

tional variability is determined by mutagen species and dose. Morphological mutations of other taxons have been discovered (soft hard and brabchy types of wheat).

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Бережной П. П.* Сб. Практика химического мутагенеза. 46—53, М., 1971.
2. *Георгиев А. Д.* Тр. Ин-та ботаники АН Груз. ССР, 28, 91—97, 1976.
3. *Гринвальд К.* Сб. Экспериментальный мутагенез в селекции. 333—347, М., 1972.
4. *Енкен В. Б.* Сб. Экспериментальный мутагенез у с.-х. растений и его использование в селекции. 23—34, М., 1966.
5. *Жоги А. Ф.* Сб. Химический мутагенез и селекция. 183—187, М., 1971.
6. *Зоз Н. Н.* Сб. Супермутагены. 93—104, М., 1966.
7. *Зоз Н. Н.* Сб. Химический мутагенез и селекция. 161—168, М., 1971.
8. *Зоз Н. Н.* Цитология и генетика, 7, 2, 119—122, 1973.
9. *Шепелев В. М., Бабушкина Н. И., Славгородская Л. П.* Сб. Экспериментальный мутагенез у с.-х. растений и его использование в селекции. 87—91, М., 1966.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 3, 1982

УДК 581.331.2

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ ФЕРТИЛЬНЫХ И СТЕРИЛЬНЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *AMYGDALUS COMMUNIS* L.

С. А. СОГОМОНЯН, Л. Х. АБРАМЯН

Исследована ультраструктура спородермы пыльцевых зерен миндаля. Установлено, что при нарушении нормального хода развития пыльцевых зерен происходит отклонение в дифференциации спородермы, что является показателем стерильности пыльцы. Выявлены различия в ультраструктуре фертильных и стерильных пыльцевых зерен.

Ключевые слова: миндаль, спородерма, ультраструктура.

Электронная микроскопия открыла новую страницу в эмбриологии растений [2, 7, 8, 10, 11, 16—20]. Однако к настоящему времени с помощью электронных микроскопов детально изучена эмбриология лишь некоторых групп растений. К числу недостаточно изученных в этом отношении растений относится миндаль (*Amygdalus communis* L.). Некоторые цито-эмбриологические сведения имеются в работах Арапатьяна [15], Абдушкуровой [1], Согомонян [12—14].

Ультраструктуре пыльцевых зерен и стенки пыльника некоторых родов и видов семейства Rosaceae посвящен ряд работ Гревцова, Мейер [7], Мейер, Ярошевской [9], Чолахян, Саркисян, Абрамян [18].

В настоящей статье приводятся данные электронно-микроскопического исследования ультратонкого строения спородермы фертильных и стерильных пыльцевых зерен миндаля, который в этом аспекте вообще не изучен.

Материал и методика. Исследовались пыльники и пыльцевые зерна местных форм миндаля, выращенные на Паракарской базе НИИВиВ АрмССР, расположенной в Ара-ратской долине на высоте 650—900 м над ур. м.

Фиксацию проводили по методу Чеботаря [16] в нашей модификации. Материал фиксировали в 6%-ном глутаральдегиде в течение шести часов, затем постфиксировали в 2%-ном растворе окиси осмия (O_3 , O_4) в течение двух часов. Обезживание проводили в батарее спиртов восходящей концентрации (30, 50, 75, 96, 100%). В дальнейшем материал пропитывали растворами метакрилатов (бутил-метилметакрилат) и заливали в предполимеры в соотношении 3:1 и 4:1. Для удобства объекты заливали в металлические кольца и желатиновые капсулы, после чего ставили на полимеризацию в термостат на 24 ч при температуре 52—54°. Срезы готовились на ультратоме марки LKB, дополнительно контрастировались по Рейнольдсу [15] и изучались на просвечивающем электронном микроскопе марки JEM-T7 при инструментальном увеличении в 20—30 тысяч раз.

Результаты и обсуждение. В микроспорангиях миндаля начальные стадии мейоза протекают синхронно, а дальнейшие—асинхронно [12]. Формирование микроспор тетрад происходит нормально по симультанному типу. Расположение микроспор в тетраде тетраэдрическое.

