

Д. П. ЧОЛАХЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН, Дж. И. АКОПЯН

## ВЗАИМОСВЯЗЬ СПОРОГЕННЫХ И ТАПЕТАЛЬНЫХ СЛОЕВ ПЫЛЬНИКОВ У РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ АЙВЫ (CYDONIA OBLONGA MILL)

Среди различных представителей семейства Rosaceae айва (*Cydonia oblonga* Mill) в цитозэмбриологическом отношении мало исследована. Имеющаяся литература в основном относится к характеристике биологических и хозяйственно ценных качеств и свойств плодов, вопросам самоплодности и самобесплодности, а также изучения и выделения наилучшего сортимента для соответствующих условий культивирования [1, 2, 4, 5].

В отечественной биологической литературе интересные работы по цитозэмбриологии айвы проведены Руденко [7, 8, 9, 10], который уделил большое внимание вопросам формирования цветочных почек, нарушения отдельных фаз редукционного деления и т. д.

Одной из первых работ, относящихся к биологической характеристике пыльников и пыльцы, является исследование Габриелян-Бекетовской [2], показывающее, что у айвы, произрастающей в условиях АрмССР, пыльники довольно крупные (4—5 мм) и растрескиваются позже, чем у других семечковых. Растрескивание пыльников затягивается до 2-х дней, особенно когда цветение совпадает с поздневесенними заморозками или сырой погодой. Исследования показали также, что у большинства сортов айвы пыльники бедны пыльцой, которая у них в основном однообразная, но более крупная у крупноплодных сортов, чем у мелкоплодных. Установлено, что прорастаемость пыльцы цветков отдельных деревьев различных сортов айвы сильно колеблется по годам от 0 до 91%. По данным опыта, процент прорастания пыльцы с «верхушечных» побегов в 1,5—4,5 раза больше, чем с «боковых».

В работе Ершова [3] при изучении 29 сортов выяснилось, что айва в основном самобесплодная; только некоторые сорта дали положительные результаты во время самоопыления. Прорастаемость пыльцы различных сортов айвы колеблется в среднем в пределах 27—77%.

Работы Руденко [7, 8, 9] по морфогенезу айвы представляют большой интерес. Его исследованиями было установлено, что с повышением температуры рост и дифференциация частей цветка айвы значительно ускоряются, а к концу марта уже идет формирование пыльников. В середине апреля спорогенная ткань постепенно обособляется и к 20 апреля материнские клетки уже находятся на стадии профазы первого митоза

редукционного деления. К 25 апреля этот процесс у них заканчивается и образуются микроспоры.

В работах Руденко [10] особый интерес представляют данные по мейозу яблоне-айвового гибрида. Здесь наиболее резкие отклонения в ходе конъюгации хромосом материнских клеток проявлялись на стадии диакинеза. Начальный этап анафазы характеризовался неправильным расхождением хромосом по всему веретену: иногда единичные хромосомы попадали в плазму за пределы веретена и в дальнейшем теряли форму; редко встречались клетки, у которых за пределами веретена оказывались 2 хромосомы. Анафаза первого митоза редукционного деления материнских клеток пыльцы характеризовалась задержкой хромосом экваториальной плоскости и их неравномерным распределением между полюсами. Во втором делении типы аномалии в анафазах и телофазах очень сходны с таковыми в первом митозе мейотического деления, однако их количество было несколько меньшим. Все эти отклонения автор считает следствием генетической отдаленности родительских форм. Вследствие указанных явлений большинство пыльцевых зерен у гибрида развивалось аномально, они имели крайне неравномерные размеры, форму — большинство из них были дисковидными, мелкими, морщинистыми. Это явление, по мнению автора, связано со случайным распределением хромосом яблони и айвы в мейозе, в результате которого значительное количество микроспор не получает гаплоидного набора хромосом.

Цель нашей работы заключалась в исследовании развития первичных археспориальных клеток, формирования различных слоев пыльника, образования вторичных археспориальных клеток, делении их путем мейоза, формирования микроспор, а также взаимодействий, имеющих место на различных этапах развития спорогенного и тапетального слоев.

Исследования проводились в 1961—70 гг. в условиях нижнего пояса предгорной зоны АрмССР над местными сортами айвы Еревани 12 и Арарати 1. Цветочные почки, бутоны и цветки на различных этапах развития были зафиксированы на Паракарской базе НИИ ВВИП АрмССР. Цитозембриологическая часть работы проведена на кафедре генетики и цитологии биологического факультета Ереванского государственного университета. Фиксация проводилась в растворе Навашина и Карнуа. Обработка материала — по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивались железным гематоксилином и реактивом Фельген-Шиффа с подкраской плазменных элементов лихтрюном. Срезы готовились толщиной 12—18  $\mu$ .

