

С. Г. МИКАЕЛЯН

## МАКРОСПОРОГЕНЕЗ И МАКРОГАМЕТОГЕНЕЗ У БАКЛАЖАНА

Изучение процесса оплодотворения немыслимо без детального исследования процессов формирования и развития гамет. В этом смысле большой интерес представляет изучение макроспорогенеза и макрогаметогенеза, чему была посвящена настоящая работа. Наши исследования показали, что семяпочки баклажана относятся к анатропному типу (микрופиле и рубчик семени расположены рядом).

Уже в самом начале развития семяпочки под эпидермальным слоем клеток в нуцеллусе выделяется клетка, которая отличается от окружающих ее клеток по величине, по густоте цитоплазмы и по размерам ядра с ядрышком. У баклажана образуется одна субэпидермальная клетка. Затем она дифференцируется в археспориальную и, не делясь на кроющую и спорогенную клетки, непосредственно становится материнской клеткой макроспор. Археспориальная клетка у исследуемого нами баклажана лежит непосредственно под эпидермисом. Однако у нас отмечены случаи развития археспориальной клетки в тканях интегумента. Такое явление отмечалось и в другой работе [9]. Более того, нами замечен факт наличия двух и трех археспориальных клеток, которые в основном располагаются рядом на одной или разных плоскостях (рис. 1, табл. 1). Мы обнаружили также случай вертикального расположения археспориальных клеток (рис. 2, табл. 1). Следует отметить, что обнаруженные нами 2—3-клеточные археспории дальше стадии синапсиса не развивались. Подобное расположение 2—3 археспориальных клеток отмечено у *Hydrilla verticillata* [5].

Первоначально материнская клетка макроспор бывает более округлой формы и сравнительно небольших размеров. По мере ее развития увеличиваются размеры, она приобретает продолговатую форму. Цитоплазма остается компактной, густой (рис. 1, табл. 2). В таком виде клетка приступает к двум последующим делениям мейоза. Приступая к делению, густое ядро приобретает зернистую консистенцию, что свидетельствует о начале деления (рис. 2, табл. 2). Дальнейшая стадия деления—лептонема, при которой зернистость структуры ядра сменяется нитчатостью. Тонкие хроматиновые нити покрывают все ядро, при этом хорошо окрашивается ядрышко (рис. 3, табл. 2). Далее, тонкие хроматиновые нити собираются в клубочек, который эксцентрично располагается возле хорошо окрашиваемого ядра. Такое сжатие ядерного содержимого наблюдается в период стадии синапсиса (рис. 4, табл. 2). Эта стадия длится довольно долго, поэтому многие делящиеся материнские

клетки макроспор, находящиеся в разных семязпочках, оказываются в стадии синапсиса.

Начавшееся уже в стадии синапсиса утолщение хроматиновых нитей еще более усиливается при следующей и завершающей стадии профазы — диакинезе. При диакинезе происходит резкое укорочение хро-

Таблица 1

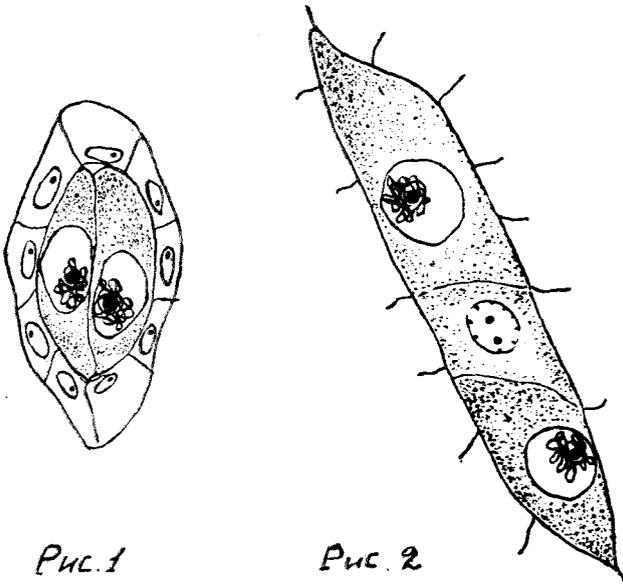


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. Двухклеточный археспорий в стадии синапсиса.

