

С. Н. МОВСЕСЯН, А. М. БАГДАСАРЯН

РАЗВИТИЕ МИКРОСПОР У *RUDBECKIA SPECIOSA*

Ограниченное число работ, посвященных микроспорогенезу и развитию пыльцы у рудбекий, недостаточно для полного понимания биологии пыльцы рудбекий. Из немногочисленных работ, освещающих цито-эмбриологическую сторону микроспор, можно указать работы Батталини [8, 9] и С. Н. Мовсесян [2]. Труды Батталини посвящены развитию микроспор у вида *R. laciniata*, а наши — изменению формы и строения мужских гамет у *R. sullivanti* с момента образования и до слияния их с женскими ядрами. Работа С. Худжаниязовой освещает вопрос жизненности пыльцевых зерен у различных видов рудбекий [7]. Проращивая пыльцевые зерна на искусственной среде, проводился подсчет проросших пыльцевых зерен. Неполную прорастаемость их автор объясняет более сложным явлением — постепенной утратой функции пыльцы. Ослабление же функции пыльцы связывает с апомиктичным типом размножения, при котором действительно ослабевают ее функции.

На наш взгляд, прорастаемость пыльцевых зерен на искусственной среде связывать с эволюционными предпосылками неверно, поскольку искусственные условия прорастания резко отличаются от естественной для них среды, т. е. от роста пыльцевых трубок на рыльцах и в столбике. Часто вполне фертильная пыльца на искусственных средах полностью не прорастает, хотя мы стараемся создать самую оптимальную среду для их прорастания.

В данном случае применение эмбриологического метода исследования даст более полную и правильную картину о микроспорах у апомиктичных растений. Поэтому для выяснения данного вопроса нами исследованы микроспоры и мужской гаметофит рудбекии красивой. Материал для исследования фиксировался за 20—25 дней до цветения, непосредственно перед цветением, когда в соцветии отмечались единичные распустившиеся цветки и в момент полного цветения. Бутоны фиксировались спиртом, смесью Карнуа, хром-формолом и жидкостью Навашина, а окрашивание срезов проводилось железным гематоксилином по Гейденгайну, основным фуксином (реакция Фельгена). Хорошо окрашенные препараты получают при реакции Фельгена без подкраски по сравнению с железным гематоксилином, который содержимое пыльцевых зерен окрашивает очень густо, что мешает различать ядра.

У рудбекии в одном и том же соцветии развитие микроспор протекает по спирали асинхронно: при этом в верхних цветках оно происходит позже, чем в нижних. Это явление вполне понятно, поскольку раскрытие трубчатых цветков в пределах корзинки происходит последовательно в акропетальном порядке — снизу вверх. Сопоразмерно этому идет об-

разование и созревание микроспор. Но у *R. speciosa* асинхронность наблюдается не только в пределах соцветия, но и одного гнезда пыльника. Например, в развитии мужского гаметофита (рис. 1—5), в одном и том же пыльцевом гнезде наблюдаются также одноядерные, двухядерные и трехядерные пыльцевые зерна (рис. 3—5).

Наряду с явлением асинхронности, нами обнаружены нарушения другого порядка, на которых мы остановимся ниже.

У представителей покрытосеменных растений, в том числе и у рудбекий, пылинки в первоначальном состоянии имеют небольшой размер и окружены оболочкой материнской клетки микроспор (рис. 1). В дальнейшем материнская оболочка растворяется и тетрада распадается на отдельные микроспоры, вокруг которых дифференцируется оболочка довольно сложной структуры. Нормальная зрелая пыльца у *R. speciosa* небольшого размера, круглая и, как свойственно всем энтомофильным растениям, имеет скульптурную поверхность в виде шипиков. Такая пылинка содержит одно крупное ядро сферической формы (рис. 2), которое иногда содержит от одного до трех ядрышек. В этот период наряду с нормальными (рис. 3, А, Г) встречаются и аномальные микроспо-

