

Е. М. АВЕТИСЯН

О НЕОБХОДИМОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ДВУХ МЕТОДОВ
ОБРАБОТКИ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ПЫЛЬЦЫ
(на примере сем. бобовых)

В ходе работ по исследованию морфологии пыльцы современных растений, мы все больше убеждаемся в том, что часто недостаточно применение только одного из существующих методов обработки. Специфика строения пыльцевых зерен разных семейств требует приготовления препаратов несколькими, по крайней мере двумя методами, так как при обработке только лишь одним методом часто получаются неполноценные результаты.

В палинологической лаборатории мы, как правило, пользуемся двумя методами—упрощенным ацетоллизным (Е. М. Аветисян [1]) и методом окрасивания фуксином (Л. А. Смольянинова и В. Ф. Голубкова [5]). При этом мы считаем установленным, что истинная картина скульптуры экзины и отдельных ее элементов наиболее ясно вырисовывается при ацетоллизном методе, даже в случаях разрушения зерен. Полное удаление содержимого из пыльцевых зерен, происходящее при ацетоллизной обработке, способствует четкому выявлению их строения. Единственный недостаток этого метода заключается в том, что при удалении содержимого из зерен часто выпадают также и пленки пор и борозд вместе с имеющимися на них скульптурными элементами. Кроме того, зерна с очень тонким слоем спородермы при ацетоллизной обработке разрушаются, теряя естественную форму. Для таких случаев мы дополнительно готовим препараты методом окрасивания. Однако отметим, что разрывание отдельных, более тонких мест экзины (при ацетоллизной обработке) не лишено и некоторого интереса для понимания строения пор и борозд, например, в случаях, когда в бороздах нет еще настоящей дифференцированной поры, а имеются лишь более тонкие зоны в пленках борозд, которые очень трудно выявить на окрашенных препаратах, особенно когда они покрыты скульптурными элементами экзины. При ацетоллизной же обработке эти утонченные места борозд всегда выявляются вследствие их прорывания. При этом даже форма этих разрушенных отперстий говорит о степени специализации таких „пор“. У пыльцевых зерен с более слабо дифференцированными порами при выходе содержимого образуются в бороздах бесформенные отверстия с неровными краями, в то время как при большей специализации таких „пор“ эти отверстия имеют ровные края, образованные более утолщенными

частями пленок. С этой точки зрения „недостаток“ ацетилозного метода можно считать в некотором роде даже положительным явлением. Конечно, при всех упомянутых случаях для получения полного представления о пленках требуются дополнительные препараты, сделанные методом окрашивания.

В то же время, как известно, при окрашивании фуксином пыльцевые зерна меньше подвергаются изменению и разрушению. Это связано с тем, что при такой обработке содержимое зерен остается в них. Последнее обстоятельство дает возможность применять метод окрашивания и во всех тех случаях, когда зерна, имея очень тонкие слои спородермы, не выдерживают ацетилозный метод. Метод окрашивания особенно целесообразен в целях измерения зерен и их отдельных частей, а часто также и для правильного представления их общей формы. Недостаток этого метода заключается в том, что содержимое зерен сохраняется и часто мешает видеть скульптуру эскины.

Основное различие этих методов, кроме вышесказанного, заключается также в том, что они действуют на совершенно разные слои спородермы. Отсюда следует, что некоторые признаки, связанные с определенными слоями, могут быть выявлены только при применении того и другого метода.

Очевидно этим и обуславливаются некоторые неправильные, а также и неполные данные по пыльце бобовых, встречающиеся в литературе. Например, в работе Е. Е. Ники [4], на основании исследования пыльцы 26 родов бобовых (по методу Романова), автор приходит к выводу, что пыльца у них трехпоровая с гладкой эскиной. Однако, как выяснилось в результате наших исследований, среди изученных этим автором родов только род *Phaseolus* L. имеет трехпоровую пыльцу, а все остальные роды имеют зерна трехборозднопорового, трехборозднопоровидного и трехбороздного типа, т. е. они всегда имеют борозды. Эскина же у этих родов вовсе не гладкая, а сетчатая или же зернистая. Ничего не сказано о наличии борозд и сетчатой эскины у пыльцы родов *Trigonella* L., *Mellilotus* Adans., также и в работе Н. С. Штепа [6], в которой зерна этих родов описываются как трехпоровые с гладкой эскиной.

