

Einge Angaben zur Kenntniss der Embryosackentwicklung  
bei Marantaceen und Zingiberaceen

von I. Roll und D. Iliev

(aus dem Bot. Institut. der Universität Charkow).

---

Матеріалы къ изученію исторіи разви-  
тія зародышеваго мѣшка у нѣкоторыхъ  
представителей семействъ Zingiberaceae  
и Marantaceae.

Я. Ролль и Д. Ильевъ.

(Изъ Ботаническаго Института Харьковскаго Университета).

---

Вопросъ о развитіи зародышевого мѣшка у цвѣтковыхъ въ настоящее время достаточно полно разработанъ, но тѣмъ не менѣе есть еще цѣлый рядъ семействъ, которыя остались въ этомъ отношеніи еще не ислѣдованными. Къ таковымъ относятся семейства Zingiberaceae и Marantaceae, принадлежащія къ порядку Scitamineae. Среди класса однодольныхъ этотъ порядокъ занимаетъ по своей высокой организаціи, выразившейся въ цѣломъ рядѣ измѣненій цвѣтка, какъ-то: превращеніе тычинокъ въ стаминодіи, раздражимость пестика и др., одно изъ высшихъ мѣстъ, на ряду съ семействомъ Orchidaceae.

Такая высокая организація, выше названныхъ семействъ, заставила предположить, что и въ строеніи зародышеваго мѣшка могутъ встрѣтиться какія-нибудь особенности, свойственныя наиболѣе новымъ группамъ цвѣтковыхъ, какъ на примѣръ: Orchidaceae и Compositae. Это и побудило заняться изученіемъ процессовъ, протекающихъ внутри сѣмяпочки, тѣмъ болѣе, что въ литературѣ, кромѣ работы Humphrey<sup>1)</sup>, данныхъ по этому вопросу, у выше названныхъ семействъ, не имѣется. Въ работѣ

<sup>1)</sup> Humphrey. The Developement of the Seed in the Scitamineae. Annals of Botany. Vol. 10. 1896.



Humphrey, относящейся къ 1896 году, посвященной изслѣдованію семействъ порядка Scitamineae, разсматривается очень подробно развитіе сѣмянъ. Развитіе же зародышевого мѣшка, предшествующее образованію сѣмянъ, затронуто слабо.

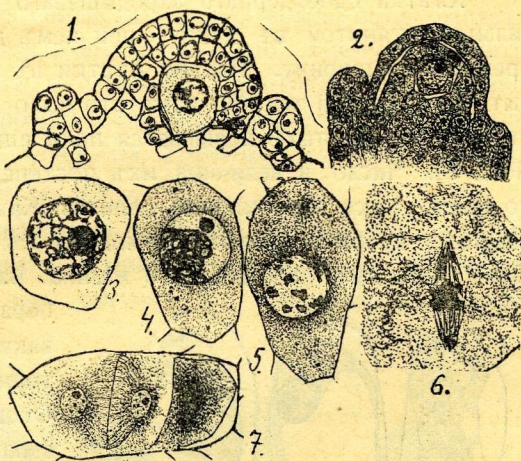
Во время пребыванія проф. Арнольди въ Бейтензоргскомъ ботаническомъ саду на Явѣ, имъ былъ собранъ, между прочимъ, матеріалъ, давшій возможность прослѣдить процессы образованія зародышевого мѣшка у нѣкоторыхъ представителей семействъ Zingiberaceae и Marantaceae. Изъ семействъ Marantaceae были собраны: *Maranta Veitchii*, *Maranta arundinacea* L. *Calathea picturata* (Lind) и *Thalia geniculata* L; изъ семейства Zingiberaceae: *Tapeinochilus pungens* Miq, *Costus speciosus* L. и *Kämpferia* sp. Весь матеріалъ былъ фиксированъ, главнымъ образомъ, жидкостью Kaiser'а. Цвѣты на самыхъ раннихъ стадіяхъ своего развитія фиксировались цѣликомъ, на болѣе позднихъ фиксировались однѣ завязи. При чемъ у *Tapeinochilus* и *Costus* ввиду сильнаго развитія стѣнокъ, завязи вскрывались для лучшаго проникновенія фиксирующей жидкости въ сѣмяпочки. Затѣмъ весь матеріалъ обыкновенными приемами заливался въ параффинъ и готовились микротомные срѣзы, которые окрашивались гематоксилиномъ по Haidenhain'у.