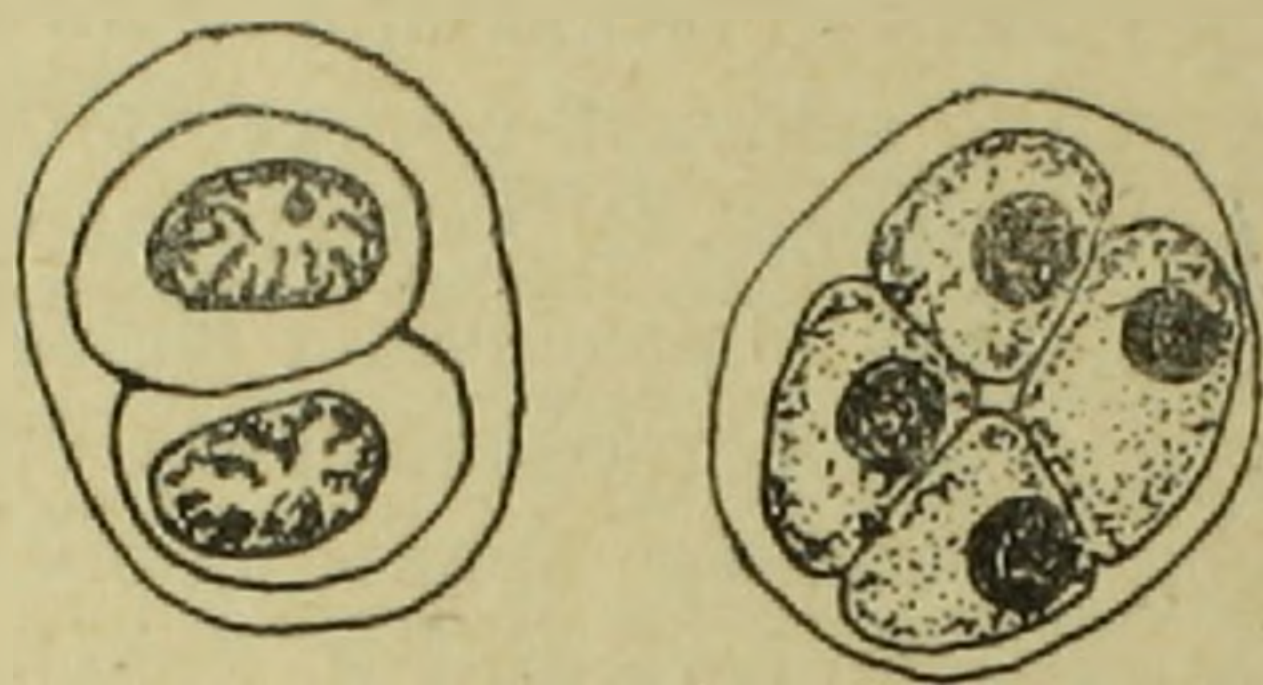


Рис. 1. Диада и тетрада материнской клетки микроспоры.

