

В. Ш. АГАБАБЯН, Э. Л. ЗАВАРЯН

## О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ОБРАЗОВАНИЯ СПОРОДЕРМЫ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Статья посвящена проблеме стратиграфической интерпретации отдельных слоев спородермы у покрытосеменных. Приводится разбор стратиграфии оболочек пыльцевых зерен с точки зрения онтогенетического развития пыльцевого зерна при использовании данных электронной микроскопии.

Проблема стратиграфической интерпретации отдельных слоев спородермы пыльцевых зерен встает перед каждым исследователем, работающим в области палиноморфологии. В последние годы в связи с широким применением электронномикроскопического метода исследования оболочек пыльцевых зерен публикуется много интересных работ по изучению микроструктур отдельных слоев спородермы. Особый интерес представляют работы по исследованию формирования отдельных слоев в процессе микроспорогенеза. В этой связи следует особо отметить работы Раули [18—21], Эрдтмана [7—11], Ларсона, Скварла и Левис [15], Эхлина [5] и др. Накоплен обширный материал по изучению некоторых слоев спородермы пыльцевых зерен как голосеменных, так и покрытосеменных растений. Это дает возможность связать распределение отдельных слоев с процессом их формирования в микроспорангии и на этой основе разработать стратиграфическую схему строения спородермы. Предлагаемая работа является попыткой подойти к решению проблемы интерпретации слоев спородермы с точки зрения их онтогенетического развития.

Пыльцевые зерна покрытосеменных имеют двуслойную оболочку—спородерму. Принципиальное разделение ее на два слоя—внешний, экзину, и внутренний, интину, было предложено еще Фриче [12]. Эти слои отличаются друг от друга как по своей морфологии, так и физико-химическими свойствами. Наружный слой спородермы (экзина), определяющий в основном морфологический тип пыльцевого зерна, в последующем был дифференцирован на ряд слоев, обладающих тем или иным свойством. Комплекс наружных слоев экзины состоит в основном из спорополленина и хорошо окрашивается основными красителями (фуксин, кармин, метилен-блау и др.).

До сих пор еще окончательно не решен вопрос о химической природе спорополленина. Работами Зетше [24], Квятковского и Люблинер-Мяновской [14], Мадер [16] было установлено, что это высокомолекулярное вещество, похожее на кутин. В последние годы было установлено, что этот необычайно стойкий материал является полимером моно- и дикар-

боновых жирных кислот с высоким молекулярным весом. Исследования Брукса и Шо [2] показывают, что спорополленин, по крайней мере у пыльцы некоторых растений, является полимером каротиноидов и каротиноидных эфиров. Бейли [6] показал, что спорополленин свежих пыльцевых зерен довольно хорошо растворяется в моноэтаноламине при температуре 97°, в то время как пыльца, собранная с гербарных образцов, оказалась более стойкой и не растворялась в тех же растворителях. Возможно, стойкость экзины объясняется продолжающимся процессом полимеризации спорополленина, что в конце концов приводит к потере эластичности оболочки и снижает способность пыльцевого зерна к прорастанию. Внутренний слой спородермы состоит из целлюлозы и пектина. Наблюдение за развивающимися пыльцевыми зернами показало, что интина формируется позже экзины, и ее возникновение связано с внутренними цитоплазматическими структурами пыльцевого зерна. В стерильных зернах интина не образуется.

Несмотря на то, что по своей химической природе экзина является более или менее гомогенным слоем, следует отметить, что морфологически она представляет комплекс слоев, хорошо различающихся между собой. Чтобы лучше понять детали ее строения, следует обратиться к ранним стадиям формирования пыльцевого зерна в микроспорангии. Как показали наши исследования и исследования ряда авторов [5, 6, 17, 18, 22], образование экзинных элементов тесно связано с развитием микроспорангии. Археспорий дает начало как первичному париетальному слою, так и внутреннему—тапетуму. Последний играет исключительную роль при формировании спородермы. Из первичной спорогенной ткани возникают материнские клетки пыльцевых зерен, в результате мейотического деления которых образуется тетрада гаплоидных микроспор.

