

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

А. И. АТАБЕКОВА

РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА
У ГОРОХА (*PISUM SATIVUM*)

Исследования по изучению генеративных клеток у *Pisum sativum* в основном посвящены разрешению генетических вопросов, как, например, работы Канона [5], А. И. Луткова [3] и др., а также изучению строения зародыша семени и подвеска, как, например, классические труды Гиньяра [8] и в дальнейшем Д. Купера [7].

Неполные сведения по микрогаметогенезу у культурного гороха имеются в исследованиях Г. Купера [6], цитологически изучившего два сорта садового гороха (*Littl Marvel* и *Asgrow's Pride*). В названной работе весьма кратко изложены полученные результаты наблюдений по развитию мужского гаметофита, подтвержденные небольшим числом схематических рисунков. Приведенные автором иллюстрации ни в коей мере не вскрывают митотического деления в микроспоре, а также образования вегетативной и генеративной клеток и поэтому не могут претендовать на полноту проведенных исследований.

Отсутствие литературных источников и рисунков, демонстрирующих последовательную картину микрогаметогенеза у *Pisum sativum*, диктует нам необходимость его подробного описания.

Данная работа завершает серию наших многолетних исследований по изучению развития мужского гаметофита у культурного гороха.

Материал и методика. Материалом для настоящего исследования послужили чистотинейные сорта гороха Вывиженец и Чудо Америки, полученные нами из селекционного склада Научно-исследовательского института овощного хозяйства, а также сорта № 261 Масличный и № 02294, полученные с кафедры селекции Тимирязевской сельскохозяйственной академии.

Подготовительная обработка материала проводилась обычным способом. Цветочные почки различного возраста фиксировались по Карнуа и Навашину. Срезы окрашивались железом-гематоксилином по Гайденгайну. Наряду с изготовлением постоянных препаратов шло исследование пыльцы в уксусно-кислом кармине. При проращивании пыльцы искусственная смесь составлялась следующим образом: 1 г мелко нарезанного агар-агара растворялся в 100 куб. см дистиллированной воды с добавлением 15% сахарозы. Микротомные срезы для постоянных препаратов делались толщиной от 12 до 20 μ в зависимости от величины цве-

точных почек. Препараты исследовались под микроскопом Лейтца. Зарисовка производилась при помощи рисовального аппарата Аббе при окуляре 12 х и объективе иммерсионном 2 мм (увеличение объекта 1120).

* *

Как показывают проведенные исследования, вскоре после своего образования четыре округлых одноядерных микроспоры (рис. 1) освобождаются из окружающей их оболочки и свободно располагаются в полости гнезда пыльника. Постепенно микроспора, увеличиваясь в размере, из округлой становится овальной. В одноядерном состоянии микроспоры остаются довольно продолжительное время. С момента исчезновения оболочки материнской клетки пыльцы вокруг микроспоры образуется своя собственная оболочка. Как видно из приведенного рисунка, микроспора вначале заполнена густой плазмой, и ядро ее расположено в центре клетки. Вскоре размеры клетки заметно увеличиваются, и ядро из центральной части смещается к ее оболочке. Очевидно, боковое расположение ядра микроспоры обуславливается появлением в клетке крупной вакуоли, которая, занимая центральную часть клетки, отодвигает ядро в сторону. Как видно из рис. 1 и 2, ядра микроспор могут содержать одно или два ядрышка. На этом же рисунке с правой стороны изображена микроспора в поперечном сечении; здесь ядро также включает в себя два ядрышка, видны три поры.

В дальнейшем своем развитии первичное ядро микроспоры, еще более увеличиваясь в размере, из состояния покоя постепенно переходит к профазе первого митотического деления (рис. 3). На рис. 4 изображена метафаза с экватора и с полюса, где хромосомы настолько отчетливо индивидуализированы, что с легкостью могут быть распознаны. В анафазе веретено располагается по длине клетки, причем вначале отчетливо видно расхождение половинок хромосом (рис. 5) к двум противоположным полюсам. Только в более поздней анафазе (рис. 6) начинает сказываться разнохарактерность будущих ядер. Наконец, в результате деления получаются два неравных ядра, одно небольшое с небольшим ядрышком, другое более крупное, с крупным ядрышком (рис. 7). Вслед за этим возникшая клеточная перегородка образует две неравной величины клетки: меньшая, генеративная клетка и большая — вегетативная (рис. 8). Между этими клетками располагается косая щель. К этому времени пыльца бывает вполне сформированной, покрытой двумя оболочками: внутренней интиной и наружной структурной экзиной. На рисунке 11 отчетливо видны рельефные утолщения и поры оболочки микроспоры.

