

О. А. МНАЦАКАНЯН

РАЗВИТИЕ ТАПЕТАЛЬНОГО СЛОЯ ПЫЛЬНИКА У КУЛЬТУРНОГО АРБУЗА

Ввиду той роли, которую играет тапетум в процессе формирования микроспор, при изучении микроспорогенеза и развития мужского гаметофита у культурного арбуза мы исследовали также характер развития тапетальной ткани.

Материал и методика исследования. Исследование проводили на двух сортах арбуза (Мелитопольский 142 и Скороспелка харьковская) методом темпоральной фиксации бутонов мужских цветков. Для фиксации использовали фиксатор Яковлева (30 см³ 96° спирта, 4 см³ ледяной уксусной кислоты, 6 см³ формалина, 60 см³ дистиллированной воды). Препараты окрашивали гематоксилином по Гейденгайну, Эрлиху, Деляфильту. Толщина микротомных срезов равнялась 8 микронам. Рисунки сделаны рисовальным аппаратом РА-4.

Результаты исследований и обсуждение материала. В тычиночных бугорках бутонов, зафиксированных в первый день, отдифференцированы эпидермис и первичный археспорий. Клетки археспория немногочисленны и отделены от эпидермиса 1—2 рядами недифференцированных клеток (рис. 1).

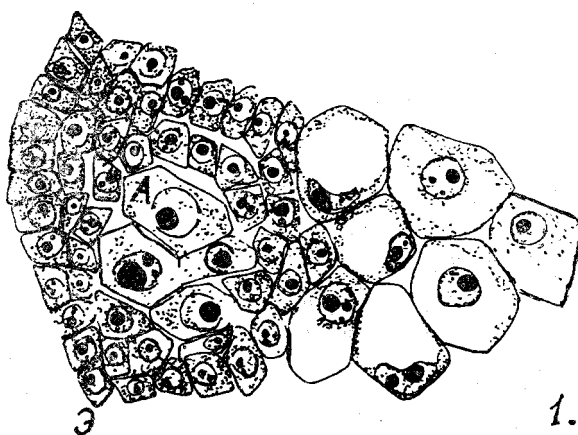


Рис. 1. Начало дифференциации тычиночного бугорка (поперечный срез). Э — эпидермис, А — клетки первичного археспория. Об. 40, ок. 15×.

На второй день образуется вторичный археспорий, а продолжающаяся дифференциация меристематических клеток бугорков тычинок приводит к выделению тапетального слоя (рис. 2). Клетки тапетума

обнаруживают некоторое морфологическое сходство с меристематическими клетками. Однако они отличаются от них и от всех клеток молодой тычинки более упорядоченным, направленным расположением и несколько вытянутой формой. Молодые тапетальные клетки заполнены густой гомогенной плазмой и содержат в центре крупное ядро.

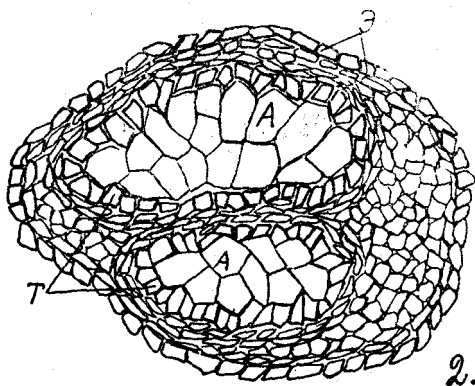


Рис. 2. Э — эпидермис, Т — тапетальные клетки, А — клетки вторичного археспория. Об. 8, ок. 15х.

Для покрытосеменных растений установлены два возможных пути возникновения тапетума. По одному — тапетальные клетки дифференцируются из меристематических клеток бугорка тычинки [9, 10, 15, 16, 22], по другому — из клеток первичного или вторичного археспория [1, 2, 17]. Обнаруживаемое тапетальными клетками арбуза в начале дифференциации морфологическое сходство с меристематическими клетками бугорка тычинки дает основание предположить их образование в результате дифференциации последних.

В тычинках бутонов, зафиксированных на третий день, материнские клетки микроспор находятся в состоянии мейотического деления. Благодаря асинхронности протекания мейоза, в пределах одного бутона можно наблюдать различные его фазы — от ранней профазы I деления до телофазы II деления. Соответственно и окружающие тапетальные клетки находятся на различных этапах развития. Профазный археспорий окружен слоем завершивших дифференциацию, тесно примыкающих друг к другу тапетальных клеток. Они вытянуты в радиальном направлении и имеют характерную форму табличек или трапеции (рис. 3). В цитоплазме наблюдаются одна или две небольшие вакуоли. Ядра крупные, интерфазные, с крупным ядрышком. В ядрах содержится множество разнообразных по форме и величине хроматиноподобных глыбок, красящихся гематоксилином в черный цвет. Часть их располагается вдоль внутренней поверхности ядерной оболочки, другая — размещается в кариоплазме. Наличие этих структур в ядрах характерно и для более поздних этапов развития тапетальных клеток, вплоть до начала их разрушения.