У некоторых групп оболочка материнской клетки сохраняется, образуя общую оболочку тетрады. Этот слой описан Куприяновой [3] как синэкзина.

Момент образования тетрад имеет исключительное значение для формирования морфологических особенностей будущих пыльцевых зерен. В частности, с этого момента можно судить о типе закладывающихся апертур. Начало формирования тетрады связано с образованием на поверхности материнской клетки (микроспороцита) плотного слоя аморфного материала—каллозы, которая служит исходным материалом для тегиллюма. Только после образования прослойки из каллозы наступает мейотическое деление микроспороцитов.

Примерно к этому времени относится начало формирования апертур у отдельных микроспор. Этот процесс связан с типом тетрад. У большинства двудольных апертуры формируются либо в тетраэдрических тетрадах в соответствии с правилом Фишера [7], либо в соответствии с правилом Гарсайда [13]. Особо следует отметить изобилатеральный тип тетрад у примитивных двудольных и однодольных.

К моменту окончания мейоза на клеточной мембране появляются утолщенные участки, образованные из уплотненного материала эндо-

плазматической сети. Эти участки обычно связаны с местами контакта отдельных микроспор в тетрадах. В это же время клеточная мембрана на участках, не связанных с эндоплазматической сетью, становится шероховатой, на ней образуются очень мелкие выросты, на которых откладывается тонкий слой волокнистого материала—фиброзный слой. Постепенно начинается дифференциация фиброзного слоя. Внутренняя, широкая часть фиброзного слоя уплотняется, образуя два слоя: мэкзину и нэкзину. В наружной, более тонкой и рыхлой части фиброзного слоя возникают многочисленные лакуны, ориентированные перпендикулярно по отношению к клеточной мембране, в которых откладывается гомотенный слой первичной сэкзины. Остатки этой части фиброзного слоя мы видим на поверхности пыльцевого зерна и между отдельными столбиками. В некоторых случаях фиброзный слой может откладываться в области апертур, образуя орнаментированную мембрану. Таким образом, экзинные элементы формируются в следующем порядке: мембрана апертур, тегиллюм, мэкзина и нэкзина и в последнюю очередь—столбчатый слой. На этой стадии начинают определяться скульптурные особенности формирующегося пыльцевого зерна. Появляются столбчатые элементы экзины. Сначала они имеют вид продолговатых телец, расположенных в лакунах внешней части фиброзного слоя, затем уплотняются, выпячиваются, образуют головку на верхнем конце и сливаются основаниями на нижнем. Возникает подстилающий слой (foot layer, по Фегри и Иверсену, 1957). Иногда головки столбиков срастаются между собой, а сверху и с боков окружаются остатками каллозы, образуя покров или тегиллюм. Часть спородермы, обычно обозначаемая как сэкзина, т. е. та часть экзины, строение которой определяет скульптурную орнаментацию пыльцевого зерна, состоит из тегиллюма (остатки каллозы), столбчатого слоя (единого по своему происхождению и физико-химическим свойствам) и остатков фиброзного слоя, который мы видим на внутренней поверхности межстолбиковых полостей. Таким образом, подразделение сэкзины на экт-, эндо- и базосэкзину носит формальный характер. Здесь правильнее говорить о покрове, столбчатом слое (s. l.) и остатках фиброзного слоя на внутренних частях столбиков. К сожалению, пока еще не удалось установить, каким образом в лакунах фиброзного слоя начинает откладываться спорополленин и образуются столбчатые элементы. Эхлин [5], исследовавший микроспоры морозника, обнаружив в цитоплазме клеток микротрубочки, исходящие из ядра, предположил, что они, наряду с другими цитоплазматическими органеллами—диктиосомами, играют большую роль при формировании скульптурных элементов спородермы. Интересны изменения фиброзного слоя. В процессе онтогенеза его наружная часть становится очень рыхлой и почти исчезает, сохраняясь лишь в виде тонкой пленки, покрывающей межстолбиковые полости. Внутренний, более плотный слой является исходным для образования слоев эндонэкзины (мэкзины и нэкзины). Эти слои различаются между собой морфологически: верхний, более рыхлый (мэкзина), с довольно крупными лакунами достигает максимальной толщины вокруг

