

О ПОЛОВОЙ РЕПРОДУКЦИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ СОРТОВ КИВИ В КРЫМУ

О.И. КИРИЛЛОВА, кандидат биологических наук; А.А. ЧЕБОТАРЬ, доктор биологических наук

Киви (*Actinidia deliciosa* L.F.) – многолетняя быстрорастущая плодовая лиана, с высоким содержанием витаминов в плодах. Потребление только одного плода весом 20 г позволяет удовлетворить суточную потребность человека в витамине С. Сочетание сбалансированного соотношения минеральных солей и высокое содержание в плодах витамина С (300 мг%) повышает сопротивляемость организма к инфекционным заболеваниям, увеличивает количество гемоглобина в крови, положительно действует на восстановление тканей и укрепление мышц. Наличие в плодах протеолитического фермента актинидина препятствует свертыванию крови и способствует перевариванию пищевых продуктов.

Первые сорта киви получены в Новой Зеландии в начале XX века, здесь же начато ее интенсивное промышленное возделывание. В последние годы данная культура интродуцирована в США (Калифорния) и ряде стран Западной Европы. Для Украины киви – малоизвестное растение, способное произрастать лишь в регионах с субтропическим климатом.

Интродукционно-селекционная работа с новой культурой предусматривает изучение, прежде всего, репродуктивной сферы, которая у данного растения, как показал анализ зарубежной литературы, изучена фрагментарно [11, 18, 23, 24].

Цель наших исследований – дать морфобиологическую характеристику развития репродуктивной сферы четырех сортов киви, интродуцированных на Южном берегу Крыма (ЮБК).

Объекты и методы исследований

Исследования проведены в Никитском ботаническом саду в 1990-1993 гг. Объекты исследования: сорта киви (Аббот, Бруно и Монти – с пестичными цветками, Томури – с тычиночными). Прорастание пыльца на рыльце пестика цветка и рост пыльцевых трубок изучали согласно методике И. Кхо и Д. Байера (по А.И. Литваку) [3].

В основу изучения жизнеспособности пыльца положена методика Д.А. Транковского [7]. Пыльцу проращивали в растворах сахарозы концентрации от 2 до 16% (градиент увеличения – 2%), 0,5% и 1% агар-агаровой среде с добавлением сахарозы той же концентрации.

Для изучения мужского и женского гаметофитов, оплодотворения и раннего эмбриогенеза материал фиксировали ежедневно в утренние часы фиксаторами Навашина (10:4:1) и Карнуа (6:3:1). Исследование объектов проведено на временных и постоянных препаратах по общепринятым в цитозембриологии методам [4, 9]. Для окрашивания препаратов использовали ацетокармин и гематоксилин по Гейденгайну.

Изучение препаратов проведено на микроскопах «Biolar» и МБС-9. Рисунки выполнены рисовальным аппаратом РА-2. Экспериментальные данные обработаны методами математической статистики [1].

Результаты и обсуждение

Вегетативно-генеративные почки киви закладываются в период интенсивного роста побегов в год, предшествующий цветению. До зимнего покоя в почках

формируются вегетативные пазушно-примордиальные структуры и верхушечные апикальные меристемы (конус нарастания).

При среднесуточной температуре 5⁰С и влажности воздуха 70% с началом сокодвижения (III декада февраля) отмечали активизацию роста почечных структур, а в III декаде марта – заложение цветковых бугорков.

Дифференциация генеративной сферы киви тесно связана с ростом и развитием побегов. За 10 дней до выдвигания почек наблюдали появление зачаточного кроющего листа, еще через 5-6 дней – 5-7 зачаточных чашелистиков. Распускание почек сопровождалось заложением лепестков венчика и нескольких кругов тычиночных бугорков. К моменту полного раскрытия почки отмечали образование гинецея в виде изогнутого диска вокруг периферии верхушечной апикальной меристемы.

Развитие стенки пыльника, микроспоро-и гаметогенез. В конце марта – начале апреля усиливается активность меристемы тычиночных бугорков. Из наружного слоя меристематического бугорка дифференцируется эпидермис. Затем в ткани меристемы выделяются 4 бугорка, в каждом из которых несколько субэпидермальных клеток становятся археспориальными. Последовательные деления клеток археспория и их производных приводят к формированию стенки микроспорангия и спорогенной ткани.

Стенка микроспорангия сортов киви развивается центробежно по типу двудольных. К особенностям ее строения следует отнести накопление таннинов в цитоплазме клеток эпидермиса, наличие эндотеция и 2-3 средних слоев, которые исчезают к стадии тетрад микроспор и многоядерного секреторного тапетума (рис. 1). Стенка микроспорангия зрелого пыльника киви представлена клетками эпидермиса, заполненными таннинами, и эндотеция с фиброзными утолщениями, которые появляются в период образования тетрад микроспор.

Четыре микроспорангия пыльника объединены попарно связником в две теки. В процессе созревания пыльника перегородки между микроспорангиями в теках разрушаются, их полости объединяются. В зрелом пыльнике под воздействием солнечных лучей они вскрываются одной продольной щелью.

Спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты, угловатая форма которых постепенно меняется на округлую, они обособляются одна от другой и свободно располагаются в полости пыльника. В профазе мейоза I вокруг каждого микроспороцита формируется неравномерно утолщенная оболочка. В процессе мейоза образуются тетрады гаплоидных микроспор. Перегородки в тетрадах закладываются по симультанному типу. Расположение микроспор в тетрадах тетрадральное или избилатеральное. После завершения мейоза вокруг микроспор в тетрадах дифференцируются элементы первичной экзины, нарастание которой возрастает после разрушения каллозной оболочки тетрад.

