

К ЦИТОЭМБРИОЛОГИИ РАНОСОЗРЕВАЮЩИХ СОРТОВ ЧЕРЕШНИ И ПЕРСИКА

А.И. ЗДРУЙКОВСКАЯ-РИХТЕР, доктор биологических наук

В отличие от сортов среднего и позднего сроков созревания у раносозревающих сортов черешни [20, 42], персика [38, 39, 43 - 45] и груши [8] по невыясненным еще причинам в процессе развития плодов происходит отмирание семян. Это серьезное препятствие в селекционно-генетической работе с ранними сортами, так как нельзя использовать их в качестве материнских растений при выведении новых ранних и ультраранних сортов. В связи с этим имеют большое значение исследования, позволяющие выявить цитоэмбриологические особенности упомянутых сортов.

Цитоэмбриологии плодовых культур посвящена значительная литература. В работах зарубежных авторов освещены отдельные стороны цитоэмбриологических процессов в связи с вопросами само- и перекрестной стерильности, а также опаданием цветков, завязей и плодов [40, 41 и др.]. Отечественные исследователи также уделяли большое внимание цитоэмбриологии плодовых культур [11, 12, 15, 16, 30 и др.]. Однако сведений, касающихся раносозревающих плодовых растений в литературе очень мало [42, 43, 45].

Объекты и методы исследований

В исследования были включены раносозревающие сорта черешни, отличающиеся формированием неполноценных семян: Красная Майская, Майская Зорька, Ранняя Рынка. В качестве контроля использовали сорта Бюттнера Красная Поздняя и Багратион – среднего срока созревания с полноценными семенами. В качестве объекта исследований были взяты также два раносозревающих сорта персика: Майский Цветок и Ранний Риверса. Контролем служил Кумберлянд – среднего срока созревания с полноценными семенами.

Исследования проводили на постоянных препаратах, приготовленных обычными методами, принятыми в цитоэмбриологии [19]. В качестве фиксирующих жидкостей использовали главным образом жидкость Карнуа (6:3:1) и фиксатор Навашина (10:4:1). Для окраски препаратов в большинстве случаев применяли гематоксилин по Гейденгайну и Эрлиху, метилгрюнпиронин по Унна, а также основной фуксин по Фельгену и Модилевскому с подкраской светлым зеленым. Препараты анализировали с помощью микроскопа NfPK. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4, микрофотографии делали микрофотонасадкой МФН-12.

Материал собирали в коллекционных насаждениях отдела южного плодоводства Никитского ботанического сада.

Результаты и обсуждение

Цитоэмбриология черешни (*Cerasus avium* L. Moench.) Основные цитоэмбриологические закономерности развития семяпочки и зародышевого мешка, процесса оплодотворения, эндоспермогенеза и эмбриогенеза у плодовых описаны еще в 1940-1960 гг. [11, 14, 16]. Результаты исследований, полученные на наших объектах, согласуются с основными положениями этих авторов.

По данным А.А. Волошиной [3], дифференциация цветковых почек у сортов черешни в Никитском саду в среднем начинается в начале июля с колебаниями по годам от конца июня до середины июля. Процесс органобразования заканчивается во второй половине августа.

Завязь черешни образована одним плодолистиком. По брюшному шву плодолистика закладываются две семязпочки. Одна из них развивается в семя. Семязпочка крапивоцеллюлярная, содержит два интегумента, сросшиеся между собой почти на всем протяжении. Женский археспорий одноклеточный. Он закладывается в конце марта – начале апреля. Макроспороцит расположен в глубине нуцеллуса под 6-8 рядами кроющих клеток и в результате двух последовательных делений мейоза дает начало четырем гаплоидным, линейно расположенным макроспорам. Мейоз проходит в последней декаде марта. У черешни, как правило, материнской клеткой зародышевого мешка становится нижняя клетка тетрады. Зародышевый мешок относится к нормальному Polygonum-типу. В годы проведения исследований зародышевые мешки достигали зрелости во второй половине апреля. В только что сформированных зародышевых мешках яйцевой аппарат, центральная клетка антиподы расположены довольно компактно (рис. 1а).

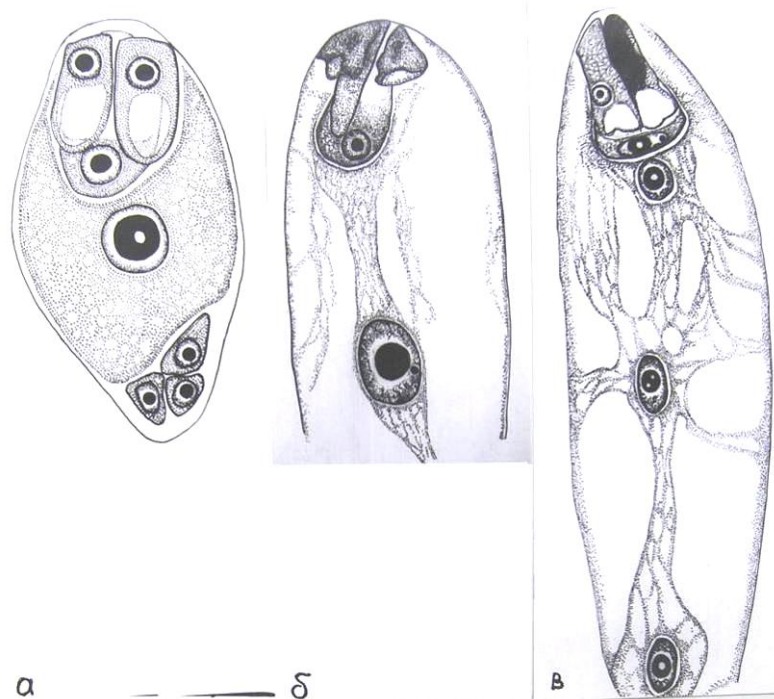


Рис. 1. Зародышевые мешки черешни сорта Красная Майская: а) зародышевый мешок до начала цветения (фаза появления лепестков); б) ядра яйцеклетки и центральной клетки с дополнительными ядрышками (видны отмирающие синергиды и добавочная пыльцевая трубка); в) в ядре яйцеклетки дополнительное ядрышко, одна синергида дегенерировала; три ядра эндосперма.

Рост зародышевого мешка, как обычно, происходит за счет разрушения нуцеллярных клеток, окружающих зародышевый мешок и находящихся с ним в непосредственной близости, а также благодаря развитию гаустория в халазальной части зародышевого мешка. При этом в его цитоплазме увеличиваются число и размеры вакуолей. Особенно значительной вакуолизации подвергается цитоплазма центральной клетки. Полярные ядра у черешни сливаются до оплодотворения, образуя ядро центральной клетки зародышевого мешка. Антиподы очень рано резорбируются. У синергид черешни в участках, обращенных к микропиле, имеется фибриллярный

(нитчатый) аппарат, который четко выявляется на препаратах, окрашенных генциановым фиолетовым по Ньютону.

Поскольку структура и функции элементов женского гаметофита разных растений, в том числе и плодовых, детально описаны в многочисленной цитоэмбриологической литературе [1, 2, 4 - 7, 17, 18, 22 – 25, 29, 31 - 37], на этих вопросах мы не останавливаемся.

Для изучения процессов развития эндосперма и зародыша у черешни было проведено искусственное опыление. Ниже приводятся данные о прохождении этапов эмбриогенеза и развития эндосперма у сортов черешни, взятых для изучения.

Процесс прорастания пыльцы и рост пыльцевых трубок в пестике черешни (табл. 1) наблюдали при конкретных условиях внешней среды (табл. 3).

