Доклады Академии наук СССР
1955. Том 100, № 6

ЦИТОЛОГИЯ

Е. И. УСТИНОВА

ЯВЛЕНИЕ АПОСПОРИИ У ПОДСОЛНЕЧНИКА

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 16 IX 1954)

Апомиксис широко представлен в растительном мире, начиная с водорослей, грибов, папоротников и кончая покрытосеменными. Первая классификация типов апомиксиса была предложена в 1908 г. Винклером (6); в Советском Союзе наиболее полная сводка сделана в 1940 г. В. А. Поддубной-Арнольди (4). Известно, что из всех установленных типов апомиксиса: партеногенез, апогамия, нуцеллярная эмбриония, апоспория — последний тип встречается реже всего и описан у очень немногих растений.

Под апоспорией, как известно, принято понимать развитие зародышевого мешка не из споры, а из клетки нуцеллуса или покрова семяпочки. В этих условиях развитие зародышевого мешка не сопровождается редукционным делением, и число таких развивающихся зародышевых мешков иногда достигает нескольких в одной семяпочке, в зависимости от склонности данного вида растения к развитию таких образований. Так например, у Coreopsis bicolor развивается 18 зародышевых мешков в халазе нуцеллуса одной семяпочки (4).

По литературным данным, апоспория описана у 18 видов покрытосеменных, принадлежащих к 5 семействам. Наибольшее число видов, у которых встречается апоспория, принадлежит к семейству сложноцветных.

Эмбриологическое исследование подсолнечника, проведенное в течение 1949—1952 гг., вскрыло ряд новых явлений в онтогенезе семяпочки, из которых наиболее интересным является развитие апоспорических образований. Работая с сортом Ждановский 8281 в 1949 г., мы обнаружили при анализе 780 семяпочек 4 семяпочки с апоспорическими зародышевыми мешками, находящимися на разных фазах развития: 4-ядерные, 8-ядерные (7).

В 1950 г. для изучения процесса оплодотворения был взят сорт подсолнечника Саратовский 169, где были обнаружены многочисленные случаи апоспории, а именно, из 597 семяпочек у 62 семяпочек (10,2%) найдены апоспорические зародышевые мешки и обнаружены случаи формирования специфических новых структур, новообразований, которые, повидимому, можно отнести к явлениям, близким к апоспории.

Следует указать, что погодные условия во время цветения подсолнечника летом 1950 г. были крайне неблагоприятны: низкая среднесуточная температура воздуха (от 7,5 до 16,6°), большое количество осадков, затяжные дожди, избыточная влажность воздуха. В результате создался большой промежуток времени между кастрацией и опылением (7—9 дней), что могло способствовать развитию различных аномалий, так как мы располагали часто уже перезревшим материалом или материалом, развившимся в не совсем обычных условиях. Указанные обстоятельства, несомненно, способствовали развитию апоспории, ибо, как показало эмбриологическое исследование этого же сорта в следующем 1951 г., выращиваемого в тех же полевых условиях только при других, более благоприят-

ных условиях погоды и при своевременном опылении, апоспории обнаружить пока не удалось. Повидимому, на развитие апоспории оказывают влияние внешние условия, специфика сорта и физиологическое состояние семяпочки и цветка в целом. Наблюдения показали, что сочетание неблагоприятных погодных условий с физиологическим перезреванием цветка и семяпочки благоприятно влияет на развитие апоспорических образований, что особенно наглядно показано на сорте Саратовский 169 при сопоставлении данных 1950 и 1951 гг.