Дальнейшее развитие микроспор в тычиночных и пестичных цветках проходит по-разному. В пыльниках мужских цветков микроспора увеличивается в размерах, вакуолизируется, ядро смещается в пристенное положение, где проходит дифференцирующий митоз, в результате которого образуются генеративная и вегетативная клетки. Генеративная клетка имеет небольшие размеры, линзовидную форму, хроматизированное ядро. Постепенно она смещается в центр пыльцевого зерна. Вегетативная клетка значительно крупнее генеративной, она постепенно вакуолизируется. В зрелом пыльцевом зерне ядро вегетативной клетки смещается из района поры в центр, в клетке исчезает вакуоль.

Зрелое пыльцевое зерно тычиночных цветков 2-клеточное, 28-30 мкм, поперечно-эллиптической или округло-треугольной формы с тремя

крассимаргинатными порами и гладкой экзиной. Спермиогенез происходит в пыльцевой трубке.

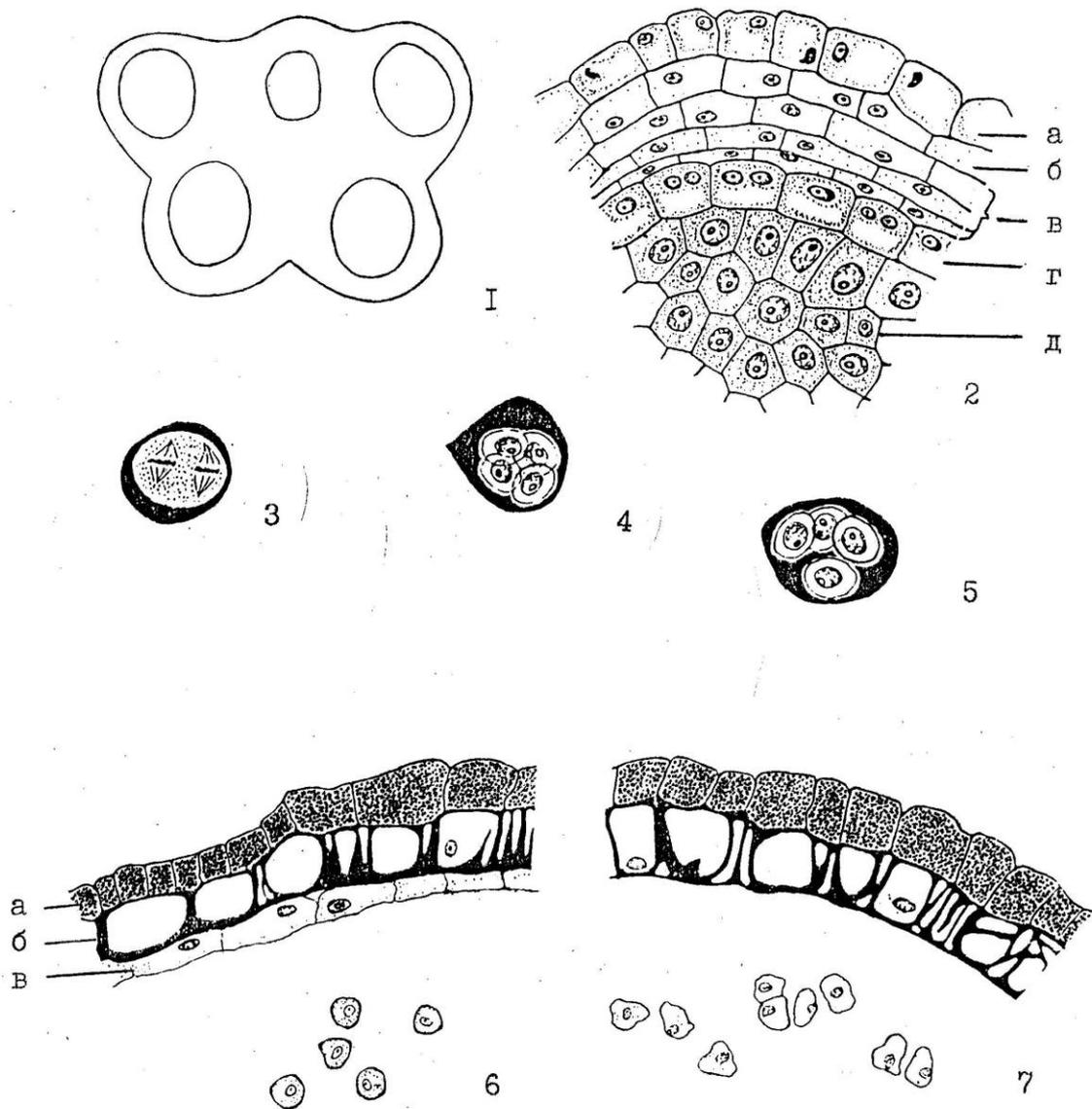


Рис. 1. Развитие пыльника киви: 1) схема поперечного среза четырехгнездного пыльника; 2) стенка микроспорангия на стадии микроспорозитов (а - эпидермис, б - эндотеций, в - средние слои, г - тапетум, д - микроспорозиты); 3-5) тетрады микроспор; 6) стенка микроспорангия мужского цветка на стадии микроспоры (а - эпидермис, заполненный таннином, б - эндотеций, в - средний слой); 7) стенка зрелого пыльника женского цветка с деформированными пыльцевыми зернами.

В пыльниках пестичных цветков после разобщения из тетрад микроспоры дегенерируют: цитоплазма клеток сжимается и отслаивается от спородермы, ядра конденсируются, пыльца становится стерильной.