Уже в конце марта и в первой декаде апреля происходит постепенное увеличение основных частей репродуктивных органов в цветочных почках изучаемых сортов айвы. Одновременно наблюдается дифференциация различных слоев пыльников и происходит деление вторичных археспориальных клеток. Этот процесс особенно хорошо выявился 27/III—63 г. у Арарати 1, где отмечались самые ранние этапы развития археспориальных клеток. Процесс здесь протекал довольно быстро и уже 8/IV—63 г. в фиксированных пыльниках отмечались различные стадии мейоза. В процессе исследования в пыльниках этого сорта наряду с

нормальными стадиями мейоза, выявились также некоторые нарушения: отстающие хромосомы, неравномерное расхождение хромосом к полюсам и т. д.

У Еревани 12 даже в первой декаде апреля были пыльники, у которых только формировались клетки разных слоев и пыльники с процессом спорогенеза. В отличие от других сортов в пыльниках Арарати 1 имело место активное развитие тапетальных клеток, а спорогенная ткань вместо перехода к мейозу постепенно дегенерировала. Таким образом, в пыльниках процесс постепенного разрушения спорогенной ткани шел одновременно с активизацией тапетальных клеток, чрезмерное развитие которых как будто мешало нормальному процессу мейоза материнских клеток микроспор.

В 1964 г. у тех же исследуемых сортов сравнительно медленнее протекали указанные выше процессы, вследствие чего даже в третьей декаде апреля наблюдалось лишь развитие разных слоев пыльников. Такая разница свидетельствует о том, что климатические условия года оказывают определенное влияние на темп развития цветочных почек и репродуктивных органов.

При исследовании пыльников сортов Арарати 1 и Еревани 12 отмечалась асинхронность в развитии клеток тапетального слоя. В пределах пыльников одного цветка были многочисленные пыльники, где тапетальные клетки из одноядерных (рис. 1) превращались в двухъядерные и многоядерные; в дальнейшем к моменту образования тетрад они, по-

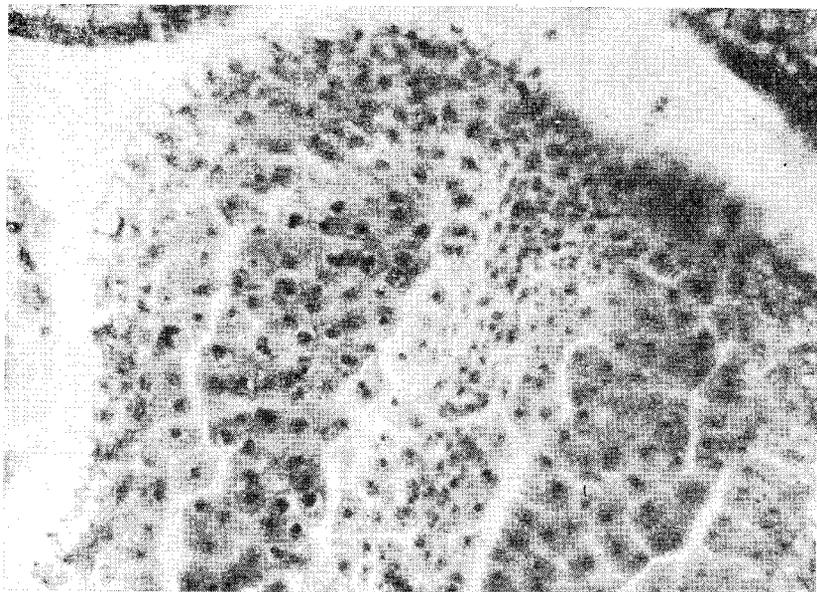


Рис. 1. Гнезда пыльников Арарати 1 (фикс. 28/III 63 г.). Клетки тапетального слоя одноядерные. Спорогенные клетки перешли на стадию деления (ок.  $7 \times$  об. 40).

