

Е. Н. ГЕРАСИМОВА-НАВАШИНА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ЦИТОПЛАЗМЕ МУЖСКОГО
ГАМЕТОФИТА У *CREPIS*

(Представлено академиком А. А. Рихтером 4 III 1947)

В работе автора 1933 г. ⁽¹⁾ было показано, что спермии сложноцветного (*Crepis capillaris*) являются голыми ядрами, как в момент слияния их с женскими ядрами, так и при входе в зародышевый мешок. Очевидно, они лишаются цитоплазмы в более ранний момент, для установления которого было необходимо исследовать весь онтогенез спермиев.

Много дискутировавшийся в течение последних 20 лет вопрос о судьбе мужской цитоплазмы при оплодотворении разрабатывался больше всего киевской школой эмбриологов В. В. Финна, стоящей на позиции обязательности участия мужской цитоплазмы в оплодотворении ⁽²⁻⁵⁾. Однако эта позиция не согласуется с фактами ⁽⁶⁻⁹⁾.

Наше исследование развития спермиев у некоторых представителей сложноцветных приводит нас к иным представлениям.

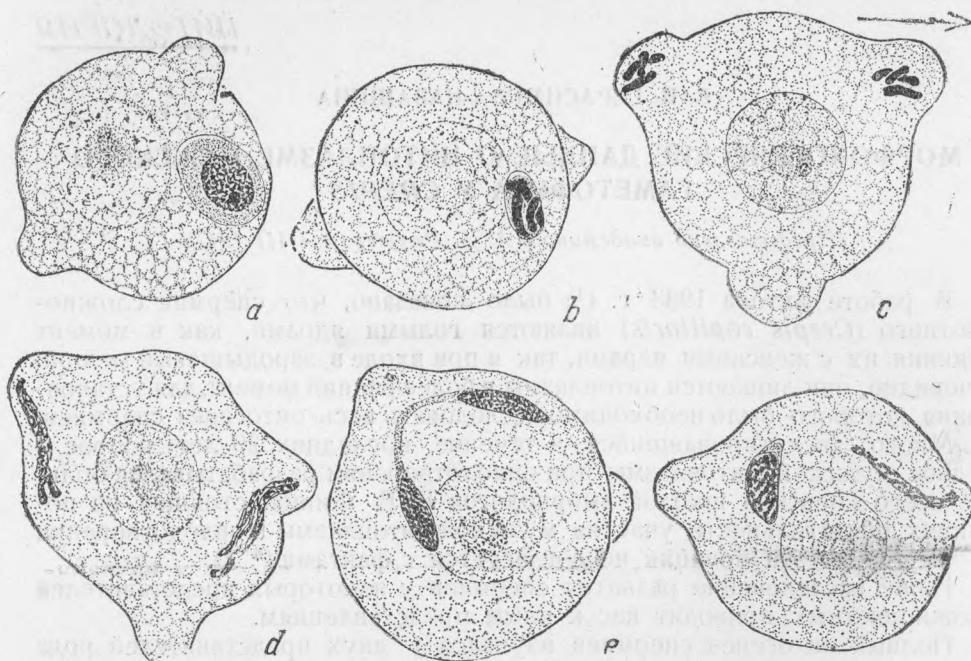
Полный онтогенез спермиев изучался у двух представителей рода *Crepis*: *C. capillaris* ($n=3$) и *C. tectorum* ($n=4$). Исследование велось при помощи уксусного кармина по методу Мак Клинтон, впервые примененному в нашей лаборатории А. Ф. Чередниченко, изучающей спермии у другого объекта и показавшей здесь его преимущества.