Таблица 1

Рост пыльцевых трубок в пестике черешни после опыления, часов

Последовательность роста пыльцевых трубок	Сорт		
	Ранняя Рынка	Красная Майская	Бюттнера Красная Поздняя
Начало прорастания пыльцы на рыльце	2,5-6	2-6	2-7
Пыльцевые трубки в верхней части столбика	5-7	5-7	5-7
Пыльцевые трубки в верхней половине столбика	24-29	8-31	25-48
Пыльцевые трубки по всей длине столбика	25-40	8-28	29-48
Пыльцевые трубки достигли зародышевого мешка	22-56	24-52	29-48

Нанесенные на рыльце черешни пыльцевые зерна при температуре + 17-18°C в день опыления начинали прорастать, и через два часа можно было видеть короткие пыльцевые трубки в области рыльца. Через 5-7 часов пыльцевые трубки у всех трех сортов видны в верхней части столбика. Через 24-48 часов в зависимости от сорта пыльцевые трубки обнаруживали в верхней половине столбика, и примерно в эти же сроки они были видны по всей длине столбика. В зародышевых мешках кончики пыльцевых трубок были обнаружены через 22-56 часов у черешни сорта Ранняя Рынка, через 24-52 часа у сорта Красная Майская, а у сорта Бюттнера Красная Поздняя – через 29 часов.

По всей длине столбика и на рыльце наблюдали рост пыльцевых трубок и позже: через 54, 71 часов. Единичные пыльцевые трубки были видны и через 6 суток, когда в зародышевых мешках уже осуществился процесс оплодотворения, и началось развитие эндосперма и зародыша (рис. 1 б). Пыльцевые трубки поступали в зародышевый мешок, как правило, через синергиду, которая, как и у других растений, обычно при этом разрушается. Однако в нашем материале нередко встречали зародышевые мешки, в которых пыльцевые трубки вошли в обе синергиды. В одном случае наблюдали в зародышевом мешке черешни кончики трех пыльцевых трубок. Две из них вошли в синергиды и одна – между синергидами. Добавочные пыльцевые трубки наблюдали в зародышевых мешках с осуществленным процессом оплодотворения и развившимися двуклеточными зародышами (рис. 2 а, б, в).

Формирование зародыша (табл.2) у всех сортов отмечено в растянутые сроки. Зиготы в зародышевых мешках встречали у всех сортов до 6-7 суток после опыления. Двуклеточные и многоклеточные зародыши – через 5-8 суток (рис. 2 б, в). Стадия шаровидного зародыша наступала у Бюттнера Красной Поздней на 19, а у раносозревающих сортов Ранняя Рынка и Красная Майская на 22 сутки после опыления. Медленно осуществлялась дифференцировка зародышей – только на 32-33

сутки зародыши были дифференцированы на первичный корешок и семядоли. Примерно в эти же сроки шло развитие зародышей у черешни Майская Зорька при опылении пыльцой как черешни, так и вишни (рис. 3).

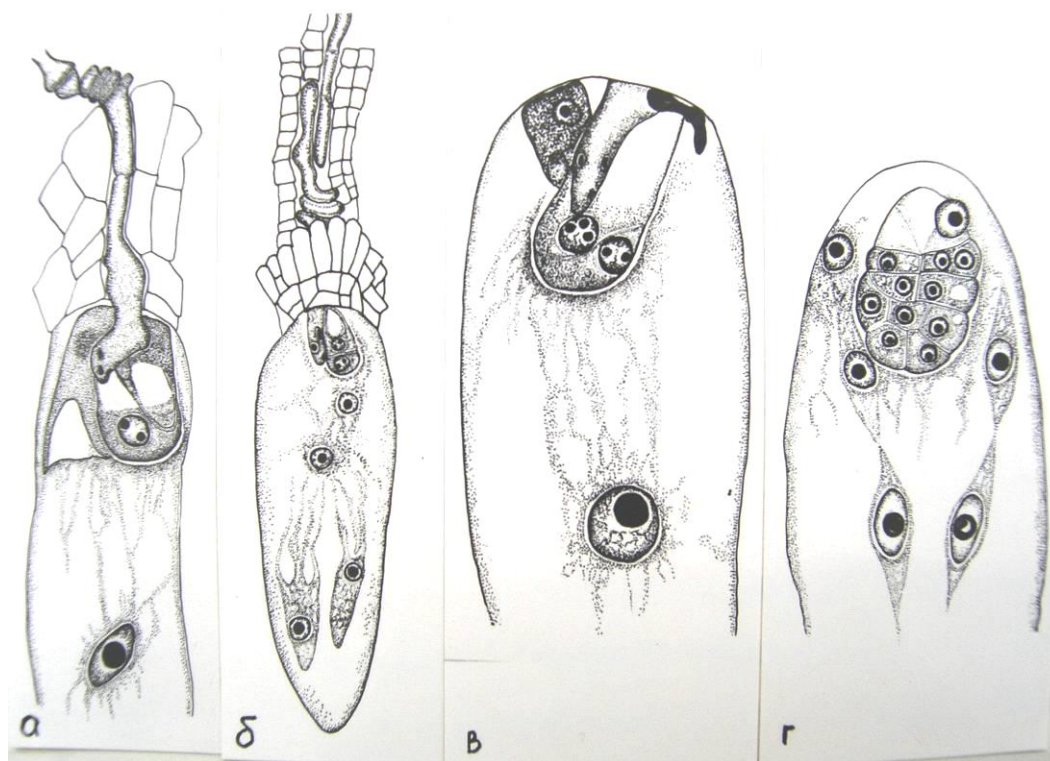


Рис. 2. Зародышевые мешки черешни сорта Красная Майская с зародышами и добавочными нескрывшимися пыльцевыми трубками: а) яйцеклетка с двумя ядрышками в ядре и двумя ядрами эндосперма (5 суток после опыления); б) двуклеточный зародыш и четыре ядра эндосперма (8 суток после опыления); в) двуклеточный зародыш и первичное ядро эндосперма, функционирует одна синергида (5 суток после опыления); г) многоклеточный зародыш, ядерный эндосперм, всего в этом зародышевом мешке 60 ядер эндосперма (8 суток после опыления).

Медленное развитие зародышей мы связываем с понижением температуры, что часто бывает в период цветения черешни и персика в условиях Никитского ботанического сада. Примером может служить весна 1957 и 1958 гг. (табл. 3). В литературе имеются сведения о том, что цитозембриологические процессы находятся в тесной зависимости от воздействия внешних климатических условий [22, 23]. В процессе дальнейшего развития отчетливо выявлялось различие между зародышами раносозревающих сортов и сорта Бюттнера Красная Поздняя. Зародыши первых в процессе созревания плодов не достигали окончательных размеров, тогда как у Бюттнера Красной Поздней еще задолго до созревания перикарпия зародыши заполняли почти весь объем семени. У самого раннего сорта черешни – Ранняя Рынка зародыши зрелых плодов были самой различной длины (1–5 мм). У этого и других раносозревающих сортов зародыши теряли тургор, становились вялыми. Для семян этих сортов характерны низкое содержание сухого вещества и низкая водоудерживающая способность [9] по сравнению с полноценными семенами сорта Бюттнера Красная Поздняя.