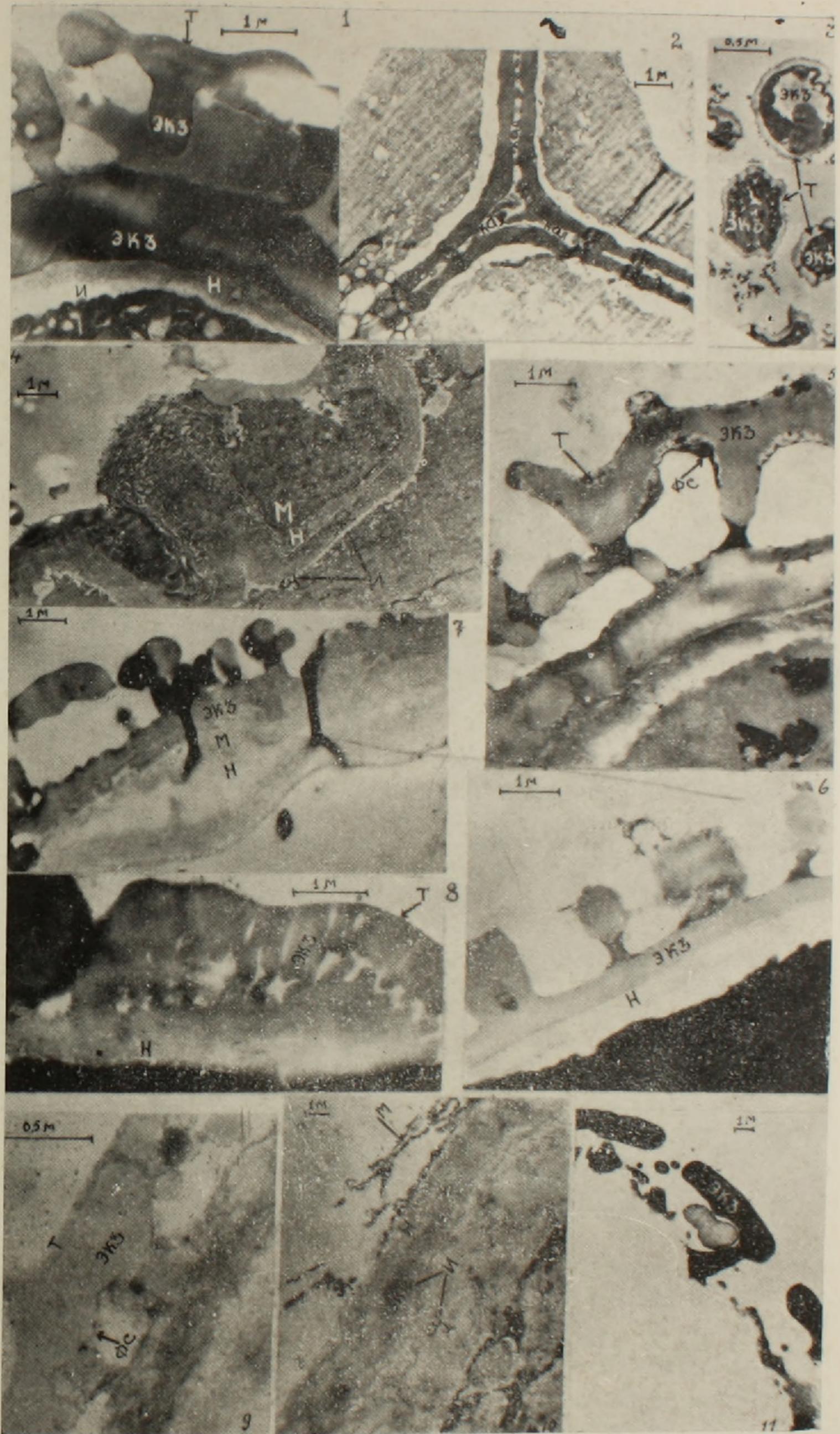
апертур, нижний, более плотный (нэкзина), без лакун и имеет зернистое строение.