Установлено, что во все годы изучения пыльца сорта Тогури имела высокую потенциальную жизнеспособность, свыше 90% пыльцевых зерен окрашивалось ацетокармином. Однако ее фактическое прорастание на питательных средах не превышало 45% (рис. 2).

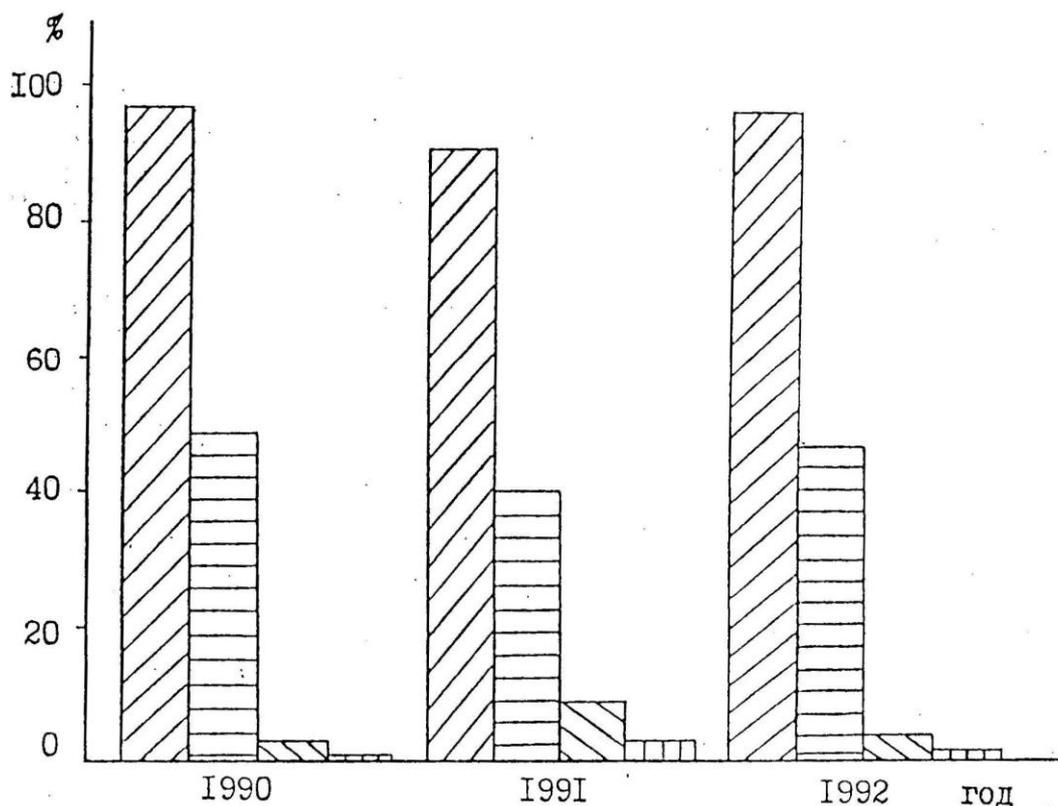


Рис. 2. Жизнеспособность пыльцевых зерен киви сорта Тогури (1990-1992 гг):

-  - жизнеспособные пыльцевые зерна
-  - проросшие пыльцевые зерна
-  - стерильные пыльцевые зерна
-  - аномальные пыльцевые зерна

Стерильность пыльцы за годы исследований составляла около 6%, однако если в период микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен среднесуточная температура опускалась до 10-12⁰С при влажности воздуха ниже 60%, стерильность возрастала до 12%. В эти годы отмечали появление полностью аномальных стерильных бутонов, а также увеличение микроспор в тетрадах, гигантские и карликовые пыльцевые зерна.

Пыльца киви мелкая, сыпучая, легко разносится ветром и быстро теряет жизнеспособность: уже через 2-3 дня после раскрытия цветка.

Таким образом, нашими исследованиями и исследованиями отечественных и зарубежных авторов установлено, что развитие генеративной сферы киви начинается с закладки вегетативно-генеративных почек в период интенсивного роста побегов в год, предшествующий цветению [5, 8, 15, 24].

Весной в субэпидермальном слое меристемы тычиночного бугорка пыльника киви закладываются клетки археспория. Стенка микроспорангия развивается по типу двудольных. Археспориальные клетки образуют первичный париетальный и спорогенный слои. Первичный париетальный слой дает начало тапетуму и вторичному париетальному слою, который формирует средние слои и эндотеций.

Полностью сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, 2-3 средних слоев и секреторного тапетума, а в зрелом пыльнике – из эпидермиса и фиброзного эндотеция. Характерной особенностью киви является накопление в процессе жизнедеятельности в клетках эпидермиса таннинов.

До стадии микроспоры мужской гаметофит тычиночных и пестичных цветков киви развивается идентично, затем в мужских цветках микроспоры преобразуются в 2-клеточную, чаще всего фертильную, пыльцу; в женских цветках микроспоры дегенерируют.

Стерильность пыльцы покрытосеменных растений обусловлена как генетическими причинами, так и влиянием факторов окружающей среды, вызывающих модификационную мужскую стерильность пыльцы [5, 6, 13, 18, 21]. Новозеландские ученые L. Fraser, C. Harvey [16] считают, что стерильность пыльцы пестичных цветков киви может быть также обусловлена несоответствием развития спорогенной ткани и тапетума еще в премейотический период.

Мы считаем, что стерильность тычиночных цветков киви обусловлена прежде всего генетическими причинами и модификационной мужской стерильностью, которая возрастает в годы, неблагоприятные для цветения, а пестичных цветков – несоответствием развития тапетума и спорогенной ткани.