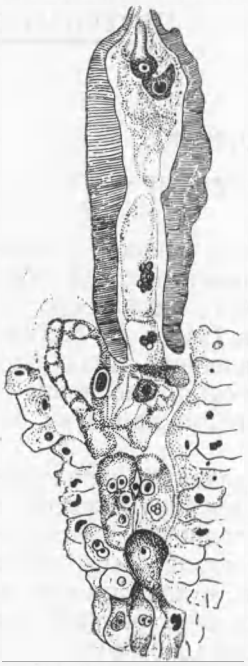


Рис. 1. Апоспорические зародышевые мешки в халазальной части семяпочки подсолнечника у сорта Саратовский 169. Об. 40, ок. 4

В процессе работы применялись следующие варианты опыления: 1) опыление смесью пыльцы 2—3 сортов, 2) опыление большим и малым количеством пыльцы своего сорта, 3) опыление малым количеством своей пыльцы + пыльца далекого вида (георгина); 4) инцухт в пределах соцветия. В процессе работы выяснилось, что апоспория развивается только при определенных условиях полового процесса и характер ее развития определяется состоянием семяпочки и зародышевого мешка. В неопыленных цветках она совсем не развивается. Зависимость между прорастающей пыльцой на рыльце и растущими пыльцевыми трубками и апоспорией очевидна, ибо развитие апоспорических зародышевых мешков у подсолнечника происходит всегда при наличии происшедшего опыления. Отмечено, что при замедленном росте пыльцевых трубок, например при инцухте, при опылении малым количеством пыльцы, т. е. при тех или иных затруднениях в процессе оплодотворения, как правило, развивается апоспория.

Подробное рассмотрение образования апоспорических зародышевых мешков и специфических элементов апоспории позволило установить, что апоспория всегда начинает развиваться после сформирования нормального зародышевого мешка, т. е. с момента открытия цветка во время опыления или непосредственно перед ним. Затем в зависимости от способа опыления или апоспория быстро подавляется, например в варианте опыления смесью пыльцы, или довольно интенсивно развивается в особую ткань, как, например, в вариантах: опыление малым количеством пыльцы, инцухт. Число таких апоспорических зародышевых мешков, не всегда похожих по своей форме на нормальные зародышевые мешки, в отдельных случаях достигает более 15—20, но чаще бывает от 7—10 до 15 (см. рис. 1).

Элементы апоспорических зародышевых мешков обычно в большинстве случаев дифференцируются по типу нормальных половых элементов и, следовательно, потенциально близки элементам нормальных зародышевых мешков, что, повидимому, позволяет сделать допущение о развитии зародышей из таких апоспорических зародышевых мешков. Как нам удалось установить, развитие апоспорических образований начинается с разрыхления и образования синцития из клеток покрова семяпочки в ее халазальной части. Выяснилось, что при образовании апоспории происходят процессы разрушения и новообразования. Клетки ткани покрова семяпочки начинают терять свои четкие очертания, местами сплющиваются, часть из них растворяется, и плазма отдельных клеток смешивается вместе, стягиваясь в тяжи, ядра сильно мельчают, обедняются содержимым, очень слабо красятся основными красками. Оседание и растворение клеток покрова семяпочки способствует образованию очагов, в которых затем начи-

нают развиваться апоспорические образования. Обычно образуется несколько мелких очагов, что составляет как бы зону апоспории в халазальной части семяпочки, куда притекают обычно из семяножки в обильном количестве пластические вещества, идущие на развитие зародыша и эндосперма нормального зародышевого мешка. В случае развития апоспории часть этих веществ расходуется на развитие апоспорических зародышевых мешков. В результате зародыш и эндосперм в нормальном зародышевом мешке несколько отстают в развитии при наличии апоспории от тех же сроков при однотипных вариантах опыления.



Рис. 2. Группа апоспорических образований, находящихся в разных фазах развития. В отдельных ядрах идет почкование, фрагментация. Об. 40, ок. 4

В отдельных очагах скапливается плазма, преобразованная в результате слияния нескольких клеток покрова и под воздействием притекающих пластических веществ. В сгустках этой плазмы, интенсивно красящейся на рибонуклеиновую кислоту, идут энергичные процессы накопления белков, усиленный обмен веществ, интенсивное новообразование белка. Большое содержание рибонуклеиновой кислоты всегда указывает на синтез белка и усиленный обмен в данной клетке или ткани ([1], [2]).

