

С. Г. МИКАЕЛЯН

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И МИКРОГАМЕТОГЕНЕЗ У БАКЛАЖАНА

При изучении хода оплодотворения и этапов эмбриогенеза нельзя оставить вне поля зрения те моменты онтогенеза, которые обуславливают нормальный ход этих процессов. Одним из этих этапов в развитии баклажана, как и других покрытосеменных растений, является процесс образования микроспор, дальнейшее развитие пыльцевых зерен, прорастание последних в пыльцевые трубки и спермиогенез, который у баклажана, обладающего двухклеточного типа пыльцой, происходит в проросших пыльцевых трубках.

Пыльники баклажана с двумя гнездами в каждом соединены связником. Часто гнезда пыльников сливаются, и число их в пыльнике нарушается. Развитие мужского гаметофита у изученных сортов баклажана протекает одинаково. Вначале бугорок тычинки состоит из меристематических клеток, которые затем усиленно делятся и дифференцируются, давая начало первичному археспорию. Первичные археспориальные клетки отличаются от окружающих их клеток более крупными размерами, густой цитоплазмой, крупными ядрами и ядрышками. Наши наблюдения показали, что археспорий баклажана бывает только двухрядный и многорядный.

Дальнейшее деление и дифференциация археспориальных клеток дает начало спорогенной ткани и клеткам стенок пыльника—паритетальной ткани. У большинства покрытосеменных растений, в том числе и у представителей семейства Solanaceae, материнские клетки микроспор образуются из спорогенной ткани.

У представителей Malvaceae, Dipsacaceae, Cucurbitaceae и некоторых других семейств археспориальные клетки непосредственно превращаются в материнские клетки микроспор [17].

Наружная стенка пыльника баклажана состоит из 4 слоев: эпидермиса, эндотеция, 1—3 промежуточных слоев клеток и тапетума. Выстилающий слой, или тапетум, имеет очень важное значение, так как через него поступают питательные вещества к развивающимся материнским клеткам микроспор. В клетках тапетума происходит интенсивное деление, однако цитокинез отсутствует и потому у многих растений эти клетки двухъядерные [7, 13].

В тапетуме пыльника баклажана периплазмодия не образуется, и клеточные оболочки сохраняются до дегенерации тапетума. В дальнейшем с созреванием пыльцевых зерен клетки тапетума, оставшиеся на периферии, а также свободно размещенные в полости пыльника, разру-

шаются, отдавая им питательные вещества. Таким образом, тапетум пыльника баклажана секреторного или железистого типа.

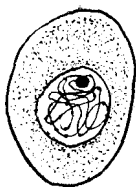
В ряде семейств покрытосеменных наблюдаются оба типа тапетума. Так, у представителей семейства *Scrophulariaceae*, *Veronica* и *Digitalis*, тип тапетума соответственно секреторный и амебовидный [1]. По мнению многих исследователей, наличие периплазмодия считается прогрессивным явлением. Поэтому они находят, что тапетум секреторного типа характерен для более древних растений.

Образовавшиеся в результате деления клеток спорогенной ткани материнские клетки микроспор заметно увеличиваются в размерах, содержимое их становится более вязким. Вначале материнские клетки микроспор плотно примыкают друг к другу. По мере развития они увеличиваются, округляются и отделяются друг от друга. Уже со стадии метафазы материнские клетки микроспор разобщаются. Протекающий в материнских клетках микроспор баклажана мейоз типичен и для других представителей семейства пасленовых.

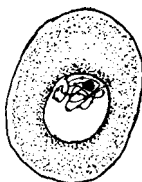
Постепенно вся поверхность ядра материнских клеток микроспор покрывается тончайшими хромосомными нитями. Это свидетельствует о начавшемся мейотическом делении, точнее лептонеме профазы первого мейотического деления (табл. 1, рис. 1). Хромосомные нити характеризуются тонкостью, слабой окрашиваемостью и значительно большей, чем при митотической профазе длиной. Это объясняется их максимальной деспирализацией. Такая картина соответствует лептонеме профазы первого деления мейоза. По всей длине хромосом наблюдаются мелкие и толстые хроматиновые узелки или хромомеры. Постепенно тонкие длинные гомологичные хроматиновые нити попарно сближаются, прилегают друг к другу и переплетаются одна вокруг другой. Соединение их в пары и конъюгация начинается с концов хромосомных нитей и распространяется по всей длине. Образовавшийся клубочек хромосом эксцентрично располагается возле еще хорошо окрашивающегося ядра. Такое сжатие ядерного содержимого наблюдается в период стадии синapsиса (табл. 1, рис. 2).