Установлено и согласуется с исследованиями M.E. Hopping [20] и A.R. Ferguson [14], что пыльца сорта Тогури уже через 2-3 суток утрачивает способность к оплодотворению, что является, по-видимому, одной из причин ее слабого прорастания на питательных средах.

Быстрая потеря энергии прорастания, легкость и сыпучесть пыльцы указывают на невысокую опылительную способность сорта Тогури и необходимость подбора других сортов-опылителей.

Новозеландские ученые также считают этот сорт слабым опылителем и не рекомендуют использовать его в промышленных посадках [15].

Развитие мегаспорангия, мегаспоро- и гаметогенез. Изучение женской генеративной сферы сортов киви показало, что в условиях Крыма за три недели до цветения на плаценте верхней синкарпной завязи закладываются меристематические бугорки 13-28 будущих семязачатков.

Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллярный, унитегмальный. Структура анатропного семязачатка формируется путем более активного деления клеток одной из сторон меристематического бугорка по сравнению с другой. Семязачаток имеет эфемерный однослойный нуцеллус, который редуцируется уже к стадии тетрад мегаспор. Единственный интегумент многослойный. Дифференциация его слоев завершается заложением интегументального тапетума, который примыкает непосредственно к зародышевому мешку.

Проводящая система семязачатка представлена многослойным прокаम्биальным тяжем, идущим от фуникулуса к халазе и гипостазе. Гипостаза хорошо выражена.

За 10-15 дней до цветения в субэпидермальном слое нуцеллуса выделяются 1-2 клетки археспория. Только одна из них без отделения кроющих клетки преобразуется в мегаспороцит. Мегаспороцит дает начало линейной тетраде мегаспор. Из халазальной мегаспоры образуется 8-ядерный, 7-клеточный зародышевый мешок (рис. 3). Он округло-треугольной формы, окружен плотным слоем меристематических клеток интегументального тапетума, сохраняющегося вплоть до созревания семени.

В микропиллярной части зародышевого мешка находятся две синергиды и яйцеклетка, в центральной – два полярных ядра, в халазальной – три клетки антипод. Полярные ядра сливаются до оплодотворения.

Установлено, что за 1-2 дня до цветения зародышевый мешок полностью сформирован и готов к оплодотворению.

Таким образом, наши исследования и исследования M.R. Vijayaraghavan [24], R. Schmid [23], H.X. An et al. [11] показали, что за три недели до цветения на плаценте завязи закладываются меристематические бугорки будущих семязачатков. Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллятный, однопокровный. Археспорий 1-2-клеточный, но только одна из этих клеток непосредственно преобразуется в мегаспороцит. Он дает начало линейной тетраде мегаспор, и из халазальной мегаспоры образуется моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа.

Т.Б. Батыгина и др. считают, что тенуинуцеллятный семязачаток с очень маленьким и тонким нуцеллусом и единственным интегументом встречается у наиболее высокоорганизованных растений [10]. Интегументальный тапетум в жизнедеятельности зародышевого мешка имеет огромное значение, так как, по мнению В.А. Поддубной-Арнольди [5], он выполняет не только защитную и секреторную функции, но и обеспечивает его согласованный рост. Сохранение у киви интегументального тапетума вплоть до созревания семени позволяет предположить, что он, как и хорошо развитая гипостаза, играет значительную роль в питании зародыша.

Важным моментом в эволюции покрытосеменных растений служит редукция археспория и кроющих клеток [5]. Нами установлено, что только одна из клеток женского археспория киви без отделения кроющих клеток непосредственно преобразуется в мегаспороцит, что характерно только для высокоорганизованных растений. Эти наши данные согласуются с исследованиями H.X. An et al., C.F. Harvey, L.G. Fraser [11, 18].

Однако, как показали наши исследования, для женской генеративной сферы киви наряду с прогрессивными признаками характерны и примитивные. Так, образование на плаценте завязи многочисленных семязачатков можно рассматривать как приспособительную реакцию растения на изменение условий окружающей среды. Т.Б. Батыгина считает, что наиболее распространенный анатропный семязачаток характерен для наиболее примитивных порядков и семейств. Примитивными признаками обладает также моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа с большим числом митозов [10].

Нами установлено, что к моменту раскрытия цветка зародышевый мешок киви полностью сформирован и готов к оплодотворению.