У *Maranta*, *Calathea* и *Thalia* завязь состоитъ изъ трехъ сросшихся плодолистиковъ. При чемъ у *Thalia geniculata* развивается въ завязи одна только сѣмяпочка, а у *Maranta arundinacea* и *Calathea picturata*—всѣ три. У *Tapeinochilus pungens* завязь двугнѣздная съ сильно развитой плацентой и большимъ количествомъ кампилотропныхъ сѣмяпочекъ (достигающихъ числа 70); у *Costus speciosus* и *Kämpferia* sp. завязь трехгнѣздная. На раннихъ стадіяхъ развитія сѣмяпочка кажется небольшимъ бугоркомъ. Затѣмъ она увеличивается, вытягивается, ткань ея дифференцируется на эпидермальный и субэпидермальные слои, и мы начинаемъ различать археспоріальную ткань. Вначалѣ всѣ клѣтки археспорія другъ отъ друга ничѣмъ не отличаются, образованіе интегументовъ еще не наблюдается. Но вотъ одна изъ клѣточекъ археспоріальной ткани начинаетъ увеличиваться въ объемѣ. Ея ядро дѣлается значительно больше ядеръ сосѣднихъ клѣтокъ, и мы безъ труда отличаемъ ее отъ остальныхъ клѣтокъ археспорія. Образуется материнская клѣтка зародышевого мѣшка. Въ это же время начинаютъ залагаться интегументы (рис. 1 и 2). Ввиду кампилотропности сѣмяпочекъ интегументы развиваются неравномѣрно; при чемъ наружная часть



внутреннего интегумента развивается сильнее. В дальнейшем ход развития материнская клетка зародышевого мешка растет, сильно увеличиваясь в своем объеме; вся она заполнена густой протоплазмой,

в ядре же начинаются процессы редукционного деления. За стадией клубка, когда хроматин распределен по всему ядру равномерно с очень интенсивно красящимся ядрышком (рис. 3), следует стадия синapsиса, с хроматином в виде многократно изогнутой нити, собранной в одном



мѣстѣ ядра (рис. 4). Вскорѣ ядрышко исчезает и хроматиновая нить, расщепившись

вдоль, распадается на отдельные сегменты. Таким образом, материнская клетка зародышевого мешка вступает в следующую стадию деления—диакinesis (рис. 5), вскорѣ сменяющийся стадией веретена (рис. 6). В протоплазме материнских клеток на этих стадиях деления наблюдаются вкрапления, сильно красящиеся гематоксилином. Указывая на них, ввиду того, что подобныя включения возбуждаютъ интересъ современныхъ изслѣдователей, мы не предпрѣшаемъ ихъ значенія.

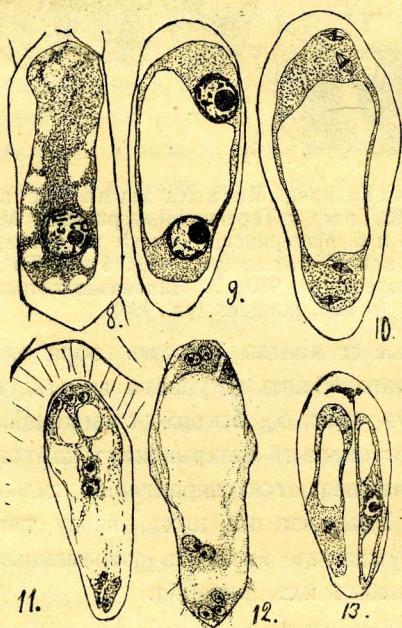
Затѣмъ послѣ цѣлаго ряда перемѣщеній хроматина, въ клеткѣ появляется перегородка, дѣлящая ее на двѣ части. Этимъ заканчивается гетеротипная часть деленія ядра материнской клетки зародышевого мешка. Въ каждой изъ вновь образовавшихся клетокъ наблюдается уже слѣдующее гомеотипное деленіе. Въ результатѣ этого деленія получается тетрада (рис. 7). Humphrey, изслѣдуя *Costus* sp. образованія тетрады не наблюдалъ.