Эта стадия в пределах пыльника протекает почти синхронно, т. е. во всех материнских клетках микроспор данного пыльника можно одновременно заметить стадию синapsиса (рис. 1). Ядрышко сохраняется и окрашивается до конца профазы.

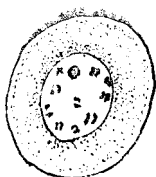
Некоторые ядра материнских клеток баклажана имеют дополнительные ядрышки. О. И. Рыбченко [20] наблюдал такое же явление у других представителей семейства *Solanaceae* и уподоблял дополнительные ядрышки аксессуарным тельцам, описанным Я. С. Модилевским. Начавшееся уже в стадии синapsиса утолщение хроматиновых нитей еще более усиливается при последующей и завершающей стадии профазы — диакинезе (табл. 1, рис. 3). Помимо утолщения, в это время происходит резкое укорочение хроматиновых нитей, что объясняется их максимальной спирализацией. При этом каждая из этих хромосом становится двойной, состоящей из двух хроматид. Следовательно, к концу профазы хро-



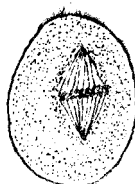
1



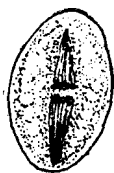
2



3



4

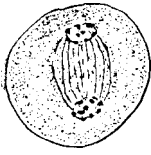


5

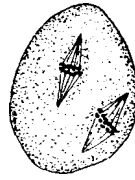


6

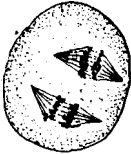
Таблица 1. Первое деление мейоза в материнских клетках микроспор. Рис. 1 — лептонема; рис. 2 — синapsис; рис. 3 — диакинез; рис. 4 — метафаза; рис. 5 — анафаза; рис. 6 — телофаза.



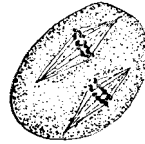
1



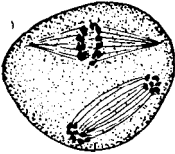
2



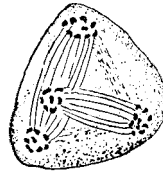
3



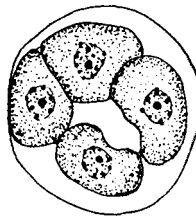
4



5



6



7

Таблица 2. Второе деление мейоза в материнских клетках микроспор. Рис. 1—конец телофазы 1; рис. 2—метафаза в диаде микроспор; рис. 3—анафаза в диаде микроспор; рис. 4—5—асинхронное деление в диаде микроспор; рис. 6—телофаза в диаде микроспор; рис. 7 — тетрада микроспор.

