

ЦИТОЛОГИЯ

Е. Н. ГЕРАСИМОВА-НАВАШИНА

О ПОВЕДЕНИИ СПЕРМИЕВ В ПЫЛЬЦЕВОЙ ТРУБКЕ У *CREPIS*

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 26 IV 1947)

Вопрос о способе доставки мужских половых элементов—спермиев—к зародышевому мешку у покрытосеменных в полной мере еще не разрешен. И если сейчас есть некоторые данные о передвижении генеративной клетки и спермиев-клеток внутри пыльцевой трубки (¹⁻⁴), то способ передвижения спермиев-ядер в пыльцевой трубке до сих пор совершенно неизвестен. Тем больший интерес представляет изучение поведения в пыльцевой трубке таких спермиев-ядер, как у *Crepis*, где они, как показано автором (^{5,6}), совершенно лишены цитоплазмы и состоят из одних хромосом, находящихся на своеобразной стадии „длющейся телофазы“, т. е. представляют ядра, не закончившие своего митогического цикла при возникновении из генеративной клетки в силу сложившихся условий в пыльцевом зерне.

Автором был изучен с помощью уксусного кармина с предварительной фиксацией алкоголь-уксусной смесью ход спермиев в пыльцевых трубках в столбике *Crepis capillaris* ($n=3$) и *C. tectorum* ($n=4$).

Пыльца этих растений, попав на рыльце при благоприятных внешних условиях (температуре и влажности), начинает почти немедленно прорастать, и оба зрелых спермия выносятся в пыльцевую трубку. К этому моменту спермии вытянуты, слегка перекручены и имеют веретенообразную форму с тонкой двойственной спиралью своих хромосом, находящихся на стадии телофатической деспирализации: установить у спермиев наличие оболочки мне не удалось. Оба спермия в это время, как и далее в пыльцевой трубке, не обнаруживают ни отталкивания, ни притяжения.

Ко времени прорастания пыльцы вегетативное ядро, после ряда изменений, сильно съеживается, отгесняется к стенке пыльцевого зерна и обнаруживает признаки дегенерации (сильная красимость, как при пикнозе); оно не вступает в пыльцевую трубку, а остается лежать на стенке пустого пыльцевого зерна, где окончательно и дегенерирует. Таким образом, подтверждаются прежние данные о дегенерации вегетативного ядра у многих растений при прорастании пыльцевого зерна (^{7,8}), в противоположность установившемуся взгляду на важность вегетативного ядра для роста пыльцевой трубки (^{1,9}). Не исключена возможность, что рост пыльцевой трубки в какой-то мере обеспечивается клетками проводящей ткани, между когорыми она прокладывает себе путь, как предполагает и Пейнтер (¹⁶). Повидимому, вегетативное ядро сохраняется у тех растений, где деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке, и это ядро нужно для деления.

После проникновения в проводящую ткань рыльца пыльцевая трубка становится намного тоньше, чем при начале прорастания пыльцы.

Спермии в пыльцевой трубке вступают в новый этап, полностью освобождаясь от влияния вегетативного ядра (⁶): они сразу сильно

вытягиваются, как бы продолжая деспирализацию, начавшуюся еще в пыльцевом зерне после разделения генеративного ядра (5,6). Вначале часто спутанные спермии вскоре разматываются, распрямляются, теряют свою веретенообразную форму (так как хромосомы здесь уже полностью соединены конец к концу) и первое время остаются лежать аккуратно вытянутыми вдоль пыльцевой трубки. Что растяжение это вызвано прекращением влияния вегетативного ядра на спермии, а не теснотой пыльцевой трубки, видно на аномальных пыльцевых зернах, которые не прорастают, но часто содержат уже дегенерировавшее вегетативное ядро и сильно вытянутые, смоганные в клубок спермии; возможно, что пыльцевые зерна и не прорастали здесь из-за преждевременного отмирания вегетативного ядра.

Есть основания думать, что те изменения формы спермиев, которые наблюдаются на всем пути их по столбику, связаны с их передвижением в пыльцевой трубке. Самое допущение подвижности спермиев прежде всего подтверждается тем, что они нередко лежат на большом расстоянии от конца пыльцевой трубки, т. е., что рост трубки, во всяком случае вначале, сильно обгоняет передвижение самих спермиев. Форма, которую спермии принимают по мере своего продвижения в пыльцевой трубке, может дать некоторое представление о механизме их передвижения. В основном—это скручивание и раскручивание, попеременно чередующиеся на всем пути по столбику.