Необходимость применения разных методов обработки особенно хорошо иллюстрируется на примере пыльцы бобовых в связи с некоторым своеобразием строения зерен этого семейства.

Нами обработана пыльца около 400 видов и 37 родов семенистого бобовых из флоры Армении.

В результате наших исследований выяснилось, что пыльцевые зерна у бобовых в основном трехборозднопоровые, редко трехборозднопоровидные (*Robinia* L., *Genista* L., *Galega* L.), трехбороздные (*Hedysarum* L., *Onobrychis* Adans.) или трехпоровые (*Vigna* Savi., *Gilcyne* L., *Dolychos* L.) и очень редко зерна собраны в полляды (*Albizzia* Durazz.).

Для большинства бобовых довольно характерно строение пор,

что хорошо можно проследить при методе окрашивания. Поры у них представляют собой не сквозные отверстия в экзине, а всегда скрыты под экзиной зерен. В центре пор проходит борозда, в результате гармогатной функции краев которой экзиновые части, покрывающие поры, расходятся, полностью или частично раскрывая пору. Так, у одной группы родов (*Alhagi Adans.*, *Amorpha L.*, *Argyrobium Eckl. et Zeyh.* и др.) благодаря тонкости экзины края борозд сильно отходят и поры полностью показываются. В результате этого получается впечатление, что поры расположены в бороздах (рис. 2). В препаратах этих видов можно найти зерно с самой различной степенью раскрытия краев борозд (рис. 1, 2). У другой более многочисленной группы родов (*Lotus L.*, *ens L. Adans.*, *Astragalus L.*, *Ononis L.*, *Trifolium L.*, *Trigonella L.*, *Vicia L.* и др.) экзина сравнительно толста и края борозд лишь частично отходят, выявляя поры неполностью. В результате этого поры у них всегда кажутся шире борозд (рис. 4). Поры трехборозднопорных зерен бобовых лишены экзиновых окаймлений, имея лишь тонкую полосу утолщенной интины. Такие поры, идущая над более тонкой экзиной и обведенные еще более светлой полосой интины, в препаратах, окрашенных фуксином, хорошо просвечиваются при отхождении экзиновых частей. Показываются также и пленки пор, скульптура которых четко видна при наличии на них крупных зернышек (*Alhagi Adans.*, *Caragana Lam.*, *Halimodendron Fisch.*, *Melilotus Adans.* рис. 2, 3).

При окрашивании довольно ясно видны борозды, которые на общем фоне окрашенных зерен выделяются тонкостью экзины и окаймляющей по краям полосой интины.

При обработке тех же пыльцевых зерен ацетолизисным методом, у первой группы родов пленка пор полностью разрушается. Кроме того, части экзины, покрывающие поры, не расходятся, как при окрашивании, а лопаются, в результате чего поры приобретают вид сквозных отверстий (рис. 3, 5). У второй группы родов пленка пор разрушается частично, т. е. куски пленок все же остаются на порах или же на одной из трех пор часто пленка остается цельной. Что же касается борозд, то они, имея более толстую экзину, чем поры, во всех случаях не разрываются. Таким образом, при ацетолизисной обработке в той или иной мере нарушается как специфичность строения пор, т. е. их покрытие под экзиной, так и цельность их пленок. Это обстоятельство, однако, не исключает необходимость применения ацетолизисного метода, особенно для трехборозднопоровидных зерен родов *Robinia F.*, *Amorpha L.*, *Galega L.* (рис. 6, 7). У последних родов поры слабо выраженные и имеются только поровидные зоны. Скульптура экзины этих зон имеет одинаковое строение с остальной частью борозды, отличаясь лишь незначительной тонкостью экзины и экзины на них. Такие зоны лишены также и утолщенных окаймлений интины, присущих трехборозднопоровым типам. Вследствие такого строения, окрашенные фуксином пыльцевые зерна этих родов

можно ошибочно принять за грехбороздные, так как поровидные зоны бывают совершенно не заметны (рис. 6). При ацетолизной обработке становится ясным, что средняя часть борозды отличается сравнительной тонкостью (поровидная зона) и лопается, тогда как остальная более толстая часть пленки всегда остается цельной (рис. 7).