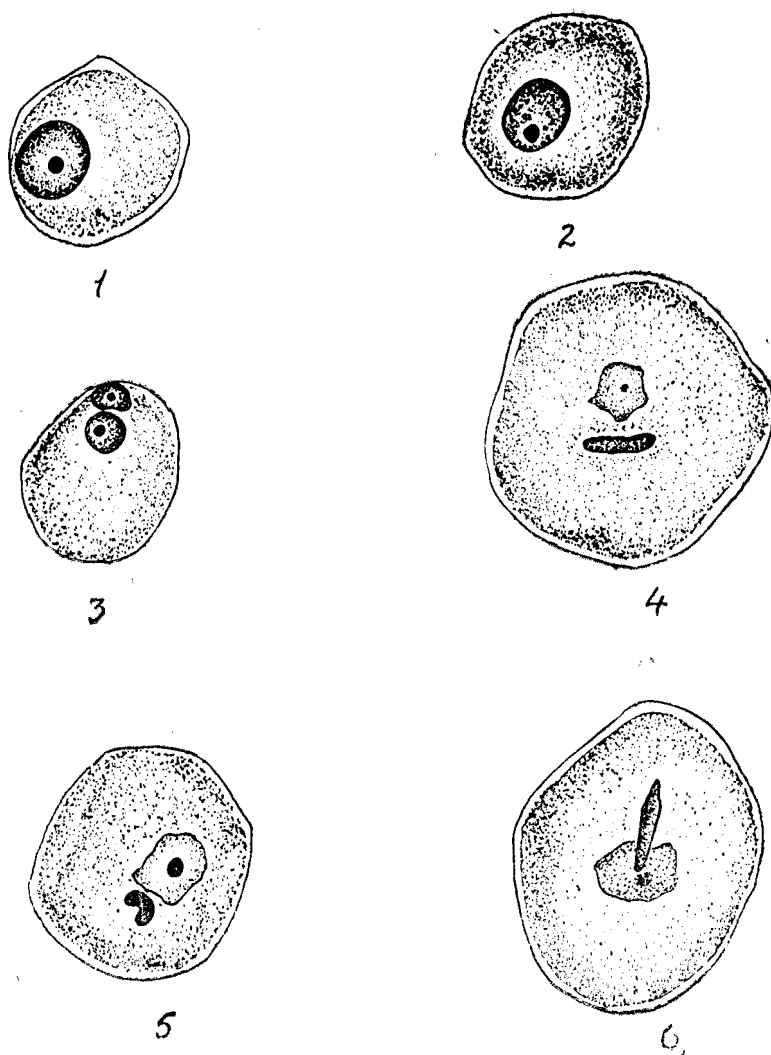


Таблица 3. Развитие пыльцевого зерна баклажана. Рис. 1 — одноклеточная стадия; рис. 2 — ранняя профаза; рис. 3 — двухклеточная стадия; рис. 4—5—6—сформировавшиеся пыльцевые зерна двухклеточного типа.

мосомы образуют пучки из четырех гомологичных хромосом. Число этих пучков, называемых тетрадами, равно гаплоидному числу хромосом. В этой стадии биваленты обособляются и попарно располагаются по всему ядру, ближе к его оболочке. Ядрышко еще окрашивается, но уже очень слабо. В дальнейшем в делящейся материнской клетке микроспор образуется ахроматиновое веретено, которое сохраняется до конца телофазы (табл. 1, рис. 4, 5, 6). Ввиду того, что ахроматиновое веретено часто занимает периферическое положение в клетке, то его конец, упирающийся в клеточную оболочку, бывает притуплен.

Нами исследован вопрос синхронности деления материнских клеток микроспор у баклажана. Этому же вопросу посвящен ряд исследований на других представителях покрытосеменных растений [4, 8, 15]. Наши наблюдения показали, что у баклажана синхронность деления материнских клеток микроспор в пределах одного пыльника сохраняется до стадии синапсиса. Далее, уже можно заметить все фазы деления. Более того, в одном гнезде пыльника мы замечали материнские клетки микроспор, претерпевающие первое деление мейоза, а в другом—второе деление мейоза.

После первого деления мейоза в образовавшихся двух ядрах наступает состояние интерфазы, которое длится недолго. Вскоре они приступают ко второму делению мейоза, которое может протекать как синхронно (табл. 2, рис. 2, 3), так и асинхронно (табл. 2, рис. 4, 5). Веретена деления расположены взаимноперпендикулярно.

Первое деление мейоза не сопровождается образованием клеточных перегородок. Последние формируются в конце второго деления путем заложения борозд от периферии к центру и перешнуровывания протопласта материнской клетки микроспоры на отдельные клетки (табл. 2, рис. 6). Таким образом, для баклажана характерен симультанный тип образования тетрады микроспор. Многие исследования показали, что этот тип характерен для большинства двудольных растений, в частности для представителей семейства Solanaceae [5, 14, 21]. Следовательно, тип образования тетрады микроспор имеет систематическое значение. Клетки тетрады микроспор у баклажана имеют тетраэдрическое расположение. Постепенно оболочка микроспороцита ослизняется и растворяется, а тетрада микроспор распадается на отдельные клетки. Первоначально молодые пыльцевые зерна баклажана имеют несколько сплюснутую с боков, треугольную форму. В дальнейшем они становятся более округлыми. Молодое одноклеточное пыльцевое зерно имеет уже сформировавшуюся экзину с тремя ростковыми порами и нежную прозрачную интину. Микроспоры имеют по одному ядру, расположенному в центре клетки в густой цитоплазме (табл. 3, рис. 1). Постепенно в цитоплазме образуется вакуоль, которая оттесняет ядро микроспоры на периферию клетки. Одноклеточная микроспора некоторое время подготавливается к делению, затем в результате митоза в ней образуются вегетативная и генеративная клетки. Но поскольку фазы этого деления протекают быстро, то мы сумели уловить только раннюю профазу (табл. 3, рис. 2). Ядро микро-

споры перед делением бывает оттеснено к оболочке. Поэтому образовавшиеся в результате деления вегетативная и генеративная клетки и их ядра бывают разной величины. О связи асимметричности веретена деления с размерами образовавшихся ядер отмечали Гейтлер [23], Брумфилд [22].