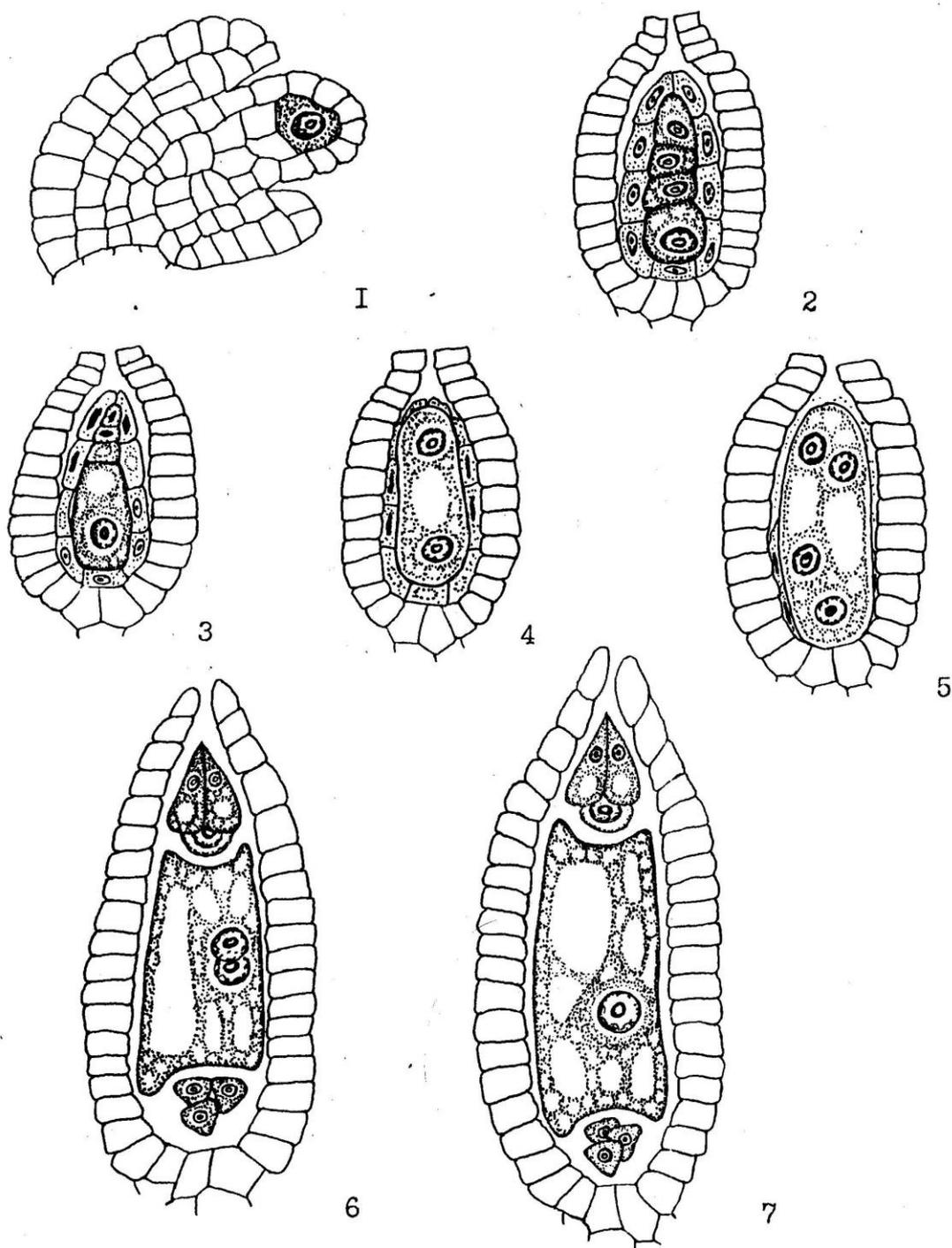


Рис. 3. Семязачаток и зародышевый мешок киви: 1) мегаспороцит, 2) тетрада мегаспор, 3) одноядерный зародышевый мешок, 4) двуядерный зародышевый мешок, 5) четырехядерный зародышевый мешок, 6) семиклеточный зародышевый мешок.

Цветение и опыление. Цветки киви актиноморфные, чашевидные, свободнопестичные, 5-6-членные, до 5,5 см в диаметре у сорта Тофури и до 6 см у женских растений, собранные в соцветие дихазий.

Тычиночный цветок на цветоножке содержит остатки редуцированной завязи и до 250 свободных тычинок, которые располагаются на цветоножке по спирали; пестичный имеет 2-3 круга свободных тычинок и синкарпный гинецей, образованный от срастания нижней части 28-36 плодolistиков. Завязь верхняя многогнездная.

Анализ строения цветка киви показал приспособленность его к опылению как насекомыми, так и ветром. Крупные размеры цветка, яркая окраска лепестков венчика, аромат указывают на приспособленность его к опылению насекомыми. Однако двудомность растений, отсутствие нектарников, обилие и легкость пыльцы свойственны ветроопыляемым растениям.

Зацветают сорта киви в условиях ЮБК в I-II декадах июня при среднесуточной температуре $16,6^{\circ}\text{C}$ и относительной влажности воздуха выше 70%, продолжительность цветения зависит от условий окружающей среды. При благоприятных погодных условиях сорта цветут 6-10 дней, один цветок – 3-4 дня. Низкие температуры в сочетании с высокой влажностью воздуха растягивают продолжительность цветения, что неблагоприятно отражается на опылении сортов.

Исследование процессов опыления показало, что в начале цветения для киви характерна энтомофилия, в конце – анемофилия. Основную роль в опылении киви играют шмели и пчелы, роль других насекомых незначительна (рис. 4).