Хроматиноподобные глыбки и тельца в карио- и цитоплазме тапетальных клеток, антипод, железистых клеток ряда растений были обна-

ружены еще Розенбергом, Немецом, Тишлером [26], Тахарой Масато [25].

Исследование характера и роли хроматиноподобных структур тапетальных клеток, проведенное позднее Купером [20], Никифоровым [11],

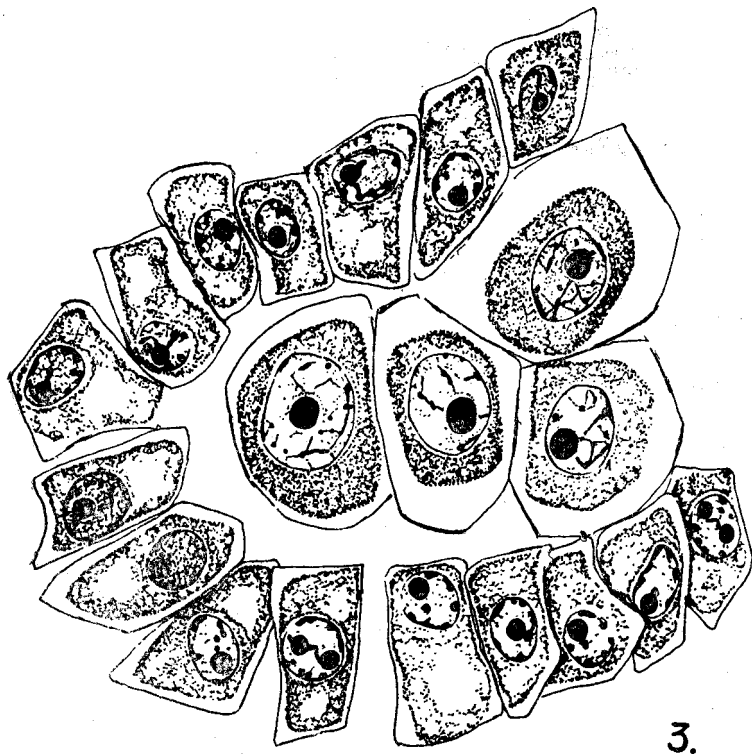


Рис. 3. Тапетальные клетки, окружающие пахитенный археспорий. Видны хроматиновые глыбки в ядрах тапетума. Об. 40, ок. 15X.

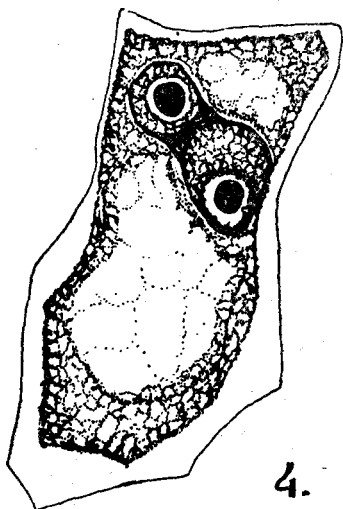
Петровской-Барановой [12] с применением специальных цитохимических реакций, позволило установить нуклеиновую (ДНК, РНК, рибонуклеопротеиды) и белковую (основные и кислые) природу их.

Было установлено, что в таких высокоспециализированных клетках, как тапетальные, основной функцией которых является синтез и проведение большого количества веществ различной природы, непосредственное и активное участие в процессах синтеза принимает ядро вместе с хроматиновыми глыбками.

Насыщенность ядер тапетальных клеток арбуза хроматиновыми структурами свидетельствует о высокой функциональной активности этих клеток.

Среди тапетальных клеток, окружающих профазный археспорий, встречаются клетки с двухъядрышковыми, вытянутыми ядрами и изредка—двухъядерные клетки. При этом, во многих удлинённых ядрах наблюдается обособление кариоплазмы вокруг полярно расположенных ядрышек и образование перетяжки между ними (рис. 4). Нередко обособление кариоплазмы вокруг ядрышек не сопровождается образованием перетяжки (рис. 5).