Вегетативная и генеративная клетки баклажана отличаются друг от друга по форме, структуре и размерам. Вегетативная клетка имеет амёбовидную форму, а генеративная—бобовидную, овальную или продолговатую и отличается от первой своими сравнительно малыми размерами. Как и у большинства покрытосеменных растений, вегетативная клетка баклажана красится значительно светлее, чем генеративная клетка. Кроме этого, генеративное ядро Фельген-положительно, что свидетельствует о наличии в нем ДНК.

Вначале генеративная клетка лежит в периферической части пыльцевого зерна, затем приближается к вегетативной клетке и внедряется в нее (табл. 3, рис. 3, 4, 5, 6). К. Ю. Кострюкова [9, 10] объясняет это стремлением генеративной клетки к источнику питания, к вегетативной клетке, которая своей цитоплазмой со всех сторон окружает генеративную клетку. Последняя делится митотически и дает начало двум спермиям. Вегетативная клетка крупнее генеративной, богата цитоплазмой, она не делится. Затем она проходит в пыльцевую трубку.

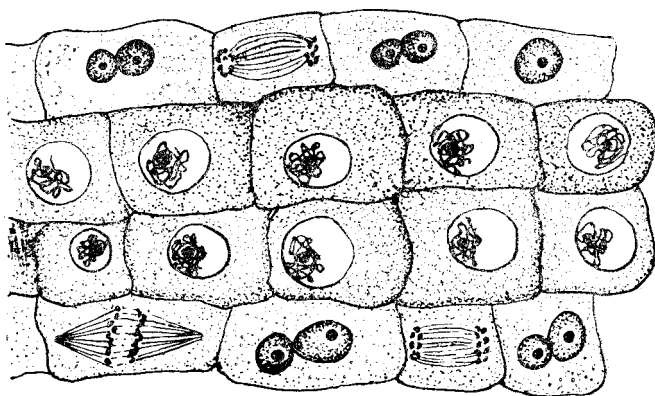


Рис. 1. Стадия синапсиса в материнских клетках микроспор.
В клетках тапетума идет деление.

Из литературы известно, что положение вегетативной и генеративной клеток для каждого вида строго определено. Однако возможны и некоторые отклонения. Так, у некоторых видов семейства пасленовых вегетативная клетка бывает как перед генеративной клеткой, так и после нее по пути в зародышевый мешок [5, 12]. Во всех указанных случаях превалирует одно определенное положение этих клеток. Наши наблюдения показали, что в растущей пыльцевой трубке баклажана вегетативная клетка, как правило, опережает генеративную. Первоначально очень бледно окрашивающаяся вегетативная клетка в дальнейшем уже в зародышевом мешке окрашивается довольно интенсивно, особенно при

окрашивании гематоксилином. Вероятно, это происходит вследствие того, что она уже меняет свою форму, сжимается и становится более компактной.

Деление генеративной клетки может происходить как в пыльцевом зерне, так и в пыльцевой трубке. Например, у арахиса деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке, а у разных видов пшениц—в пыльцевом зерне [2, 3]. У баклажана деление генеративной клетки происходит в пыльцевой трубке. Но нами замечен редкий случай деления клетки в пыльцевом зерне с образованием двух клеток-спермиев. Такое явление наблюдалось при культуре пыльцевых зерен на сахарно-агаровой питательной среде у небольшого числа пыльцевых зерен табака, который также относится к семейству пасленовых [16].

В большинстве спермии баклажана имеют серповидную, бобовидную, изогнутую и округлую формы. Литературные данные, а также наши исследования показали, что форма спермиев меняется по ходу их движения. Так, в работе с лилейными и амариллисовыми К. Ю. Кострюкова [11] приходит к выводу, что вследствие подвижности мужских гамет, попавших в зародышевый мешок, меняется их конфигурация. Вначале они бывают изогнутыми, но потом при слиянии с женскими гаметами сокращаются, становятся более округлыми. Об этом же свидетельствуют исследования на *Pisum sativum*, показавшие, что спермии при оплодотворении меняют свою форму и изменяются химически [6]. При работе с представителями семейства амариллисовых Н. Н. Полунина [18] установила, что цитоплазма и спермии в пыльцевой трубке движутся в противоположных направлениях, что свидетельствует об их самостоятельном движении, независимо от тока цитоплазмы. В настоящее время имеются многочисленные микрокино съемки, которые наглядно иллюстрируют движение спермиев по пыльцевой трубке [19].