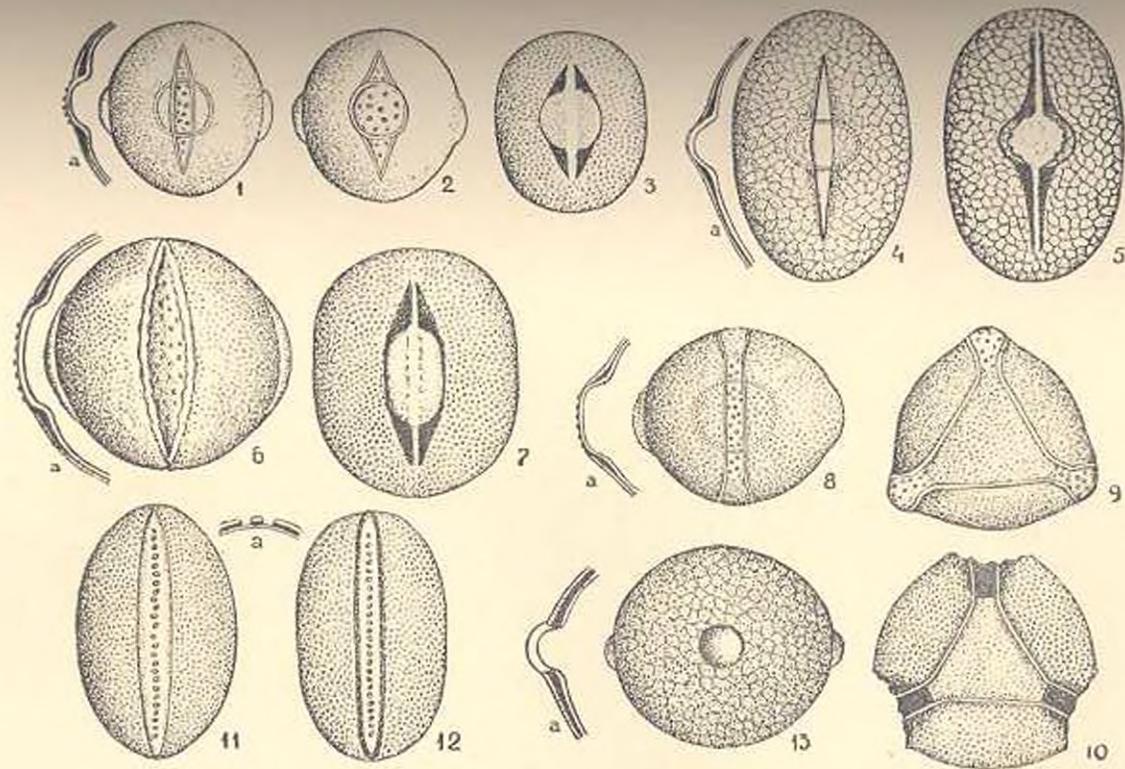
Другой, весьма характерной чертой пыльцевых зерен бобовых является утолщение нэкзины вдоль краев борозд или к концам их мембран, что выявляется лишь при обработке ацетолизным методом. Сильно утолщенные полосы нэкзины при этом получают темный оттенок в виде треугольников по краям борозд (рис. 3, 5, 7, 10). Нэкзиновый характер этих утолщений очень хорошо явден при поднятии тубуса микроскопа, при котором темные нэкзиновые утолщения остаются под более светлой сэкзиной. Очень специфично, что нэкзиновые утолщения к концам борозд не соприкасаются, оставаясь параллельными, что, по-видимому, содействует гармомегатной функции краев борозд. Далее, благодаря варьированию цвета (от более темного до светлого) можно проследить изменение толщины нэкзины в других частях зерна. Например, к концам пленок борозд, где нэкзина сравнительно тоньше, чем у краев борозд, она приобретает более светлый оттенок и, наконец, кажется совершенно светлой в самих тонких частях, т. е. в области пор и поровидных зон.

При окрашивании зерен фуксином, все упомянутые особенности нэкзины видны плохо в связи с тем, что нэкзина при этом не окрашивается, оставаясь под окрашенной сэкзиной.

