными (рис. 1, 3). В контакт с ядром центральной клетки и ядром яйцеклетки спермии вступают неодновременно. Первые картины контакта спермиев с женскими ядрами наблюдались через 10 час., а массовые через 18 час. после опыления (рис. 1, 4). К моменту оплодотворения полярные ядра не всегда закапчивают объединение и образуют центральное ядро, около 17% зародышевых мешков содержат неслившиеся полярные ядра. В этих зародышевых мешках спермий контактирует и начинает сливаться с ближайшим к яйцеклетке ядром или происходит одновременное слияние всех трех ядер. Слияние одного из спермиев с ядром центральной клетки начинается вскоре после контакта, а другого спермия с ядром яйцеклетки — 3, 5 часами позднее. Картины массового объединения спермиев (рис. 1, 4, 5) с женскими ядрами наблюдаются через 21—24 часа после опыления. Из-

менения спермиев при погружении их в ядро яйцеклетки и центральное ядро аналогичны, но совершаются разными темпами.

При объединении половых ядер сначала небольшая зона их контакта постепенно увеличивается, ядро спермия со стороны контакта уплощается, а с противоположной остается выпуклым. Между половыми ядрами долгое время остается видимой разделительная зона, затем постепенно появляются анастомозы хроматина, распространяющиеся от ядра спермия внутрь женского ядра. В прежнем ануклеальном женском ядре со стороны контакта появляются фелльгенположительные глыбки хроматина. Спермий сильно увеличивается в объеме, при этом разрыхляется его хроматин, среди массы хроматиновых гранул уже можно различить маленькое ядрышко. В ходе дальнейшего объединения половых ядер выпуклость поверхности спермия постепенно уменьшается и место его объединения с женским ядром можно заметить только по небольшой перетяжке в оболочке вновь образовавшегося ядра. Ядрышко, появившееся в ядре спермия (иногда возникают два ядрышка), постепенно увеличивается в объеме, а после полного объединения ядер оно сливается с ядрышком женского ядра. Сначала сливаются ядрышки спермия и центрального ядра. В зиготе ядрышко спермия долго сохраняет свою обособленность и всегда бывает меньшим по размерам, чем в первичном ядре эндосперма. Ядро зиготы, являясь метаболически активным ядром, значительно крупнее неоплодотворенного ядра яйцеклетки, оно в это время перемещается в центр клетки (рис. 1, 9). Синтез цитоплазмы в зиготе увеличивается, вакуоль, располагавшаяся в базальной части клетки, исчезает, и сама клетка заполняется мелковакуолизированной цитоплазмой. Зигота сильно растет и расширяется в базальной части.

Интерфазный период развития зиготы очень длителен, первое деление зиготы проходит через 12—14 дней после опыления и через 10—12 дней после полного слияния ядра яйцеклетки со спермием. Во время профазы деления ядра зиготы можно обнаружить хромосомы спермия (более мелкие) в том месте, где произошло его погружение в женское ядро. Сформировавшееся первичное ядро эндосперма перемещается в халазальную часть зародышевого мешка, и вскоре следует его первое деление. В период профазы первого деления этого ядра тоже можно обнаружить группу хромосом спермия. Через 42—48 час. после опыления имеется уже 2—4 ядра эндосперма (рис. 1, 9), а 3-е деление в эндосперме происходит спустя еще 1 сутки. При оптимальных температурных условиях с момента опыления и до завершения оплодотворения проходит около 30 час., а до осуществления тройного слияния — около 20 час. Нами получено более 150 четких картин двойного оплодотворения. Явления апомиксиса, связанного с нарушением процесса оплодотворения, не обнаружено.

Процесс двойного оплодотворения у бархата амурского совершается по промежуточному типу, согласно классификации типов оплодотворения Е. Н. Герасимовой-Навашиной (⁸, ⁹). Тип объединения половых ядер у бархата амурского очень сходен с подробно описанным промежуточным типом у арахиса (¹⁰, ¹¹) и у *Cephalaria gigantea* (¹²).