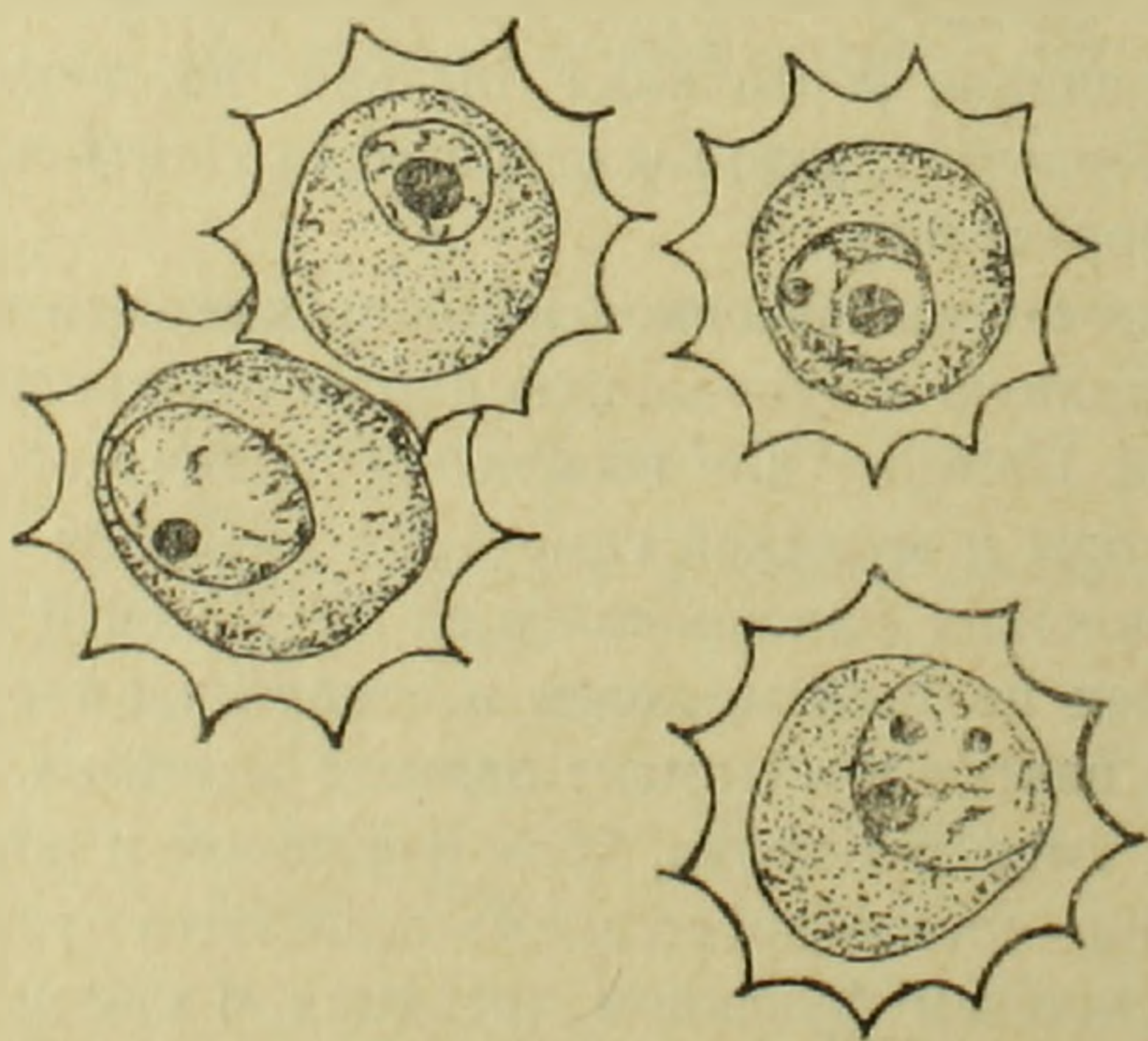


Рис. 2. Одноядерные пыльцевые зерна.

ры, ядра которых сильно увеличиваются или (рис. 3, А, Е) уменьшаются в своих размерах. Увеличенные ядра угловатые: при просмотре под микроскопом создается впечатление, что они занимают большую часть полости микроспоры. Имеются микроспоры, ядра которых в виде фрагментов различной величины сильно поглощают краску (гематоксилин). У некоторых из них ядра причудливой формы или совершенно не видны, одна-

ко во всем содержимом имеются фельген-положительные точки, разбросанные по всей полости пыльцевого зерна. В подобных микроспорах цитоплазма сжимается, концентрируясь вокруг дегенерирующего ядра (рис. 3, 4). Цитоплазма дегенерирует все больше и больше, она продолжает разрушаться и пыльники оказываются совершенно пустыми.