В отдельных случаях нэкзина может быть двуслойной или даже трехслойной, но и в этих случаях ее основу составляет фиброзный слой. Все эти слои экзины сильно пропитаны спорополленином, что обеспечивает их сохранность как в ископаемом состоянии, так и при обработке активными химическими веществами типа кислот и щелочей. В отдельных случаях образуются надэкзинные структуры в виде выростов различной формы: шипов, бородавок, гранул и т. п. В большинстве случаев подобные образования имеют тегиллярное происхождение. Особенно хорошо тегиллярная природа шипов прослеживается на примере семейства мальвовых. Некоторые авторы отождествляют сросшиеся головки столбиков с тегиллюмом, что, по всей вероятности, неверно. Нам удалось показать на поперечном срезе головок столбиков, что здесь мы имеем дело с двумя самостоятельными слоями: собственно головкой и окружающим ее покровом [1].

В последние годы все больше внимание исследователей привлекает строение внутренних слоев спородермы, известных под общим названием интины. Комплекс внутренних слоев спородермы, непосредственно примыкающих к цитоплазме, отличается от наружных слоев экзины как морфологическими, так и физико-химическими и физиологическими особенностями. Слои интины возникают лишь у фертильных зерен и отсутствуют у стерильных. Наблюдения над процессом формирования интины показывают, что образование ее происходит на заключительном этапе микроскопорогенеза в момент последнего митотического деления ядра микроспоры и образования генеративной и вегетативной клеток мужского гаметофита. К этому времени формирование пыльцевого зерна можно считать законченным. Исследования последних лет [4] дают основание предполагать, что слои интины являются физиологически активными структурами и функционально связаны с цитоплазменным содержимым пыльцевого зерна. Фриче [12], впервые описавший интину, считал, что она состоит из двух слоев, примыкающих к цитоплазме. Слои интины состоят из пектиновых веществ и целлюлозы, эластичны, разрушаются под воздействием кислот и щелочей и не сохраняются в ископаемом состоянии. У пыльцевых зерен некоторых семейств (например, лавровых) интина достигает значительной толщины и может нести водорегуляторную функцию. По данным ряда авторов [18, 22, 23 и др.], слои интины образованы упорядоченной фибрилловой сетью, характерной для целлюлозы, и пропитаны пектином. Наружный слой ее (эксинтина), обычно более мощно развитый, содержит большое количество пектина и способен растворяться в воде с образованием плотных гелей. Этот слой играет большую роль в регуляции водного режима пыльцевого зерна. Внутренний слой интины (эунитина) в основном состоит из сети целлюлозных фибрилл и участвует в образовании пыльцевой трубки.

Таким образом, морфологический тип пыльцевого зерна и его скульптурная орнаментация определяются на ранних этапах онтогенети-