Рис. 2. Трехклеточный археспорий. Две крайние клетки в стадии синапсиса. В средней замечается начало профазы.

матиновых нитей, которые попарно располагаются по всему ядру, стремясь к его оболочке. Ядрышко еще окрашивается, но уже очень слабо (рис. 5, табл. 2). Цитоплазма до конца деления бывает густой, особенно в области фигуры деления.

Следующая фаза деления—метафаза характеризуется отсутствием ядерной оболочки. При этом биваленты образуют метафазную пластинку, расположенную в экваториальной части фигуры деления (рис. 6, табл. 2). Сформировавшееся к этому времени ахроматиновое веретено сохраняется вплоть до момента образования дочерних ядер.

Дальнейшая анафаза—фаза расхождения половинок хромосом к полюсам клетки, и телофаза—фаза группирования половинок хромосом, ведут к формированию дочерних ядер (рис. 7, 8, табл. 2). В конце телофазы наступает цитокinesis, при котором образуется поперечная клеточная перегородка (рис. 9, табл. 2).

Второе деление мейоза при образовании макроспор начинается с деления диады макроспор. У нас встречались диады макроспор равной и неравной величины. Вот почему мы встречали как синхронное, так и асинхронное деление клеток диады с преобладанием темпа деления в

Таблица 2

Первое мейотическое деление материнской клетки макроспор.

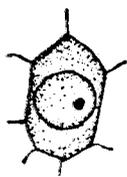


Рис. 1

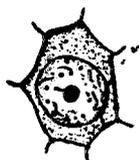


Рис. 2

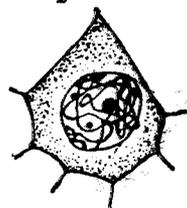


Рис. 3

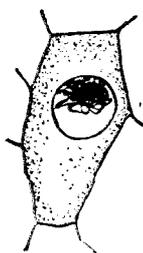


Рис. 4

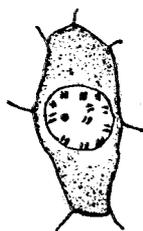


Рис. 5



Рис. 6



Рис. 7

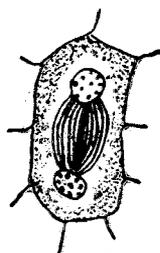


Рис. 8



Рис. 9

Рис. 1. Материнская клетка макроспор. Рис. 2—5. Профаза в материнской клетке макроспор. Рис. 6—7. Мета- и анафаза в материнской клетке макроспор. Рис. 8—9. Телофаза в материнской клетке макроспор.

большей, халазальной клетке. Так, в случае одинаковых размеров клеток диады в них протекают одновременно либо диакинез, либо телофаза и т. д. (рис. 1, 2, табл. 3). В случае же, когда в одной из клеток диады имеется количественное преимущество, наглядно и качественное различие, неравномерность в темпах деления в этих клетках. В то время как одна из клеток диады в стадии анафазы, другая—в стадии диакине-

за, в одной уже протекает синапсис, а в другой еще деление не началось и т. д. (рис. 3, 4, табл. 3).

Таблица 3

Второе мейотическое деление материнской клетки макроспор.