При образовании микроспор значительные изменения претерпевают тапетальные клетки пыльника, которые лизируются на стадии вполне сформированной пыльцы. В это время в полости пыльника появляются капельки или зернышки вещества (рис. 1 а, б), неоднократно описанного как «тельца Убища» [24]. Эти тельца были названы также «тапетальными пластинками», «сферосомами», «орбикулами» [6].

Микроспоры еще в тетрадах покрыты материнской оболочкой—каллозой, затем вокруг них формируется первичная оболочка эктэкины, после чего тетрады микроспор распадаются, и микроспоры свободно располагаются в полости пыльника. Далее они начинают увеличиваться в размерах, продолжается дифференциация слоев спородермы, а окружающая их каллоза постепенно исчезает.

Пыльцевые зерна миндаля трехборозднопоровые. В полярном положении округло-треугольные, в экваториальном—эллипсоидальные. Поверхность пыльцевого зерна шероховатая.

Анализ развития спородермы пыльцевых зерен миндаля показывает, что она формируется в течение всего процесса образования и развития микроспор и состоит из экцины и интины. Слои спородермы формируются не одновременно. Наружный слой ее ограничен двойной цитоплазматической мембраной, общая толщина которой составляет 150 А°. Экцина довольно толстая, образуется протопластом микроспоры, состоит из наружного слоя эктэкины (8000—8600 А°) и внутреннего—эндэкины, толщиной 2200—2600 А°. Эктэкина у микроспор закладывается сначала как сплошной фибриллярный матрикс, в котором на последующих стадиях происходит дифференциация. В это время она сравнительно гладкая. По мере дифференциации в ней образуются покровный, столбиковый и подстилающий слои и формируется ее архитектура: вначале появляются мелкие, еле заметные, бугорки, которые постепенно увеличиваются в размерах (рис. 2а, б) и превращаются в четко выраженные столбики. Снаружи образуется покров. Эктэкина между столбиками наполнена осмиофильным веществом. Наши наблюдения показали, что все слои эктэкины (покровный, столбиковый и под-