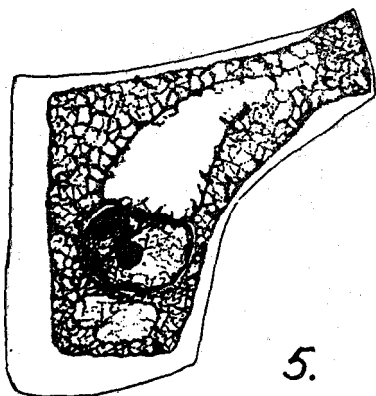
На более поздних стадиях профазы и последующих фазах мейоза материнских клеток микроспор, наряду с увеличением общих размеров ядер и клеток тапетума и прогрессирующей вакуолизацией цитоплазмы, увеличивается число клеток с овально-вытянутыми ядрами и число двухъядерных клеток.



4.

Рис. 4. Деление ядер тапетальных клеток с образованием перетяжки.

Об. 90, ок. 10×.



5.

Рис. 5. Деление ядра фрагментацией. Об. 90, ок. 10×.

К концу мейоза подавляющее большинство тапетальных клеток становится двухъядерным. Каких-либо фигур митотического деления в них от момента дифференциации и в течение всего мейоза мы не наблюдали. Отсутствие митотических фигур, возникновение и развитие двухъядерности в ходе мейоза, наблюдаемые амитозоподобные картины делают вероятным предположение о наличии амитотического деления в тапетальных клетках арбуза.

Амитотическое деление в клетках различных тканей растительного и животного происхождения обнаружено и описано многими исследователями. У покрытосеменных растений амитоз обнаружен в клетках эпидермиса [6], меристемы [5], запасющих тканей [14], эндосперма [4], нуцеллуса и интегумента [3].

Данные относительно наличия амитотического деления ядер в тапетальных клетках микроспорангиев разноречивы. В обзорных работах Купера [19] и Франка [21] на основании собственных исследований и данных ряда исследователей делается заключение о существовании в тапетальных клетках лишь митотического типа деления. При этом, наряду с нормальным митозом, у ряда растений обнаружены эндомитоз и различного рода нарушения митоза.

Амитотический тип деления ядер тапетальных клеток, наряду с митотическим, установлен лишь немногими исследователями [22, 23, 24, 26].

Анализируя полученные амитозоподобные картины деления ядер в тапетальных клетках микроспорангия арбуза и сравнивая их с карти-

нами амитоза в различных тканях, описанными Бухером в монографии по амитозу [18] и другими авторами, мы приходим к заключению, что наблюдаемые нами явления есть картины амитотического деления.

Из различных типов амитоза в тапетальных клетках арбуза наиболее часто встречались деление ядра перешнуровкой (рис. 4) и деление фрагментацией с образованием двух ядер (рис. 5). Здесь мы ни разу не наблюдали деления ядер почкованием и фрагментацию с образованием множества ядер.

Основываясь на литературном материале и изложенных выше данных опыта, можно заключить, что при развитии тапетальных клеток возможны три типа ядерных делений: нормальный митоз, нарушенный митоз, в том числе и эндомитоз, и амитоз.

У большинства исследованных растений обнаружено митотическое деление, причем, наряду с нормально протекающим митозом, встречаются эндомитоз и различного рода нарушения митоза [1, 7, 8, 11, 15, 16, 19, 21].

У другой группы растений вместе с митотическим делением ядер в тапетальных клетках существует и амитотическое [22, 26].

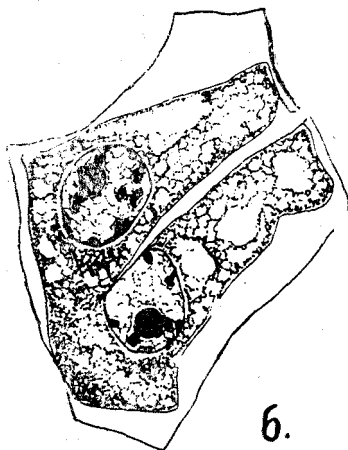
Наконец, в тапетальных клетках арбуза мы обнаружили лишь амитотическое деление. Наир, Сукумаран и Йозеф [23, 24] у *Samadera indica* и *Brucea amarissima* описали деление многолопастных, многоядрышковых ядер тапетальных клеток, напоминающее амитоз почкованием или фрагментацией, при этом не сделав никаких указаний относительно наличия митотического деления в них.