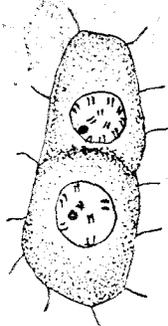


Рис. 1

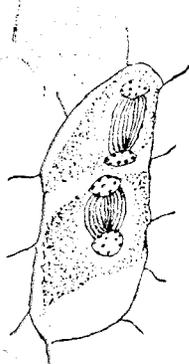


Рис. 2

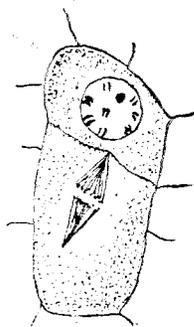


Рис. 3

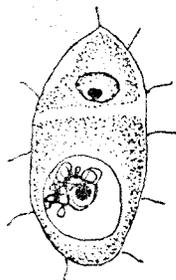


Рис. 4

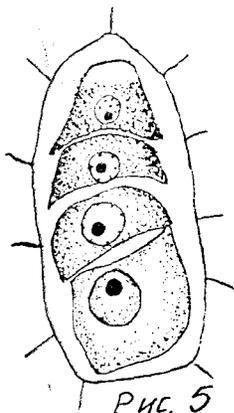


Рис. 5

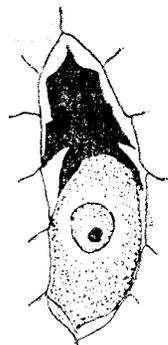


Рис. 6

Рис. 1—2. Синхронное деление в диаде макроспор. Рис. 3—4. Асинхронное деление в диаде макроспор. Рис. 5. Тетрада макроспор. Рис. 6. Дегенерация трех макроспор и развитие халазальной.

После второго мейотического деления материнской клетки макроспор образуется тетрада линейно расположенных макроспор (рис. 5, табл. 3). У большинства исследованных покрытосеменных, в том числе и у представителей семейства пасленовых, у табака [3], у томата [7], у перца [6], у картофеля [4] расположение макроспор линейное. Из литературы известны и другие формы расположения тетрады макроспор. Они бывают расположены Т-образно и  $\perp$ -образно. Последнее встречается наиболее редко [8, 12—14]. В литературе отмечены также случаи очень изменчивого расположения тетрад—линейное, Т-образное,  $\perp$ -образное и изобилатеральное расположение [10—11].

Постепенно три верхние макроспоры дегенерируют и исчезают, и лишь одна халазальная макроспора остается и превращается в материнскую клетку зародышевого мешка (рис. 6, табл. 3). В большинстве слу-

Заведомо дегенерация начинается с микропиллярных макроспор, очень редко значаще дегенерируют верхняя и эпихалазальная макроспоры. Из сохранившейся крупной макроспоры с большим ядром и ядрышком развивается зародышевый мешок баклажана. Этот тип образования зародышевого мешка из одной клетки — моноспорический тип развития зародышевого мешка.

Очень скоро материнская клетка зародышевого мешка начинает расти в длину, что соответствует интенсивному росту семечки. Хроматинизация ядра свидетельствует о начале деления в нем (рис. 1, табл. 4).

Таблица 4

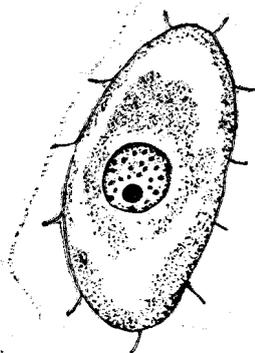


Рис. 1

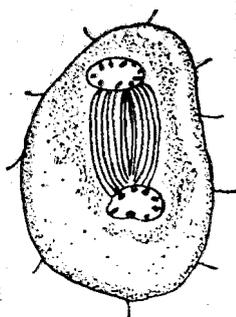


Рис. 2

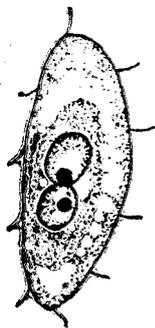


Рис. 3

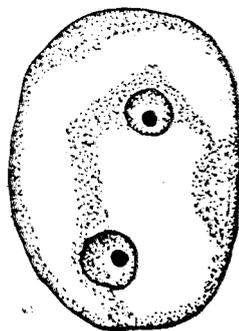


Рис. 4

Рис. 1. Ранняя профаза первого мейоза. Рис. 2. Поздняя телофаза первого мейоза. Рис. 3—4. Двухъядерная стадия зародышевого мешка.

Известно, что только после трех митотических делений ядер начинается цитокинез в зародышевом мешке. После первого деления ядра макроспоры, веретено которого, согласно правилу Гертвига, располагается здесь оси макроспоры, образуются два ядра. Они расходятся, как при

всяком делении, к полюсам поляризованной клетки. В центре клетки образуется вакуоль. Вся фигура мейоза стремится расположиться в «динамическом центре» клетки (рис. 2, табл. 4).