степенно вакуолизируясь (рис. 2), разрушались (рис. 3). Этот процесс тесно связан с развитием клеток вторичного археспориального слоя, как бы содействующим его нормальному развитию. Особого развития тапетальные клетки достигали в момент нахождения спорогенных

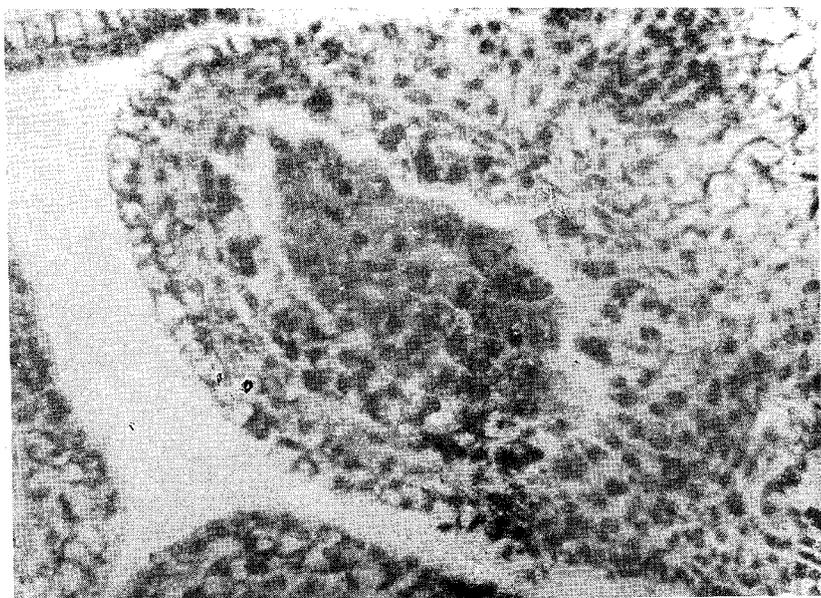


Рис. 2. Гнездо пыльника Еревани 12 (фикс. 14/IV 64 г.). Отмечается активная вакуолизация клеток тапетального слоя. Спорогенные клетки перешли на стадию деления (ок.  $7 \times$  об. 40).

клеток на стадии диад и тетрад (рис. 3, 4). При выходе микроспор из общей материнской оболочки клетки тапетума находились на стадии постепенного разрушения, полное завершение которого наблюдалось при двухклеточной стадии развития мужских гаметофитов (рис. 5).

В отличие от тапетального, средний слой пыльников айвы был хорошо развит, имел крупные паренхиматические клетки и долгое время не претерпевал почти никаких изменений, сохраняясь даже после образования нормально развитых пыльцевых зерен. Однако в большинстве случаев на последних стадиях развития пыльцевых зерен эти клетки также претерпевали ряд изменений и в основном разрушались.

В эпидермисе клеток пыльников айвы отмечалось наличие многочисленных пластид, которые с развитием пыльника превращались из хлоропластов в хромопласты.

Особенно примечательно для этой культуры, что процесс развития—от начала пробуждения почек до цветения—длился довольно долго: начиная с первых чисел марта до начала мая (5/IV—8/V).

В наших исследованиях множество фактов указывало на то, что тапетальный слой при своем развитии претерпевал самые разнообразные

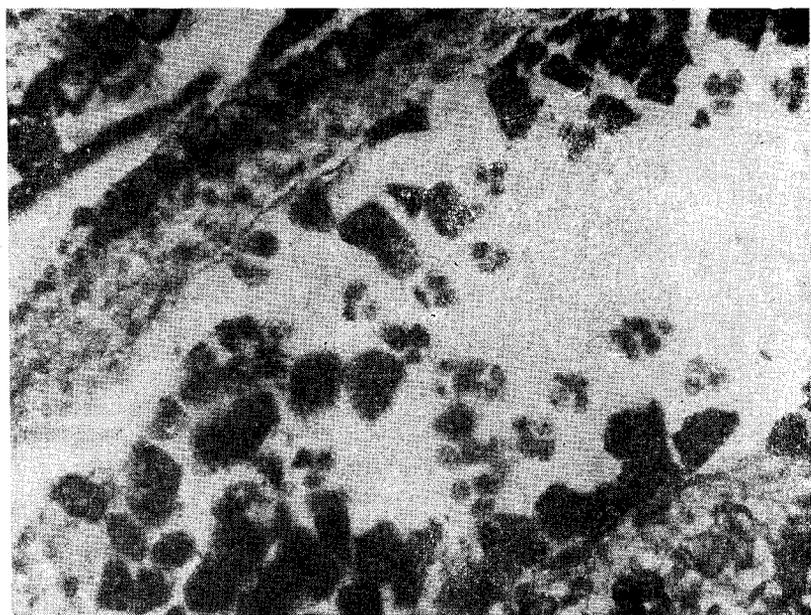


Рис. 3. Гнездо пыльника Арарати 1, где микроспоры только вышли из общей материнской оболочки микроспор, и часть разрушенных клеток тапета (ок.  $7 \times$  об. 40).