Таким образом, как показали наши наблюдения, весь ход образования пыльцевых зерен, их дальнейшее развитие и прорастание в пыльцевые трубки, спермиогенез у баклажана сходны с таковыми у других представителей семейства пасленовых.

В ы в о д ы

1. Стенки пыльника баклажана состоят из 4 слоев: эпидермис, эндотений, промежуточный слой (1—3 слоя клеток), тапетум.
2. Тапетум, или выстилающий слой секреторного типа.
3. Археспорий многоклеточный.
4. Тетрада микроспор образуется по симультанному типу и имеет тетраэдрическое расположение.
5. Пыльцевые зерна баклажана двухклеточного типа.
6. Митоз в генеративной клетке с образованием двух спермиев протекает в пыльцевой трубке.
7. Спермии баклажана бывают многообразной формы.

Ս. Գ. ՄԻՔԱՅԵԼՅԱՆ

ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՏԵՆՆԶՐ ԵՎ ՄԻԿՐՈԳԱՄԵՏՈԳԵՆՆԶՐ ԲԱԴՐԻՋԱՆԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մեր հետազոտության նպատակն է ուսումնասիրել բազրիջանի մոտ միկրոսպորոգենները և միկրոգամետոգենները, որոնք սերտորեն կապված են բեղմնավորման ակտի հետ: Ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ սպորոգեն հյուսվածքից գոյացած միկրոսպորների մայրական բջիջների մեյոտիկ բաժանումներից հետո սիմուլտան ճանապարհով առաջանում է միկրոսպորների տետրադ: Միկրոսպորի հետագա միտոտիկ բաժանումից առաջանում են լեզետատիվ և գեներատիվ բջիջները: Վեգետատիվ բջիջը ամեոոբաձև է և ֆյուզեն-բացասական, իսկ գեներատիվ բջիջը ֆյուզեն-դրական լինում է կլոր, շեխողովակ, որի ներսում գեներատիվ բջիջը բաժանվում է, առաջացնելով երկու սպերմիա: Բազրիջանի սպերմիաները լինում են տարբեր ձևերի սեպաձև, կլոր, օվալ և այլն: Ինչպես ցույց են տվել մեր հետազոտությունները, սպերմիաների ձևը փոխվում է նրանց շարժման հետ միասին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Афанасьева Е. Г. Научные доклады высшей школы, 4, 1959.
2. Батыгина Т. Б. Сб. Морфогенез растений, т. 2, М., Изд-во МГУ, 1961.
3. Герасимова-Навашина Е. Н. Бот. журн. 44, 10, 1959.
4. Глущенко Г. И. Журн. общ. биол., т. 17, 1, 1956.
5. Даниелян А. Х. Изв. АН АрмССР (биол. н.), т. XVI, 1, 1963.
6. Козлов В. Е. Вестник ЛГУ, 4, 1954.
7. Коробова С. Н. ДАН СССР, 136, 1, 1961.
8. Коробова С. Н. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, вып. 5, 1962.
9. Кострюкова К. Ю. Сов. бот., 15, 6, 1947.
10. Кострюкова К. Ю. Агробіология, 2, 1948.
11. Кострюкова К. Ю. Изв. АН АрмССР (биол. и с/х науки), 14, 1, 1961.
12. Мутафян Е. М. Ученые зап. ЕГУ, сер. биол. н., т. 97, 1965.
13. Никифоров Ю. Д. Изв. АН Туркм. ССР, 3, 1961.
14. Орел Л. И. Автореф. канд. диссерт. Л., 1957.
15. Паламарчук И. А. Вестник МГУ, 2, 1965.
16. Поддубная-Арнольди В. А. Planta, 25, 1936.
17. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. Изд-во «Наука», М., 1964.
18. Полунина Н. Н. Бот. журн., т. 43, 8, 1958.
19. Полунина Н. Н. Сб. Морфогенез растений, т. 2, 1961.
20. Рыбченко О. И. Укр. бот. журн., т. 20, 6, 1963.
21. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных растений. Изд-во Моск. об-ва испыт. природы, 1948.
22. Grumfield R. T. Amer. Journ. Bot., 28, 1941.
23. Geitler L. Planta, 24, 1935.