У изученныхъ представителей семейства *Marantaceae*, нижняя изъ клетокъ тетрады развивается въ клетку зародышевого



мѣшка, въ то время какъ другія три редуцируются. Въ семействѣ *Zingiberaceae* прослѣдить точно какая изъ клѣтокъ тетрады обращается въ клѣтку зародышевого мѣшка не удалось.

Клѣтка одноядерного зародышевого мѣшка представляется сильно вытянутой въ длину, при чемъ длина ея раза въ три превышаетъ ширину. Плазма клѣтки въ это время перестаетъ быть компактной массой, какъ это было до сихъ поръ—въ ней въ разныхъ мѣстахъ появляются пока еще небольшія вакуоли. (Рис. 8). Число и величина ихъ постепенно увеличиваются, въ то время, какъ ядро клѣтки дѣлится. Каждое изъ вновь образовавшихся ядеръ постепенно отходитъ къ двумъ противоположнымъ полюсамъ зародышевого мѣшка. Вакуоли же сливаются,



8. Стадія одноядерн. зар. мѣш. у *Tapeinochilus pungens* (ув. 980). 9, 10 и 11. Образ. зарод. мѣш. у *Maranta arundinacea* (ув. 760, 540 и 335). 12. Зар. мѣш. у *T. pungens* (ув. 540). 13. Аномальный случай у *Calathea picturata* Lind (ув. 600).

образуя одну центральную вакуоль, наполненную клѣточнымъ сокомъ. (Рис. 9). Отошедшія къ полюсамъ ядра, два раза дѣлятся, и въ результатъ этого дѣленія получается нормальный восьмиядерный зародышевый мѣшокъ. (Рис. 10). Вокругъ трехъ ядеръ, какъ въ нижней, такъ и въ верхней части зародышевого мѣшка, образуется по три клѣтки; у микропиле двѣ синергиды и яйцеклѣтка, на противоположномъ концѣ—три антиподы. Два оставшіяся свободными ядра, такъ-называемыя полярныя ядра двигаются на встрѣчу другъ другу и въ центрѣ клѣтки сливаются во вторичное ядро зародышевого мѣшка—ядро эндосперма.

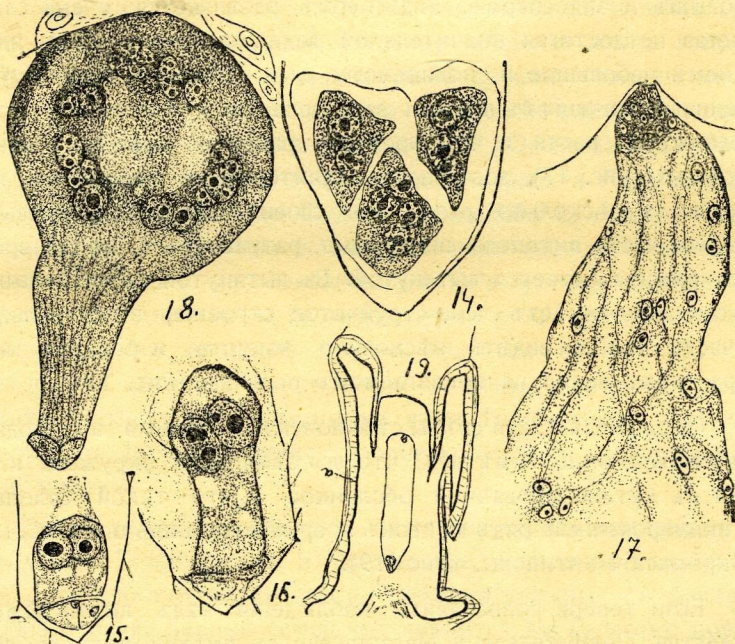
(Рис. 11). У *Tapeinochilus pungens* сліяніе полярныхъ ядеръ происходитъ не въ центрѣ клѣтки зародышевого мѣшка, а значительно ближе къ антиподальному концу, что можно видѣть на прилагаемомъ рисункѣ. (Рис. 12). Яйцеклѣтку довольно легко отличить отъ синергидъ: она нѣсколько превосходитъ ихъ по



