

Ս. Ա. ՍՈՂՈՄՈՆՅԱՆ, Վ. Գ. ԿԱԼԱԶՅԱՆ, Լ. Հ. ՄԻՆԱՍՅԱՆ

ՄԻԿՐՈՍՊՈՐՐՈԳԵՆՆԶՐ ԵՎ ԱՐԱԿԱՆ ԳԱՄԵՏՈՖԻՏԻ ՁԵՎԱՎՈՐՈՒՄԸ
ՆՇԵՆՈՒ (AMYGDALUS COMMUNIS L.) ՄՈՏ

Աշխատանքը նվիրված է այն ցիկլիկ փոփոխություններին, որոնք տեղի են ունենում նշենու ծաղկաբողբոջների զարգացման և ծաղկման ընթացքում (հատկապես միկրոսպորոգենեզի և արական գամետոֆիտի առաջացման) սպորոգեն և ծածկող հյուսվածքների միջև:

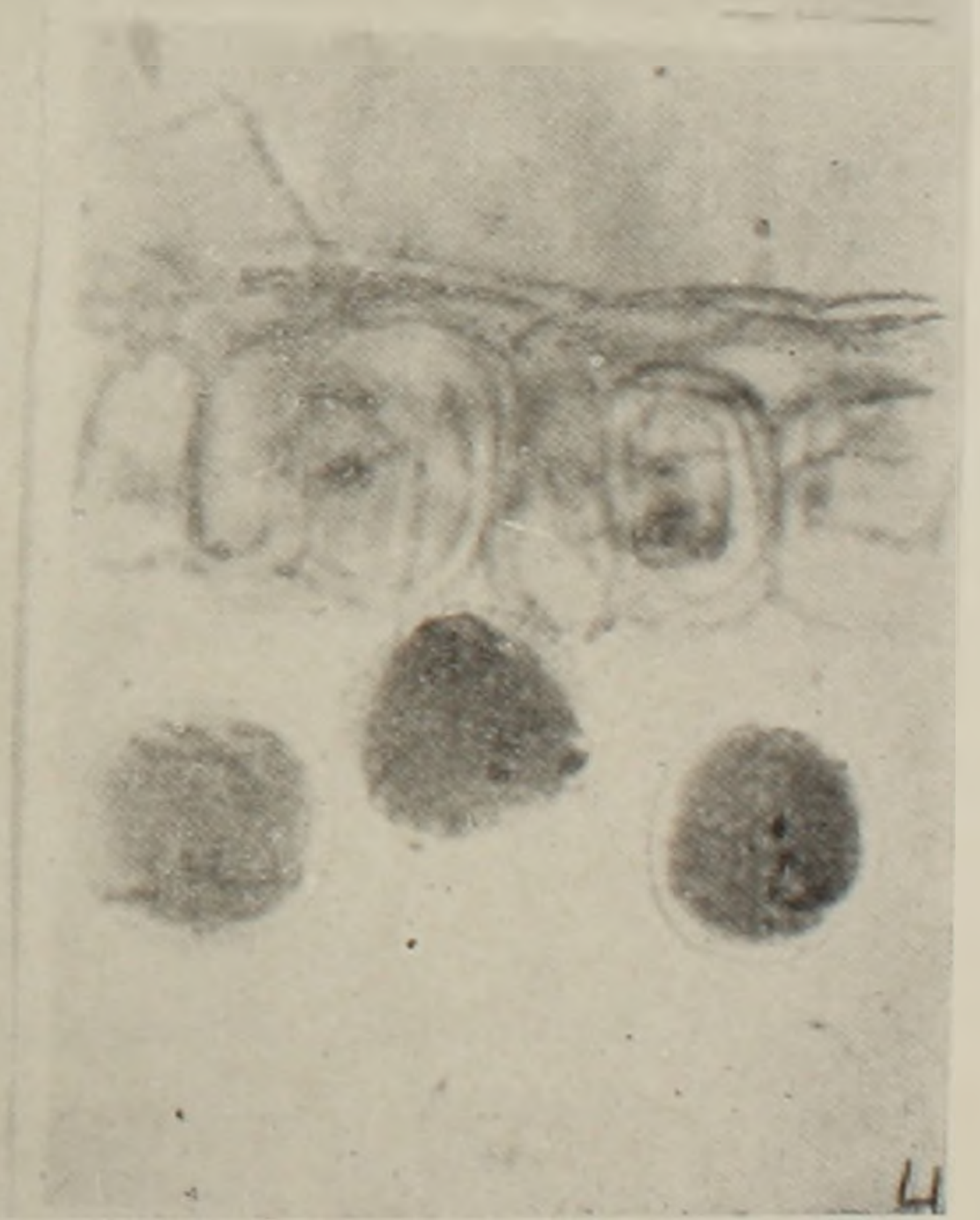
Նշենին Հայաստանում հայտնի է դեռ շատ վաղուց, սակայն, երբեք լայն տարածում չի ստացել: Մինչդեռ պարզվում է, որ Հայաստանի պայմաններում հաջողությամբ աճում և պտղաբերում են նշենու բաղմաթիվ ձևեր [7]:

Իր մի շարք արժեքավոր առանձնահատկությունների շնորհիվ նշենին դարձել է շատ հետազոտողների ուսումնասիրության առարկան: Եղած աշխատանքները, անշուշտ, որոշ պատկերացում են տալիս նրա ծագման, տարածվածության, նշանակության, կենսաբանական և այլ առանձնահատկությունների մասին: Լայն ճանաչում են գտել Տումանովի [16], Գենկելի և Օկինայի [5, 6], Պրոցենկոյի [12, 13], Կոնովալովի [10], Կարապետյանի [9] և այլ աշխատանքներ, որոնք բացահայտում են բույսերի ցրտահարության կոփման պրոցեսները, պլաստիկ պաշարանյութերի փոխարկումները՝ կապված նրանց ցրտադիմացկունության հետ, ինչպես նաև՝ բույսերի հանգստի վիճակին անցնելու և նրանից դուրս գալու հետևանքով ներքջային փոփոխությունների պատճառները:

Հայտնի է, որ բույսերի ձմեռումը կախված է միջավայրի կոմպլեքս պայմաններից, որոնցից որոշիչ նշանակություն ունի ցածր ջերմաստիճանը: Նշենու վաղաժամ ծաղկումը մասամբ հանգեցնում է բերքատվության իջեցման և արդյունավետության անկանոնության: Զարգացման դանդաղ տեմպ ունեցող սորտերը (ուշ ծաղկող) աչքի են ընկնում բարձր ցրտադիմացկունությամբ, իսկ արագ տեմպ ունեցողները՝ (շուտ ծաղկող) դիմացկուն չեն ձմռան վերջի և վաղ գարնանային ցրտահարումներին:

Վերմիշյանը [4] նկարագրելով նշենու առանձնահատկությունները Հայկական հանրապետության պայմաններում, նշում է, որ նրա չափազանց վաղ ծաղկումը արգելք է հանդիսանում վերջինիս տարածմանը: Հետևաբար, նշենու ծաղկաբողբոջների զարգացման ուղիքի և ծաղկման ժամկետի, ինչպես նաև նրանցում ընթացող սաղմնաբանական պրոցեսների ուսումնասիրությունը որոշակի նշանակություն ունի տվյալ վայրում սորտի ընտրության և տարածման համար:

Նշենու գենետիկական ուսումնասիրությամբ ղեկավարել է Բրեգաձեն [3]: Գոյություն ունեն մի շարք աշխատանքներ փոշեհատիկների [14], քրոմոսոմային կազմի [2], պտուղների առանձնահատկությունների [15], քիմիական կազմի [1, 11] ուսումնասիրության ուղղությամբ:



Նկ. 1. Նշենու էլիոսաձև առէջների նախքան դիֆերենցումը:

Նկ. 2. Փռնապարկի իր 4 բներով և մեկ փոխադրող խրձով, որտեղ ֆերտիլ փռնահատիկների հետ մեկտեղ երևում են և ստերիլները:

Նկ. 3. Փռնապարկի մի մասը՝ էպիդերմիսի, ֆիբրոզ, 2 միջին շերտերի բջիջներով: Երևում են տառակտալ շերտի քայքայված բջիջների մնացորդները:

Նկ. 4. Փռնապարկի մի մասը՝ էպիդերմիսի, ֆիբրոզ և միջին շերտերով: Երևում են եռբջջանի փռնահատիկները:

Ինչպես երևում է բերված գրականությունից, հատկապես թերի է և լրացման կարիք է զգում բջջասաղմնաբանության բաժինը: Այդ իսկ պատճառով մենապատակն է եղել ուսումնասիրել այն ցիկլիկ փոփոխությունները, որոնք տեղի են ունենում նշենու ծաղկաբողբոջների զարգացման և ծաղկման ընթացքում (հատկապես միկրոսպորոգենեղը և արական գամետոֆիտի առաջացումը):

Նյութ և մեթոդ: Ուսումնասիրության համար որպես ելանյութ ծառայել են Փարաբարի պտղաբուծության ինստիտուտի փորձադաշտում աճեցվող տեղական՝ վաղահաս և ուշահաս նշենու զարգացման տարբեր փուլերում գտնվող ծաղկաբողբոջները, որոնց կոկոնները և ծաղիկները ֆիքսվել են սկսած ամենավաղ շրջանից: Ֆիքսացիան կատարվել է նավաշինի և Կառնուայի լուծույթներում: Ուսումնասիրությունները տարվել են մշտական պրեպարատների վրա, որոնք պատրաստվել են բջջաբանության մեջ ընդունված համընդհանուր մեթոդով: Կտրվածքների հաստությունը եղել է 10—20 միկրոն՝ կախված զարգացման փուլերից: Պրեպարատները ներկվել են երկաթային հեմատոքսիլինով (ըստ Հալդենհայնի) և Ֆյուլգեն-Շիֆֆի ռեակցիայով՝ լրացուցիչ լիխտ-գրյուն ներկով: Ի տարբերություն այլ կուլտուրաների, ֆիքսացիայի ժամանակ հանդիպել ենք մի շարք դժվարությունների՝ կապված ուսումնասիրվող օբյեկտի առանձնահատկությունների հետ:

Նշենին միատուն բույս է, ունի երկսեռ ծաղիկներ: Առէջը, նախքան դիֆերենցումը առէջաթելի և փոշանոթի, էլիպսաձև է (նկ. 1): Այն կազմված է առէջաթելից և փոշանոթից: Փոշանոթը իր հերթին բաղկացած է երկու փոշեպարկերից, որոնք միմյանց հետ միացած են կապով:

Յուրաքանչյուր փոշեպարկ բաղկացած է 2 բնից, իսկ ամբողջ փոշանոթը՝ 4 բնից: Նշենու փոշանոթին հատուկ է մեկ փոխադրող խրձի առկայությունը, որն անցնում է առէջաթելով և վերջանում փոշանոթի հիմքում, կամ սպորանգիումի զույգերը բաժանող հյուսվածքի՝ կապի մեջ (նկ. 2): Միկրոսպորանգիումի ձևավորման սկզբնական շրջանում, նրա 4 տարբեր մասերում գտնվող առանձին բջիջները բազմանալով առաջացնում են առաջնային արխեսպորյալ հյուսվածք: Վերջինիս բջիջները բաժանվելով, միտոտիկ ճանապարհով, առաջացնում են՝ դեպի ներս սպորոգեն, դեպի դուրս պարիետալ հյուսվածք: Հետագայում պարիետալ բջիջներից առաջանում են միկրոսպորանգիումի տարբեր շերտերը [2, 3]:

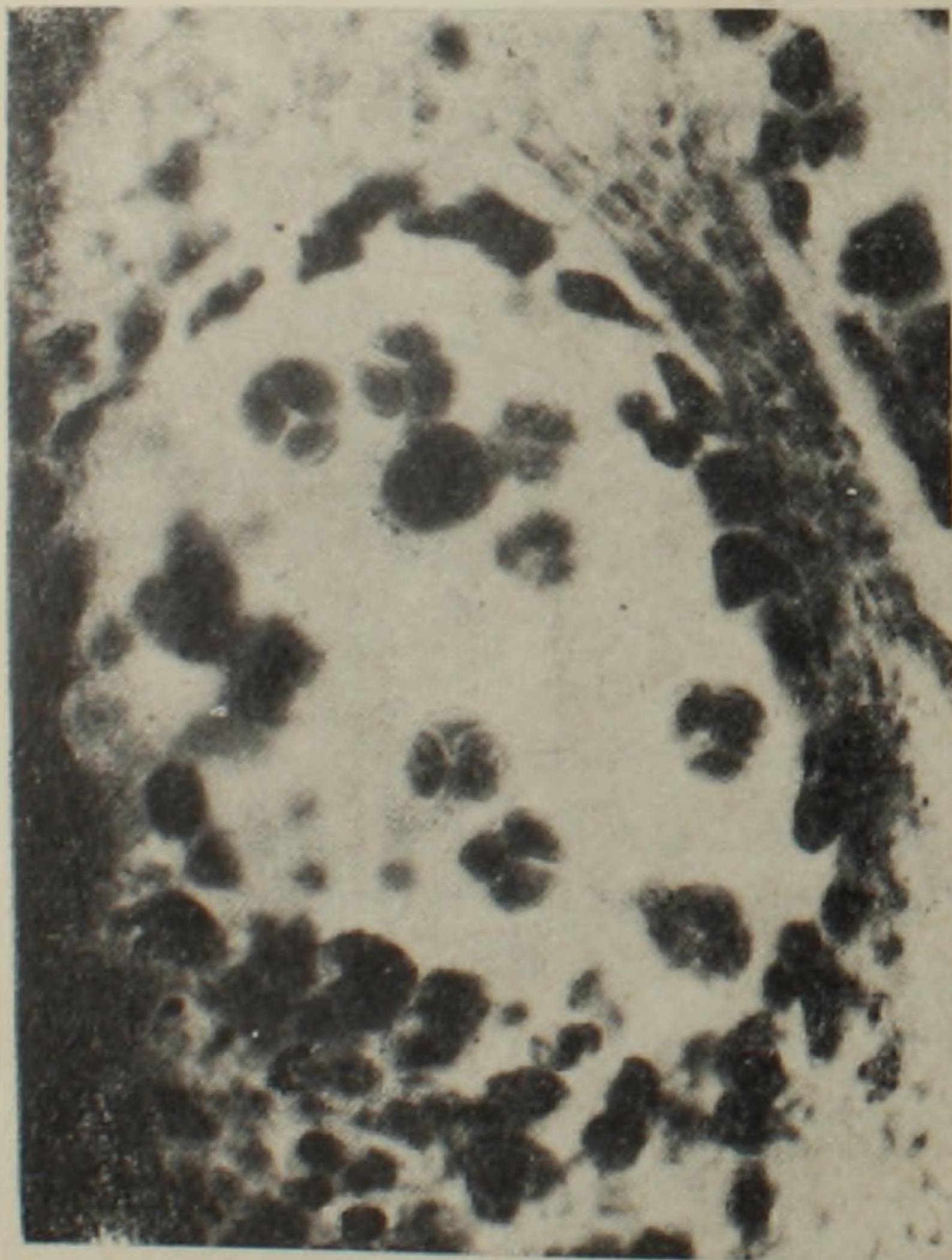
էպիդերմիսի բջիջները կատարում են պաշտպանական դեր: Փոշանոթի մեծացման և փոշեհատիկների հասունացման ընթացքում էպիդերմիսի բջիջներն ավելի սեղմվում և ձևափոխվում են: էպիդերմիսի տակ գտնվում է էնդոտեցիումի շերտը, որի խոշոր բջիջները սպորների հասունացման ժամանակ ջրազրկվելով, սպորանգիումի գաղաթնային մասում առաջացնում են ճեղքվածք և դրանով իսկ հնարավորություն ստեղծում հասունացած փոշեհատիկների տարածմանը (նկ. 2): Միջին շերտի բջիջները (միաշերտ, որոշ տեղերում երկշերտ) հարուստ են պաշարանյութերով, ֆունկցիոնալ տեսակետից սերտորեն կապված են երկրորդային արխեսպորյալ հյուսվածքի հետ, որոնք իրենց անհրաժեշտ պաշարանյութերը ստանում են միջին շերտից: Վերջիններս երկրորդային արխեսպորյալ բջիջների աստիճանական զարգացման հետ քայքայվում են (նկ. 3): Սպորոգեն հյուսվածքին հարող տապետալ շերտի բջիջները աչքի են ընկնում ինտենսիվ ներկվող ցիտոպլազմայով, իսկ հետագայում՝ 2, 3, 4 կորիզներով: Այն հասնում է իր մաքսիմալ զարգացմանը միկրոսպորների տեսրագների ձևավորման ժամանակ: Նշենու տապետումը գեղձային է, այն զարգացման ընթացքում քայքայվելով դառնում է երիտասարդ