Скручивание и раскручивание происходит не синхронно в обоих спермиях, а проходит волной. Таким образом, спермии ведут себя здесь очень неодинаково, в отличие от полной согласованности их поведения в пыльцевом зерне, где, очевидно, эта согласованность зависит от однородности среды, поддерживаемой влиянием вегетативного ядра. Напротив, в пыльцевой трубке следует предполагать наличие определенного продольного градиента, как мы надеемся показать в другом месте. Согласно же происходит и первое растяжение спермиев в пыльцевой трубке, во время которого они, повидимому, несколько задерживаются, и конец пыльцевой трубки в это время сильно обгоняет их: позже спермии начинают свое поступательное движение в значительной степени независимо друг от друга. На пути в столбике расстояние между спермиями постоянно изменяется, что также ясно свидетельствует о независимости их передвижения.

Вышеуказанная асинхронность изменения относится и к отдельным хромосомам внутри спермиев, обеспечивая, возможно, самый механизм поступательного передвижения. Скручивание—спирализация распространяется по спермиям, повидимому, волной. Раз начавшись в первой хромосоме, оно постепенно распространяется на вторую, затем на третью хромосому и т. д. Обратное раскручивание—деспирализация происходит в такой же последовательности, так что, когда последняя хромосома спирализована, первая уже начинает деспирализоваться. Пока нельзя сказать, является ли это механизмом самостоятельного движения спермиев или как-либо иначе связано с их поступательным движением (например при помощи токов цитоплазмы).

Что касается структуры спермиев в этот период, то она выступает с различной ясностью. Почти всегда видна двойственность спермиев, иногда заметно и хромомерное строение. Иногда отчетливо видно, что видимые хромомеры на самом деле представляют мелкие витки спирали в отдельных хромомерах. Иногда структура нити спермия вовсе незаметна. Возможно, что эти различия зависят от каких-либо внутренних процессов. Тип спирализации не всегда одинаков: иногда, повидимому, это двойная нить, одновременно скручивающаяся в спираль, иногда же это как будто две нити, независимо скрученные, которые то лежат рядом, то входят своими витками одна в другую, образуя несколько более крупные витки. По некоторым картинам

ясно, что внутри внешних витков спирали есть тончайшая двойственная (а может быть и четверная) нить, в свою очередь спирализован-

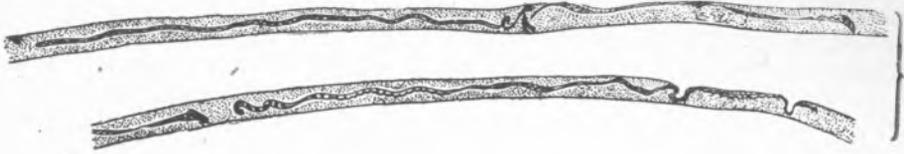


Рис. 1. Пара спермиев *Crepis capillaris* из одной пыльцевой трубки

ная. Концы хромосом, которыми они соединяются, в определенные моменты оказываются менее спирализованными, отчего хорошо обозначаются отдельные хромосомы (3 у *Crepis capillaris* и 4 у *C. tectorum*).



Рис. 2. Пара спермиев *Crepis capillaris*

Изучение характера спирализации спермиев еще только начато, и надо думать, что дальнейшие исследования внесут больше ясности в этот вопрос. За недостатком места приводим здесь лишь несколько картин, иллюстрирующих далеко неполно вышеизложенные отношения

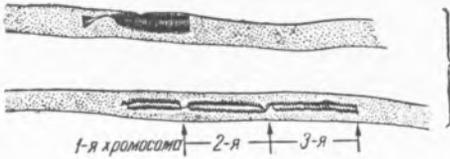


Рис. 3. Пара спермиев *Crepis capillaris* из одной пыльцевой трубки; один сильнее спирализован, чем другой; в последнем отчетливо видны три хромосомы, соединенные своими концами

(рис. 1, 2, 3, 4). В зародышевом мешке спермии входят в состоянии сильнейшей спирализации, по-видимому, внутренних тончайших нитей (хромонем), связанной с резким повышением в них количества тимонуклеиновой кислоты, так что внешние витки спирали (крупные) почти снимаются и спермии становятся более толстыми, короткими и скрученными лишь 1—1½ раза (10). Можно думать, что такой вид спермии принимают

в связи с резким повышением базофилии клеток завязи по сравнению с клетками проводящей ткани столбика.

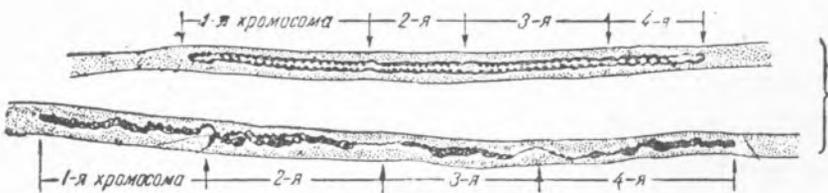


Рис. 4. Пара спермиев *Crepis tectorum* из одной пыльцевой трубки; в каждом отчетливо видны четыре хромосомы, соединенные своими концами

Таким образом, несомненно, что движение спермиев в пыльцевой трубке у *Crepis* связано с изменением их формы (раскручивание и скручивание), причина же этого изменения нам не ясна. Мы знаем, однако, что спермии, здесь рано теряющие цитоплазму, остаются в стадии телофазы, т. е. в состоянии, далеком от митотического „покоя“ (5, 6). Как выражался еще С. Г. Навашин (11), спермии как бы сохраняют потенциальную способность к движению, которая реализуется при соответствующих условиях пыльцевой трубки, а также и в зародышевом мешке, где им предстоит двигаться к женским ядрам.