Генеративная клетка у *Crepis* к моменту ее деления прекрасно выражена и лежит у стенки пыльцевого зерна. Обычно она округлой или слегка овальной формы. Плазма ее резко отлична от плазмы пыльцевого зерна: она более тонкозерниста и совсем лишена вакуолей, т. е. более плотная (рис., *a*). Количество ее мало и слегка варьирует. По терминологии Финна, это „бедноплазменная“ генеративная клетка. Ядро ее в это время очень плотное, разбито на много отдельных, сильно красится кармином и содержит с трудом различимое маленькое, слабо красящееся ядрышко, следовательно, находится на стадии „покоя“. Вегетативное ядро пыльцевого зерна в это время расположено центрально и часто в несколько раз крупнее всей генеративной клетки. Оно, в противоположность генеративному ядру, очень рыхлое, сильно разбухшее и слабо красится ядерными красками, так что его очень часто совершенно не удается обнаружить. В нем всегда присутствует очень большое, сильно вакуолизированное ядрышко, по размерам часто равное всему генеративному ядру.

В профазе деления хромосомы лежат довольно тесно в небольшом пространстве генеративной клетки и в метафазе никогда не располагаются в правильную, определенным образом ориентированную пластинку, но лежат тесно, налегая одна на другую (рис., *b*).

Существует мнение ⁽¹⁰⁾, что при делении генеративной клетки в пыльцевой трубке правильная ядерная пластинка не может заложиться

там, где просвет трубки недостаточно широк. Из наших данных следует, что расположение хромосом зависит равно и от собственных размеров генеративной клетки. Начиная уже с ранних профаз, количество цитоплазмы генеративной клетки постепенно начинает уменьшаться, расходуясь, повидимому, на жизнедеятельность делящейся клетки, может быть, в связи с построением дочерних хромосом, так что к метафазе деления ее остается уже очень немного, а иногда ее и вовсе нет. В последнем случае сформировавшиеся хромосомы ле-



жат более свободно прямо в плазме пыльцевого зерна. Момент полного израсходования цитоплазмы, как уже сказано, может быть несколько сдвинут по отношению к метафазе, но уже в анафазе деления, как правило, мы не находим и следа генеративной клетки.

При делении не образуется волокон веретена, — всего вероятнее в связи с полным израсходованием цитоплазмы генеративной клетки. Отсутствие волокон веретена делящейся генеративной клетки или ограниченное их развитие отмечается рядом авторов у различных растений (10^{-14}).

Из дальнейшего поведения хромосом видно, что при делении генеративной клетки не только нет веретена, но отсутствуют и полюсы как определенным образом локализованные области, к которым направляются анафатические группы хромосом; остается впечатление, что хромосомы расходятся исключительно в силу взаимного отталкивания, возникающего, повидимому, с определенного момента.

Доказательство того, что здесь нет определенно фиксированных полюсов, состоит в том, что расхождение хромосом продолжается, пока это позволяют пространственные условия, т. е. пока дочерние группы хромосом не упрутся в стенки пыльцевого зерна, часто входя даже в поры, как бы стремясь разойтись на максимальное расстояние (рис., с). Эти особенности поведения хромосом генеративного ядра, равно как и характер развития спермиев (которые составят предмет другого нашего сообщения), находятся в очевидной связи с израсходованием цитоплазмы генеративной клетки, как уже упоминалось, на воспроизведение хромосом при делении генеративного ядра.

Израсходование цитоплазмы возможно установить на маленькой генеративной клетке *Crepis*, но оно остается совершенно незаметным при воспроизведении хромосом соматических клеток, обладающих относительно огромным количеством цитоплазмы. В генеративной же клетке *Crepis* цитоплазмы столь мало, что ее только как раз хватает на процессы, происходящие при воспроизведении хромосом. Здесь она „потребляется“ без остатка. Отметим также, что дочерние группы хромосом, преобразующиеся в спермии, не впадают в „покой“ именно вследствие отсутствия „собственной“ цитоплазмы, а, начав деспирализоваться, вытягиваются вдоль стенок пыльцевого зерна, не образуя ядерной оболочки (рис., *d*).

Таким образом, единственный вид участия мужской цитоплазмы в оплодотворении, который мы должны признать, — это участие в построении формирующихся спермиев-ядер, материалом для которых она, несомненно, служит, как служит им и при развитии любой хромосомы.