Выявление нэкзиновых утолщений помогает выяснению истинного характера пор и борозд. Например, при окрашивании пыльцы рода *Cicer L.* фуксином (рис. 8, 9) видны три очень крупные поры, от краев которых отходят светлые линии интины, соединяющиеся между собой на полюсах зерна треугольником. Обработывая эти же зерна ацетолизным методом, выясняется, что они кроме пор имеют также и очень короткие по форме довольно своеобразные борозды, что видно по утолщенной нэкзине, окрашенной в темный цвет. Сэкзина же на бороздах утончена очень незначительно и имеет одинаковую с порами крупнозернистую скульптуру, почему и при окрашивании эти борозды остаются незамеченными. В связи с выявлением нэкзиновых утолщений совершенно иная картина получается при рассматривании этих зерен с полюсов (рис. 9, 10). Следовательно, если метод окрашивания дает нам представление о сэкзиновой части пор и борозд, то ацетолизный метод дает дополнительные данные по нэкзине.

Наконец, при исследовании пыльцы бобовых возникают затруднения в связи с выяснением скульптуры сэкзины, что связано с сильной зернистостью содержимого зерен.

При окрашивании пыльцы фуксином остающееся в зернах содержимое очень часто создает ложное представление о скульптуре сэкзины. У большинства родов при наличии даже самой простой сетки (особенно когда сетка мелкая и тонкая) скульптура сэкзины кажется



1, 2—*Albagi pseudoalbagi* MB. (es.) (× 2500)—пыльцевые зерна после окрашивания фуксином; 3—те же, после обработки ацетолитным методом; 4—*Pisum elatius* MB. (× 1250)—п. з. окрашенные фуксином; 5—те же, обработанные ацетолитным методом; 6—*Colega orientalis* Lam. (× 1500)—п. з. окрашенные фуксином; 7—те же, обработанные ацетолитным методом; 8, 9—*Cleer anatolicum* Alef. (× 1250)—п. з. окрашенные фуксином; 10—те же, обработанные ацетолитным методом; 11—*Hedysarum sericeum* MB. (× 2500)—п. з. окрашенные фуксином; 12—те же, обработанные ацетолитным методом; 13—*Phaseolus vulgaris* L. (× 900)—п. з. обработанные ацетолитным методом. При всех случаях а—оптический разрез спородермы.

можно сетчатой или чем-то средним между сетчатой и зернистой. Картина еще более усложняется, когда сэкзина действительно имеет сложную сетчатую скульптуру, т. е. когда сетка состоит из однорядных (*Lathyrus L.*, *Anthyllis L.*, *Trifolium L.*) или многорядных (некоторые виды рода *Trifolium L.*) зернышек. В таких случаях зернистость сэкзины налагается на зернистость содержимого и создается весьма неясная картина. Еще более трудно выявить истинную скульптуру сэкзины при зернистой поверхности (*Robinia L.*, *Coronilla L.*). Сетчатость сэкзины при окрашивании хорошо видна только у родов *Pisum L.*, *Lens Adans.*, *Vicia L.* и у некоторых видов рода *Astragalus L.*, где имеется более крупная сетка (рис. 4, 5). Эти затруднения отпадают при применении ацетолитного метода, когда содержимое удаляется и становится видимым даже самый тонкий рисунок сэкзины.

Другие наиболее редко встречающиеся два типа пыльцы бобовых—трехпоровый и трехбороздный, при обработке ацетолитным методом и по методу окрашивания особо резких различий не выявляют. Это обусловлено особенностью их строения, довольно сильно отличающей их от основного трехборозднопорового типа. У зерен этих двух типов отсутствуют сильные экзизиновые утолщения, столь характерные трехборозднопоровым и трехборозднопоровидным типам. Кроме того, трехбороздные, особенно трехпоровые пыльцевые зерна, снабжены довольно толстыми слоями спородермы, что исключает их разрушение при ацетолитной обработке. Наконец, поры трехпоровых зерен, в отличие от остальных ранее упомянутых типов пыльцы, сквозные, хорошо выраженные, с определенными краями не только утолщенной интины, но и сэкзины. Благодаря такому строению трехпоровые зерна одинаково обрабатываются по двум методам, а трехбороздные зерна при ацетолитизе слегка меняют общую форму и борозды суживаются.

