

В. Е. КОЗЛОВ

**ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОПОЛОДОТВОРЕНИЯ ГОРОХА  
В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ  
НЕСКОЛЬКИХ ОТЦОВСКИХ ФОРМ**

*(Представлено академиком Н. А. Максимовым 11 IX 1951)*

Целью настоящей работы явилось цитологическое исследование явлений наследования признаков двух и более отцов, открытое у растений Н. В. Турбиным и Е. Н. Богдановой (10).

Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у гороха, на котором выполнена настоящая работа, в литературе освещены недостаточно. В работе Сойж (16), посвященной эмбриологии гороха, содержатся лишь данные о развитии эмбриона, а о развитии зародышевого мешка говорится, что оно одинаково с таковым у *Ogobus vepnus*. В работе С. Я. Краевого (3), изучавшего влияние рентгеновских лучей на генеративные органы гороха, не приводится цитолого-эмбриологических данных. Нами исследовался процесс развития зародышевого мешка и процесс оплодотворения у гороха; в настоящем сообщении речь будет идти только о процессе оплодотворения.

Материалом служили молодые завязи свободно опылявшихся цветов, фиксировавшиеся через каждые 2 часа в течение первых суток после открытия цветка. Наряду с этим был использован материал после кастрации, принудительно опылявшийся: сразу по достижении рыльцем зрелости — пылью своего или другого сорта, а затем повторно спустя различное время в разных комбинациях — через интервалы около 2 часов. Последний срок второго опыления равен 27 час. Фиксация после второго опыления производилась через те же интервалы времени, что и свободно опылявшихся цветов. Фиксация производилась жидкостью Навашина и спирт-формол-уксусной смесью Яковлева. 10-микронные срезы окрашивались тематоксилином Гейденгайна или толудиновой синью. Кроме того, использован материал, любезно предоставленный Е. Н. Богдановой, опыленный и фиксированный сходным образом.

Принудительное опыление выполнено в следующих комбинациях: Ольдерман × Ольдерман × Турция или Псков; Албанский × Албанский × Турция или Псков; Псков × Псков × Капитал; Турция × Турция × Псков; Масличный × Масличный × Псков; Неистошимый × Неистошимый × Виктория.

Перед оплодотворением зародышевый мешок содержит 5 или 6 ядер. В первом случае налицо 3 элемента полового аппарата и 2 центральных ядра, во втором случае присутствует еще одно ядро, положение которого непостоянно. Чаще всего оно находится в районе центральных ядер, иногда давая с ними группу из 3 ядер, подобно обедненному зародышевому мешку типа *Perperomia* или *Eriobium* (5), имеющих массу центральных ядер. 6-й элемент по неопределенности его положения можно назвать «блуждающим ядром».