Как ни своеобразно, на первый взгляд, такое движение спермиев-ядер, не имеющее себе пока аналогий, оно не есть что-либо совершенно исключительное, если мы примем во внимание следующее соображение. Основную форму движения хромосом в ядре в течение его жизненного цикла мы можем охарактеризовать как спирализацию и деспирализацию. Принимая же во внимание, что спермиев-ядра у *Crepis* состоят из одного хромосом, неудивительно, что движение их связано с этим механизмом, обусловленным самой природой их строения.

До самого последнего времени мои наблюдения над структурой спермиев, показавшие, что хромосомы соединены в них конец к концу (10), оставались единичными. Сейчас, однако, это подтверждено наблюдениями А. Ф. Чередниченко, исследующей в нашей лаборатории спермии *Tragopogon pratense* ($n=7$) и *Echinops sphaerocephalus* ($n=16$) и наблюдавшей также спирализацию и деспирализацию спермиев в течение их жизненного цикла.

Наконец, в 1946 г. появилась работа С. Шрадер (12) „Новый тип спермиогенеза у кокцид ицерий с линейным расположением хромосом в спермии“, уже из названия которой видно, что она устанавливает в этой группе насекомых аналогичную с нашей группой растений структуру спермиев. С. Шрадер приходит к целому ряду представлений, находящихся в принципе в поразительной аналогии с нашими выводами. У этих кокцид зрелый спермий состоит из двух хромосом, лежащих друг за другом и соединенных конец с концом. Вся сперматиды с оболочкой ядра и всеми форменными цитоплазматическими элементами отбрасываются при созревании спермия, а хромосомы проходят ряд превращений, в основном — спирализацию и деспирализацию; последние также асинхронны в обоих хромосомах. Этот автор приходит к выводу о необходимости допущения „потенциальной подвижности хромосом в сильно растянутом состоянии совершенно независимо от волокон веретена“, т. е. допущения, что движение хромосом происходит автономно и независимо. Нельзя сомневаться в том, что описанные С. Шрадер отношения в принципе не отличаются от того, что существует у нашей группы растений.

До указанной работы С. Шрадер не было прямых данных о расположении хромосом в зрелых спермиях у животных (13, 15).

Вопрос о том, как хромосомы расположены в спермии, помимо собственного интереса, может представлять интерес для экспериментального изучения строения хромосом и механизма его изменения.

Хотя обобщения касательно расположения хромосом в спермиях и преждевременны, но столь глубокое сходство в этом отношении между насекомыми и растениями заставляет ожидать, что это явление окажется широко распространенным в живой природе.

Институт цитологии,
гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
26 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. D. Wulff, *Planta*, **21**, 12 (1933). ² К. Ю. Кострюкова и М. В. Чернотояров, Сб. памяти А. В. Фомина, АН УССР, 1938, стр. 302. ³ К. Ю. Кострюкова, *Сов. Бот.*, **13**, 33 (1945). ⁴ З. П. Бочанцева, *Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы*, отд. биол., **53**, 3—4 (1945). ⁵ Е. Н. Герасимова-Навашина, *ДАН*, **56**, № 4 (1947). ⁶ Е. Н. Герасимова-Навашина, *ДАН*, **53**, № 6 (1947). ⁷ V. Poddubnaya-Arnoldi, *Planta*, **19**, 2 (1933). ⁸ V. Poddubnaya-Arnoldi, *Planta*, **25**, 4 (1936). ⁹ H. D. Wulff and P. Maheshwari, *J. Ind. Bot. Soc.*, **42**, 117 (1938). ¹⁰ H. Gerassimova, *La Cellule*, **42**, 103 (1933). ¹¹ С. Г. Навашин, *Зап. Киевск. об-ва естествоиспыт.*, **21**, 119 (1911). ¹² S. Hughes-Schrader, *J. Morphol.*, **78**, 43 (1946). ¹³ K. Mulsow, *Arch. Zellforsch.*, **9**, 63 (1912). ¹⁴ E. Wolf, *Chromosoma*, **1**, 336 (1939). ¹⁵ J. W. Gowen and E. H. Gay, *Gen.*, **18**, 1 (1933). ¹⁶ T. S. Painter, *Botanical Gazette*, **105**, 1, 58 (1943).