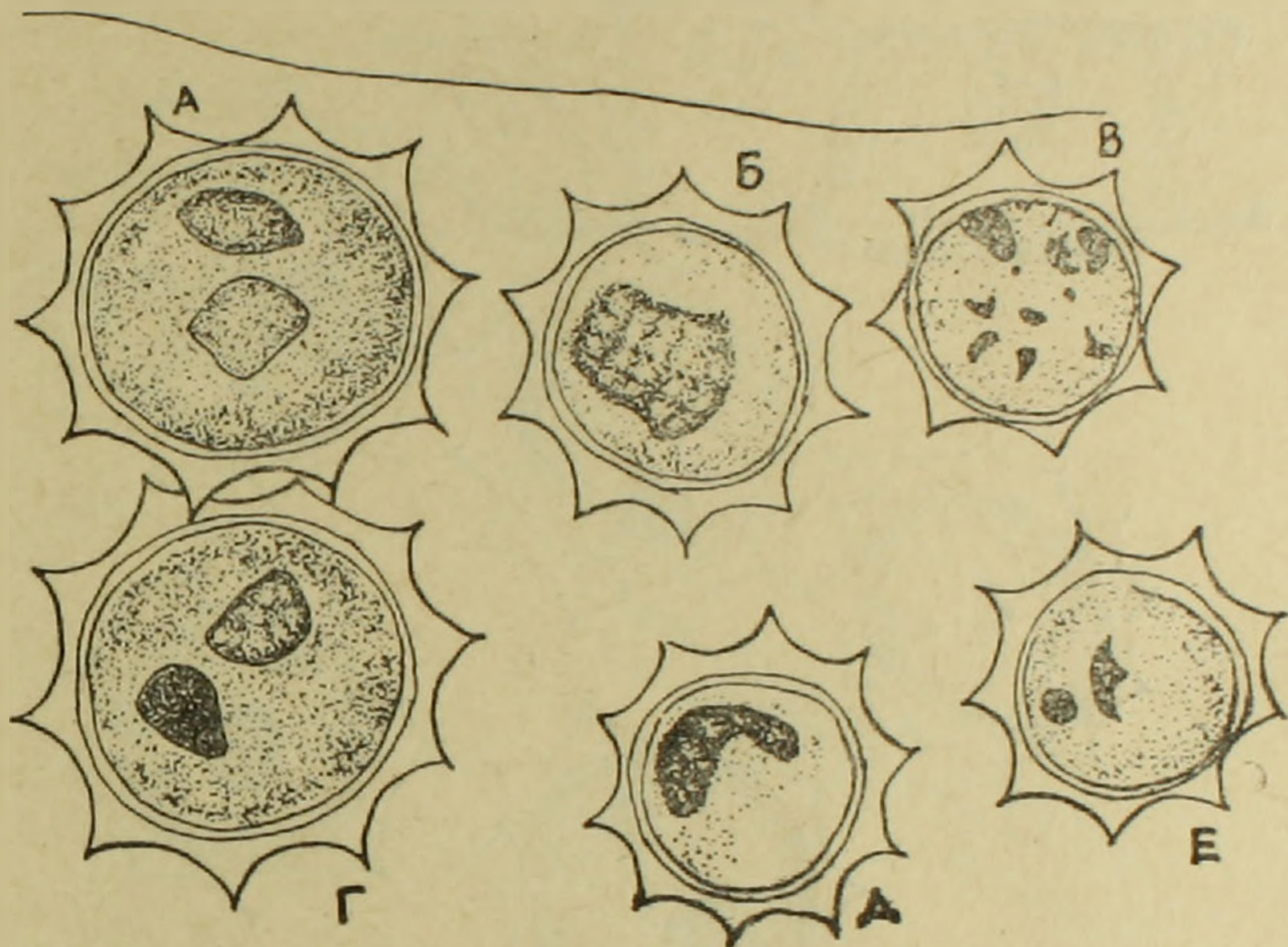


Рис. 3. Пыльцевые зерна в одном гнезде; слева — нормальные двухядерные, справа — аномальные с дегенерирующими ядрами.