При двухъядерной стадии зародышевого мешка видно, что цитоплазма окружает ядра. В случае, если они разделились недавно, то бывают

Таблица 5

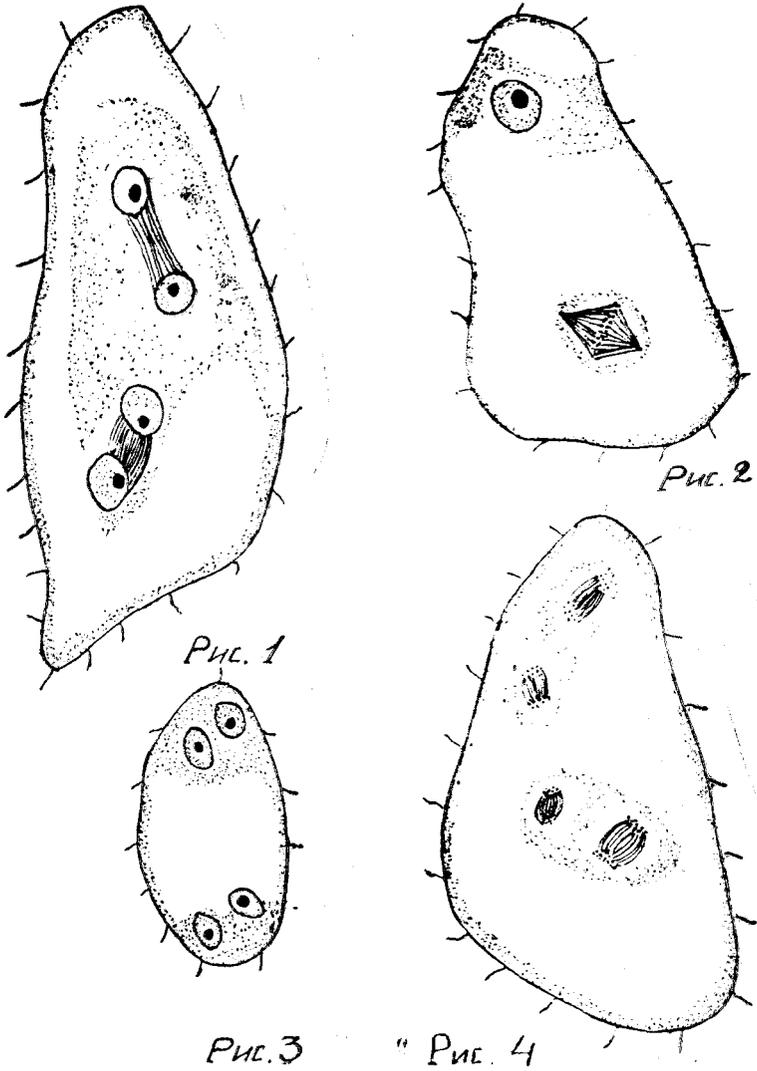


Рис. 1. Синхронное деление двух ядер зародышевого мешка. Рис. 2. Асинхронное деление двух ядер. Рис. 3. Четырехъядерная стадия зародышевого мешка. Рис. 4. Третье митотическое деление в зародышевом мешке.

расположены в центральной части еще небольшого зародышевого мешка. Цитоплазма соответственно занимает центральное положение. (рис. 3, табл. 4). Когда ядра расходятся к полюсам зародышевого мешка и последний вытягивается, цитоплазма также отходит с ядрами к его полю-

сам (рис. 4, табл. 4). Цитоплазма окружает ядра, а также занимает постенное положение в зародышевом мешке. Большую часть такого зародышевого мешка занимает вакуоль. Второе и третье деления происходят как синхронно, так и асинхронно в микропилярном и халазальном концах зародышевого мешка (рис. 1, 2, табл. 5). Веретена этих делений располагаются во взаимоперпендикулярных направлениях, как при делении любых клеток (правила Гофмейстера-Сакса-Гертвига). После третьего митотического деления в зародышевом мешке образуется восемь ядер. Существует правило отталкивания ядер в ценоците, если в скоплениях цитоплазмы клеточные перегородки еще не образовались или если сильно развиты вакуоли между ядрами. Вот почему из образовавшихся у полюсов зародышевого мешка четырех ядер три ядра упираются в «свод» ценоцита, а четвертые упираются в вакуоль.