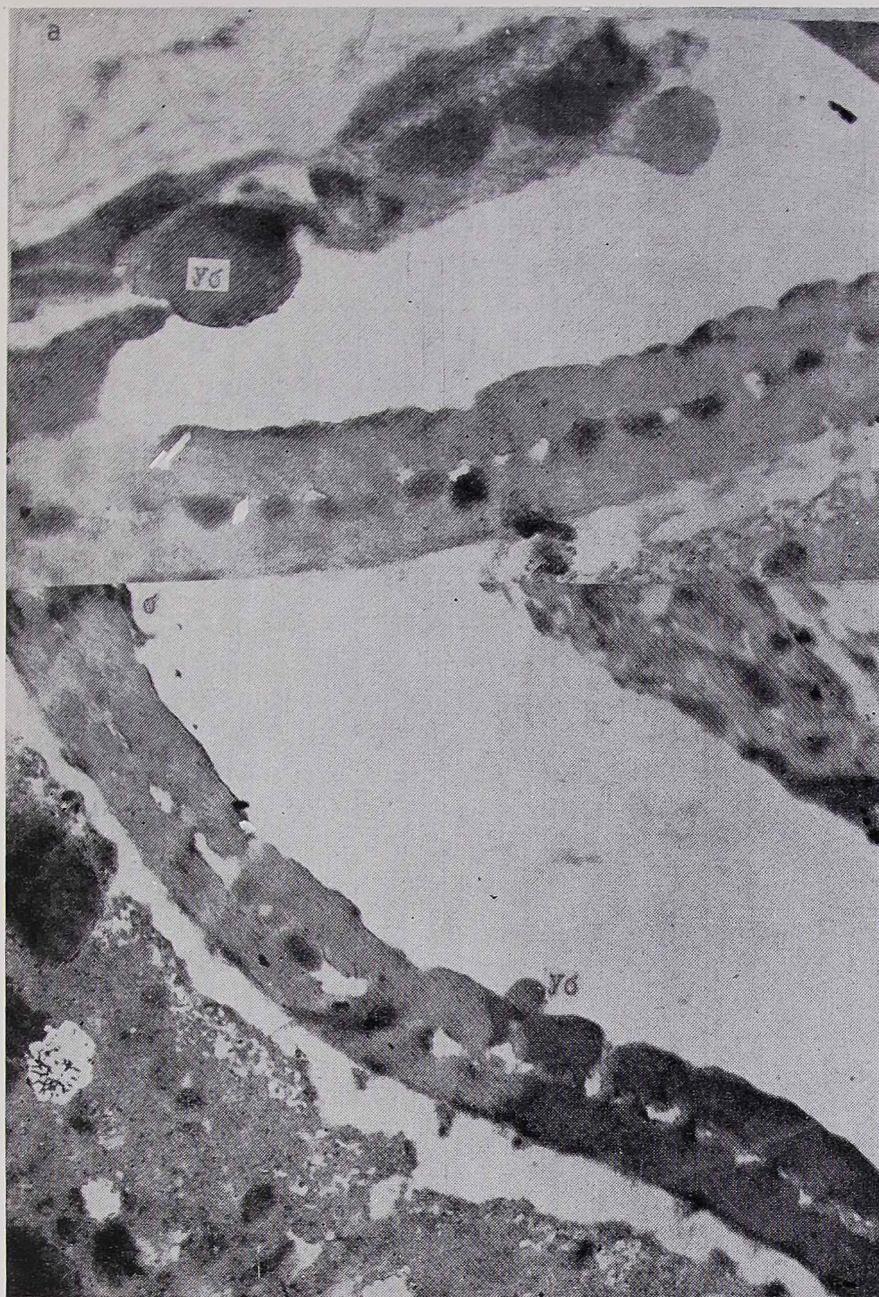


Рис. 1. а) Фрагмент пыльника айвы. На остатках тапетальных клеток видны тельца Убиша. б) Тельце Убиша видно на спородерме пыльцевого зерна миндаля. $\times 50000$.