величинѣ, а кромѣ того этому способствуетъ и расположеніе вакуоль въ этихъ клѣткахъ.

Все вышеописанное относится ко всѣмъ представителямъ обоихъ изслѣдованныхъ семействъ. Этого можно было ожидать, такъ какъ оба семейства очень близки по своему систематическому положенію. Въ дальнѣйшемъ развитіи зародышевого мѣшка у различныхъ родовъ появляются особенности. У *Maranta* и *Calathea* попадались сѣмяпочки, у которыхъ въ одной полости развивалось по два мѣшка. (Рис. 13).

У *Maranta* антиподальныя клѣтки ко времени полного образованія зародышевого мѣшка представляютъ нѣкоторый интересъ. Какъ видно изъ рисунка 14, антиподы достигаютъ



14. Антипод. клѣтк. у *Maranta arundinacea* (ув. 1400). 15 и 16. Разрастающаяся антипод. клѣтка у *Tapeinochilus pungens* (ув. 980). 17. Зародышъ и эндоспермъ у *T. pungens*. 18. Антипод. клѣт., достигшая наиб. увел. у *T. pungens* (ув. 600). 19. Схема сѣм. у *T. pungens*. а—слой кутинизиров. клѣт.

большой величины, при чемъ въ каждой ихъ клѣткѣ наблюдается большое число ядеръ (2—5), съ интенсивно красящимися ядрышками и значительнымъ количествомъ хроматина. Прослѣдить дальнѣйшую судьбу этихъ клѣтокъ не удалось, такъ какъ,



несмотря на очень тщательно и обильно собранный матеріалъ, стадій болѣе зрѣлыхъ не попадалось. У *Thalia geniculata* и *Calathea picturata* антиподы никакого отступленія отъ обычнаго типа не представляютъ.

У *Tapeinochilus pungens* и *Costus speciosus* всѣ три антиподы вначалѣ совершенно равнозначны. Въ дальнѣйшемъ, ко времени оплодотворенія, одна изъ антиподъ начинаетъ развиваться въ то время, какъ двѣ другія, повидимому, разрушаются. Развиваясь она сильно увеличивается въ своихъ размѣрахъ и ядро ея дѣлится. (Рис. 15). Продолжая расти, она значительно вытягивается и въ верхнемъ, нѣсколько вздутомъ, концѣ ея лежатъ очень крупныя ядра, съ нѣсколькими ядрышками и значительнымъ количествомъ хроматина. (Рис. 16). Въ то же время начинаетъ развиваться зародышъ и эндоспермъ. Эндоспермъ развивается очень слабо, никогда не достигая значительной величины. Количество ядеръ въ немъ небольшое и, повидимому, онъ не можетъ имѣть существеннаго значенія въ питаніи зародыша. Антипода въ это время продолжаетъ расти и, ко времени развитія многокѣлочнаго зародыша (рис. 17), достигаетъ значительныхъ размѣровъ, превосходя въ нѣсколько разъ, по своей величинѣ, зародышъ. Верхняя часть антиподы шаровидно разрастается въ то время, какъ нижняя остается вытянутой. Въ вытянутой части антиподы протоплазма имѣетъ ясно-струйчатое строеніе; въ шаровидной ея части можно видѣть нѣсколько вакуолей и большое число ядеръ, какъ видно на прилагаемомъ рисункѣ. (Рис. 18).