Третье митотическое деление в зародышевом мешке заканчивается образованием восьмиядерного зародышевого мешка. Между каждым тремя ядрами образуются перегородки, т. е. формируются яйцевой аппарат и антиподы. В результате разрастания зародышевого мешка и сильной его вакуолизации четвертые ядра не выделяются в отдельные клетки, а образуют центральную клетку с двумя ядрами. В силу образования единого «динамического центра» в этой клетке ядра сливаются [1, 2].

Антипод мы не обнаружили. Это связано с их ранним разрушением. В литературе отмечается также, что иногда антиподы, будучи расположены в суженном халазальном конце зародышевого мешка, на срезе остаются незамеченными [15, 16].

### В ы в о д ы

1. Семяпочка у баклажана tenuinuцеллятного типа, обращенная или анатропная.
2. Одна археспориальная клетка непосредственно становится материнской клеткой макроспор.
3. Изредка встречается 2—3-клеточный археспорий.
4. После двух последующих мейотических делений возникает тетрада линейно расположенных макроспор.
5. Три макроспоры дегенерируют, а одна, сохранившись, превращается в материнскую клетку зародышевого мешка.
6. После трех последующих митотических делений материнской клетки зародышевого мешка образуется моноспорический восьмиядерный биполярный зародышевый мешок типа Polygonum.

## Ա. Գ. ՄԻՔԱԵԼՅԱՆ

ՄԱԿՐՈՍՊՈՐՏԵՆԵԶԸ ԵՎ ՄԱԿՐՈԳԱՄԵՏՈԳԵՆԵԶԸ  
ԲԱԳՐԻՋԱՆԻ ՄՈՏ

## Ա մ փ ո փ ո ռ մ

Այս հետազոտության նպատակն է եղել ուսումնասիրել բազրիջանի բիոլոգիայի հարցերից՝ մակրոսպորոգենեզը և մակրոգամետոգենեզը: Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ բազրիջանի սերմնաբողբոջը ապոսպորիկ տիպի է: Նուցեկլյար հյուսվածքի էպիդերմիսի տակ գտնվում է սուբէպիդերմալ բջիջը, որն իր մեծությամբ և ցիտոպլազմայի խտությամբ տարբերվում է շրջապատի մյուս բջիջներից: Այդ բջիջն առաջնային արխիսպորիալ բջիջն է, որն առանց բաժանվելու դառնում է մակրոսպորի մայր բջիջ:

Այս բջջի երկու մեթոդիկ բաժանման հետևանքով առաջանում է մակրոսպորների գծաձև դասավորված տետրադ: Մակրոսպորներից երեքը ենթարկվում են դեգեներացիայի, իսկ խալազալ մակրոսպորը վեր է ածվում սաղմնապարկի մայր բջջի:

Հետազայում նրա երեք մեթոդիկ բաժանումից հետո առաջանում է մոնոսպորիկ 8-կորիզանի սաղմնապարկ:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Герасимова-Навашина Е. Н. Бот. журн., 39, 5, 1954.
2. Герасимова-Навашина Е. Н. Бот. журн., 42, 11, 1957.
3. Даниелян А. X. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVI, 1, 1963.
4. Ервандян С. Г. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVIII, II, 1965.
5. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных растений. М., 1954.
6. Мутафян Е. М. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVII, 1, 1964.
7. Орёл Л. И. Автореф. канд. диссерт. Л., 1957.
8. Banerji I. Jour. Indian Bot. Soc., 19, 181—186, 1940.
9. Bhaduri P. N. Jour. Indian Bot. Soc., 11, 202—224, 1932.
10. Dodds K. S. Jour. Genet., 46, 161—179, 1945.
11. Hakansson A. Hereditas, 28, 25—61, 1943.
12. Johansen D. A. Ann. N. J. Acad. Sci, 33, 1—26, 1931.
13. Johansen D. A. Amer. Jour. Bot., 18, 854—863, 1931.
14. Maheshwari P., Gupta B. L. Current Sci (Indian), 3, 167—168, 1934.
15. Puri V. Indian Acad. Sci, sect. B., 9, 74—86, 1939.
16. Puri V. Jour. Indian Bot. Soc., 20, 263—284, 1941.