միկրոսպորների համար սնունդ (նկ. 3, 4): Տապետումի բջիջների տարրալուծումը նպաստավոր է մի կողմից սննդարար նյութերի առաջացման, մյուս կողմից՝ փոշեբնում ազատ տարածություն առաջացնելու համար: Փոշանոթի դիֆերենցմանը զուգահեռ, նրա յուրաքանչյուր բնում, միտոտիկ բաժանման շնորհիվ, ավելանում է սպորոգեն հյուսվածքի բջիջների քանակը: Որոշ ժամանակից հետո սպորոգեն բջիջները վեր են ածվում միկրոսպորոցիտների:

Միկրոսպորների մայրական բջիջները սկզբնական շրջանում սերտորեն հարում են միմյանց, սակայն հետագայում նրանք սկսում են մեկուսանալ և առանձնանալով միմյանցից, բաժանվում են մեոտիկ ճանապարհով: Դրանք աչքի են ընկնում իրենց խիտ ցիտոպլազմայով և ինտենսիվ ներկվող կորիզով:

Միկրոսպորանգիումներում մեոզի սկզբնական փուլերը սինխրոն են ընթանում: Հետագայում միկրոսպորների մայրական բջիջները (միկենույն բնում) բաժանվում են ասինխրոն ձևով:

Հետազոտությունների ընթացքում միկրոսպորների առաջացման (մեոտիկ պատկերներ) հետաքրքիր մոմենտներ չեն նկատվել: Նշենու միկրոսպորների առաջացումը տեղի է ունենում սիմուլտան տիպով, պրոտոպլաստի բաժանումը՝ ակոսների շնորհիվ: Սպորների դասավորությունը տետրադերիկ է (նկ. 5):



Նկ. 5. Փոշերունը քայքայվող տապետալ շերտի բջիջներով և միկրոսպորների տետրադներով:

Սպորոգենների ավարտից հետո, միկրոսպորների մայրական բջջի թաղանթի քայքայման հետ մեկտեղ, տետրադի յուրաքանչյուր բջջի շուրջը ձևավորվում են արտաքին և ներքին թաղանթներ և միկրոսպորը վեր է ածվում փոշեհատիկի: Այն կրում է գենետիկական ինֆորմացիա, որն անհրաժեշտ է ապագա սպորոֆիտի զարգացման համար: Փոշեհատիկների սեփական թա-

դանթի ձևավորումից անմիջապես հետո սկսվում է առաջնային կորիզի բաժանումը:

Նշենու արական գամետոֆիտի առաջացումը տեղի է ունենում փոշանոթում: Արդյունքում առաջանում են ոչ հավասարարժեք վեգետատիվ և գեներատիվ բջիջներ: Վեգետատիվ բջիջը ավելի խոշոր է, պաշարանյութերով հարուստ, կլոր և մեծ, որոշ չափով փխրուն կորիզով և կորիզակով, վակուոլացված պլազմայով և տալիս է Ֆյուզեն-Շիֆֆի թույլ ռեակցիա: Ավելի փոքր, ամուր կորիզով, քրոմատինով հարուստ գեներատիվ բջիջը ցուցաբերում է Ֆյուզեն-Շիֆֆի նկատմամբ ակտիվ ռեակցիա:

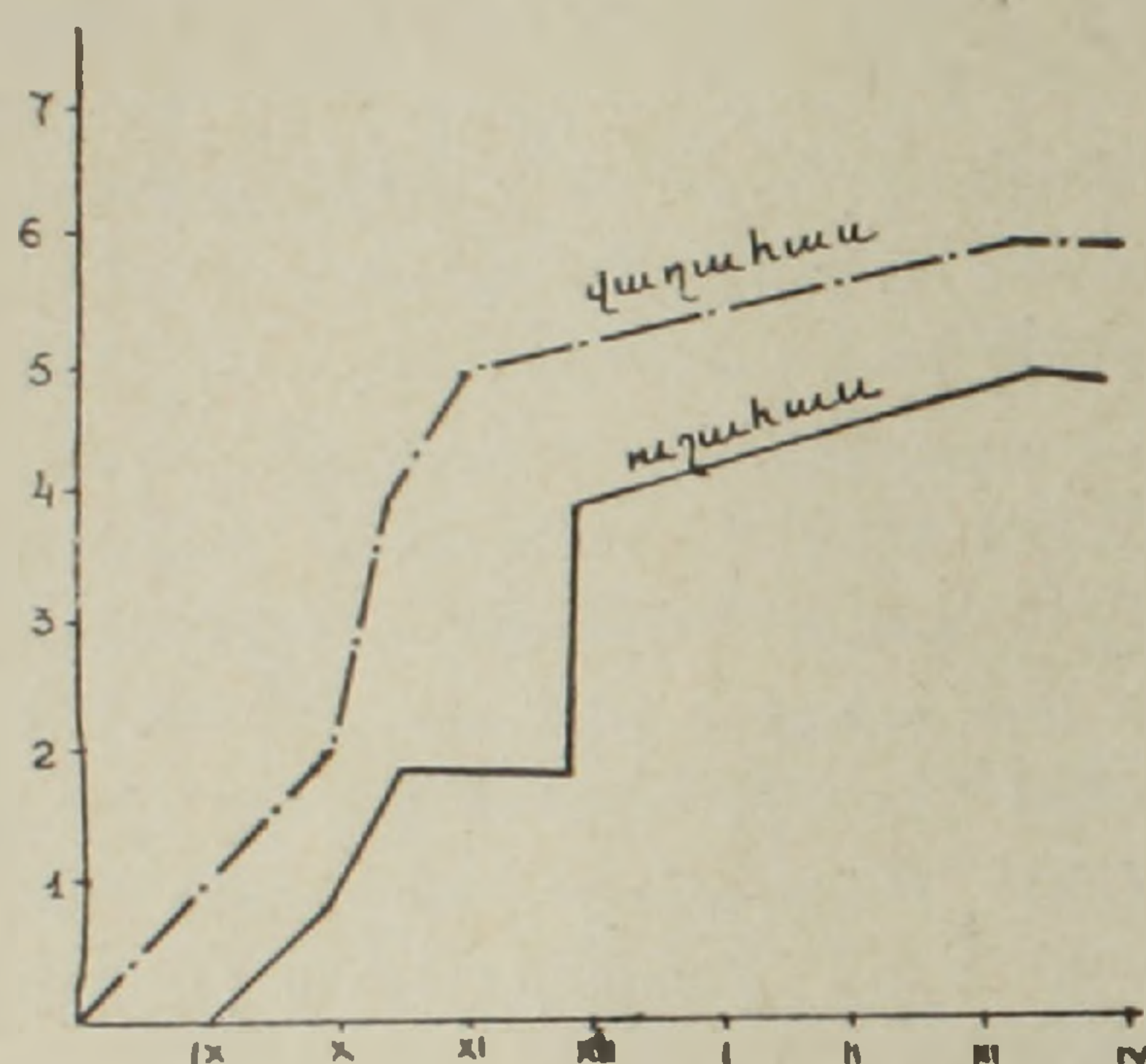
Մեզ հաջողվել է դիտել նաև սպերմիոգեններ, որը նույնի մոտ տեղի է ունենում նույնպես փոշեպարկերում: Եռկորիզանությունը արական գամետոֆիտի ավելի պրոգրեսիվ տիպ է համարվում: Հավանաբար այն ծագել է երկկորիզանից և ցույց է տալիս զարգացման վերջնական փուլը: Արական գամետոֆիտի այս կամ այն տիպի ներկայությունը կայուն է ամբողջ ընտանիքի համար և բազմաթիվ հետազոտողների կողմից դիտվում է որպես կարգաբանական հատկություն: Մովորաբար ընտանիքին հատուկ է կամ այս, կամ այն տիպը, սակայն որոշ ընտանիքներում (*Labiata*, *Boraginaceae*) հայտնաբերվել են երկուսն էլ:

Մեր դիտած բազմաթիվ պրեպարատներում (ներկված Ֆյուզեն-Շիֆֆով) դիտվել են եռկորիզանության շատ պարզ պատկերներ, որտեղ սպերմիաները աչքի են ընկել ինչպես Ֆյուզեն-Շիֆֆի նկատմամբ ցուցաբերած ռեակցիայով, այնպես էլ իրենց խիստ սահմանագծավածությամբ (նկ. 4): Հետևաբար այդպիսին է և *Rosaceae* ընտանիքը, որը կարող է բնութագրվել փոշեհատիկների ինչպես երկկորիզանի, այնպես էլ եռկորիզանի վիճակով: Սակայն առաջացած ոչ բոլոր փոշեհատիկներն են լիարժեք: Հանդիպում են նաև ստերիլ փոշեհատիկներ, նույնիսկ միևնույն փոշեբնի սահմաններում (նկ. 2):

Ուսումնասիրությունների ընթացքում հանդիպել են նաև լրիվ ստերիլ փոշեհատիկներով փոշեպարկեր, որոնք ի տարբերություն ֆերտիլների, կրնձոտված են, ոչ կենսունակ: Հավանաբար նման փոշեհատիկներից առաջացած արական գամետոֆիտը լինում է թերի, բեղմնավորման համար ոչ պիտանի գամետներով: Մեր կարծիքով, դա արդյունք է խախտված սպորոգենների:

Ի մի բերելով ստացված տվյալները, մենք այն ամփոփել ենք դիագրամայի միջոցով (նկ. 6), որտեղ պատկերված է մեր հանրապետությունում մշակվող նշենու վաղահաս և ուշահաս ձևերի միկրոսպորների առաջացման տարեկան ցիկլը: Պարզվում է, որ նշենու վաղահաս և ուշահաս ձևերի մոտ միկրոսպորների առաջացումը և զարգացումը ընթանում է տարբեր ժամկետներում: Սպորների մայրական բջիջների առաջացումը վաղահաս ձևերի մոտ նկատվել է սեպտեմբեր ամսին, ուշահասների մոտ, նշված ժամանակաշրջանում, առէջների հյուսվածքներում դեռևս դիֆերենցում չի նկատվել: Հոկտեմբեր ամսվա առաջին կեսում վաղահասների սպորների մայրական բջիջների կորիզները խոշորացած են, պլազման մանր վակուոլիզացված: Նույն ամսի երկրորդ կեսում նկատվել է տետրադների և փոշեհատիկների առաջացում: Ուշահաս ձևերի մոտ նշված ժամանակաշրջանում դեռևս նոր ձևավորվում են միկրոսպորների մայրական բջիջները, իսկ որոշ դեպքերում տեղի է ունենում դիագների առաջացում: Վաղահաս ձևերի փոշեհատիկները միաբջիջ շրջանում պահպանվում են նոյեմբերից մինչև մարտի առաջին կեսը,

իսկ մարտի երկրորդ կեսում փոշանոթներում նկատվում են երկբջջանի փոշեհատիկներ: Ուշահաս ձևերի մոտ դեռ դեկտեմբեր ամսին բազմաթիվ պրեպարատներում երևում են միկրոսպորների մայրական բջիջները, իսկ որոշ դեպքերում՝ միկրոսպորների տետրադ: Փոշեհատիկները միաբջիջ վիճակում ուշահաս ձևերի մոտ երևում են մարտ ամսվա ընթացքում:



Նկ. 6. Նշենու վաղահաս և ուշահաս ձևերի միկրոսպորների առաջացման տարեկան ցիկլը:

Այսպիսով, նշենու փոշանոթում տարրերում ենք՝ էպիդերմիսի, էնդոտեցիումի, երկու միջին և տապետալ շերտեր, որոնք գեղձային տիպի են: Միկրոսպորների առաջացումը տեղի է ունենում սիմուլտան տիպով: Սպորների դասավորությունը տետրադերիկ է: Նշենու վաղահաս և ուշահաս ձևերի մոտ միկրոսպորների առաջացումը և զարգացումը տարբեր ժամկետներում է ընթանում:

Երևանի պետական համալսարան,

գենետիկայի և բջջաբանության ամբիոն

Ստացված է 7.IX 1973 թ.

С. А. СОГОМОНЯН, В. Г. КАЛАЧЯН, Л. Г. МИНАСЯН

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА У МИНДАЛЯ (AMYGDALUS COMMUNIS L.)

Р е з ю м е

Материалом для исследования служили цветковые почки, бутоны и цветки местных сортов миндаля.

Нами изучались ткани стенки микроспорангия и процесс морфогенеза пыльника миндаля при нормальном развитии микроспор и пыльцевых зерен.

На основании полученных данных мы пришли к заключению, что в формировании мужских гамет важную роль играют те специфические взаимоотношения, которые складываются в органах размножения меж-

ду спорогенными и покровными тканями в онтогенезе. Одновременно нами установлено, что параллельно со сложным процессом формирования пыльцевых зерен во внутренних спорогенных тканях пыльника миндаля происходят разного рода морфофункциональные изменения в слоях, составляющих стенку пыльцевого гнезда.

Значительные изменения претерпевают тапетальные клетки, которые разрушаются на стадии вполне сформированной пыльцы, ибо тапетальная ткань имеет непосредственное отношение к образованию пыльцевых зерен. Немаловажную роль играет и средний слой, также претерпевающий ряд циклических изменений во время образования пыльцевых зерен.

В микроспорангиях начальные стадии мейоза протекают синхронно. В дальнейшем материнские клетки микроспор (в одном гнезде) делятся синхронно. Деление материнских клеток микроспор и формирование тетрад у миндаля происходит нормально по симультанному типу.

Расположение микроспор в тетраде тетраэдрическое. Образование микроспор у раннеспелых и позднеспелых сортов происходит в разное время. Деление генеративного ядра происходит в пыльцевых зернах, поэтому в пыльнике можно наблюдать трехъядерное состояние пыльцевого зерна.

Գ Ր Ա Շ Ա Ն Ո Ւ Ր Յ Ո Ւ Ն

1. Абдушкурова Р. А. ДАН Тадж. ССР, 1, 1966.
2. Арапатьян А. Г. ДАН СССР, 59, 1948.
3. Брегадзе Н. Н. В кн. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. 1959.
4. Вермишян А. М. Изд. АН АрмССР, 1951.
5. Генкель П. А., Окина Е. З. ДАН СССР, 62, 3, 1948.
6. Генкель П. А., Окина Е. З. Изв. АН СССР, 1954.
7. Есаян Г. С. Изв. АН АрмССР, 1951.
8. Замыслова Р. В., Лозина-Лозинская А. С. Изд. АН СССР, 1954.
9. Карапетян К. А. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук, Ереван, 1963.
10. Коновалов И. Н. и др. Физиология устойчивости растений, 1960.
11. Павленко О. Н. Биохимия миндаля. Биохимия культурных растений. Сельхозгиз, 1940.
12. Проценко Д. Ф. Морозостойкость плодовых культур СССР, Киев, 1958.
13. Проценко Д. Ф., Богомаз Е. И. Физиология устойчивости растений. Изд. АН СССР, 1960.
14. Спина. Р. Ж., 15, 65090, 1957.
15. Туюк В. Х. Изв. АН Аз. ССР (сер. биол.), 5, 1959.
16. Туманов И. И. Изв. АН СССР (сер. биол.), 5, 1945.
17. Туманов И. И. Вестн. АН СССР, 5, 1955.