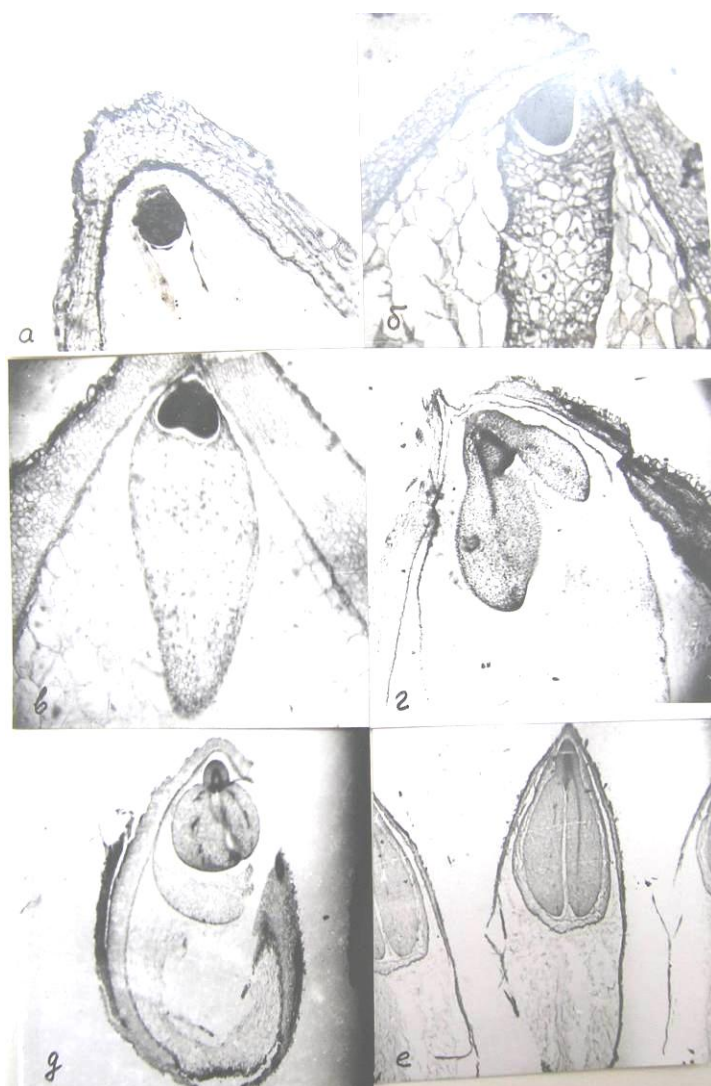


Рис. 3. Семяпочки черешни сорта Майская Зорька после опыления пылью вишни сорта Самсоновка: а, б, в, г) зародыш и эндосперм через 20, 26, 30 и 33 суток после опыления, соответственно; д, е) молодые семена из плодов в начале созревания.

Таблица 2

Развитие зародыша у трех сортов черешни (1957 г.)

Стадия эмбриогенеза	Возраст после опыления (сутки)		
	Ранняя Рынка	Красная Майская	Бютгнера Красная Поздняя
Зигота	1,5-7	2,5-6	1,5-7
2-клеточный зародыш	4,5	8	7-11
Шаровидный зародыш	22-23	22-25	19-23
Зародыш в стадии сердечка	-	24	24-28
Зародыш дифференцирован на первичный корешок и семядоли, почечка не сформирована	32	34	29-30
Зародыш дифференцирован на семядоли и осевые органы, занимает ½ объема семени	40	42-43	32-38
Зародыш достиг окончательных размеров	-	-	62-63

У всех сортов в растянутые сроки развивался и эндосперм, что, вероятно, тоже связано с условиями внешней среды. В период активного роста и развития эндосперма различий между сортами не наблюдали. Лизис эндосперма вблизи зародыша наступал в период закладки примордиев семядолей. Зона лизиса постепенно увеличивалась.

Таблица 3

Среднесуточная и максимальная температура по пятидневкам, °С

Дата	1957		1958		1971	
	средне-суточная	максимальная	средне-суточная	максимальная	средне-суточная	максимальная
10-14/ IV	11,8	17,0	6,6	9,9	9,9	12,7
15-19/ IV	11,6	17,0	8,4	12,1	7,6	10,5
20-24/ IV	8,7	12,6	9,9	13,3	13,2	16,4
25-29/ IV	11,8	13,4	10,6	14,2	13,5	18,0
30-04/ IV- V	10,7	14,3	11,5	14,5	13,1	17,5
05-09/ V	11,3	16,1	11,3	14,7	13,8	16,6
10-14/ V	16,4	20,5	17,0	20,9	13,0	15,9
15-19/ V	13,1	15,6	20,9	24,2	17,4	20,5
20-24/ V	15,9	19,0	18,5	22,2	15,1	18,5

В процессе развития и созревания перикарпия у черешни Бюттнера Красная Поздняя большая часть эндосперма лизировала под влиянием растущего зародыша и к концу развития зародыша эндосперм сохранялся в небольшом количестве, главным образом в микропилярном районе семени вокруг зародышевого корешка. У раносозревающих сортов, особенно у черешни Ранняя Рынка и Майская Зорька, эндоспермальная ткань в значительной степени сохранялась. Она теряла тургор и к концу созревания плодов вместе с другими тканями (нуцеллус и халазальная часть кожуры семени) сморщивалась.

Эмбриогенез. У сортов черешни Ранняя Рынка и Багратион зиготы развивались в одни и те же сроки (2-4 суток) после опыления. К 13-16 суткам (табл. 5) у сорта Ранняя Рынка, а у сорта Багратион к 11-15 суткам формировался многоклеточный, сферической формы зародыш. Вскоре после этого начиналась его дифференциация (рис. 4, 5). Прежде всего закладывались примордии семядолей, это происходило всегда при наличии клеточного эндосперма (рис. 4, 5). Закладке зачатков семядолей предшествовало образование двух центров с интенсивным клеточным делением. Апикальная часть зародыша становилась уплощенной. Примордии семядолей появлялись почти одновременно у обоих сортов. Вслед за этим зародыш достигал стадии сердечка. У сорта Ранняя Рынка эта стадия зародыша наступала на 4 дня раньше, чем у сорта Багратион. Сравнительно быстро после этого начиналось формирование осевых образований. К 5-27 суткам после оплодотворения осевые органы (подсемядольное колено и первичный корешок) в основном были уже дифференцированы. Имелся дерматоген, периблема, плерома и чехлик, прокамбий закладывался несколько раньше (рис. 4, 5). Только после закладки тканей зародышевого корешка и подсемядольного колена начинала закладываться апикальная меристема стебля с листовыми зачатками. Параллельно с формированием осевых органов шло развитие семядолей. Прокамбий из подсемядольного колена входил в семядоли, а затем в паренхиме семядолей дифференцировались проводящие пучки (жилки); в процессе дальнейшего роста образовывались анастомозы между ними. У черешни сорта Багратион зародыш в возрасте 37-40 дней после оплодотворения приближался к окончательным размерам. У черешни Ранняя

Рынка он не достигал нормальных размеров, если даже плоды оставляли на дереве после их созревания на 4-5 дней.