Как показывают массовые исследования, митотические деления внутри микроспор, образовавшихся в одном пыльцевом гнезде, происходят не совсем синхронно, в результате чего они отличаются между собой по развитию.

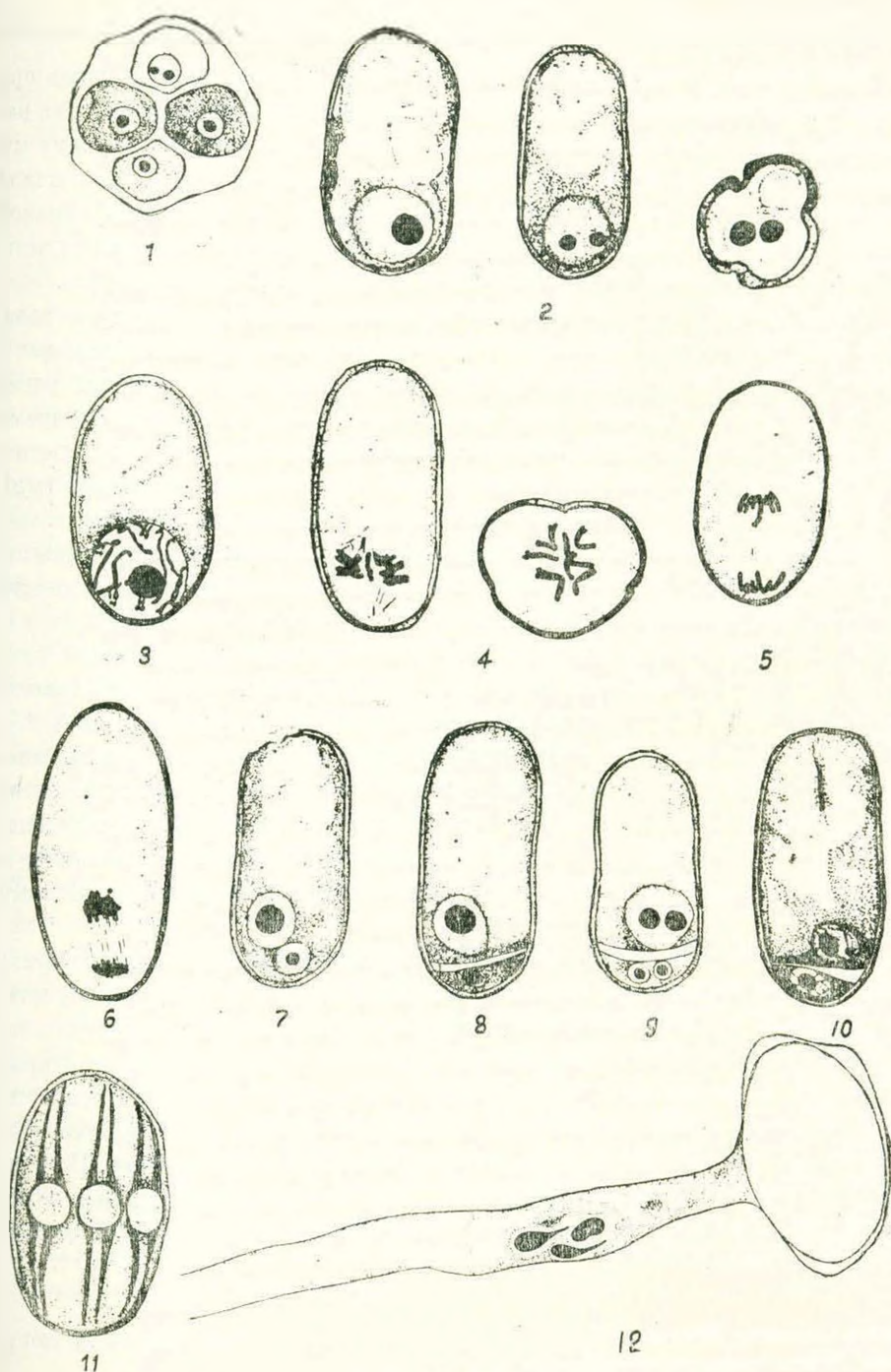


Табл. 1. Микрогаметогенез у культурного гороха.