На основании проведенных исследований и литературных материалов можно отметить следующие характерные признаки промежуточного типа оплодотворения: 1) наличие видимой оболочки у ядер спермиев; 2) очень длительный период контакта половых ядер; 3) увеличение объема спермия в период контакта с женским ядром; 4) образование в месте контакта мужского и женского ядра светлой зоны — «разделительной пластинки», сохраняющейся длительное время; 5) размещение хромосом спермия во время деления ядра зиготы или первичного ядра эндосперма в месте его погружения в женское ядро.

Представляло большой интерес выяснить экологию процесса оплодотворения. Известно, что погодные условия, и прежде всего температура воздуха, очень влияют на этот процесс (¹³). Продолжительность оплодотворения

бархата амурского определяется, вероятно, влиянием особенностей суточного хода опыления и колебаний температуры воздуха в это время. Так, в соответствии со сроками вскрытия пыльников, опыление женских цветков возможно не ранее 12—13 час. дня. Мы проводили искусственное опыление в те же сроки. При среднесуточной температуре 17,9 и 28° в момент опыления пыльцевые трубки проникают в зародышевый мешок около 8 час. вечера и даже позднее. Спермии начинают контактировать с женскими ядрами в 22—24 часа ночи. Контакт спермиев с женскими ядрами очень длителен, вплоть до 4 час. утра. Возможно, такое замедленное течение процесса оплодотворения связано с понижением температуры воздуха в ночное время (12—14°). После 8 час. утра при повышении температуры воздуха появились картины массового погружения спермиев в женские ядра; процесс этот закончился к следующей ночи.

В 1969 г. процесс оплодотворения протекал более медленными темпами, чем в 1971 г., из-за более низкой температуры воздуха. (Среднесуточная температура составляла 13,6°). В этих условиях прорастание пыльцевых зерен наблюдалось через 5 час. после опыления, контакт с женскими ядрами — через 30 час. Растворение спермиев закончилось через 50—60 час. после опыления, а первое деление первичного ядра эндосперма наблюдалось через 3 суток.

Таким образом, скорость разных стадий процесса оплодотворения у бархата амурского находится в тесной связи с погодными условиями в период цветения. Как ритм опыления, так и динамика процесса оплодотворения связаны с суточным колебанием температуры воздуха и другими экологическими факторами в период цветения.

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

Поступило
11 XI 1975

Ульяновский государственный
педагогический институт

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. К. Вехов, Тр. БИН АН СССР, сер. VI, в. 5 (1957). ² В. И. Сотникова, Сб.: Бархат амурский, 1952. ³ А. В. Альбенский, Селекция древесных пород и семеноводство, М. — Л., 1959. ⁴ Р. Ф. Кудашова, Сб.: Опыт и достижения по селекции лесных пород, в. 38, 1959. ⁵ А. П. Нечаев, Бот. журн., т. 45, 1 (1960). ⁶ С. С. Хохлов, Усп. совр. генетики, № 1 (1967). ⁷ Н. П. Старшова, М. П. Солнцева, Бот. журн., т. 58, 11 (1973). ⁸ Е. Н. Герасимова-Навашина, Т. Б. Батыгина, Бот. журн., т. 43, 7 (1958). ⁹ Н. Герасимова-Навашина, Nucleus, v. 3, 1 (1960). ¹⁰ С. С. Замотайлов, Тр. Краснодарск. с/х ин-та, 1968. ¹¹ С. С. Замотайлов, ДАН, т. 123, № 5 (1958). ¹² М. П. Солнцева, О. П. Камелина, Бот. журн., т. 61, 2 (1976). ¹³ Е. Н. Герасимова-Навашина, Р. Н. Капил и др., Бот. журн., т. 58, 5 (1968).