У *Crepis* гаметофит отделяет генеративной клетке ровно столько цитоплазмы, сколько необходимо и достаточно для сформирования будущих половых элементов.

Количество цитоплазмы в генеративной клетке, как известно, варьирует у разных видов растений. Там, где в генеративной клетке плазмы более, чем нужно для построения мужских ядер, она остается вокруг этих ядер, причем образуются спермии-клетки. Многоплазменные генеративные клетки — это клетки, деление которых обладает всеми чертами деления нормальной клетки (см. сводку ⁽¹⁵⁾), включая и полярность. Здесь, как указано, образуются спермии-клетки, которым предстоит еще долгое существование. Чем длиннее промежуток времени между опылением и оплодотворением, тем, очевидно, „многоплазменнее“ должны быть клетки. Напротив, у „бедноплазменных“ генеративных клеток наблюдается ограниченное, а иногда и интрануклеарное развитие веретена ⁽¹⁵⁾. При полном отсутствии веретена, как это мы наблюдаем у наших сложноцветных, количество генеративной плазмы доведено до крайнего минимума, едва хватающего для построения спермиев, которые, как мы видели, выходят в „чужую“ вегетативную плазму и остаются, не закончив своего ядерного цикла, в „консервированном“ состоянии, сохранив (как мы это покажем в другой работе) свой „кинез“. Такие спермии должны быстро исполнять свое назначение — промежуток времени от опыления до оплодотворения должен быть здесь крайне мал, что и наблюдается в действительности (часто 15—20 минут у нашей группы сложноцветных). Должны быть и промежуточные формы, возможно, расположенные в систематическом порядке. Здесь может оправдаться вывод С. Г. Навашина в его работе с В. В. Финном ⁽¹⁶⁾, что „среди семенных растений ясно выражена тенденция редуцировать строение мужских гамет до ядра“.

Ряд найденных нами аномалий подкрепляет наши выводы. Так, иногда в отдельных пыльцевых зернах не вся цитоплазма расходуется при построении дочерних хромосом (рис., *e*). В таких случаях ядра, оставшиеся еще в собственной цитоплазме, не могут разойтись на столь далекое расстояние, как нормально; отталкиваясь друг от друга, они растягивают цитоплазму, но цитоплазма удерживает их на сравнительно близком расстоянии. Происходит образование так называемой „двуядерной генеративной клетки“ ^(16,17,10). На ранних стадиях спермиогенеза у всех растений, конечно, образуется „двуядерная генеративная клетка“, но у одних, преимущественно стоящих в начале естественной системы, она сохраняется до вхождения в зародышевый мешок, у других же является лишь этапом развития. У *Crepis* такая „двуядерная клетка“ — лишь отклонение.

По данным ряда авторов ^(11,13,18,19), количество цитоплазмы генеративной клетки у классического объекта *Lilium*, повидимому, тоже

колеблется, точнее, она резорбируется то раньше, то позднее. В связи с этими данными утверждение Кострюковой (4) неубедительно, так как ее исследование обрывается на заложении клеточной пластинки между сестринскими ядрами. Не проследив дальнейшей судьбы „многоплазменных спермиев“ и не видя их в зародышевом мешке, где спермии при слиянии с женскими ядрами голые (18, 20-22), Кострюкова делает произвольное заключение об участии мужской цитоплазмы в оплодотворении.

В тех аномальных случаях, где у наших сложноцветных при спермиях сохраняется некоторое количество плазмы, они не принимают типичной вытянутой формы, оставаясь более или менее округлыми. Иногда отталкивающиеся сестринские группы разрывают „двуядерную клетку“ неравномерно, так что остатки плазмы окружают лишь одно из сестринских ядер. В таком случае мы видим, что дальнейшее развитие спермиев начинается итти по-разному: одно из них, нормально „лишенное“ на ранней стадии цитоплазмы, деспирализуясь, вытягивается, принимая нормальный вид; другое, будучи окружено остатками собственной цитоплазмы и тоже деспирализуясь, остается более или менее округлым (рис., f). Причина этого лежит либо в том, что плазма механически не позволяет ему вытягиваться, либо в ином обстоятельстве, а именно в достижении им более поздней телефазы с выделением оболочки, чего не успевают сделать обычные спермии, рано попадая в „чуждую“ им вегетативную цитоплазму, где они не могут нормально завершить цикл своего деления.