Рисунки: 1—четверка пыльцы; 2—слева две микроспоры, справа микроспора в поперечном сечении; 3—профаза в микроспоре; 4—две метафазы; 5—анафаза; 6—поздняя анафаза в микроспоре; 7—ядро микроспоры поделилось на два асимметричных ядра; 8—микроспора, где видны генеративная и вегетативная клетки, 9—трехъядерная микроспора; 10—профаза в ядре генеративной клетки микроспоры; 11—рельефное утолщение и поры у микроспоры; 12—спермии клетки в пыльцевой трубке культурного гороха.

Как правило, генеративное ядро у *Pisum sativum* делится лишь при прорастании пыльцевой трубки, следовательно, мы имеем дело с так называемым двуядерным типом пыльцы. Однако в некоторых случаях мы наблюдаем деление ядра генеративной клетки еще в пыльце до начала прорастания. На рис. 10 изображена профазы в ядре генеративной клетки, тогда как ядро вегетативной клетки начинает дегенерировать. На рис. 9 представлен трехъядерный тип пыльцы у *Pisum sativum*.

Приведенные данные считаем оригинальными, поскольку в известной нам литературе подобных указаний мы не встречали. Сведения о раннем распаде вегетативной клетки можно найти в упомянутой ранее работе Г. Купера. Однако с ним нельзя согласиться в том, что во время опыления происходит практическое исчезновение вегетативной клетки. Нам неоднократно приходилось наблюдать прорастание пыльцевой трубки, в которой отчетливо видно было наряду с мужскими половыми элементами и вегетативное ядро. Проращивание пыльцы на искусственной среде (агар-агар с прибавлением сахарозы) позволило нам провести массовые наблюдения этого процесса.

По данным Поддубной-Ариольди [10] в пыльцевых трубках *Pisum sativum* спермии представляют собой полные клетки. Эти наблюдения подтверждаются исследованиями других авторов (Г. Купер [6] и Д. Купер [7]). По наблюдениям названных авторов, спермии клетки в пыльцевых трубках *Pisum sativum* сначала имеют овальную форму, которая по мере развития микрогаметофита становится от линейной до серповидной. Наши исследования в этом направлении полностью совпадают с ранее полученными данными, о чем свидетельствует и приведенный нами рис. 12.

Заканчивая наш обзор по изучению развития мужского гаметофита у культурного гороха, мы считаем уместным отметить, что у этого растения опыление происходит еще в закрытом бутоне, куда нет доступа посторонней пыльцы. Поскольку пыльца созревает и прорастает до открытия цветка, возможности перекрестного опыления почти вовсе исключены. К моменту открытия цветков пыльцевые трубки уже глубоко прорастают внутрь пестика, иногда достигая микропилы семязпочки. По данным Д. Купера [7], у гороха при входе в микропилу нередко наблюдается наличие двух и более пыльцевых трубок, однако в него активно проникает только одна.

Ա. Ի. ԱԹԱԲԵԿՅԱՆ

ԱՐԱԿԱՆ ԳԱՄԵՏՈՖԻՏԻ ԶԱՐԴԱՅՈՒՄԸ ՈՒՈՒՆԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Կուլտուրական ոլոռնի (*Pisum sativum*) սաղմնաբանական հետազոտության ուղղությամբ հզոր ազդեցություն է ունենում են արական գամետոֆիտի զարգացման լոկ առանձին ֆազերը: Տվյալ աշխատության մեջ մենք փորձել ենք տալ միկրոգամետոֆենիզի ճշգրիտ և հետևողական պատկերը: Այս աշխատության համար օրգիկոս են ծառայել կուլտուրական ոլոռնի գտագիտ սորտերը:

Ինչպես հետազոտությունները ցույց են տալիս, սկզբում միկրոսպորը լցված է թանձր պլազմայով և նրա կորիզը գտնվում է բջջի կենտրոնում: Այնուհետև բջջի չափերը մեծանում են և կորիզը կենտրոնական մասից տեղափոխվում է դեպի թաղանթը (նկ. 2), որը ըստ երևույթին կապված է բջջի մեջ խոշոր վակուոլի հայտնվելու հետ և գրավում է բջջի կենտրոնական մասը: Միկրոսպորի կորիզը կարող է պարունակել մեկ կամ երկու կորիզակներ: Միկրոսպորի առաջին միատոթի բաժանումը ներկայացված է նկարում՝ 3-պրոֆազ, 4-մետաֆազ, 5 և 6-անաֆազ: Բաժանման հետևանքով հայտնվում են երկու միմյանց անհավասար կորիզներ (նկ. 7): Դրանից անմիջապես հետո առաջացած բիջուլին միջնորմը կազմում է երկու անհավասարամեծ բիջներ՝ փոքր, դեներատիվ բիջ և մեծ՝ վեգետատիվ (նկ. 8): Այդ բիջների միջև ընկած է շեղակի ճեղքը: *Pisum sativum*-ի մոտ գեներատիվ կորիզը, որպես կանոն, բաժանվում է միայն փոշխոդովակի ծլման ժամանակ: Սակայն որոշ վեպերում գեներատիվ բջջի կորիզի բաժանում նկատվում է փոշխոդովակում, նախքան ծլման սկիզբը (նկ. 9): Նկար 10-ում պատկերված է պրոֆազը գեներատիվ բջջի կորիզում, այն ժամանակ, երբ վեգետատիվ բջջի կորիզն սկսում է ոլլասերվել:

Արհեստական միջավայրում (ազար—ազար՝ ալկալացրած սախարոզա) ծածկափուռ ծլումը մեկ հնարավորություն է ընձևուց մասսայական դիտումներ կատարել ծաղկափուռ ծլման ուղղությամբ: Մեզ բազմիցս վիճակվել է դիտել փոշխոդովակներ, որոնց մեջ արական սեռական տարրերի հետ մեկտեղ, որոշակի կերպով երևացել է նաև վեգետատիվ կորիզը (նկ. 12): *Pisum sativum*-ի փոշխոդովակներում բջջի սպերմիաները սկզբում ունեն օվալ ձև, որը միկրոգամետոֆիտի հասունացմանը զուգընթաց դառնում է զծալինից մինչև մանգաղաձև: Նկար 11-ում ներկայացված են ծաղկափուռ թաղանթի ռեչինֆ հաստացումները և ծակոտինները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Атабекова А. И., Спорогенез и гаметогенез у культурного гороха. Труды ТСХА. Доклады в 1945 г. 1945.
2. Дорошенко А. В., Физиология пыльцы (обзор). Труды по прикладной бот., генетике и селекции, т. XVIII, 5, 1928.
3. Лутков А. И., Межвидовые гибриды *Pisum humile* Boiss. x *Pisum sativum* L. Труды Всес. съезда по генет., селекции, семеноводству и племенному животнов., т. II, Генетика, 1929.

4. Финн В. В., Спермии—клетки у покрытосеменных растений. Ботанический журнал СССР, т. 25, 2, 1940.
5. Cannon W. A., Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas. Bull. Torr. Bot. Club. 30, 1903.
6. Cooper G. O., Cytological investigations of *Pisum sativum*. The Botan. Gaz., vol. 99, Nr. 3, 1938.
7. Cooper D. C., Embriology of *Pisum sativum*. The Botan. Gaz. 100, 1938.
8. Guignard L., Recherches anatomiques et physiologiques sur le légumineuses, Diss., Paris, 1882.
9. Häkansson A., Neue Fälle von Chromosomenverkettung in *Pisum*. Hereditas, № 16, 1932.
10. Poddubnaja-Arnoldi V. A., Beobachtungen über die Keimung des Pollens einiger Pflanzen auf Künstlichen Nährboden. Planta, № 25, 1936.