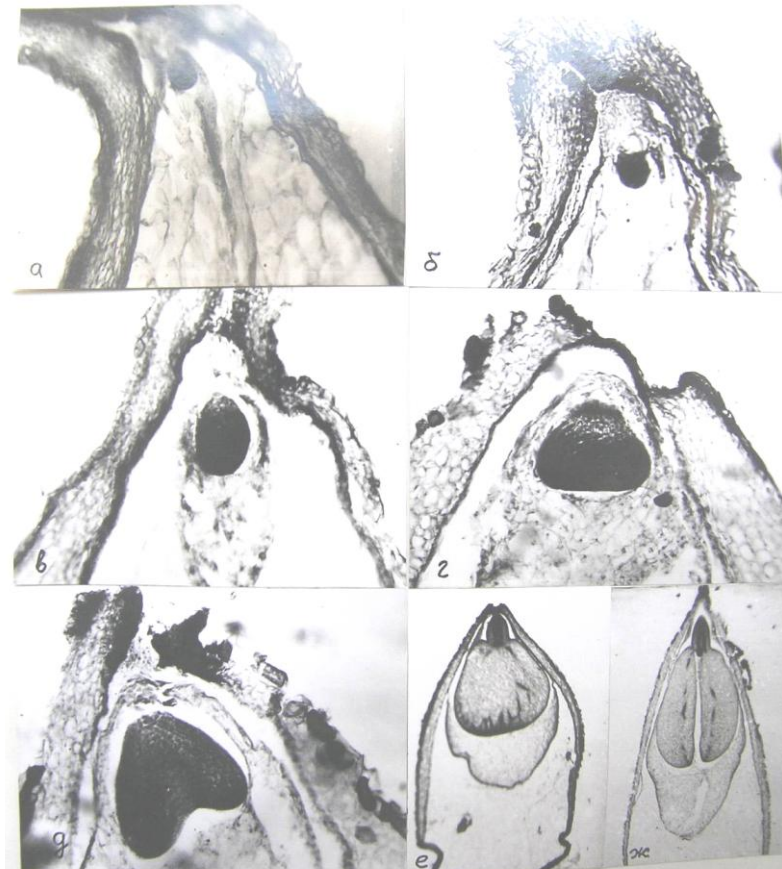


Рис. 4. Развитие зародыша и эндосперма в семени черешни сорта Ранняя Рынка через 11 (а), 13 (б), 19 (в), 25 (г, д), 30 (е) и 33 (ж) суток после опыления.

Размеры зародышей у этого сорта к концу созревания были очень вариабельны. Иногда они достигали $1/2$ и $2/3$ длины семени, но обычно были значительно меньше. Нередки случаи отмирания зародышей в период созревания плодов. Эндосперм у черешни, как известно, ядерного типа. Между 14-17 днями (табл. 6) после оплодотворения у обоих сортов черешни ядерный эндосперм превращался в клеточный. Центром первичного образования клеток в эндосперме является микропилярная часть зародышевого мешка. Первые клетки появлялись на границе с зародышем, отсюда процесс образования клеток распространялся к халазальному концу зародышевого мешка. Ядра и ядрышки эндоспермальных клеток раза в 2 крупнее зародышевых. В процессе образования клеточного эндосперма ценоцитная структура эндоспермальной ткани сохранялась только в халазальной части зародышевого мешка. У изученных сортов черешни на протяжении всего периода развития периферийные ряды клеток эндосперма (3-5 рядов) были с четко выраженными ядрами и более темно окрашенной цитоплазмой. Они мельче, чем клетки в центральной части. С началом закладки примордиев семядолей совпадает начало лизиса эндосперма вокруг зародыша. Этот процесс значительно усиливался в период дальнейшего роста и дифференциации зародыша.

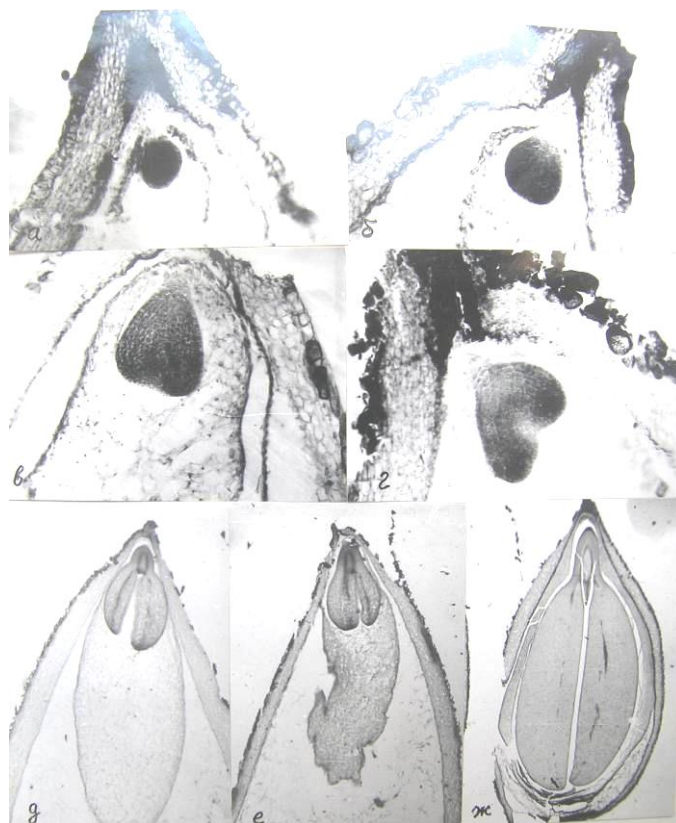


Рис. 5. Развитие зародыша и эндосперма в семени черешни сорта Багратион через 13 (а), 15 (б), 17 (в), 25 (г), 30-34 (д, е) и 37 (ж) суток после опыления.

Таблица 5

Этапы развития зародыша черешни в естественных условиях (1971 г.)

Время после оплодотворения (сутки)	Сорт Ранняя Рынка	Время после оплодотворения (сутки)	Сорт Багратион
	Зародыш		Зародыш
2-4	Зигота	2-4	Зигота
3-5	2-клеточный	4-5	2-клеточный
6-10	6-43-клеточный	6-10	4-40-клеточный
11-12	Около 100 клеток	11-12	Около 100 клеток
13-16	Многоклеточный-сферический	11-15	Многоклеточный-сферический
16-18	Апикальная часть зародыша уплощена	15-23	Апикальная часть зародыша уплощена
19-22	Появились примордии семядолей	19-23	Появились примордии семядолей
23	Зародыш в стадии сердечка	24-25	Зародыш в стадии сердечко
23-25	Формирование осевых органов	24-27	Формирование осевых органов
25-35	Оформление семядолей, листовых зачатков	27-55	Оформление семядолей листовых зачатков
26-28	Занимает 1/6-1/5 часть длины семени	28-32	Занимает 1/7-1/5 длины семени
28-33	Занимает 1/4-1/3 часть длины семени	33-34	Занимает 1/3-1/2 длины семени
34-36	Занимает 1/2-2/3 длины семени	35-37	Занимает 2/3-4/5 длины семени
-	-	37-40	Занимает почти все семя
-	-	40-55	Достиг нормальной величины

В большей степени эндосперм разрушался вокруг формирующегося зародышевого корешка и около концов семядолей. За этой зоной лизиса обычно лежат слои разрушенных и полуразрушенных бледно окрашенных клеток эндосперма. По направлению к периферии степень полноценности клеток увеличивается. Позже, когда зародыш занимает $2/3 - 4/5$ длины семени (сорт Багратион), зона лизиса появляется и со стороны халазы за счет нарушения клеточных структур наружных слоев эндосперма. В это время у черешни сорта Багратион в халазальной части у концов семядолей эндосперм остается в виде узкой полосы разрушенных и полуразрушенных клеток.

Таблица 6

Развитие эндосперма черешни в естественных условиях (1971 г.)