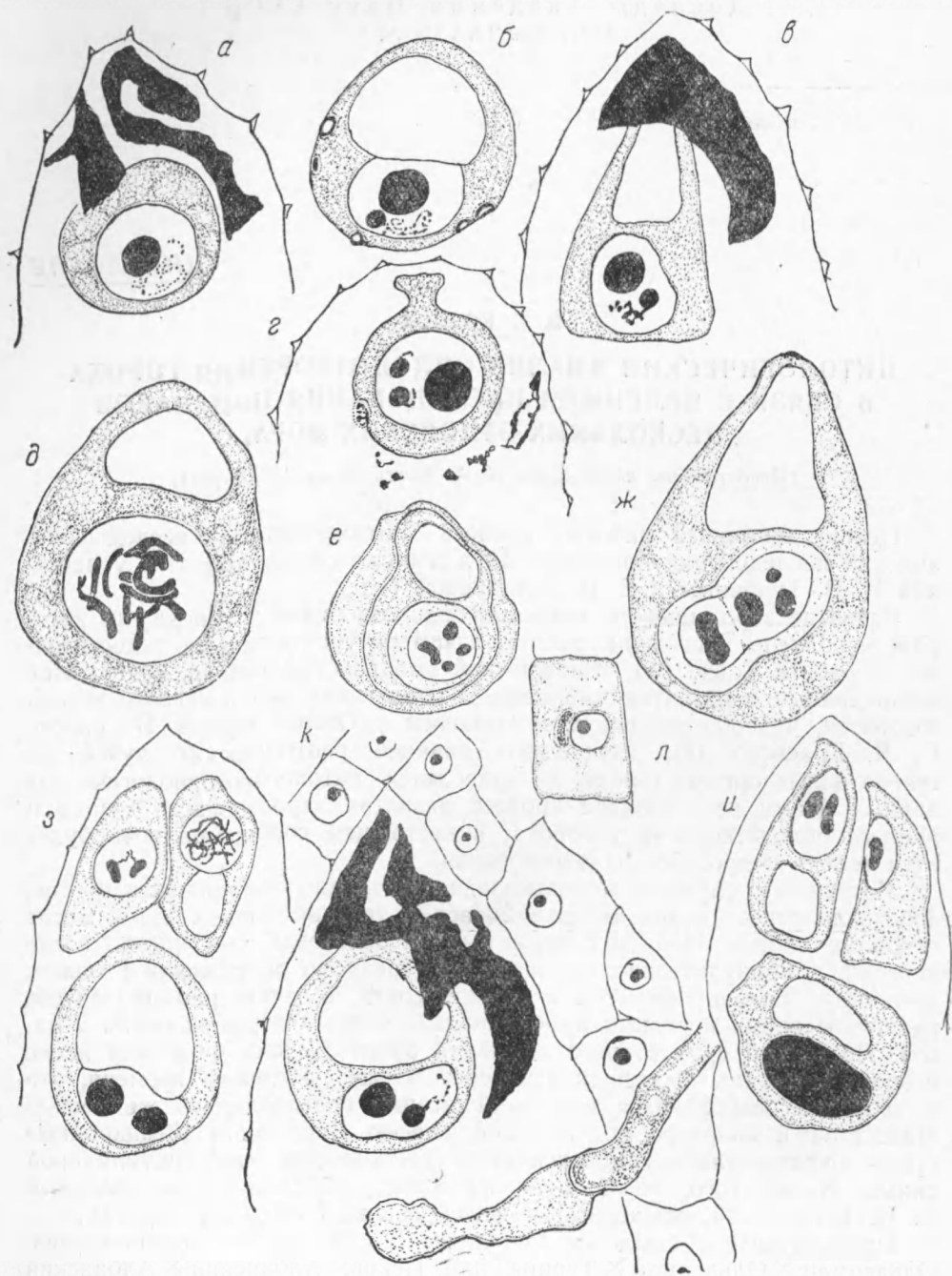


Рис. 1. *а* — верхняя часть зародышевого мешка; в ядре яйцеклетки бусовидная нить — одна из начальных стадий морфологических изменений ядра спермия; остатки погибшей пыльцевой трубки в виде черных масс. *б* — яйцеклетка, более поздняя, чем на рис. 1*а*, стадия изменений ядра спермия; на одном из концов бусовидной нити уже сформировалось ядрышко и всего в ядре яйцеклетки их два. *в* — верхняя часть зародышевого мешка; еще более поздняя стадия изменений ядра спермия; в ядре яйцеклетки два ядрышка, у одного из которых остаток бусовидной нити. *г* — верхняя часть зародышевого мешка; оплодотворение ядра яйцеклетки двумя спермиями; в ядре яйцеклетки три ядрышка, у двух из которых остатки бусовидных нитей; третий спермий не проник в ядро яйцеклетки. *д* — яйцеклетка; первый митоз ядра оплодотворенной яйцеклетки. *е* — яйцеклетка; в ядре яйцеклетки четыре ядрышка — интерфаза после первого митоза оплодотворенной яйцеклетки; деление ядра не произошло. *ж* — яйцеклетка; «амитотически» делящееся ядро оплодотворенной яйцеклетки — ре-

Через 3—5 час. после опыления спермии могут быть обнаружены в зародышевом мешке. Их ядра имеют вид слегка изогнутых палочек или неправильной формы комков. При соприкосновении с ядром яйцеклетки ядра спермия утрачивают свою первоначальную форму, разрыхляются и превращаются в скопление множества гранул, в конце концов принимая вид длинных неправильно извитых бусовидных нитей (см. рис. 1 а). С течением времени бусовидная нить теряет способность к отчетливой окраске, формируя на одном из концов ядрышко (рис. 1 б, в). Наличие двух ядрышек в яйцеклетке служит критерием совершившегося слияния ядра спермия с ядром яйцеклетки. В первых делениях эмбриона это количество ядрышек сохраняется. Судьбу плазматических элементов из-за неподходящей фиксации проследить не удалось. Приведенное выше описание поведения ядра спермия в ядре яйцеклетки напоминает процесс, описанный Е. Герасимовой<sup>(13)</sup> для *Sterpis*.