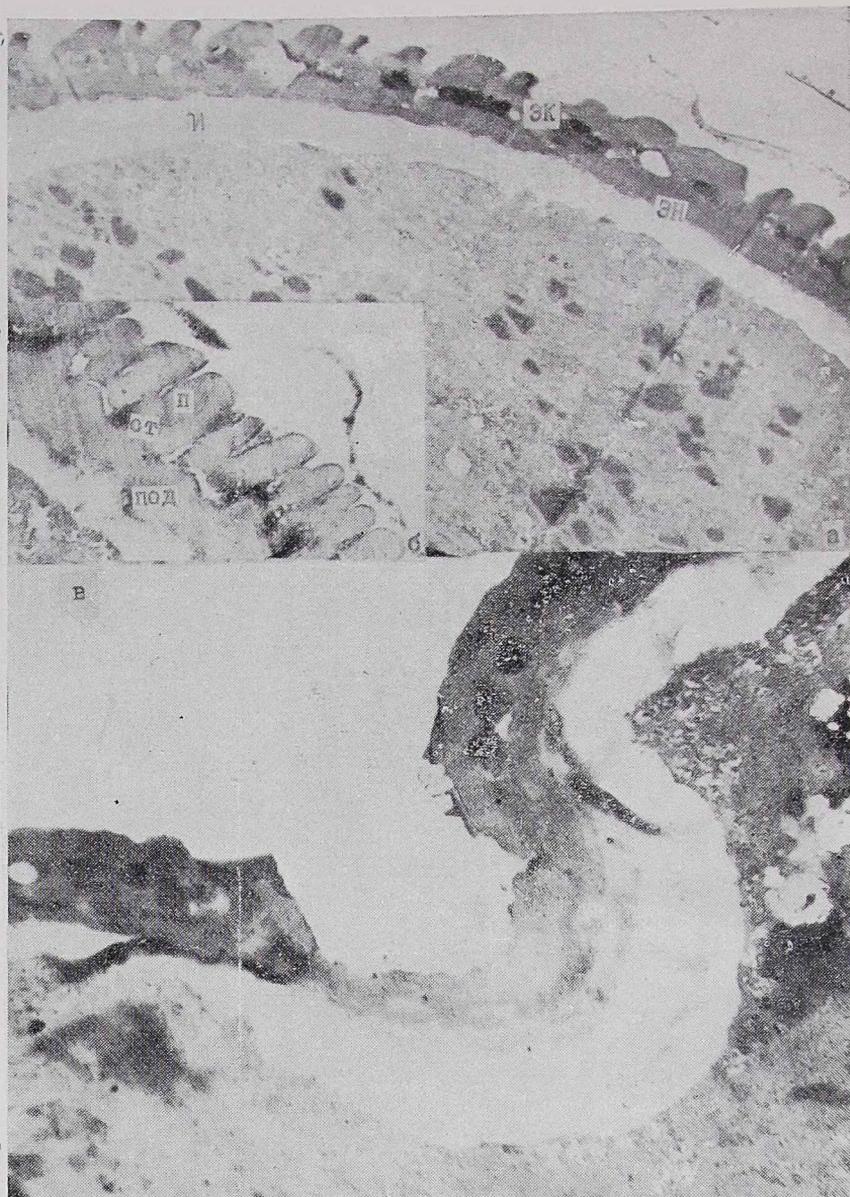


Рис. 2. а) Фрагмент спородермы пыльцевого зерна миндаля. Видны эктэксина, (ЭК), эндэксина (ЭН), интина (И). $\times 45000$; б) эктэксина со всеми слоями: покровный (п), столбиковый (ст), подстилающий (под). $\times 60000$. в) фрагмент спородермы пыльцевого зерна миндаля. Виден участок поры. $\times 50000$.

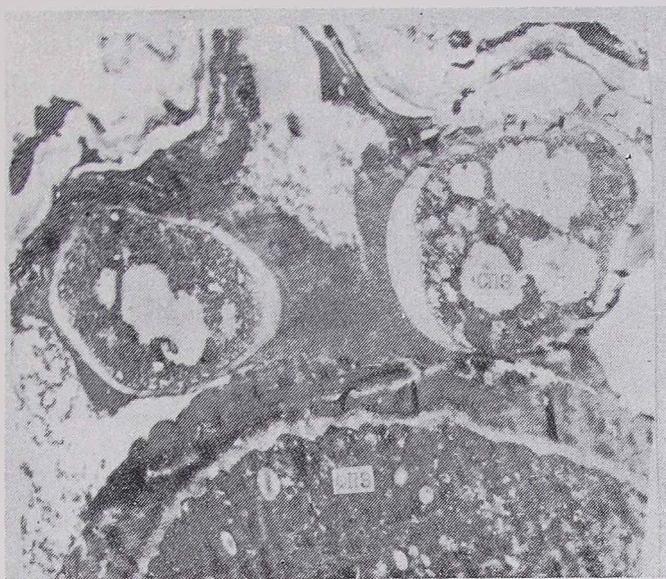


Рис. 3. Фрагмент полости пыльника миндаля. Видны: фертильное пыльцевое зерно (ФПЗ) с нормально развитой спородермой и два стерильных пыльцевых зерна (СПЗ), у которых отсутствует спородерма, они окружены каллозой (К). $\times 50000$.

стилающий) на всех стадиях развития пыльцевого зерна имеют одинаковую электронную плотность. Снаружи эктэкина покрыта трифиной, которая образуется из веществ, поступающих из тапетума.

Эндэкина образуется под эктэкиной на более поздних стадиях развития микроспор, на построение которой, по-видимому, расходуется вещества, поступающие из цитоплазмы пыльцевого зерна. Эндэкина гомогенная и электроннооптически более плотная.

Самый нижний слой спородермы—интина, которая формируется несколько позже эктэкины, почти одновременно с эндэкиной. У изученных нами пыльцевых зерен миндаля интина однослойная. Она менее электронноплотная и на рисунках видна в виде электронносветлого слоя. Толщина интины по всей поверхности пыльцевого зерна не одинаковая, у пор она заметно утолщается, достигая примерно 8500 \AA , тогда как экзина со всеми слоями постепенно выклинивается (рис. 2в). Архитектура спородермы имеет таксономическое значение, а по типу формирования столбиков эктэкины можно определить стадию развития пыльцевого зерна [3, 4, 21].