Время после оплодотворения (дни)	Сорт Ранняя Рынка	Время после оплодотворения (дни)	Сорт Багратион
	Стадия развития		Стадия развития
5-10	От 3 до 107 ядер	4-10	От 3 до 148 ядер
11-14	От 103 до 758 ядер (или в делящемся состоянии)	11-13	От 129 до 1115 ядер
14-16	Переход ядерного эндосперма в клеточный	14-17	Переход ядерного эндосперма в клеточный
17-35	Клеточный	18-55	Клеточный
25-35	Занимает $1/3$ длины семени	18-32	Занимает $1/3$ длины семени
30-40	Занимает $1/3-1/2$ длины семени	30-34	Около $1/2-2/3$ длины семени
	Начало формирования плотной части эндосперма вокруг зародышевого корешка и в области наружных сторон семядолей	35-55	Формирование плотной части эндосперма вокруг зародышевого корешка и в области наружных сторон семядолей

Следует отметить, что наряду с деструктивными процессами, происходящими в эндоспермальной ткани, идет формирование запасной формы эндосперма. Эта ткань локализуется в виде колпачка вокруг зародышевого корешка и в виде широких полос, проходящих вдоль наружных поверхностей семядолей, сужаясь (до 2-3 рядов клеток) к боковым частям и концам семядолей (рис. 4, 5). Клетки этих участков эндосперма постепенно заполняются питательными веществами. У черешни сорта Ранняя Рынка к концу созревания плодов эта ткань остается мало выраженной и менее заполненной питательными веществами, чем в семенах черешни Багратион (рис. 4, 5). Нередко клетки эндосперма этой зоны у сорта Ранняя Рынка являются пустыми. Семяпочка черешни характеризуется хорошо развитым нуцеллусом (красинуцеллярный тип). Нуцеллус покрыт эпидермисом, в микропиллярном конце имеется нуцеллярный колпачок из 4-5 рядов клеток. К нуцеллусу примыкает интегумент. В халазальной части нуцеллуса формируется гипостаза, состоящая из нескольких рядов (до 15) мелких клеток, ярко окрашиваемых пиронином, и имеющая форму плоской чаши.

Нуцеллярные клетки паренхимного типа с тонкими стенками. В средней части нуцеллуса между зародышевым мешком и халазой (на ранних стадиях) клетки отличаются вытянутой формой (параллельно длиной оси семяпочки). Это характерно для многих растений [32].

По мере роста зародыша и эндосперма нуцеллярная ткань постепенно теряет способность воспринимать красители. Близлежащие к эндосперму ряды клеток теряют контуры и лизируют. Лизису подвергаются клеточные стенки и цитоплазма. Более продолжительное время сохраняют жизнеспособность нуцеллярный колпачок и эпидермис нуцеллуса. Почти до конца развития семени неразрушенными остаются 2-3

ряда клеток нуцеллуса, примыкающих к гипостазе. Ядра этих клеток с четким контуром и с ярко окрашенными ядрышками.

В зрелых полноценных семенах черешни (сорт Багратион) нуцеллус полностью разрушается. В семенах раносозревающего сорта Ранняя Рынка в процессе очень рано наступающего созревания околоплодников халазальная часть полуразрушенного нуцеллуса (приблизительно $1/4 - 1/5$ длины семени) теряет тургор и сморщивается.

Сопоставляя характер развития тканей семени у изучаемых нами сортов черешни (табл. 7) с учетом установленных Б. Тьюки [43] стадий в развитии плода вишни и персика, к I стадии относим развитие семяпочки (сорт Багратион) с момента оплодотворения до дифференциации гипофизиса. После этого наступает 2-я стадия, которая заканчивается, когда зародыш близок к окончательным размерам. Границей между 2 и 3 стадиями, вероятно, может служить формирование запасной формы эндоспермальной ткани. На 3-й стадии в ней, как и в тканях зародыша (в семядолях) накапливаются питательные вещества, необходимые для сохранения жизнеспособности семян в период стратификации и для формирования проростка. Клетки семядолей и эндосперма заполнены включениями запасных веществ, особенно полисахаридов.

Сравнивая онтогенез семени 2-х сортов черешни, состоящий условно из 3-х стадий, видим (табл. 7), что в течение 1-й стадии молодые семена изучаемых сортов в общем не различаются. Существенные различия появляются на 2-й стадии: у черешни сорта Багратион происходит окончательное формирование семени, в то время, как у черешни сорта Ранняя Рынка эта стадия остается незавершенной: зародыш не достигает окончательных размеров, в клетках эндосперма не видно заметного накопления питательных веществ. Уже в начале 2-й стадии наблюдается вакуолизация клеток эндосперма и зародыша, которая в дальнейшем все более усиливается. Наиболее крупные вакуоли имеют клетки паренхимы семядолей зародыша. Интегумент к 32 дню после оплодотворения в большинстве случаев состоит из плоских клеток и становится очень тонким. В халазальной части семени интегумент и нуцеллус сморщиваются.

В результате изучения гистогенеза органов семени черешни определены продолжительность и границы 3-х стадий онтогенеза семени. Продолжительность I-ой стадии у обоих сортов одинаковая (22-23 дня с момента оплодотворения), не видно отличий и в морфологии семени; 2-я стадия у черешни Багратион продолжается 12-15 дней (с 25-28 по 40 день после оплодотворения). В течение этой стадии семя окончательно формируется. Затем наступает 3-я стадия - стадия накопления запасных питательных веществ. У черешни сорта Ранняя Рынка 2-я стадия остается незавершенной. Уже в начале 2-й стадии в семенах этого сорта наблюдаются указанные выше аномалии в развитии тканей зародыша и окружающих его эндосперма и нуцеллуса. Эти патологические изменения совпадают с очень интенсивным ростом и созреванием околоплодника. У черешни сорта Багратион увеличение объема околоплодника происходит более медленно и постепенно.

Цитозэмбриология персика (*Persica vulgaris* Mill.). В литературе имеются данные о морфологических особенностях цветка персика, о возможности оплодотворения при опылении цветков разного возраста [26, 27]. Имеются также сведения о развитии зародышевого мешка [40, 42]. Детальное исследование цитозэмбриологии персика, включающее вопросы опыления и оплодотворения, развитие эндосперма и зародыша, провела М.В. Ключерова [12, 13]. Цитозэмбриологические процессы у раносозревающих сортов персика мы изучали в связи с характерной для них неполноценностью семян. В завязи персика, образованной одним плодолистиком, закладывается две семяпочки, одна из которых развивается в семя.

Таблица 7

Характеристика стадий формирования семени у разных по срокам созревания сортов черешни