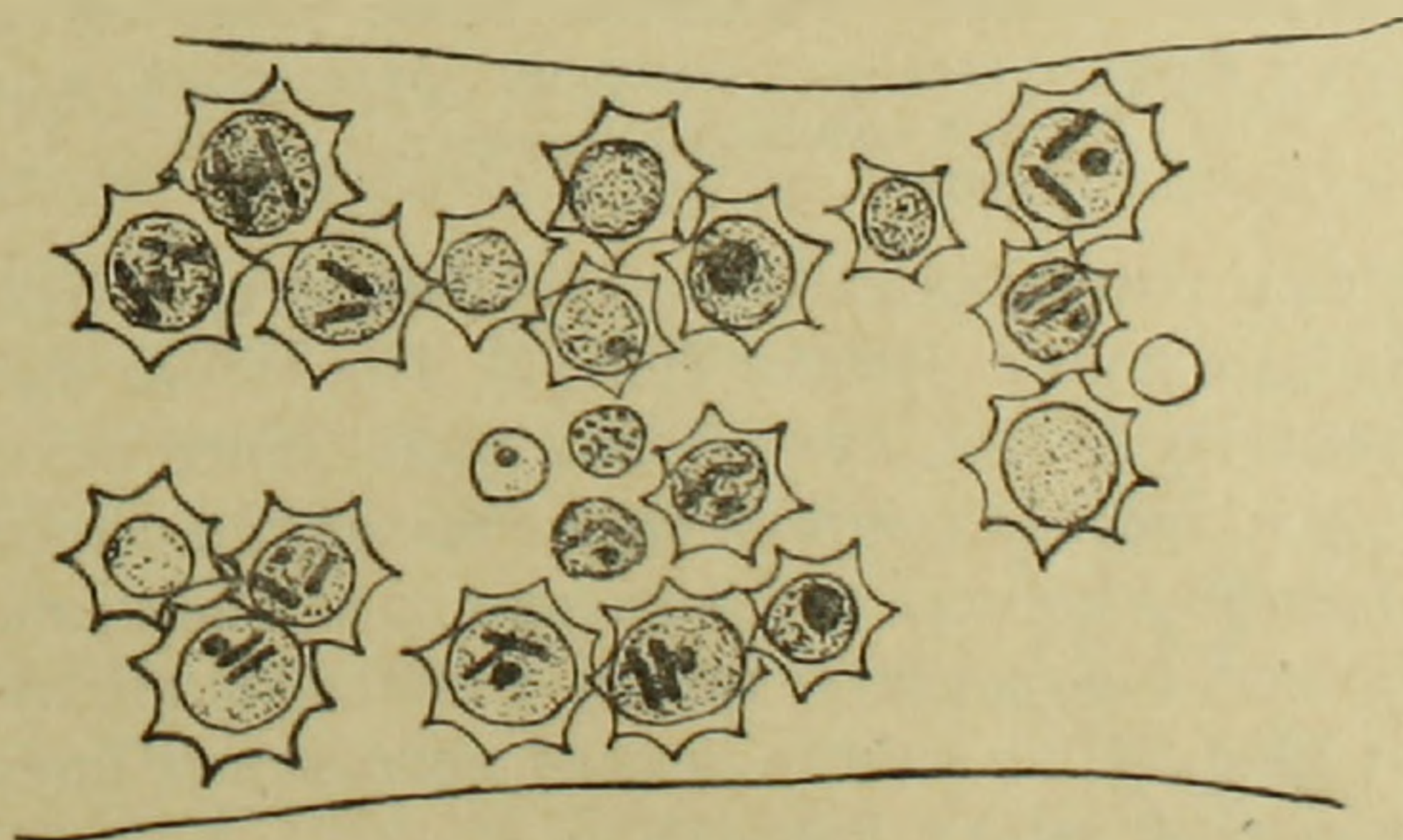


Рис. 4. В пыльнике втрехядерный мужской гаметофит и дегенерирующие пыльцевые зерна без содержимого.

Как видно из приведенных рисунков, при нормальном развитии ядро микроспоры вначале занимает центральное положение (рис. 5), в дальнейшем, передвигаясь к периферии, оно делится, образуя вегетативное и генеративное ядро. В формирующемся пыльцевом зерне между ядрами видна четкая дифференциация: вегетативная значительно крупнее генеративной и окрашивается менее густо. В нашем материале часто встречаются пыльцевые зерна, у которых оба ядра совершенно одинако-

вы по величине и морфологической структуре. Несмотря на это проведенные исследования нуклеиновых кислот путем применения реакции фельгена показали, что генеративные ядра более богаты дезоксирибонуклеиновой кислотой.