Биологическую целесообразность амитотического типа деления в тапетальных клетках можно объяснить, если рассмотреть его в связи с функциональными особенностями этих клеток. Основной функцией тапетума является снабжение развивающейся пыльцы необходимыми элементами питания. Поэтому для нормального развития пыльцы в течение всего периода тапетальные клетки должны находиться в активно-функционирующем состоянии. Митотическое деление со сложным аппаратом хромосомных перестроек и длительным протеканием требует для своего осуществления мобилизации всех жизненных ресурсов клетки и, следовательно, прекращения специфического функционирования. Создающийся перерыв в функционировании тапетальных клеток не может не отразиться на процессе формирования пыльцы.

Амитотическое деление, более простое по механизму и протекающее значительно быстрее, совершается в клетке без изменения цитохимических и физиологических свойств, без нарушения ее специфической функциональной активности. Целесообразность амитотического типа деления тапетальных клеток для развития пыльцы тем и определяется, что, способствуя увеличению числа ядер и клеток ткани, питающей пыльцу, что, в то же время, не выключает ее из общего цикла процессов, формирующих пыльцу.

В бутонах, зафиксированных на четвертый день, наблюдается образование тетрады микроспор. Тетрады на ранних стадиях развития окружены одно-двухъядерными тапетальными клетками. Возникновение од-

ноядерных тапетальных клеток из двухъядерных происходит в результате цитокинеза двухъядерной клетки (рис. 6). В дальнейшем цитокинез охватывает все большее число двухъядерных клеток, и вполне оформленные тетрады окружены уже одноядерными тапетальными клет-

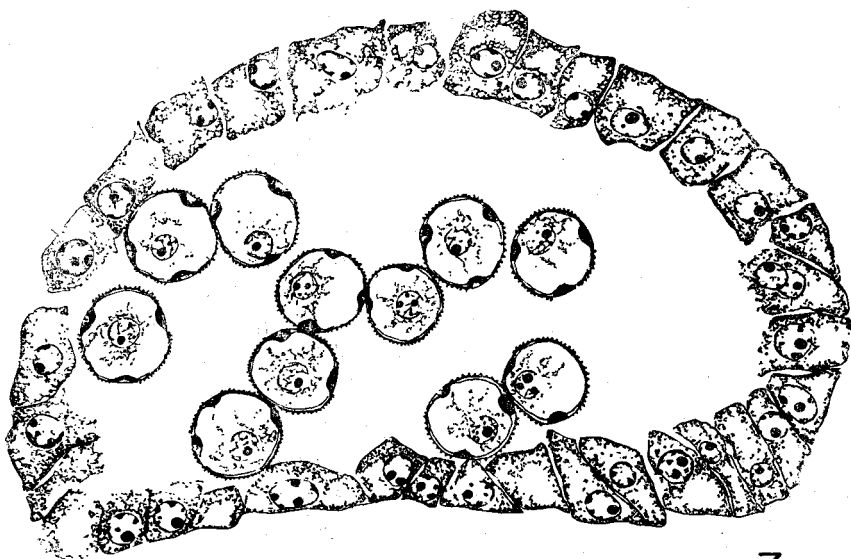


6.

Рис. 6. Цитокинез тапетальной клетки.
Об. 90, ок. 10 $\times$.

ками. Цитокинез тапетальных клеток у арбуза не приводит к образованию двухслойного тапетума.

Наличие цитокинеза в двухъядерных тапетальных клетках микроспорангиев установлено лишь для немногих видов [23, 24, 26]. В тапе-



7.

Рис. 7. Состояние тапетальных клеток в момент образования одноядерной пыльцы. Об. 40, ок. 7 $\times$.

тальных клетках изученных нами сортов арбуза мы наблюдали хорошо выраженные картины незавершенного и завершенного цитокинеза.

На пятый день фиксации в бутонах мужских цветков наблюдается образование одноядерной пыльцы. Тапетальные клетки в подавляющем большинстве одноядерны. Плазма сильно вакуолизирована, ядра крупные, слабоструктурированные, с хроматиновыми глыбками и маленьким ядрышком. Клетки тапетума отошли друг от друга и располагаются свободно; они стали менее правильными, уплощенными. В некоторых местах наблюдается разрыв внутренних оболочек и выход плазмы тапетальных клеток в полость гнезда (рис. 7).

На шестой день фиксации в тычинках бутенов уже содержится двухклеточная пыльца. В результате последовательного разрушения и исчезновения внутренних, боковых и наружных клеточных стенок, тапетум представлен слоем бесклеточной, сильно вакуолизированной протоплазменной массы с деформированными ядрами. Последние потеряли правильную округлую форму, стали вытянутыми, лопастными, сморщенными. Ядерная оболочка сделалась тонкой, кариоплазма негустой, бедной хроматином. Ядрышки сильно уменьшились или исчезли совсем (рис. 8).