Стадии, их продолжительность после оплодотворения (дни)	Органы семени	Сорт	
		Багратион	Ранняя Рынка
1	2	3	4
1 стадия			
От 4-х до 24-27 (Багратион)	Зародыш	От 2-клеточного до начала органогенеза (закладка примордиев семядолей, формирование гипофизиса).	От 2-клеточного до начала органогенеза (закладка примордиев семядолей, формирование гипофизиса).
От 3-х до 25-27 (Ранняя Рынка)	Эндосперм	От первых ядер до клеточного. К концу первой стадии эндосперм клеточный, сформирован ценоцитный халазальный гаусторий. Активный рост.	От первых ядер до клеточного. К концу первой стадии эндосперм клеточный, сформирован ценоцитный халазальный гаусторий. Активный рост.
	Нуцеллус	Эпидермис нуцеллуса и колпачок хорошо выражены. Гипостаза (15 рядов клеток) ярко окрашивается. Нуцеллярные клетки, граничащие с зародышевым мешком и эндоспермальным гаусторием, слабо окрашиваются и подвержены лизису.	Эпидермис нуцеллуса и колпачок хорошо выражены. Гипостаза (15 рядов клеток) ярко окрашивается. Нуцеллярные клетки, граничащие с зародышевым мешком и эндоспермальным гаусторием, слабо окрашиваются и подвержены лизису.
2 стадия			
От 25-27 до 40 (Багратион)	Зародыш	Завершение органогенеза, активный рост, гистогенез. Приближение к окончательным размерам.	Завершение органогенеза, гистогенез. Не достигает нормальных размеров. Образование крупных вакуолей в паренхимных клетках семядолей.
От 26-28 до 36 (Ранняя Рынка)	Эндосперм	Вокруг зародыша появляется и все более увеличивается зона лизиса. В районе зародышевого корешка и вдоль наружной поверхности семядолей формируется запасная форма эндосперма.	Значительная зона лизиса вокруг зародыша. Запасная форма выражена слабо. В клетках мало включений, хорошо просматриваются ядра. Нередко ядра – в состоянии митоза. Имеются двуядерные клетки.
	Нуцеллус	Нуцеллус в большей своей части окрашивается слабо. Вокруг зародышевого мешка увеличивается лизированная зона. К концу стадии в халазальной области остается 2-3 ряда нормально окрашенных клеток.	Нуцеллус слабо окрашивается. В халазальной зоне остатки разрушенных в разной степени лизированных клеток.
3 стадия			
40-55 (для черешни Багратион)	Зародыш	Полностью сформирован, занимает почти весь объем семени. В клетках семядолей откладываются запасные питательные вещества	Третья стадия отсутствует
	Эндосперм	Клетки эндосперма, локализованного вокруг зародышевого корешка и вдоль наружных поверхностей семядолей, заполнены питательными веществами	Третья стадия отсутствует
	Нуцеллус	Нуцеллус в виде тончайшей пленки	Третья стадия отсутствует

К концу марта (табл. 8) семечка уже была дифференцирована на нуцеллус и интегументы. В первой половине апреля осуществлялось заложение женского

археспория, проходил мейоз и тетрадогенез. Тетрада макроспор расположена линейно, зародышевый мешок обычно развивается из нижней макроспоры, однако часто зародышевым мешкам дают начало и другие макроспоры (рис.6).

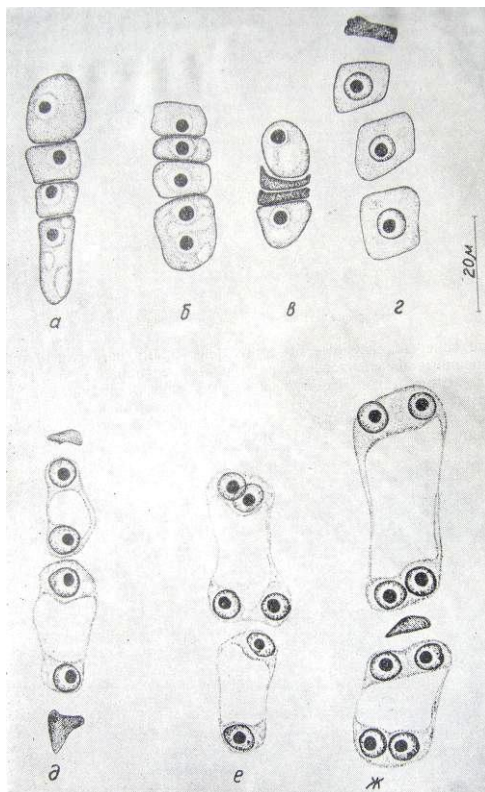


Рис. 6. Развитие зародышевого мешка персика: а) тетрада макроспор; б) двухядерный зародышевый мешок, развивающийся из халазальной макроспоры; в) развивающиеся микропилярная и халазальная макроспоры; г) дегенерирует микропилярная макроспора; д) два двухядерных зародышевых мешка, развивающиеся из средних макроспор; е) два зародышевых мешка, развивающиеся из двух нижних макроспор; ж) два четырехядерных зародышевых мешка.

Причем, у сортов персика Майский Цветок, Ранний Риверса, Кумберляндт могут развиваться одновременно 2-3 макроспоры, образующие дополнительные зародышевые мешки [10], чем и обусловлена ложная полиэмбриония у персика (развитие 2-3 зародышей в одном семени). Формирование зародышевого мешка было растянуто во времени (см. табл. 8), что, как уже говорилось, было связано с похолоданием в период бутонизации и цветения. При благоприятных температурных условиях зародышевый мешок персика перед раскрытием цветка окончательно сформирован и готов к оплодотворению. Для изучения процесса оплодотворения, развития эндосперма и зародыша проводили искусственное опыление пестиков кастрированных цветков смесью пыльцы этих же сортов. Прорастание пыльцы на рыльце и рост пыльцевых трубок в столбике происходили медленно, что приводило к растянутости процессов оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза (табл. 9, 10, 11).

Наши данные относительно роста пыльцевых трубок в столбике и процесса оплодотворения у персика отличаются от данных, полученных на других сортах М.В. Ключевой [12] в условиях Киева. Автор указывает, что пыльцевые трубки дорастают

до микропиле семяпочки через 10-12 часов после нанесения пыльцы на рыльце, а слияние половых элементов происходит через 20-24 часа.

Таблица 8

Развитие семяпочки и зародышевого мешка у сортов персика разных сроков созревания

Этапы развития	Год	Сорт Майский Цветок	Сорт Ранний Риверса	Сорт Кумберляндт
Закладка зачатка семяпочки	1957	21/ I-01/ III	24/ I-05/ II	21/ I-03/ II
Начало образования интегументов	1957	13/ III	13/ III	13/ III
Нуцеллус и интегументы сформированы	1957	25/ III	25/ III	25/ III
Закладка женского археспория	1957	04/ IV	10/ IV	10-13/ IV
	1958	12/ IV	14/ IV	10-11/ IV
Редукционное деление, развитие тетрады макроспор	1957	11/ IV	25/ III-12/ IV	11-16/ IV
Формирование материнской клетки зародышевого мешка	1957	11-13/ IV	25/ III-15/ IV	11-16/ IV
Развитие 2-ядерного зародышевого мешка	1957	11-18/ IV	4-16/ IV	11-19/ IV
	1958	10-21/ IV	-	10-11/ IV
4-ядерный зародышевый мешок	1957	11-18/ IV	04-22/ IV	11-24/ IV
	1958	10-19/ IV	-	11-13/ IV
8-ядерный зародышевый мешок (не дифференцированный)	1957	12-18/ IV	11-17/ IV	13-17/ IV
	1958	11-18/ IV	-	11-12/ IV
Зрелый зародышевый мешок	1957	15-19/ IV	11-24/ IV	15-18/ IV
	1958	12-30/ IV	-	12-19/ IV

Таблица 9

Рост пыльцевых трубок в пестике персика разных сортов (1957 г.)

Проращение пыльцы	Время после опыления (часы)		
	Сорт Майский Цветок	Сорт Ранний Риверса	Сорт Кумберляндт
Начало проращивания пыльцы на рыльце	28-120	22-120	24-204
Пыльцевые трубки в верхней части столбика	28-48	48	-
Пыльцевые трубки в верхней половине столбика	48-120	-	96-144
Пыльцевые трубки по всей длине столбика	96-212	76-200	-

Таблица 10

Развитие эндосперма у персика разных сортов (1957 г.)