Окрашивая  $ClZnI$  срѣзы сѣмяпочекъ съ такими антиподами, легко можно было замѣтить, что вся сѣмяпочка окружена кѣлками съ кутинизированной оболочкой и что такой сплошной кутинизированный рядъ кѣлокъ прерывается лишь подъ мѣстомъ прикрѣпленія антиподы. (Рис. 19).

Если теперь сопоставить наблюденія надъ антиподами у семейства *Zingiberaceae* и *Marantaceae* съ имѣющимися въ литературѣ данными, можно отыскать цѣлый рядъ аналогичныхъ случаевъ. У Coulter'a и Chamberlain'a <sup>1)</sup> приводится обширная литература, которая касается вопроса различныхъ уклоненій антиподъ. Изъ этой литературы видно, что хотя цѣлый рядъ однодольныхъ растений имѣютъ антиподы, то увеличившіяся въ количествѣ, то въ размѣрахъ, но гораздо ближе къ описанному

<sup>1)</sup> Coulter et Chamberlain: Morphology of Angiosperms. 1903.



случаю стоитъ развитіе антиподъ у лютиковыхъ. Особенно подробно изученъ Osterwalder'омъ <sup>1)</sup> *Aconitum Napellus* L. Такое же увеличеніе въ размѣрахъ и количествѣ антиподъ извѣстно для сем. Compositae (*Aster novae-angliae*). Образованіе антиподальнаго и верхняго гаусторія у спайно-лепестныхъ можетъ быть также подведено подъ этотъ типъ въ біолого-фізіологическомъ отношеніи.

Osterwalder опредѣленно ставитъ вопросъ о питательныхъ функціяхъ этихъ образований. Онъ приходитъ къ заключенію, что величина ядеръ антиподъ у *Aconitum Napellus*, вакуолярность протоплазмы этихъ антиподъ, расположеніе кутинизированныхъ клѣтокъ—все это несомнѣнно указываетъ на питательную роль ихъ.

Намъ кажется, что эта мысль заслуживаетъ полного вниманія. Хотя, конечно, окончательное рѣшеніе этого вопроса можетъ быть получено лишь опытнымъ путемъ, тѣмъ не менѣе мы высказываемся въ пользу этого толкованія еще на основаніи работъ, вышедшихъ послѣ изслѣдованій Osterwalder'a. Среди нихъ особенный интересъ представляетъ работа Rosenberg'a <sup>2)</sup> надъ клѣтками щупалецъ *Drosera rotundifolia* L, ядра которой увеличиваютъ количество хроматина подъ вліяніемъ обильнаго питанія. Новѣйшія изслѣдованія Schiller'a <sup>3)</sup> надъ *Antitamnion cruciatum*, указываютъ на ту выдающуюся роль, которая принадлежитъ ядру въ процессѣ обмѣна веществъ въ клѣткѣ. Эти изслѣдованія объясняютъ, съ одной стороны, характеръ ядеръ въ антиподахъ у изслѣдованныхъ нами *Tapeinochilus*, *Costus* и *Maranta*; съ другой стороны, проливаютъ свѣтъ и на функцію самой клѣтки.

Кромѣ выше разобраннаго фізіологическаго значенія антиподъ у сем. Zingiberaceae и Marantaceae, нельзя не указать на тотъ морфологическій интересъ, который связанъ съ фактами подобнаго рода. Данныя семейства являются въ качествѣ новаго примѣра, подтверждающаго мысль, высказанную мюнхенской

<sup>1)</sup> Osterwalder: Beiträge zur Embriologie von *Aconitum Napellus* L. Flora 85 Band. 1889.

<sup>2)</sup> Rosenberg: Physiologische-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. 1889 г.

<sup>3)</sup> Schiller: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band XLIX. 1911 г.



школой ботаниковъ въ работахъ: Goebel'я, Balicka-Ivanovska, Billings'a, Lang'a и др., что даже зародышевой мѣшокъ, погруженный въ самую глубь растенія, въ своемъ строеніи иногда указываетъ явленія приспособленія, открывая широкое поле для изслѣдованія точнаго учета связи между строеніемъ органа и его функцией.