На основании приведенных фактов нельзя согласиться с предположением Финна (23) о том, что авторы, описывающие голые вытянутые спермии (6-9), просто не замечают цитоплазмы, облегающей спермий тонким слоем. Между тем, из представленных нами картин ясно, что не может быть и речи о сохранении плазмы вокруг вытянутых спермиев, так как наличие цитоплазмы предотвращает это вытягивание, являющееся как раз следствием отсутствия цитоплазмы.

Не утверждая пока, что спермий-ядра свойственны всему семейству сложноцветных, мы считаем это весьма вероятным. Спермий-ядра можно, во всяком случае, считать установленными для группы *Cichorieae* (*Crepis*, *Taraxacum*, *Cichorium*, *Lactuca*, *Scorzonera* (7)), кроме того, в группе *Cynareae* (*Echinops* (6)), а также в группе *Anthemideae* (у 9 видов *Artemisia* (9)) и, наконец, в группе *Heliantheae* (*Helianthus*, *Parthenium* (8)).

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии Академии Наук СССР

Поступило
4 III 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Gerassimowa, La Cellule, **42**, 163 (1933). ² В. В. Финн, Сов. бот. № 2, 7 (1939). ³ В. В. Финн, Бот. журн. СССР, **25**, № 2, 155 (1940). ⁴ К. Ю. Кострюкова, ДАН, **22**, № 7, 447 (1939). ⁵ К. Ю. Кострюкова, Советск. бот. **13**, № 1, 33 (1945). ⁶ W. Roddubnaja-Arnoldi, Planta, **7**, Н. 3 (1927). ⁷ В. Поддубная-Арнольди, Н. Стешина и А. Сосновец, Бот. журн. СССР, **19**, № 4 (1934). ⁸ Е. Кокнева, Изв. Ассоц. н.-и. ин-тов МГУ, **2**, в. 2, 145 (1929). ⁹ F. Weindel-Liebau, Jahrb. wissensch. Bot., **63**, Н. 4, 636 (1928). ¹⁰ Д. А. Транковский, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., **48**, в. 5-6, 124 (1939). ¹¹ S. G. Nawaschin, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Ser. 2, Suppl. 3, 871 (1910). ¹² Л. Д. Зафиовская, Зап. Киевск. гос. ун-та, **1**, в. 3 (1935). ¹³ F. Herrig, Beitr. allg. Bot., **2**, 403 (1922). ¹⁴ H. D. Wulff, Planta, **21**, 12 (1933). ¹⁵ H. D. Wulff and P. Maheshwari, J. Ind. Bot. Soc., **42**, 117 (1938). ¹⁶ С. Г. Навашин и В. В. Финн, Зап. Киевск. об-ва естеств., **22**, в. 3-4 (1912). ¹⁷ М. Черноярлов, Зап. Киевск. об-ва естеств., **24**, 95 (1915). ¹⁸ M. Koernicke Flora, **96**, 501 (1906). ¹⁹ E. Strasburger, Jahrb. wiss. Bot., **45**, 477 (1903). ²⁰ S. G. Nawaschin, Bull. Acad. Imp. Sci. Petersbourg, **9**, Н. 4, 377 (1898). ²¹ V. H. Blackman and Welsford, Ann. Bot., **27**, III (1913). ²² D. M. Mottier, Carnegie Institution of Washington, 1904. ²³ В. В. Финн, Научн. зап. Киевск. гос. ун-та, **1**, в. 3, 25 (1935).