Стадия развития эндосперма	Возраст после опыления (сутки)		
	Сорт Майский Цветок	Сорт Ранний Риверса	Сорт Кумберляндт
Первичное ядро эндосперма	4-13	7-10	6-13
Первые ядра эндосперма	13-18	7-22	9-20
Эндоспермальные ядра, расположенные в пристенном слое цитоплазмы зародышевого мешка	29	12-40	29
Клеточный эндосперм	77	44-52	36-60

Различие полученных данных, вероятно, связано с различными температурными условиями во время проведения опытов. В литературе имеются данные, близкие к нашим результатам [41], где указывается, что процесс оплодотворения у персика осуществляется на 14 день после искусственного опыления и через 10-16 дней после полного цветения при свободном опылении.

В наших опытах пониженные температуры воздуха в период опыления персика сказались на замедленном прорастании и росте пыльцевых трубок в столбике. Пыльцевые зерна длительное время лежали на поверхности рыльца и не прорастали. В течение длительного времени пыльцевые трубки незначительной длины мы обнаруживали в области рыльца и в верхней части столбика. В нижней части столбика встречали единичные пыльцевые трубки. У сортов персика, исследованных нами, вхождение дополнительных пыльцевых трубок в зародышевый мешок не отмечено. На излишнее содержание нескольких пыльцевых трубок в зародышевом мешке персика указывает М.В. Ключерова [12].

Таблица 11

Развитие зародыша персика разных сортов (1957 г.)

Стадии развития зародыша	Возраст после опыления (сутки)		
	Сорт Майский Цветок	Сорт Ранний Риверса	Сорт Кумберляндт
Зигота	4-22	10-22	6-13
2-клеточный зародыш	22	30	-
Зародыш многоклеточный, шаровидный	22-29	12-40	29-34
Зародыш дифференцирован на корешок и семядоли. Почечка не сформирована	44-73	67	57-63

Заторможенный рост пыльцевых трубок не мог не отразиться на процессах оплодотворения, развития эндосперма и зародыша. Так, слияние спермия с яйцеклеткой наблюдали у сорта Майский Цветок через 4-8 суток, у сорта Ранний Риверса через 10, а у сорта Кумберляндт на 11 сутки после опыления.

У персика Ранний Риверса оплодотворенные женские ядра наблюдали через 12 суток (рис. 7). У сорта Майский Цветок в одном из зародышевых мешков наблюдали зиготу и шесть ядер эндосперма через 13 суток после опыления. У этого же сорта мы наблюдали очень больших размеров зиготу и первичное ядро эндосперма в зародышевом мешке в возрасте 25 суток после опыления. Развитие зародыша и эндосперма происходило также довольно медленно. Образование первых ядер эндосперма (см. табл. 10, 11) наблюдали у персика Майский Цветок через 13-18 суток после опыления, а у сортов Ранний Риверса и Кумберляндт через 7-22 и 9-20 суток, соответственно. Медленно проходили и последующие стадии развития эндосперма и зародыша (см. табл. 11). Сравнивая цитоэмбриологические картины, наблюдаемые у раносозревающих сортов персика (Майский Цветок и Ранний Риверса), с теми, которые характерны для сорта среднего срока созревания (Кумберляндт), начиная с формирования зародышевого мешка и кончая процессами оплодотворения, развития зародыша и эндосперма, различий в этих процессах не обнаружили. Различия появились в дальнейшем развитии семени и плода.

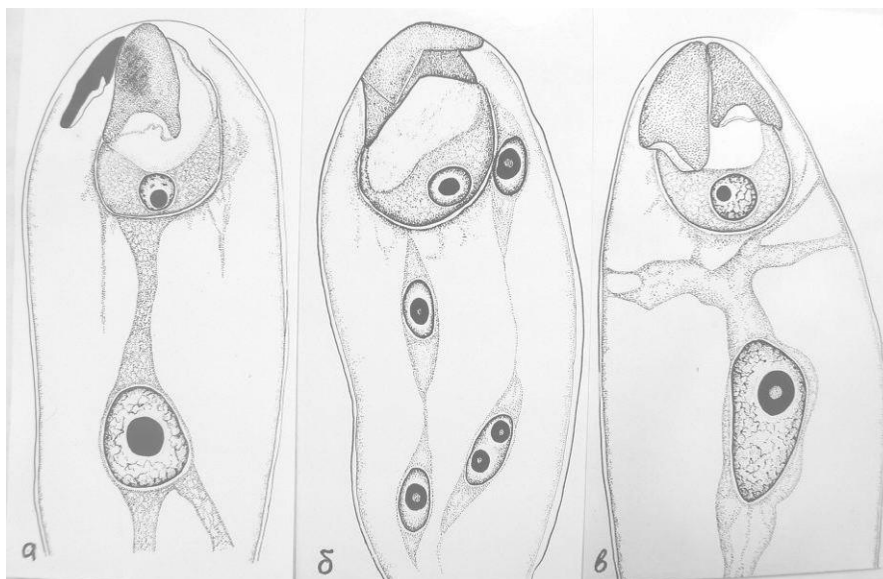


Рис. 7. Зародышевые мешки персика после оплодотворения: а) зигота и первичное ядро эндосперма через 12 суток после опыления (сорт Ранний Риверса); б) зигота и 6 ядер эндосперма через 13 суток после опыления (сорт Майский Цветок); в) зигота и первичное ядро эндосперма через 25 суток после опыления (сорт Майский Цветок).

Так, у сорта Кумберляндт к моменту созревания плодов зародыш заполнял весь объем семени. У персика сорта Ранний Риверса зародыши были недоразвитыми, особенно в плодах с треснувшим эндокарпием, а у сорта Майский Цветок в зрелых плодах, как уже отмечалось, зародыш занимал 3-ю или 5-ю часть семени и меньше. В семенах оставались недоиспользованными эндосперм и нуцеллус. Эндосперм часто был разделен на части, соединенные между собой тонкими тяжами. Наблюдали случаи, когда эндосперм состоял из отдельных, полностью изолированных частей. Вполне возможно, что такое состояние эндосперма нарушало транспорт питательных веществ к зародышу, который прекращал дальнейшее развитие.

Кроме указанных здесь сортов изучали также сорта Победитель, Гринсборо и др. Цитоэмбриологические данные, полученные для этих сортов, не отличаются от описанных выше. Конечные этапы формирования зародыша и семени у этих двух сортов в целом аналогичны сорту Ранний Риверса.

Итак, сравнение цитоэмбриологических процессов раносозревающих сортов черешни и персика с сортами средних сроков созревания показало их большое сходство. Различия наблюдали в основном на поздних этапах развития зародышей и в использовании эндосперма. У раносозревающих сортов черешни в семенах полностью созревших плодов зародыши не достигали нормальных размеров, в то время как у сорта Бютнера Красная (сорт среднего срока созревания) семена даже незрелых плодов содержали зародыши, заполнявшие почти весь объем семени.

Зародыши персика сорта Ранний Риверса в семенах зрелых плодов были нормально дифференцированными и часто достигали значительных размеров, но они не занимали всего объема семени, что характерно для зародышей персика сорта Кумберляндт, созревающего позже. У наиболее раннего сорта Майский Цветок, напротив, зародыши имели незначительные размеры. Что касается окружающих зародыш тканей (эндосперм и нуцеллус), то они в семенах раносозревающих сортов указанных растений оставались недоиспользованными зародышем. Особенно это

характерно для раносозревающих сортов. Эти ткани в халазальном конце семени вместе с кожурой сморщиваются и зародыш, оказавшись изолированным от поступления питательных веществ из тканей материнского растения, погибает.