Образование ядер в таких очагах, как удалось выяснить, происходит разными способами. Так, мы наблюдали слияние ядер распадающихся клеток покрова в халазальной части семяпочки. В тяжах и сгустках плазмы были также обнаружены гомогенные ядра, не похожие на ядра клеток ткани покрова, а также на ядра, возникшие от слияния таковых, ибо как по своей структуре, так и по своему биохимизму эти ядра базофильны; они красились только на рибонуклеиновую кислоту и напоминали плазматические ядра, описанные О. Б. Лепешинской ([3]). Такие ядра проходят, повидимому, особый путь развития, в них затем накапливается тимонуклеиновая кислота. Отмечено, что в дальнейшем в клетках, где имеются скопления таких ядер, развиваются апоспорические зародышевые мешки с клетками типа антипод (см. рис. 2).

Несмотря на многочисленные картины развития апоспорических образований, находящихся в разных фазах развития, мы никогда не видели митотических делений ядер в многочисленных очагах и затем в апоспорических зародышевых мешках. Размножение ядер происходит здесь иным путем, например путем амитозов, следующих один за другим, путем фрагментации одного ядра на несколько частей, путем почкования ядер (рис. 2).

Как известно из литературы, в бурно растущих дифференцированных тканях на смену митозу приходит амитоз, ибо в процессе митоза обычно приостанавливается рост ткани вследствие затраты большого количества энергетического материала и клетка выходит из своего «рабочего» состояния ([5]). Результаты наших наблюдений над развитием апоспорических зародышевых мешков у подсолнечника подтвердили это положение: мы всегда наблюдали процесс размножения ядер немитотическим путем.

Установлено также, что развитие гаусториев из нижней антиподы способствует в какой-то мере развитию апоспорических образований, ибо при ранней дегенерации антипод или их слабом развитии апоспория более эфемерна, чем в противном случае. Образование гаусториев из нижних антипод всегда активизирует развитие апоспории.

На основании наших наблюдений мы пришли к заключению, что в процессе образования и развития апоспорических образований, иногда необычных по своей структуре, а иногда напоминающих зародышевые мешки, происходят многообразные процессы развития новых структур из комплекса клеток, предварительно распадающихся и дающих синцитий в халазальной части покрова семяпочки. Апоспорический зародышевый мешок развивается не из одной обособившейся клетки покрова семяпочки, а из группы распавшихся клеток покрова семяпочки, преобразующихся в синцитий. В процессе образования происходят процессы слияния двух или нескольких ядер синцития и могут быть случаи новообразования ядер в очагах, богатых пластическими веществами с высоким уровнем белкового обмена, на что указывает реакция на рибо- и тимонуклеиновую кислоты.

Онтогенез апоспорических образований идет очень своеобразно, в процессе развития их наблюдаются различные способы деления ядер: амитоз, фрагментация, почкование ядер и т. д. Отмечена резкая разнокачественность ядер и плазмы по своей физиологии и структуре в апоспорических образованиях.

Таким образом, подводя итоги исследованию возникновения и развития апоспорических зародышевых мешков в семяпочке подсолнечника, можно констатировать, что представление о генезисе апоспории у данной культуры, а возможно, и у других форм ([4]), как о происхождении всегда из одной обособившейся клетки нуцеллуса или интегумента, нуждается в пересмотре и уточнении.

Развитие апоспорических зародышевых мешков у подсолнечника, как видно из предыдущего изложения, сопряжено со способом опыления и может поэтому, наряду с другими показателями, характеризовать значимость того или иного способа опыления. Глубокое и всестороннее изучение этого интересного явления, до сего времени, как нам известно, не описанного в литературе, необходимо для познания онтогенеза данного вида.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
16 III 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] А. Н. Белозерский. Нуклеопротеиды клеточного ядра и цитоплазмы, Докторск. диссертация, МГУ, 1944. [2] И. С. Браше, Усп. совр. биол., 29, в. 1 (1950). [3] О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого неклеточного вещества. 1950. [4] В. А. Поддубная-Арнольди, Бот. журн., 25, № 1 (1940). [5] А. А. Прокофьева-Бельговская, Изв. АН СССР, сер. биол., № 6 (1953). [6] H. Winkler, Progr. rei. Bot. (1908). [7] Е. И. Устинова, Природа, № 8 (1951).