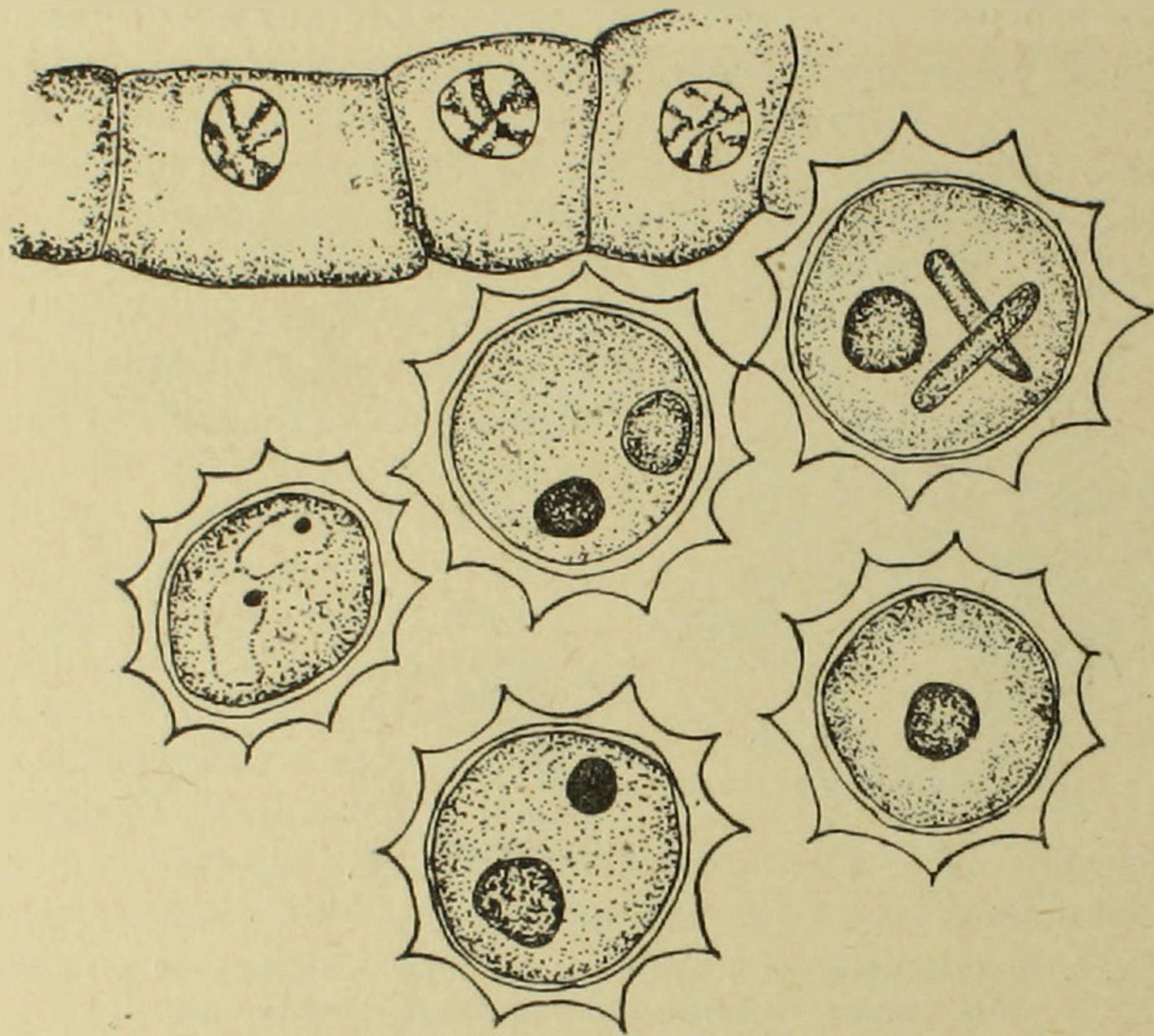


Рис. 5. Асинхронное развитие пыльцевых зерен: слева — дегенерирующее пыльцевое зерно, справа — одноядерный, двухядерный и трехядерный мужской гаметофит.

В дальнейшем генеративное ядро увеличивается в размерах (рис. 3, 5) и дает начало двум спермиям (рис. 6). Последние имеют палочкообразно удлиненную форму, причем как было ранее показано нами у *R. sullivanti* [2], у *R. speciosa* спермии также выходят в пыльцевую трубку заостренным концом и по мере продвижения по ней несколько удлиняются. Выход спермиев в пыльцевую трубку у большинства происходит последовательно (рис. 6), но иногда, в силу непонятных причин, происходит и одновременный выход (рис. 7).

Поведение же вегетационного ядра во всех описанных моментах развития зрелого трехядерного пыльцевого зерна видно на рис. 5—7.

Тщательно проследив за поведением вегетативных ядер в пыльцевых зернах у *R. speciosa*, выяснилось, что вначале оно крупное, сферической формы, с гомогенной консистенцией, в дальнейшем уменьшается в размере и полностью дегенерирует в пыльцевом зерне, не выходя в пыльцевую трубку. Подобные пыльцевые зерна совершенно лишены свойства дифференциально воспринимать окраску, в результате чего получается

густо окрашенная, плохо различимая структура. Такое поведение вегетативного ядра у некоторых представителей покрытосеменных растений описано В. А. Поддубной-Арнольди [3,4], Е. Н. Герасимовой-Навашиной [1] и др.