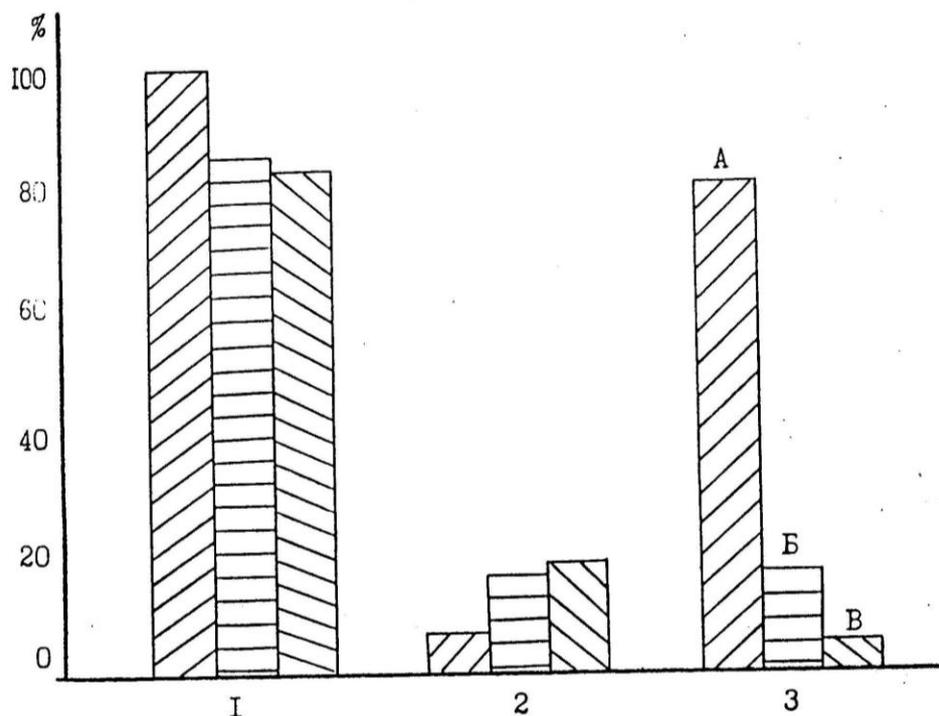


Рис. 4. Опыление сортов киви в условиях Южного берега Крыма (1990 – 1992 гг): 1) % цветков, опыленных насекомыми, 2) % цветков, опыленных ветром, 3) % посещения цветков насекомыми (А – шмели, Б – пчелы, В – другие насекомые)



- сорт Монти,



- сорт Бруно,



- сорт Аббот.

В конце цветения цветки киви теряют привлекательность для насекомых, и их активность падает. В это время, как и при неблагоприятных погодных условиях, возрастает роль ветроопыления. Качество опыления сортов киви снижает также несовпадение сроков цветения сорта-опылителя Томури с женскими растениями. Сорт Томури начинает и заканчивает цветение на 2-4 дня раньше других сортов, особенно по срокам цветения опережает сорта Аббот и Бруно.

Таким образом, наши исследования, как и исследования A.R. Ferguson, J.L. Graig, A.M. Stewart, позволили установить, что цветок киви приспособлен к опылению насекомыми и ветром [15, 17]. По нашему мнению и мнению J.L. Graig, A.M. Stewart [17], эффективное опыление киви могут обеспечить только насекомые. Ветроопыление можно рассматривать как приспособительную реакцию растений к неблагоприятным погодным условиям.

Оплодотворение и эмбриогенез. Установлено, что на рыльце пестика пыльца прорастает через 1-2 часа после опыления, а через 24-36 часов пыльцевые трубки достигают микропиле семязачатка. Двойное оплодотворение проходит через 48-96 часов после опыления. При благоприятных погодных условиях процессы оплодотворения в многочисленных семязачатках киви протекают дружно в течение 48-72 часов, если же среднесуточная температура воздуха опускалась до 10-12⁰С, и шли дожди, оплодотворение растягивалось до 96 часов и более и снижалось количество оплодотворенных семязачатков. Оптимальными для процессов опыления и оплодотворения на ЮБК являются среднесуточные температуры 19-22⁰С и влажность воздуха выше 70%. В период оплодотворения разрушаются антиподы. Слияние спермия со вторичным ядром центральной клетки опережает по времени оплодотворение яйцеклетки. После непродолжительного покоя первичное ядро эндосперма приступает к делению. Эндосперм клеточный. Зигота, как правило, начинает делиться, когда в зародышевом мешке 4-12 клеток эндосперма. Зародыш развивается по Solanad-типу и заканчивает развитие на 100-110 день после оплодотворения. В зрелом семени зародыш прямой, цилиндрической формы, занимает 1/3 его объема. Питательные вещества накапливаются в эндосперме и двух сердцевидных семядолях.

Семя киви темно-коричневого цвета, эллиптической формы, 2-3 мм длиной. Бугорчатые покровы семени образованы из многослойного интегумента. Наружный его слой преобразуется в семенную кожуру или тесту. Средние слои сдавливаются между эпидермисом и интегументальным тапетумом и разрушаются. Интегументальный тапетум зрелого семени представлен слоем уплощенных клеток, заполненных таннином. Плод киви – густоопушенная, многосемянная сочная ягода бурого цвета и яйцевидной формы.

В годы исследований формирование урожая киви зависело от погодных условий в период цветения и оплодотворения (табл.).

На Южном берегу Крыма на количество и качество плодов киви большое влияние оказывают условия выращивания. Низкая агротехника и недостаток влаги в период роста и развития завязи приводит к сбросу растениями части урожая и формированию мелких уродливых плодов.

Таким образом, установлено и согласуется с исследованиями R. Schmid [23], H.X. An et al. [11], что прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевых трубок в тканях столбика цветка и оплодотворение киви тесно связаны с условиями окружающей среды.

Двойное оплодотворение проходит у киви по премитотическому типу. Нами не выявлено отклонений в данном процессе от классической схемы, данной В.А. Поддубной-Арнольди [5].

C.F. Harvey, L.G. Fraser установили, что у проэмбрио киви на 2-клеточной стадии развития наступает состояние покоя продолжительностью не менее 60 дней [18]. Нами, как и M.R. Vijayaraghavan [24], такой факт не отмечен, что, по-видимому, можно объяснить различными условиями произрастания культуры. Зародыш киви развивается по Solanad-типу, детально описанному P. Macheshwari [22].

Наши исследования, как и исследования P. Costa, K. Ryugo [12], M.E. Hopping [19], показали, что качество опыления и завязывания плодов киви зависит от погодных условий в период цветения и оплодотворения. Размеры плодов и величина урожая культуры тесно связаны с количеством семян в плодах и условиями влагообеспеченности и питания в период их формирования. Проведенные исследования, анализ отечественной и зарубежной литературы позволили выявить критические периоды в жизнедеятельности киви при интродукции на ЮБК.