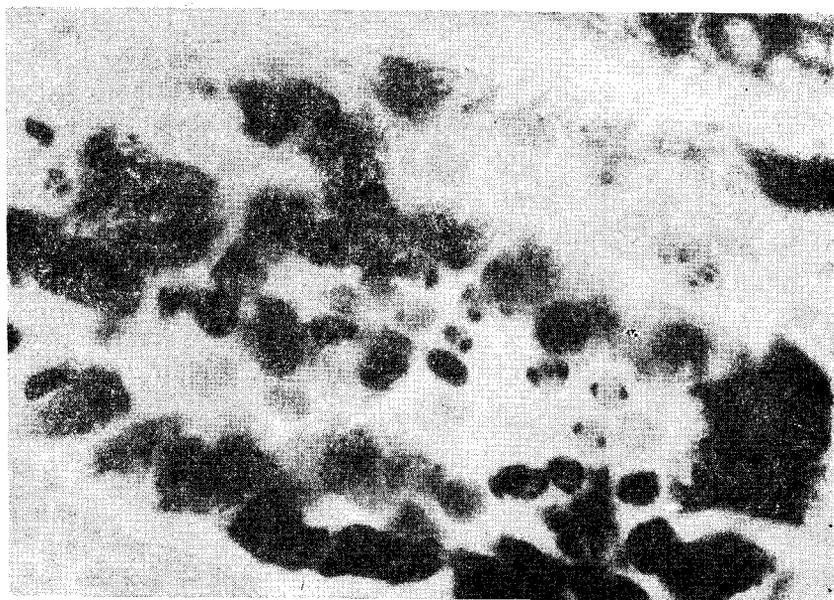


Рис. 4. Гнездо пыльника Арарати 1 (фикс. 6/V 64 г.). Видны диады и разрушенный слой тапетальных клеток (ок.  $10 \times$  об. 40).

изменения: почти у всех сортов во время последней фазы мейоза клетки тапетума имели крупные вакуоли и подвергались постепенной дегенерации. Когда же образовывались пыльцевые зерна, тапетальные клетки уже находились на стадии полного разрушения и часть этой разрушенной массы переходила в пространство между пыльцевыми зернами. Отмечена не только активность развития тапетальных клеток, но и активность их разрушения, которая в свою очередь как бы содействует развитию спорогенных клеток. Таким образом, на наш взгляд, существует тесная связь и обусловленность между этими двумя слоями.

Например, у сорта Арарати 1 при фиксации пыльников 6/IV—63 г., когда происходило обособление клеток тапетума, в клетках вторичного археспориального слоя наблюдались стадии мейоза. Когда ядра тапетальных клеток активно размножались, образуя дополнительные ядра, в центральной части пыльцевого гнезда уже отмечались более поздние стадии мейоза, когда же клетки тапетума становились крупными и многоядерными, в центральной части пыльника появлялись и тетрады. На начальных стадиях разрушения тапетальных клеток часто микроспоры еще не были обособлены и находились в общей оболочке материнских клеток микроспор. В пыльниках при формировании пыльцевых зерен, а впоследствии—двухклеточных мужских гаметофитов тапетальных клеток почти не было, наблюдалась их дегенерация и остатки в гнездах. Таким образом, эти два слоя пыльника как бы составляли различные соответствующие части, выполняющие единый важнейший процесс—образование пыльцевых зерен. В результате всех этих процессов в пыльниках одни клетки переходят в новую стадию развития—из диплоидных превращаются в гаплоидные—а другие—как бы создают необходимые условия для нормального развития первых. Благодаря такому взаимодействию образуются качественно и функционально новые, не отмеченные ранее в других тканях различных органов растений, клетки. Однако, как и у других представителей семейства Rosaceae, у айвы также наблюдалось аномальное развитие. Оказалось, что на каком-то этапе развития, вследствие различных внешних и внутренних причин, в какой-то момент эта взаимосвязь нарушалась, что приводило к увеличению количества стерильных пыльцевых зерен. По данному вопросу в литературе встречаются различные мнения. Руденко [7, 8] полагает, что, хотя и Чувашина, и Горшкова [11] у яблоне-грушевых гибридов появление нежизнеспособной пыльцы связывают с отсутствием взаимодействия между клетками тапетума и развивающимися пыльцевыми зернами, однако здесь причина стерильности пыльцы в основном обусловлена генетической разнородностью хромосом родителей, в результате которой происходит неправильное распределение генетического материала между образовавшимися клетками. Сохранение же тапетума—лишь следствие нарушений жизнедеятельности материнских клеток микроспор.