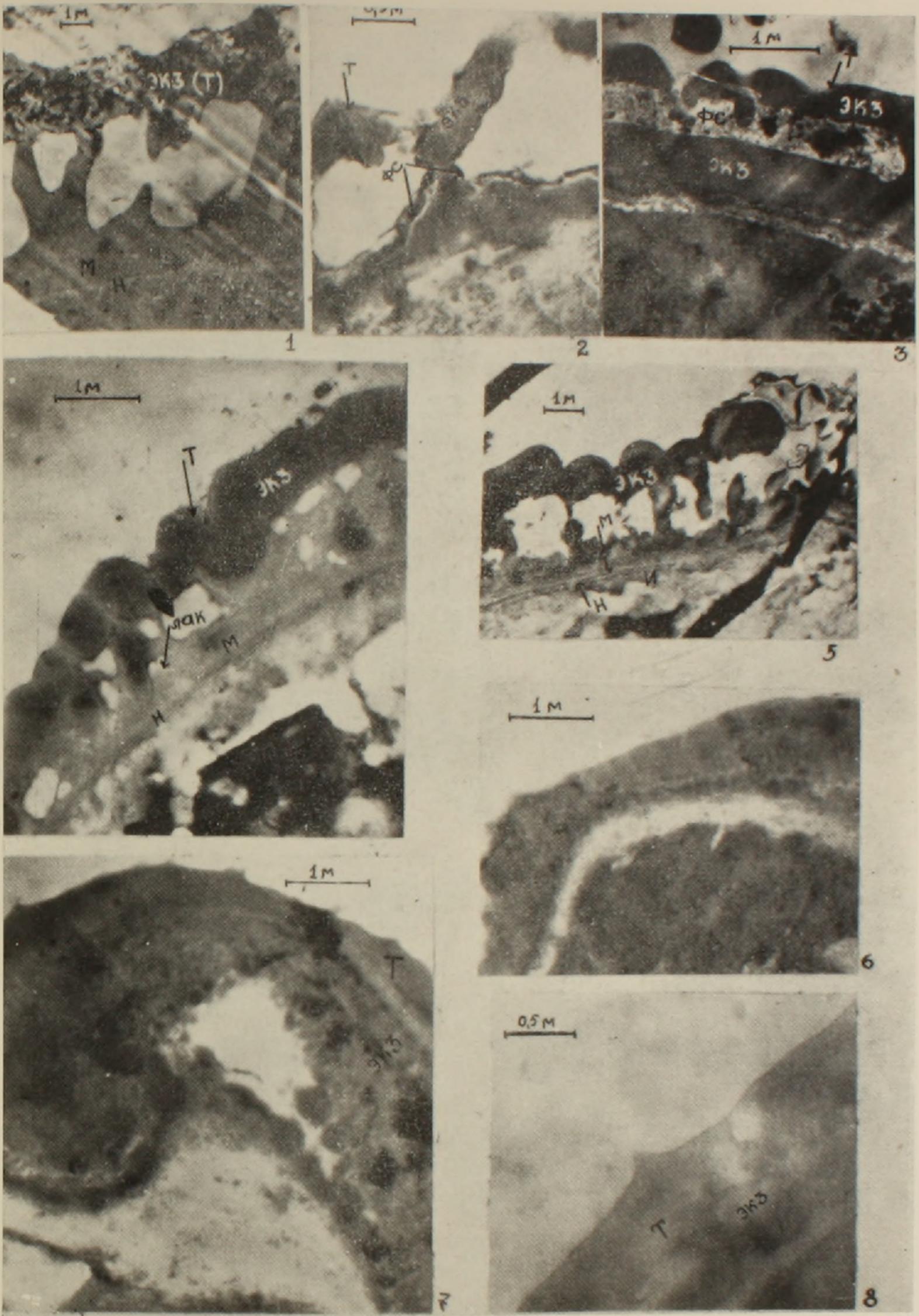
Таблица I



### Таблица I

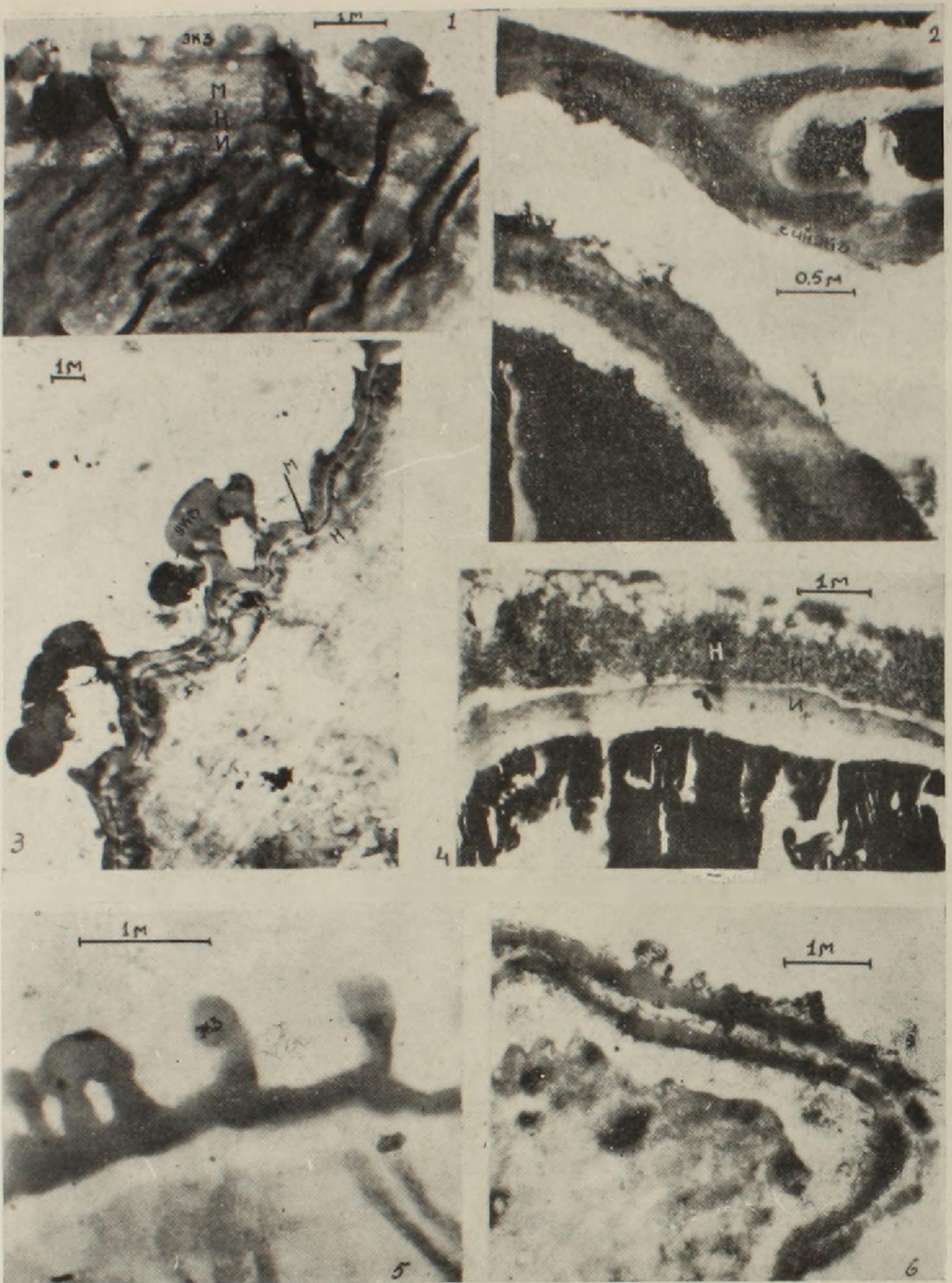
*Drimys winteri* L. 1. Продольный срез через участок скульптированной части спородермы ( $\times 10000$ ). 2. Место соединения отдельных зерен в тетраде ( $\times 5000$ ). 3. Поперечный срез через головки столбиков ( $\times 15000$ ). 4. Апертурная зона ( $\times 5000$ ). *Helleborus abchasicus* A. Kr. 5. Продольный срез через спородерму ( $\times 8000$ ). 6. Продольный срез через апертурную зону ( $\times 8000$ ). *Schisandra chinensis* Koch. 7. Продольный срез через спородерму ( $\times 6000$ ). *Adonis aestivalis* L. 8. Продольный срез через спородерму ( $\times 10000$ ). *Paraver orientale* L. 9. Продольный срез через спородерму ( $\times 26000$ ). *Annona muricata* L. 10. Продольный срез через спородерму ( $\times 3200$ ). 11. Продольный срез через спородерму ( $\times 2400$ ).

Таблица II



*Amberboa sosnovskyi* Иуин. 1. Продольный срез через спородерму ( $\times 3500$ ).  
*Bryonia aspera* L. 2. Продольный срез через спородерму ( $\times 15000$ ).  
*Tilia caucasica* Rupr. 3. Продольный срез через спородерму ( $\times 12000$ ).  
*Euphorbia marshalliana* L. 4. Продольный срез через спородерму ( $\times 10000$ ).  
*Nelumbo nucifera* Gaertn. 5. Продольный срез через спородерму ( $\times 5000$ ).  
*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. 6. Продольный срез через спородерму ( $\times 10000$ ).  
*Corylus avellana* L. 7. Продольный срез через спородерму ( $\times 10000$ ).  
*Corylus avellana* L. 8. Продольный срез через спородерму ( $\times 18000$ ).