Рис. 8. Разрушение тапетального слоя в период образования двухклеточной пыльцы. Об. 40, ок. 7X.

В течение последующих двух дней протоплазменный слой тапетума постепенно рассасывается и просматривается лишь местами в виде бесформенных комков рыхлой безъядерной плазмы. В дальнейшем исчезают и они, а зрелая пыльца оказывается окруженной клетками фиброзного слоя.

Так как тапетум у арбуза сохраняет клеточную структуру до самого разрушения, то его можно определить как тапетум секреторного типа.

Армянский институт земледелия,
отдел генетики растений

Поступило 27.VI 1967 г.

Օ. Ն. ՄՆԱՅԱԿԱՆՅԱՆ

ՏԱՊԵՏԱԼ ՇԵՐՏԻ ԶԱՐԳԱՅՈՒՄԸ ԿՈՒՆՏՐՈՐԱԿԱՆ ԶՄԵՐՈՒԿԻ ՓՈՇԱՆՈՐԵՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տապետալ բջիջները ձմերուկի փոշանոթներում դիֆերենցվում են երկրորդային արխեսպորիալ բջիջների դիֆերենցման հետ միաժամանակ: Տապետումը սեկրետոր տիպի է:

Մայրական բջիջների մեյոտիկ բաժանման սկզբում սկսում են բաժանվել նաև տապետալ բջիջների կորիզները: Մեյոզի վերջում տապետալ բջիջները դառնում են երկկորիզանի: Բաժանումը կատարվում է ամիոտոտիկ եղանակով: Միոտոտիկ բաժանման պատկերներ չեն հայտնաբերվել:

Կորիզային բաժանմանը հաջորդում է ցիտոկինեզը, և մեկկորիզանի փոշեհատիկների ստադիայում տապետալ բջիջները նորից դառնում են միակորիզ: Այս ստադիայում էլ սկսվում է տապետալ բջիջների քայքայումը՝ վաղուցվում է պլազման, ձևափոխվում են կորիզները, քայքայվում են ներքին, ապա կողային և արտաքին պատերը: Տապետալ բջիջների լրիվ քայքայումը դիտվում է հասուն երկբջջանի փոշեհատիկների ստադիայում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Бот. журн., т. 48, 8, 1963.
2. Голубинский И. Н. Советская бот., 3, 1936.
3. Гуляев В. А. Известия АН СССР, 1, 1956.
4. Иоффе М. Д. Диссертация на соискание ученой степени канд. биол. наук, 1952.
5. Капанадзе И. С. Сообщение АН Груз. ССР, т. 19, 1, 1957.
6. Каролинская Х. М. Агробиология, 3, 1951.
7. Кордюм Е. Л. Доповіді АН Української РСР, 3, 1959.
8. Кордюм Е. Л., Заець В. О. Український ботанічний журнал, т. 19, 5, 1962.
9. Коробова С. Н. Тр. Бот. ин-та им. Комарова АН СССР, серия 7, вып. 5, 1962.
10. Лодкина М. М. Тр. Бот. ин-та им. Комарова АН СССР, серия 7, вып. 4, 1957.
11. Никифоров Ю. Л. Известия АН Туркм. ССР, 3, 1961.
12. Петровская-Баранова Т. П. Тр. Главн. бот. сада, т. 6, 1959.
13. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений, М., 1964.
14. Прокофьева-Бельговская А. А. Известия АН СССР, серия биол., 6, 1953.
15. Рыбченко О. И. Український ботанічний журнал, т. 20, 6, 1963.
16. Симоненко В. К., Колесников С. М. Сб. Биол. оплод. и гетерозис культурн. растений, вып. 3, 1965.

17. Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Сб. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений, Бот. ин-т им. Комарова АН СССР, 1965.
18. Bucher O. *Protoplasmatologia*, VI, 1—159, E. Wien, 1959.
19. Cooper D. C. *Am. Journ. Bot.*, vol. 20, 5, 1933.
20. Cooper D. C. *Amer. Nat.*, vol. LXXXVI, 829, 1952.
21. Frank H. Smith, *Am. Journ Bot.*, vol. 20, 5, 1933.
22. Meyer K. *Ber. d. b. Ges.*, Bd. 43, H. 3, 1925.
23. Nair N. G., Yoseph. *Bot. Gaz.* 119, 2, 1957.
24. Nair N. G. and Sucumaran N. P. *Bot. Gaz.* 121, 3, 1960.
25. Tahara Masato, *The Botanical Magazine*, 287, vol. XXIV, 1910.
26. Tischler G. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Band 42, 1906.