Большой интерес представляет ультраструктура спородермы стерильной пыльцы миндаля.

Довольно долго пересматривалось представление о строении спородермы фертильных и стерильных пыльцевых зерен, однако в этом вопросе до сих пор нет единого мнения. Многие считают, что экзина абортивных пыльцевых зерен по своему развитию и строению идентична экзине фертильной пыльцы. Установлено, что строение экзины абортивных пыльцевых зерен зависит от времени отмирания протопласта, т. е. чем позднее происходит это явление, тем типичней для данного вида становится экзина.

Ровлей и Флин считают [23], что экзина с рано отмершей цитоплазмой развита слабо и состоит из ламелл, на которых неравномерно полимеризуется спорополленин. Растущий протопласт оказывает давление на оболочку пыльцевого зерна, растягивая ее и выравнивая отложенные в ней скопления спорополленина.

Дунбар [22] не отмечает различий в образовании поверхности жизнеспособных и абортивных пыльцевых зерен.

Исходя из сравнительных данных наших электронномикроскопических исследований спородермы стерильных и фертильных пыльцевых зерен миндаля мы придерживаемся того взгляда, что оболочки стерильной и фертильной пыльцы отчетливо отличаются друг от друга, а оболочка стерильной пыльцы имеет несколько иную структуру (рис. 2в). Особенно четко эти различия проявляются в структуре экзины. На микрофотографии отчетливо видно, что вокруг неразвитого пыльцевого зерна сохраняется каллоза. Затем наслаиваются предшественники спорополленина, образуя неструктурную оболочку, аналогичную спорополлениновому слою, образуемому на разрушенных стенках клеток тапетума (рис. 3). Что касается интины, то она часто полностью отсутствует в спородерме стерильных пыльцевых зерен. Последние отличаются от фертильных не только структурой спородермы и величиной, но и содержанием. В цитоплазме таких пыльцевых зерен много вакуолей,

недоразвитых митохондрий, в которых крист мало или они вообще отсутствуют. Слабо развита эндоплазматическая сеть, меньше количество сферосом. Установлено, что отклонения в структуре органелл цитоплазмы также вызывают недоразвитие спородермы стерильных пыльцевых зерен.

Наши исследования показывают, что различия в строении спородермы фертильной и стерильной пыльцы миндаля могут проявляться на всех стадиях развития пыльцевых зерен. Под влиянием внешних и внутренних неблагоприятных условий нормальное развитие и строение пыльцы нарушается, что приводит к стерильности пыльцевых зерен.

На основании наблюдений мы пришли к выводу, что вокруг недоразвитого пыльцевого зерна сохраняется каллоза, затем на этот слой наслаиваются предшественники спорополленина, образуя бахромчатую неструктурную оболочку. Спорополлениновый слой вокруг стерильных пыльцевых зерен формируется одновременно с экзиной фертильных пыльцевых зерен. Отклонения в структуре органелл цитоплазмы пыльцевых зерен также вызывают недоразвитие спородермы.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 3.VII 1981 г.

AMYGDALUS COMMUNIS L. ՄՏԵՐԻԼ ԵՎ ՖԵՐՏԻԼ
ՓՈՇԵՀՍՏԻԿՆԵՐԻ ՍՊՈՐՈԴԵՐՄԻ ՈՒԼՏՐԱԿՍՏՐՈՒԹՅԱՆ ԹՔԸ

Ս. Ա. ՍՈԳՄՈՆԻԱՆ, Լ. Խ. ԱՅՐԱՀԱՄՅԱՆ

Հոդվածում արվում է Արարատյան հարթավայրում աճեցվող պտղատու կուլտուրաներից *Amygdalus communis* L.-ի փոշեհատիկների սպորոդերմի դիֆերենցման ընթացքը:

Պարզվել է, որ փոշեհատիկների զարգացման նորմալ ընթացքի խախտման հետևանքով սպորոդերմի դիֆերենցման ընթացքում տեղի են ունենում շեղումներ, որոնք պատճառ են դառնում ստերիլ փոշեհատիկների առաջացման: Ստերիլ և ֆերտիլ փոշեհատիկների սպորոդերմում բացահայտվել են ուլտրաստրուկտուրալ (կառուցվածքային) տարբերություններ:

THE ULTRASTRUCTURE OF SPORODERMA OF FERTILE
AND STERILE POLLEN GRAINS OF *AMYGDALUS*
COMMUNIS L.