Однако в обоих случаях сетчатый (у трехбороздных) или волнисто сетчатый (у трехпоровых) характер сэкзины хорошо виден только после удаления содержимого при ацетолитном методе. Приведенные нами данные по методам обработок пыльцы бобовых очень часто относятся в той или иной мере и к другим семействам. Поэтому нам кажется, что при изучении пыльцы отдельных семейств весьма важно пользоваться не одним, а указанными выше двумя методами.

Ботанический институт Академии наук
Армянской ССР

Поступило 22.VI 1960 г.

Ե. Մ. ԱՎԵՏԻՅԱՆ,

ՄՇԱԿՄԱՆ ԵՐԿՈՒ ՄԵԹՈԴՆԵՐԻ ԱՆՀՐԱՎԵՇՏՈՒԹՅՈՒՆԸ ԾԱՂԿԱՓՈՇՈՒ
ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՐԻ ՌԻՓՈՍԻՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ԺԱՄՈՆԱԿ
(ԲՆդավորների ընտանիքի օրինակով)

Ա մ փ ո փ ո ռ մ

Կառուցվածքի լուրահաստիությունը, որը միանգամայն բնորոշ է առանձին բնասանիքների, հաճախ նույնիսկ ցեղերի և տեսակների ծաղկափոշու համար, պահանջում է վերջիններիս մշակումը կատարել ոչ թե մեկ, ինչպես սովորաբար արվում է, այլ մի քանի, սանվազն երկու մեթոդներով: Աշխատութիւն մեզ բերվում է մշակման մամանակակից մեթոդներից երկուսի պարզեցված աջնտոլիզալին և ներկման մեթոդների արդյունքների մանրամասն վերլուծությունը, որի հիման վրա արվում են կոնկրետ առաջարկություններ այդ մեթոդների կիրառման վերաբերյալ: Պարզվում է, որ այս երկու մեթոդները, բացի մինչև այժմ հայտնի տարբերություններից, որոնք վերաբերվել են ծաղկափոշու բնդհանուր ձևի ազդեցմանը, ծյման ակոսների և անցքերի թաղանթների քաղքայմանը (այնտոլիզալին մշակման դեպքում), տարբերվում են նաև նրանով, որ նրանք ազդում են ծաղկափոշու միանգամայն տարբեր շերտերի վրա:

Վերջինիցս հետևում է, որ ծաղկափոշու կառուցվածքային բոլոր հատկանիշները կարող են վեր հանվել միայն նշված երկու մեթոդների կիրառման դեպքում:

Պարզեցված այնտոլիզալին և ներկման մեթոդների արդյունքները ցույց են տրված թիթեանածաղկափոշուների ծաղկափոշու վրա, որոնց մոտ, կապված կառուցվածքի սրտ առանձնահատկությունների հետ, հատկապես ակնհայտ է այդ մեթոդների տարբերությունը: Այս դեպքում այնտոլիզալին մեթոդը անհրաժեշտ է բացահայտելու համար նեկզինալին հաստացումները և սեկզինալին սկուլպտուրան, մինչդեռ ներկման մեթոդն օգտվում է հասկանալու ծյման անցքերի և ակոսների թաղանթների բնույթը, ծաղկափոշու ձևը և ճշտելու նրա չափերը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аветисян Е. М. Упрощенный ацетализационный метод обработки пыльников. Бот. журн. СССР, т. 35, 4, 1950.
2. Эрутман Г. Сем. Leguminosae, "Морфология пыльцы и систематика растений". Изд. III, лит., М., 1956.
3. Нюка Е. Е. К морфологии пыльцы некоторых медоносных растений из семейства бобовых. Ученые записки Кишиневского ун-та, 13, 1954.
4. Нюка Е. Е. К морфологии пыльцы видов люцерны. Ученые записки Кишиневского ун-та, т. 20, 1955.
5. Смольянинова Л. А. и Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы. ДАН СССР, т. 75, 1, 1950.
6. Штепа И. С. Морфология микроспор кавказских представителей рода *Trigonelium* L. Заметки по систематике и географии растений, вып. 18, 1935.