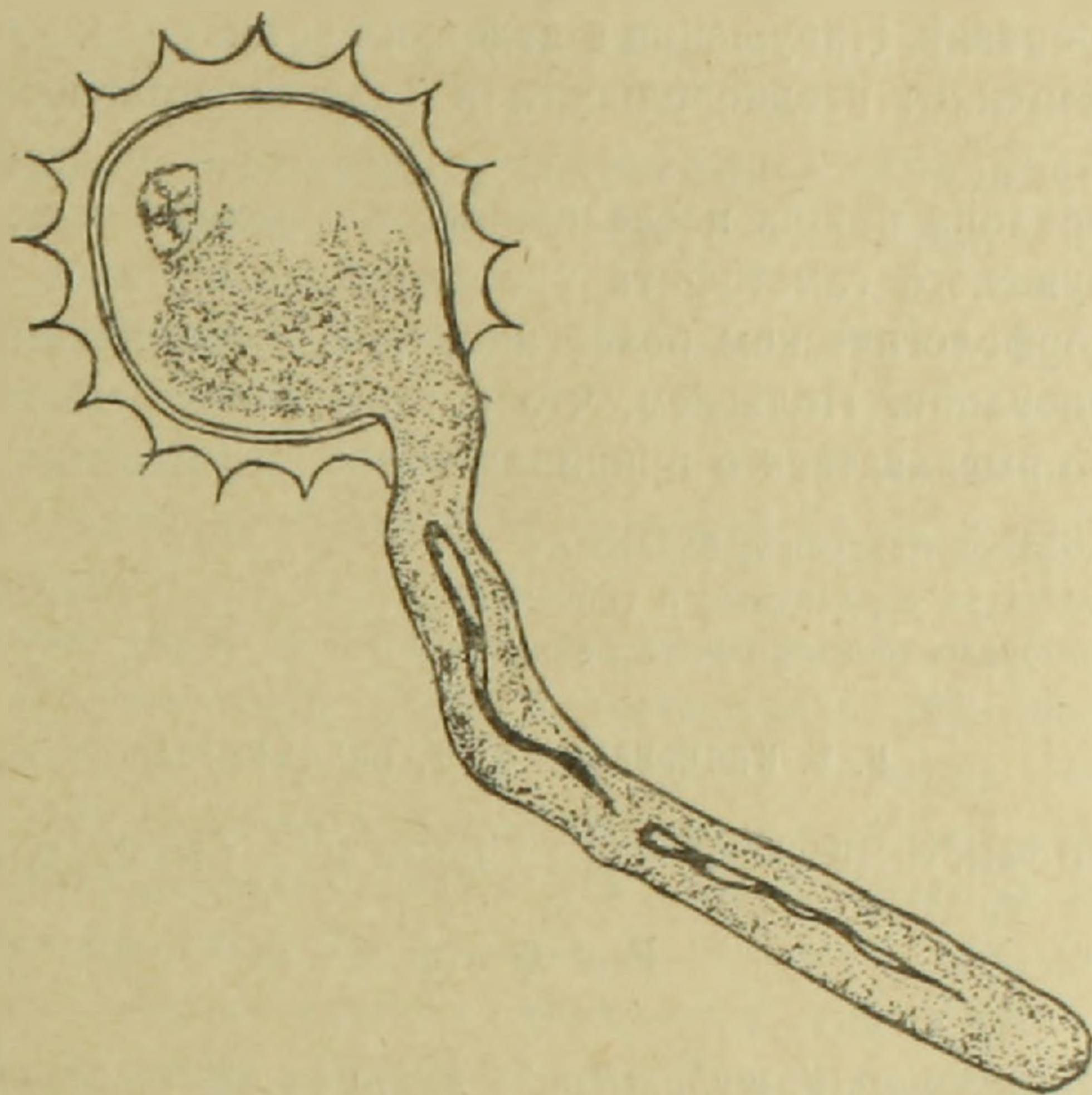


Рис. 6. Проросшее пыльцевое зерно с дегенерирующим вегетативным ядром. В пыльцевой трубке две удлиненной формы спермии.

У некоторых представителей покрытосеменных растений вегетативное ядро выходит в пыльцевую трубку и продвигается по ней в течение ее роста. Финн [5, 6] находит, что вегетативное ядро является как бы вспомогательным питающим органом. Этот вопрос требует дополнительных цитохимических исследований.

При просмотре пыльцевых зерен также оказалось, что в одном и том же гнезде встречаются (рис. 4) крупные и мелкие пылинки, причем последние содержат небольшое количество цитоплазмы или совершенно лишены содержимого.