Таблица III



*Tulipa julia* С. Koch. 1. Продольный срез через спородерму ( $\times 8200$ ). *Orchis flavescens* G. Koch. 2. Продольный срез через спородерму ( $\times 20000$ ). *Lillium szovitsianum* Fisch. et La'l. 3. Продольный срез через спородерму ( $\times 3600$ ). *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) A. Grossh. 4. Продольный срез через спородерму ( $\times 8600$ ). *Chamaedorea elegans* Mart. 5. Продольный срез через спородерму ( $\times 15000$ ). *Aegilops cylindrica* Host. 6. Продольный срез через спородерму ( $\times 9000$ ).

ческого развития и связаны с характером формирования эндоплазматической сети, а в дальнейшем фиброзного слоя.

Армянский педагогический институт  
им. Х. Абовяна

Поступило 19.VI 1973 г.

Վ. Շ. ԱՂԱՐԱՔՅԱՆ, Է. Լ. ԶԱՎԱՐՅԱՆ

ՄԱՄԿԱՍԵՐՄԵՐԻ ՄՈՏ ՍՊՈՐՈՒԹԵՐՄԱՅԻ ԱՌԱՋԱՑՄԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ  
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ս. մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է ծածկասերմ բույսերի ինչպես հասարակ, այնպես էլ զարգացած 19 տեսակներ: Հետազոտությունը կատարվել է JEM-T7 էլեկտրոնային մանրադիտակով: Հողվածում արվում են մի շարք կարևոր հետևություններ փոշեհատիկների մորֆոլոգիական տիպի և նրանց մակերևույթի օրնամենտացիայի ծագման մասին, որը պարզաբանվում է օնտոգենետիկ զարգացման վաղ ժամանակաշրջանում և կապված է էնդոպլազմատիկ ցանցի առաջացման ձևի հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабабян В. Ш. Бот. журн. АН СССР, 57, 1972.
2. Брукс Дж., Шо Г. Тезисы III международн. палинологической конф., Новосибирск, 1971.
3. Куприянова Л. А. Бот. журн. АН СССР, 8, 1956.
4. Цингер Н. В. и Петровская-Баранова Т. П. ДАН СССР, 138, 2, 1961.
5. Эхлин П. Сб. Молекулы и клетки, 4:163—183, 1969.
6. Bailey I. W. Journ. of Arn. Arb., XLI, 1, 1960.
7. Erdtman G. An Introduction to pal. II Uppsala, 1957.
8. Erdtman G. Bot. Not., 113:41—48, 1960.
9. Erdtman G. Bot. Not., 113:285—288, 1960.
10. Erdtman G. Pollen et spores, 8:5—7, 1966.
11. Erdtman G. Gr. pal., 6:317—323, 1966.
12. Fritzsche I. Über den Pollen. 1837.
13. Garside S. Journ. Soc. Afr. Bot., 12, 1:27—34, 1946.
14. Kwiatkowski A. et Lubliner-Mianowska K. Acta Soc. Bot. Polon., Warszawa, 26:501—514, 1957.
15. Larson D. A., Skvarla Y. J. and Lewis C. W. Pollen et Spores, 4:233—246, 1962.
16. Mader H. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 10, 1958.
17. Mühlethaler K. Planta, 46, 1, 1955.
18. Rowley J. R. Gr. pal., 2 (1):3—31, 1959.
19. Rowley J. R. Gr. pal., 2 (2):9—15, 1960.
20. Rowley J. R. Gr. pal., 3 (3):9—19, 1962.
21. Rowley J. R. „29th Ann. Proc. Electron Microscopy Soc. Amer.“, Boston, Mass., 1972.
22. Sitte P. Mikroskopie, Wien-München, 8, 1953.
23. Tomsovc P. Preslia, 32:163—173, 1960.
24. Zetsche F. Handbuch der Pflanzenanalyse, 3:205—239, 1932.