Б. Тьюки [42 - 44] считает, что гибель зародышей у раносозревающих сортов связана с нарушением физиологической корреляции между семенем и ускоренно созревающим перикарпием, что создает ненормальные условия питания семени. В связи с этим вопросом интересны следующие факты. Нами в крону взрослого растения черешни среднего срока созревания был заокулирован ряд раносозревающих форм с неполноценными семенами. У развившихся и вступивших в пору плодоношения прививок созревание плодов наступало на несколько дней позже, чем у сеянцев, которым принадлежали черенки, использованные для окулировки. Семена прививок содержали более крупные зародыши по сравнению с семенами исходных сеянцев.

М.Т. Оратовский [20] искусственно замедлял созревание перикарпия путем регулирования поступления пластических веществ, идущих на формирование плодов и семян. Обрывая листьев на цветущих ветвях сразу после оплодотворения и оставляя в розетке 1-2 центральных наиболее молодых листочков, он получил у ряда сортов формирование нормально развитых семян. Однако эти данные в опытах И.М. Рядновой и Г.В. Еремина [28] не подтвердились. Всхожие семена не были получены.

Заслуживает внимания и тот факт, что в отдельные годы даже у самых ранних в условиях Крыма сортов черешни (Ранняя Рынка) и персика (Майский Цветок) зародыши бывают значительно крупнее, чем обычно.

Выводы

Таким образом, недоразвитие семян вызывается у раносозревающих сортов нарушением физиологической корреляции между семенами и перикарпием, однако причины этого нарушения, по-видимому, лежат не в самом плоде, а в вегетативных органах растения, и усиление питания способствует развитию семян с более крупными зародышами. Возможно также, что на формирование семян существенное влияние оказывают погодные условия.

Список литературы

1. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы.- Л.: Колос, 1974. – 122 с.
2. Банникова В.П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наукова думка, 1975. – 185 с.
3. Волошина А.А. Результаты 30-летних фенонаблюдений над сортами черешни в южной зоне Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада – 1971 . - Вып. 2(16) – С. 42-46.
4. Герасимова-Навашина Е.Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных // Труды БИН. – 1962. – Сер. VII. – Вып.2. – С. 294-351.
5. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение: Автореф. дис....д-ра. биол. наук. - Л., 1955. – 32 с.
6. Герасимова-Навашина Е.Н. Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка // Труды БИН. – 1962. – Сер. VII. – Вып. 5. – С. 235-249.
7. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 113-152.
8. Здруйковская А.И. Воспитание зародышей семян ранних сортов черешни // Агробиология .– 1951. - № 1. – С.177-179.
9. Здруйковская-Рихтер А.И. Получение сеянцев из семян раносозревающих

сортов черешни и персика путем их «стратификации» в стерильных условиях // Труды Никит. ботан. сада. – 1959. – Т. 9. – С.269-286.

10. Здруйковская-Рихтер А.И. Явление полиэмбрионии у персика // Труды Никит. ботан. сада. – 1970. – Т. 16. – С.173-177.

11. Капинос Г.Е. Эмбриологическое исследование американской песчаной вишни (*Cerasus bessey* Ball.) в связи с отдаленной гибридизацией // Тр. Ин-та ботаники Азерб. ССР. – 1948. – Т. 14. – С.87.

12. Ключерова М.В. Некоторые цитологические данные о процессе оплодотворения у персика // Агробиология. – 1954. - № 3-4 – С. 102-108.

13. Ключерова М.В. Цитоэмбриологическое изучение персика (*Persica vulgaris* Mill.) // Труды Ин-та генетики АН СССР – 1954а. - № 21 – С. 150-178.

14. Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе. - М.: Сельхозиздат, 1957. – С. 132-133.

15. Крылова В.В. Изучение биологии гамето- и эмбриогенеза яблони // Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. - Кишинев, 1966. – Т.4. – С. 150-183.

16. Мейер К.И. Женский гаметофит и развитие семени у яблони // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1959. – Т. 64(3). – С. 47-61.

17. Модилевский Я.С. Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода // Изв. АН СССР, Сер. биол. – 1950. - № 2. – С. 23.

18. Модилевский Я.С. Цитоэмбриология высших растений. - Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – 183 с.

19. Навашин М.С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. - М., 1934. – 48 с.

20. Оратовский М.Т. Преодоление несовместности семян ранозревающих сортов черешни // Агробиология. - 1953. - № 2 – С. 109-113.

21. Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. – 301 с.

22. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. – С. 51-348.

23. Поддубная-Арнольди В.А., Дианова В.Н. Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Taгaxacum* // Ботан. журн. – 1937. – Вып. 2, № 3. – С. 67-295.

24. Романов И.Д. Движение ядер при развитии зародышевого мешка // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 11. – С. 1563-1569.

25. Романов И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 72-118.

26. Рябов И.Н. Биология цветения персиков // Вісник плодоводства, виноградарства та огородництва. – 1926. - № 89. – С. 362-368.

27. Рябов И.Н. Межвидовая гибридизация косточковых плодовых культур // Отдаленная гибридизация косточковых плодовых культур. - Ялта, 1978. – С.7-69.

28. Ряднова И.М., Еремин Г.В. Формирование раннеспелости у сеянцев косточковых культур в условиях Западного Предкавказья // Растениеводство. Краснодар, 1966. – С. 29-39.

29. Савченко М.Н. Морфология семян покрытосеменных растений. - Л.: Наука, 1973. – 110 с.

30. Спицин Н.П. Изучение эмбриогенеза вишни, черешни и вишне-черешневых гибридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Воронеж, 1967 – 20 с.

31. Устинова Е.Н. Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии. - М.: Изд-во МГУ, 1965. – 190 с.
32. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. - М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 285 с.
33. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. - Кишинев:Штиинца, 1972 – 384 с.
34. Яковлев М.С. Эмбриогенез и его значение для развития растений // Комаровские чтения. – 1961. – Вып. 13. – 40 с.
35. Яковлев М.С. Ценоцитные структуры // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.-Л.: Наука, 1965. – С. 131-140.
36. Яковлев М.С. Основные задачи в области изучения эмбриогенеза. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 152-170.
37. Яковлев М.С. Основные типы эмбрионального развития высших растений // Эмбриология покрытосеменных растений. - Кишинев: Штиинца, 1973. – С. 16-24.
38. Davidson O. W. The germination of “Non-viable” peach // Proc. Amer. Hort. Sci. – 1933. – Vol. 30. – P. 129-132.
39. Davidson O. W. Growing Trees from “non-viable” peach seeds // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 32. – P. 308-312.
40. Harrold T. Comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus persica* // Bot. Gaz. – 1935. – Vol. 96, N 3 – P. 505-520.
41. Rogland C. H. The development of the peach fruit, with special reference to split-pit and gumming // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 31, N 1 – P. 1-21.
42. Tukey H. B. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium* // Bot. Gaz. – 1933. – Vol. 94. – P. 433-468.
43. Tukey H.B. Development of cherry and peach fruits as affected by destruction of the embryo // Bot. Gaz. – 1936. – Vol. 98, N 1 – P. 1-24.
44. Tukey H. B. Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 31. – P. 125.
45. Tukey H.B., Lee F.A. Embryo abortion in the peach in relation to chemical composition and season of fruit ripening // Bot. Gaz. – 1937. – Vol. 98, N 3 – P. 586-597.

To the cytoembryology of early ripening kinds of cherry and peach

Zdrjovskaya-Rihter A.I.

The results of comparative study of embryo and endosperm development in cherry and early ripening kinds with the middle ripening kinds are given. It's shown that differences take place on the late stages of embryogenesis and during the endosperm utilization. Seeds underdevelopment in early ripening kinds is conditioned by disturbance of nutrition and correlation between seeds and pericarp.