---

Въ заключеніе приносимъ свою глубокую благодарность проф. В. М. Арнольди, подъ руководствомъ котораго производилась эта работа, за всѣ указанія, сдѣланныя имъ.

---



## Zusammenfassung.

Die Literaturangaben über die Entwicklungsgeschichte in der Scitamineenreihe sind spärlich und zwar meistens dem Bau der Samenknospe gewidmet (Humphrey). Es war die Ursache warum die Verfasser eine Bearbeitung des von Prof. Arnoldi auf Java in Buitenzorg gesammelten Materiales übernommen haben. Die meisten Fruchtknoten wurden mit der Kaiser's Sublimatlösung fixiert, eingebettet und nach Haidenhain gefärbt. Die Abbildungen stellen einige Entwicklungsstadien dar, die von verschiedenen Vertreter der Familie der *Zingiberaceae* und *Marantaceae* genommen sind. So stellen die Abbild. 1 u 2 eine junge Samenknospe und Embryosackmutterzelle dar. Die Abbild. 3—6 zeigen die Reductionsteilung des Kernes der Embryosackmutterzelle, während die Abbild. 17 auf die Tetradenbildung aufweist. Auf den Abbild. 8—12 sind die verschiedenen Entwicklungsstadien des Embryosacks abgebildet. Es kommen bei *Maranta* und *Calathea* bisweilen je zwei Embryosäcke in einem Nucellus vor. (ab. 13) Alle beschriebenen Stadien sind typisch für verschiedene Vertreter der beiden Familien also für *Maranta*, *Calathea* aus der Familie von *Marantaceen*, *Tapeinochilus*, *Costus* und andere aus Familie der *Zingiberaceen*. Auf den späteren Stadien tritt ein Unterschied in dem Bau des Embryosackes bei diesen Pflanzen ein. Es wachsen im fertigen Embryosäcke bei *Maranta* alle drei Antipoden aus; ihre Kerne teilen sich je zwei bis fünf Kerne in einer Antipodenzelle (Abb. 14). Bei *Calathea* und *Thalia* bleiben die Antipoden einkernig und normal während bei *Costus* und *Tapeinochilus* im basalen Teile des Embryosackes folgendes zu Tage kommt. Zwei Antipoden wachsen nicht weiter, während die letzte zu riesigen Dimensionen heranwächst. Sie wird zuerst zweikernig (ab. 15 und 16) später vermehren sich die Kerne mehrmals, so dass die völlig sich entwickelte Antipode deren 20 aufweist (ab. 18). Das Maximum ihrer Entwicklung fällt mit den ersten Stadien der Endosperm bildung zu



sammen, wenn sie blasenförmig und mehrkernig wird. Ihr Fuss-  
 teil zeigt sehr schöne fädige Structur des Protoplasmas, während  
 ihr ausgeblasener oberer Teil feinkörnig ist. Die Kerne enthalten  
 sehr viel Chromatin.

Solche eine Ausbildung der Antipoden weist deutlich auf ihre  
 ernährungsphysiologische Function auf. Die Zellen des Nucellus haben  
 kutinisierte Membranen und nur in Chalazaende wo die Gefäss-  
 bündel aus dem Funiculus in die Samenknospe eintritt, behalten  
 die Zellen ihre dünnen Wände und werden mit dickem Inhalt  
 überfüllt (ab. 19). Ebensolche Verhältnisse beobachtete schon  
 Osterwalder bei *Aconitum Napellus*, wo alle drei Antipoden heraus-  
 wuchsen, grosse Kerne bekamen, doch einkernig blieben. Die Ver-  
 mehrung der Chromatinmasse wurde experimentell von Rosenberg-  
 bewiesen in den sezernirenden Zellen der Droseratentakeln.

Andererseits weisen solche Fälle der Teilnahme der Anti-  
 poden in der Ernährung des Embryo's auf die Anpassungserschei-  
 nungen auf, die im Embryosacke sich abspielen—ein Gedanken,  
 der von den Münchener Botanikern ausgesprochen war (Goebel  
 Balicka-Jwanowska, Lang u. a.).