Наиболее критическими оказались мейоз и период формирования пыльцы. В это время в тычиночных и пестичных цветках киви проходит редукция: в мужских – гинецея, в женских – андроцея. Эволюционная целесообразность этого явления заключается в смене гомозиготности на гетерозиготность, обусловленной перекрестным оплодотворением. Потомство двудомных растений обладает большей генотипической изменчивостью, чем однодомных, и становится более жизненным [2].

Формирование урожая киви сорта Монти в условиях ЮБК (1990-1992 гг.)

Показатели	Годы			НСР ₀₉₅
	1990	1991	1992	
Процент завязывания плодов по I ревизии	78,9	89,3	-	-
Процент завязывания плодов по II ревизии	76,3	70,0	-	-
Процент завязывания плодов за 30 дней до сбора урожая	68,4	27,6	-	-
Объем плода: высота плода (см) диаметр плода (см)	$6,16 \pm 0,3$ $4,27 \pm 0,2$	$5,00 \pm 0,5$ $3,09 \pm 0,3$	$6,35 \pm 0,4$ $4,32 \pm 0,4$	-
Масса плода (г)	61,58	46,24	65,18	6,67
Количество семян (один плод, шт.)	772	603	908	244
Вес 1000 семян (г)	1,20	1,03	1,36	0,23
Урожай на 100 опыленных цветков (кг)	4,2	1,5	-	0,08

В пестичных цветках киви редукция андроцея приводит к полной стерильности пыльцы, что связано с генетическими нарушениями в мейозе и нарушениями взаимодействия тапетума и спорогенной ткани [15, 16, 18, 23].

В тычиночных цветках образуется пыльца с высокой потенциальной жизнеспособностью, однако она быстро теряет энергию прорастания. Мужским цветкам присуща модификационная мужская стерильность, которая возрастает при неблагоприятных погодных условиях.

Вторым критическим периодом мы считаем фазу цветения и оплодотворения. В это время выявлена высокая чувствительность киви к температуре и влажности воздуха. Неблагоприятные погодные условия растягивают период цветения культуры, снижают качество опыления и завязывания плодов.

При интродукции в условиях Крыма период формирования плодов киви можно также отнести к критическим. Нами установлена тесная связь между влагообеспеченностью растений и количеством и качеством плодов. Киви – растение влажного климата. В условиях сухих субтропиков Крыма у данной культуры резко возрастает потребность во влаге в июне и июле. В июне в период роста побегов закладываются почки урожая будущего года, в июле растут и развиваются плоды. Слабая влагообеспеченность растений в это время вызывает сброс части урожая и формирование мелких уродливых плодов.

Эволюция покрытосеменных растений шла по пути редукции цветка, вследствие которой максимально обеспечено прохождение процессов оплодотворения и развития зародыша при минимальных затратах [2]. Изучение репродуктивной сферы киви позволило выявить как примитивные, так и прогрессивные черты, присущие данной культуре. Киви – реликт третичного периода. Примитивные признаки вида подчеркивают его древность.

К примитивным признакам в репродуктивной сфере киви относятся: спиральное расположение членов цветка, большое число тычинок и пестиков, раздельнолепестность, актиноморфность, верхняя завязь цветка, а также анемофилия, большое количество семязачатков на плаценте завязи, их анатропность, зародышевый мешок Polygonum-типа, прямой двусемядольный зародыш, семя с развитым эндоспермом. Только благодаря выработанной веками высокой приспособленности к влажным субтропикам северного и западного Китая данный вид дошел до наших дней.

Более совершенными и прогрессивными признаками у киви являются: наличие соцветия, 5-членность чашечки и лепестков венчика, синкарпный гинецей, трехбороздчатость пыльцы, раздельнополость цветков, двудомность, энтомофилия, тенуинуцеллярный семязачаток, плод сочная ягода. Совокупность прогрессивных признаков указывает на широкую внутривидовую изменчивость данной культуры, обусловленную ее гетерозиготностью.

Огромное значение в эволюции покрытосеменных растений играет полиплоидия. Киви – гексаплоид с большим числом хромосом ($2n=170$, $2n=174$) [25]. Полиплоидия предопределяет высокий полиморфизм данного вида, который открывает широкие перспективы создания гибридов, экотипов и сортов, приспособленных к местным условиям.

Выводы

1. В почках киви заложение верхушечных апикальных меристем и вегетативных структур происходит в период роста побегов в год, предшествующий цветению.
2. Специализация тычиночных и пестичных цветков следует после заложения диска гинецея: в мужских цветках происходит редукция гинецея, в женских – андроцея.

3. Стенка микроспорангия у всех сортов киви формируется идентично по типу двудольных и на стадии микроспороцитов состоит из эпидермиса, эндотеция, 2-3 средних слоев и секреторного тапетума; в зрелом пыльнике – представлена эпидермисом и фиброзным эндотецием. Перегородки между микроспорами в тетрадах закладываются симультанно. Зрелая пыльца 2-клеточная, поперечно-эллиптической или округло-треугольной формы с тремя красимаргинатными порами и гладкой экзиной. В пестичных цветках мужской гаметофит дегенерирует на стадии микроспоры.

4. Стерильность пыльцы киви обусловлена, прежде всего, нарушениями в геноме. В годы, неблагоприятные для цветения, возрастает модификационная мужская стерильность. Наряду с генетическими причинами стерильность пестичных цветков может быть вызвана несоответствием развития стенки микроспорангия и спорогенной ткани.