S. A. SOGOMONIAN, L. Kh. ABRAMIAN

The ultrastructure of sporoderma of pollen grain of almond-tree has been studied. The deviation in sporoderma differentiation which is an index of pollen sterility takes place under the breach of normal course of pollen grain development. The differences in ultrastructure of fertile and sterile pollen grains have been exposed.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абдушкурова Р. А. Докл. АН Тадж. ССР 9, 1, 1966.
2. Абрамян Л. Х. Канд. дисс., Кишинев, 1979.

3. Абрамян Л. Х. Тез. конф. женщин-ученых Армении, Ереван, 1977.
4. Абрамян Л. Х. Тез. докл. ВОГиС, Ереван, 1977.
5. Араратян А. Г. Докл. АН СССР, 59, 1948.
6. Герасимова-Навашина Е. И. Мат-лы Всесоюзн. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений», М., 1973.
7. Гревцова Н. А., Мейер Н. Р. Вестник МГУ, 3, 1972.
8. Мейер Н. Р. Автореф. докт. дисс., М., 1977.
9. Мейер Н. Р., Ярошевская А. С. Сб. Методические вопр. палинологии. М., 1973.
10. Поддубная-Арнольди А. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений, М., 1976.
11. Ролан Ж., Сёлоши Д. Атлас по биологии клетки. М., 1974.
12. Согомонян С. А. Биолог. ж. Армении, 27, 1, 1974.
13. Согомонян С. А. Тез. докл. юбил. сессии, посвящ. 60-летию Вел. Окт. Соц. Революции, Ереван, 1977.
14. Согомонян С. А. Тез. докл. юбил. сессии, посвящ. 60-летию устан. Сов. власти в Армении, Ереван, 1980.
15. Уикли Электронная микроскопия для начинающих. М., 1975.
16. Чеботарь А. А. Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972.
17. Чолахян Д. П., Саркисян С. А., Абрамян Л. Х. Биолог. ж. Армении, 28, 11 1975.
18. Чолахян Д. П., Саркисян С. А., Абрамян Л. Х. Мат-лы III съезда Арм. общества ВОГиС, Ереван, 1976.
19. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Абрамян Л. Х., Асланян С. С. Тез. докл. IV Междунар. симп. по культуре абрикоса, 2, Ереван, 1977.
20. Чолахян Д. П., Даниелян А. Х., Абрамян Л. Х. Межвузовск. сб. научн. тр. Биология, ЕГУ, 1979.
21. Чолахян Д. П., Абрамян Л. Х. Тез. докл. III съезда ВОГиС, Л., 1977.
22. Dunbar A. Bot. notis., 2, 126, 187, 1973.
23. Rowley D. R., Flynn J. J. Pollen et spores, 2, 2, 169, 1969.
4. Ubsch G. Planta, 3, 1927.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 3, 1982

УДК 632.78:581.1/4 (479.25)

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АРМЯНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА

С. А. МИРЗОЯН, И. М. КИРЕЕВА, А. Г. ЕСАЯН

Обобщены результаты полевых и лабораторных исследований по выявлению эколого-физиологических особенностей непарного шелкопряда в лесах Центральной Армении. Установлено, что при одиночном воспитании гусениц последние по морфологическим и биохимикофизиологическим показателям схожи с гусеницами в очагах с низкой плотностью, а при групповом — с высокой. В период вспышки превалируют гусеницы темноокрашенных типов, а при затухании — светлоокрашенные.

Ключевые слова: непарный шелкопряд, эколого-физиологические особенности, половой индекс.

Непарный шелкопряд (*Operia dispar* L.) является одним из главных вредителей лесов и садов во многих регионах земного шара. Необходимость борьбы с ним и потребность в разработке более эффективных мероприятий, ограничивающих его вредоносность, требуют деталь-