Нередко наблюдались случаи оплодотворения одной из синергид, происходящего ранее оплодотворения яйцеклетки. Возникающий эмбрион развивается нормально, смещая в глубь зародышевого мешка яйцеклетку, которая в свою очередь может быть оплодотворена. Привлекают внимание случаи дегенерации яйцеклетки и оплодотворения одной из синергид (рис. 1 и) и случаи оплодотворения всех трех элементов полового аппарата (рис. 1 з). Наблюдались случаи вхождения спермия в клетку нуцеллуса. На препаратах, обработанных толуидиновой синью, спермии окрашиваются в лиловый цвет, тогда как ядра соматических клеток — в синий, почему они и могут быть легко отличимы друг от друга (рис. 1 л). Впервые проникновение спермиев в соматические клетки наблюдали С. Г. Навашин и В. В. Финн<sup>(8)</sup>. Недавно подобные факты описаны Я. Е. Элленгорном и В. Светозаровой<sup>(12)</sup> и В. Е. Козловым и Р. Я. Козловой<sup>(2)</sup>.

Нам уже пришлось указывать<sup>(2)</sup>, что оплодотворенные\* соматические клетки нуцеллуса следуют рассматривать как своеобразный ментор; его роль выполняют гибридные соматические клетки, имеющие своеобразный обмен веществ, не могущий не оказать влияния на развивающийся молодой эмбрион. Если вспомнить указание И. В. Мичурина на факт чрезвычайной чувствительности к влиянию ментора именно молодых организмов, то в данном случае влияние гибридных соматических клеток совпадает с наиболее ранним этапом онтогенеза нового растения и должно быть исключительно сильным.

Именно в этом смысле должно быть истолковано значение описываемого С. Г. Навашиным и В. В. Финном факта вхождения в стенки семязпочки халацогамных большого количества отцовских трубок, прорастающих ее подобно гифам гриба. Эти авторы рассматривали особые выросты семязпочки как специальные приспособления для прохождения пыльцевых трубок. Непонятое тогда явление уклонения пыльцевой трубки от кратчайшего пути, направление ее в микрополе непрямо, а обходным путем, теперь находит свое объяснение — усиление влия-

\* В смысле ассимиляционной теории оплодотворения Т. Д. Лысенко<sup>(1)</sup>.

зультат несовпадения во времени разделения хромосом и деления ядра. з — верхняя часть зародышевого мешка; оплодотворение яйцеклетки и синергид; в одной из синергид — первый митоз, в другой синергиде и яйцеклетке еще по два ядрышка. и — верхняя часть зародышевого мешка; дегенерация ядра яйцеклетки; в одной из синергид — два ядрышка — результат ее оплодотворения. к — верхняя часть зародышевого мешка; оплодотворенное ядро яйцеклетки с двумя ядрышками; сверху черные массы — остатки проникшей пыльцевой трубки; справа внизу проникающая позднее еще одна пыльцевая трубка. л — соматическая клетка нуцеллуса; ядро спермия у ядра яйцеклетки

ния оплодотворяющих элементов. Халацогамия предстает в своем истинном смысле. Но если за выступами семяпочки халацогамных мы признаем такое значение, то такое же следует видеть и признать в столбике покрытосемянных, потому что сам процесс оплодотворения прекрасно совершается и у голосемянных и у споровых, у которых столбик отсутствует. Значение трихогины багрянок также получает свое объяснение. Скопление громадного числа пыльцевых трубок в столбике описывает, например, М. В. Чернояров (11). Нами наблюдались случаи вхождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок с уже оплодотворенной яйцеклеткой (рис. 1 к), т. е. случай, подобный описанному Уайли (см. (11)) для *Vallisneria*.