5. В условиях Крыма киви зацветает в I-II декадах июня при среднесуточной температуре 16,5⁰ С и влажности воздуха 70%. Продолжительность цветения тесно связана с условиями окружающей среды и составляет 6-10 дней, одного цветка – 3-4 дня, жизнеспособность пыльцы – 2-3 дня. Опыление осуществляется насекомыми и ветром. Качественное опыление возможно лишь при энтомофилии. Роль анемофилии возрастает при неблагоприятных погодных условиях.

6. Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллятный, с эфемерным однослойным нуцеллусом и единственным многослойным интегументом. Археспорий 1-2-клеточный. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Двойное оплодотворение проходит по премитотическому типу через 48-96 часов после опыления. Эндосперм клеточный. Зародыш развивается по Solanad-типу.

7. Полноценное завязывание плодов киви возможно лишь в годы благоприятные для цветения и оплодотворения. Недостаток влаги в период роста плодов приводит к их опаданию.

8. Использование выявленных критических периодов в жизнедеятельности киви при интродукции на ЮБК и предрасположенности культуры к широкой внутривидовой изменчивости открывает перспективы создания новых экотипов, гибридов и сортов, приспособленных к местным условиям возделывания.

Список литературы

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: МГУ, 1979. – 268 с.
2. Жуковский П.М. Ботаника. – М.: Высшая школа, 1964. – 667 с.
3. Литвак А.И. Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. – Кишинев: Штиинца, 1973. – 112 с.
4. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1980. – 304 с.
5. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. – М.: Наука, 1976. – 507 с.
6. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. – М.: Наука, 1984. – 268 с.
7. Транковский Д.А. Метод цитологического исследования пыльцевых трубок и его перспективы // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. – 1929. – Т. 2. – 1930.
8. Фрейберг Т.Е. Семейство Actinidiaceae / Сравнительная эмбриология цветковых. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae. – Л.: Наука, 1983. – Т. 2. – С. 193-197.
9. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. – Кишинев: Штиинца, 1972. – 384 с.

10. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья, 1994. – Т. 1. – 320 с.
11. An H.X., Gai D.R., Wang J.R., Qian N.F. Investigations on early embryogenesis of *Actinidia chinensis* Planch. var. *Chinensis* (in Chinese) // *Acta Bot. Sin.* – 1983. – V. 25. – P. 99-103.
12. Costa P., Ryugo K. Indagini preliminari sulla partenocarpia e sullo sviluppo dei frutti di *actinidia* indotto da fitoregolatori esogeni // Eynard I. (coord.). *Incontro Frutticolo. L – Actinidia.* – Torino: Università di Torino, 1978. – P. 137-146.
13. Downes R.W., Marshall D.R. Low temperature induced male sterility in *Sorghum bicolor* // *Austral. J. Exp. and Husb.* – 1971. – V. 11. – P. 352-356.
14. Ferguson A.R. Impollinazione e qualita dei frutti nell'*actinidia* // *Riv. Frutticolt. Ortofloricolt.* – 1970. – V. 52. – N 10. – P. 9-16.
15. Ferguson A.R. Kiwifruit: a botanical review // *Hort. Rev.* – 1984. - V. 6. – P. 1-64.
16. Fraser L., Harvey C. Preparation of protoplasts from microspore tetrads of kiwifruit, *Actinidia deliciosa* (Actinidiaceae) // *Sci. Hort.* – 1988. – V. 37. – N 1/2. – P. 111-121.
17. Graig J.L., Stewart A.M. A review of kiwifruit pollination: were to next? // *N. Zeal. J. Exp. Agr.* – 1988. – V. 16. – P. 385-399.
18. Harvey C.F., Fraser L.G. Floral biology of two species of *Actinidia* (Actinidiaceae). 2. Early embryology // *Bot. Gaz.* – 1988. – V. 149. – N 1. – P. 37-44.
19. Hopping M.E. Supplemental pollination. – // *Proc. Kiwifruit Seminar, Tauranga, 1979.* – N. *Zeal. Min. Agr. Fish.* – Tauranga, 1979. – P. 8-14.
20. Hopping M.E. Kiwifruit: hand pollination to improve fruit size // *Orchardist N. Zeal.* – 1981. – V. 54. – P. 258.
21. Knox R.B. Cytology and developmental physiology of breeding systems in certain grasses // *Ph. D. Thes. Univ.* – Birmingham, 1962.
22. Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. – New York: McGraw-Hill Book Company, 1950. – 453 p.
23. Schmid R. Reproductive anatomy of *Actinidia chinensis* (Actinidiaceae) // *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr.* – 1978. – Bd. 100. – S. 149-195.
24. Vijayaraghavan M.R. Morphology and embryology of *Actinidia polygama* Franch. & Sav. and systematic position of the family Actinidiaceae // *Phytomorphology.* – 1965. – V. 15. – P. 224-235.
25. Zhang Z.Y. A report on the chromosome numbers of 2 varieties of *Actinidia chinensis* Planch. (in Chinese) // *Acta Phytotaxon.* – 1983. – V. 21. – P. 161-163.

About sexual reproduction of introduced varieties of kiwi in the Crimea

Kirilova O.I., Chebotar A.A.

The formation of male and female generative sphere, flowering, pollination, fertilization and early embryogenesis of 4 varieties of kiwi have been studied in the condition of the Southern Coast of the Crimea. The peculiarities of development of kiwi during introduction and influence of environment on the given processes have been determined. The critical periods in reproduction cycle of culture have been established and the wide variability within the species has been determined.