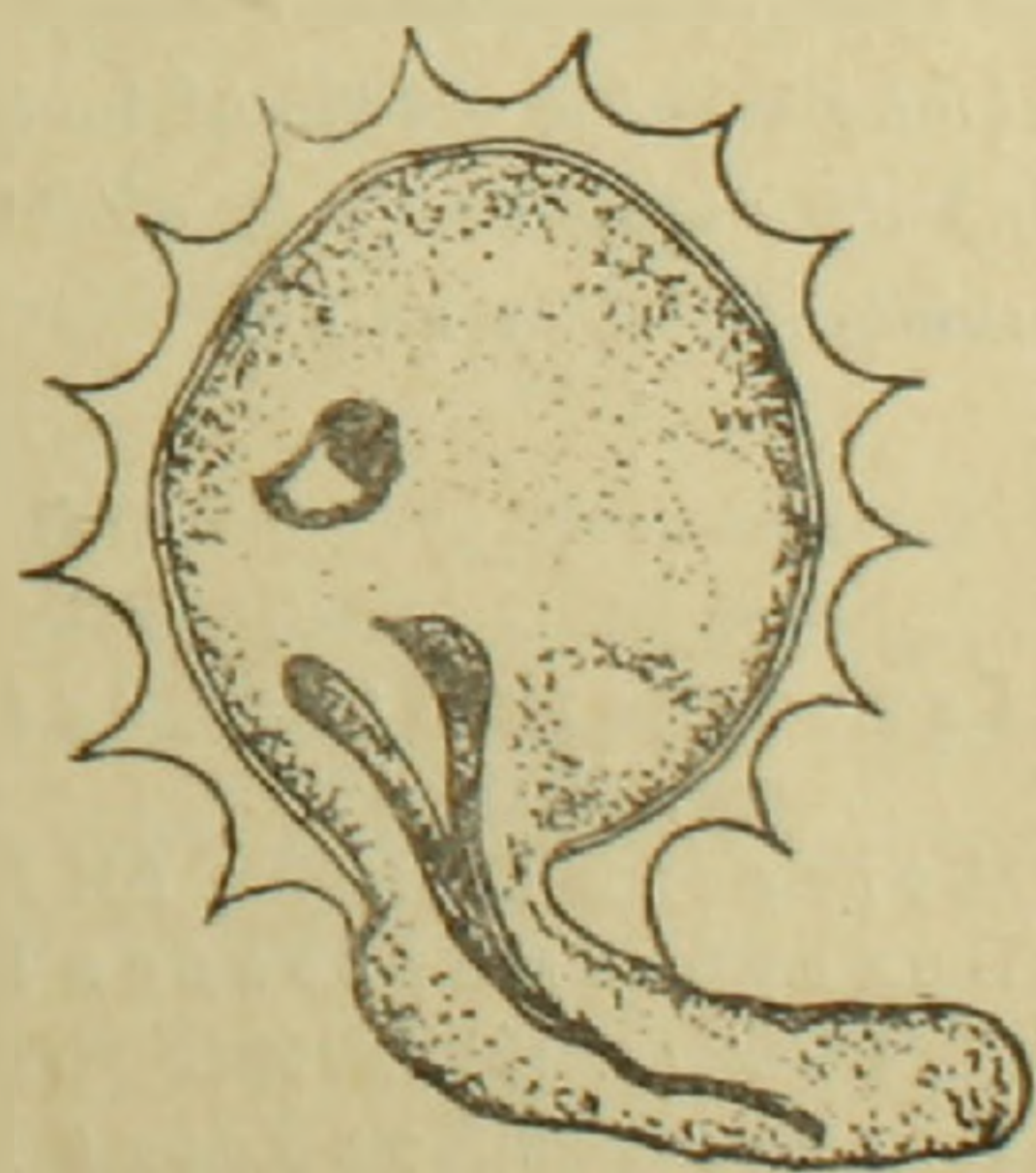


Рис. 7. Проросшее пыльцевое зерно с дегенерирующим вегетативным ядром. Задержан выход спермий.

В общих чертах *R. speciosa* свойственно нормальное образование пыльцевых зерен, но параллельно происходит аномальное, что приводит к большей или меньшей дегенерации ее на разных фазах развития.

Таким образом, нами было показано, что у *R. speciosa* параллельно нормальному типу развития мужского гаметофита происходит и атипичный процесс.

Аномалии мужского гаметофита у *R. speciosa* появляются в большом многообразии. Нарушения в делении клеток приводят к морфологическим различиям: неоднородности и разнокачественности пыльцевых зерен.

На основании наших исследований мы пришли к заключению, что развитие мужского гаметофита у апомиктичных типов нуждается не только в морфологическом пояснении, но и в тщательном цитохимическом исследовании. Полагаем, что в этом случае можно будет более определенно высказаться о причинах подобного явления.

Научно-исследовательская лаборатория
цитологии (кафедра дарвинизма и генетики)
Ереванского государственного университета]

Поступило 7.IV 1965

Ս. Ն. ՄՈՎՍԵՍՅԱՆ, Ա. Մ. ԲԱԳԴԱՍԱՐՅԱՆ

ՄԻԿՐՈՍԿՈՒՐԻ ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ *RUDBECKIA SPECIOSA*-Ի ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

R. speciosa-ի ուսումնասիրությունը նվիրված մի շարք աշխատություններին չեն լուսաբանում միկրոսպորի և արական գամետոֆիտի զարգացումը, մինչդեռ այդ տեսակը կենսաբանական հետաքրքրություն է ներկայացնում, քանի որ նրան յուրահատուկ է ինչպես ամֆիմիքսային, այնպես էլ ապոմիքսային ձևի բազմացում:

Միկրոսկոպիական ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ *speciosa*-ի մոտ միկրոսպորի զարգացումն ընթանում է մեկ փոշանոթի սալմաններում ասինխրոն: Բացի դրանից, նորմալ ծաղկափոշու առաջացման հետ մեկտեղ տեղի է ունենում նաև անոմալ պրոցես, որի հետևանքով ծաղկափոշու ներքին մի մասը մանր է, դեգեներացիայի ենթարկված կորիզով և երբեմն պարունակությունից զուրկ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Герасимова-Навашина Е. Н. Тр. Бот. ин-та им. Комарова АН СССР, вып. 2, сер. VIII, 1951.
2. Мовсесян С. Н. Изв. АН Арм. ССР (биол. науки), т. XIV, 5, 1963.
3. Поддубная-Арнольди В. А., Стешина А. Н. и Сосновец А. Бот. журн. СССР, т. 19, 4, 1934.
4. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений, 1964.
5. Финн В. В. Журн. Яровизация, 2, (35), 1941.
6. Финн В. В. и Руденко Х. Изв. Киевского бот. сада, вып. XI, 1930.
7. Худжаниязова С. Автореферат диссертации. 1964.
8. Battaglia E. Nuovo Giornale Botanico Italiano, n-s., vol. LIII, 1946.
9. Battaglia E. Carlologia, vol. VIII, n. 1, 1955.