В этом именно смысле мы рассматриваем влияние количества пыльцевых зерен на плодovitость (1) и влияние на подъем плодovitости добавочного чужеопыления.

В случаях опыления цветов гороха смесью пыльцы или повторного опыления, через 3—8 час. наблюдались случаи скопления спермиев на яйцеклетке и слияние более чем одного ядра спермия с ее ядром. На рис. 1 г изображен такой случай: две бусовидные нити — трансформированные ядра спермиев — уже сформировали на своих концах по ядрышку, и таким образом — в ядре яйцеклетки их три. В первых клетках молодого эмбриона увеличенное количество ядрышек сохраняется.

Следует отличать эти случаи от ложной многоядрышковой оплодотворенных ядер яйцеклетки, вызванных запаздыванием деления карิโอплазмы и всей яйцеклетки. Нормальные случаи изображены на рис. 1 д, представляющем первый митоз зиготы, и на рис. 1 е, где виден результат этого митоза. На рис. 1 ж изображен момент запоздалого деления ядра, имеющего сходство с амитозом. В заключение хочется отметить, что слияние более чем одного спермия с ядром яйцеклетки наблюдали Е. Герасимова (13), Б. Немец (15) и Е. Страсбургер (17). Для животных указания такого рода более многочисленны.

Как материалы, приведенные в этой работе, так и литературные данные с несомненностью показывают, что оплодотворение — процесс гораздо более сложный, чем это представлялось раньше. Очевидно, что оплодотворение не есть лишь слияние спермия с ядром яйцеклетки, что представляет собой лишь часть процесса оплодотворения, сопровождающегося целым рядом описанных выше явлений.

Как эти явления, так и случаи слияния с ядром яйцеклетки более чем одного спермия были известны и ранее, но ими полностью пренебрегали как не укладывавшимися в рамки «закона» постоянства числа хромосом. Все это заставляет цитологов по-новому пересмотреть вопрос о процессе оплодотворения и о генезисе хромосом.

Ленинградский государственный университет  
им. А. А. Жданова

Поступило  
29 VI 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Я. С. Айзенштадт, Уч. зап. ЛГУ, 139 (1951). <sup>2</sup> В. Е. Козлов и Р. Я. Козлова, там же, 139 (1951). <sup>3</sup> С. Я. Краевой, Сов. бот., 1 (1934). <sup>4</sup> Т. Д. Лысенко, Агробиология, 1948. <sup>5</sup> Я. Модилевский, Зап. Киевск. об-ва ест., 21 (1911). <sup>6</sup> Я. Модилевский, Изв. АН СССР, сер. биол., 2, 23 (1950). <sup>7</sup> С. Г. Навашин, Зап. Киевск. об-ва ест., 19 (1909). <sup>8</sup> С. Г. Навашин и В. В. Финн, там же, 22 (1912). <sup>9</sup> И. Д. Романов, ДАН, 19, 113 (1938). <sup>10</sup> Н. В. Турбин и Е. Н. Богданова, Изв. АН СССР, сер. биол., 4 (1949). <sup>11</sup> М. В. Чернояров, Зап. Киевск. об-ва ест., 24 (1915). <sup>12</sup> Я. Е. Эллэнгорн и В. Светозарова, Бот. журн., 6, 569 (1949). <sup>13</sup> E. Gerassimova, La cellule, 42 (1933). <sup>14</sup> Land, Bot. Gaz., 30 (1900). <sup>15</sup> B. Nemeц, Bull. Acad. Sci. Bohême, 17 (1912). <sup>16</sup> R. Souèges, C. R., 227, 802, 1005, 1066 (1948). <sup>17</sup> Strasburger, Bot. Zs., 19 (1900). <sup>18</sup> E. Strasburger, Neue Untersuch. ü. d. Befruchtungsvorgang, Jena, 1884. <sup>19</sup> Frey, Bot. Gaz., 30 (1900). <sup>20</sup> A. Frisendahl, Kungl. Sv. Vet. Acad. Handlingar, 48 (1912). <sup>21</sup> K. Shibota, Biol. Zbl., 22 (1902). <sup>22</sup> H. O. Yuel, Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsaliensis, 1 (1907).