В условиях Араратской равнины АрмССР у подопытных сортов уже в марте возможно было наблюдать деление спорогенных клеток пыльников различных сортов айвы путем мейоза. При этом, помимо нормаль-

но развивающихся спорогенных клеток, отмечались также клетки, имеющие ряд нарушений стадий мейоза. Данное явление было обнаружено у сорта Еревани 12 в III декаде апреля. Интересное явление наблюдалось и у сорта Арарати 1 в начальных числах мая, когда под воздействием каких-то причин в спорогенной ткани были отмечены нарушения, вследствие которых (хотя в процессе мейоза особых видимых изменений не произошло) в гнездах уже образовывались мелкие, сморщенные и стерильные микроспоры.

Отмечалась также асинхронность в развитии микроспор не только в пределах одного цветка айвы, но и в различных пыльниках одной тычинки. Данное явление особенно хорошо выявилось у сорта Арарати 1 при фиксации пыльников 17/III—63 г.

Образовавшиеся микроспоры некоторое время оставались в общей оболочке материнских клеток. Затем у них постепенно развива-

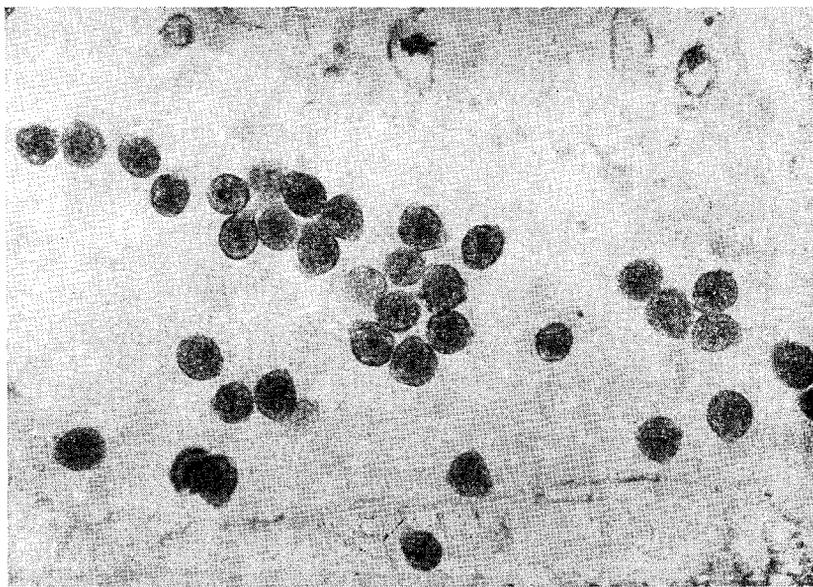


Рис. 5. Гнездо пыльника Еревани 12 (фикс. 7/V 64 г.). Видны двухъядерные мужские гаметофиты и часть клеток среднего слоя (ок.  $7 \times$  об. 90).

лись собственные оболочки, происходило растворение общей оболочки и превращение их в самостоятельные, качественно новые клетки в гнезде пыльника (рис. 5). Одновременное разрушение и растворение клеток тапетального слоя создавало, с одной стороны, благоприятные условия для образования питательных веществ, а с другой—свободное пространство в гнезде.

Исследования показали, что не все микроспоры одной тетрады были полноценными. Среди них встречаются и мелкие, неполноценные даже в пределах одного и того же гнезда. Наряду с хорошо развитыми тетра-

дами, формируются и сморщенные, деформированные тетрады, которые на этой же стадии часто разрушаются или же образуют нежизнеспособные пыльцевые зерна. По-видимому, это явление также связано с нарушениями стадий мейоза и особенно часто оно встречается у Арарати 1 при неблагоприятных климатических условиях.

Слой эндотециума у пыльников айвы на различных стадиях развития других слоев развивался неодинаково. Особенно хорошего развития он достиг в период зрелости пыльцевых зерен. Одновременно разрушалась и общая стенка между двумя пыльцевыми гнездами. Слой эндотециума почему-то в одном случае многоклеточный, хорошо развитый, в другом — однослойный и сравнительно слабо развитый. В клетках, где происходит дегенерация спорогенной ткани или образуются стерильные пыльцевые зерна, клетки эндотециума были несколько плохо развиты.

Наши исследования показали, что кроме нормального бывает и ряд нарушений в развитии слоев пыльника айвы, которые приводят к частичной или полной мужской стерильности в пределах цветка:

1. Тапетальные клетки не разрушаются даже во время образования двухклеточных пыльцевых зерен. Этот слой, активно развиваясь, угнетающе действует на спорогенные клетки и занимает большое пространство в пыльниках.

2. Спорогенная ткань долгое время не подвергается мейотическому делению и клетки постепенно разрушаются. Наблюдается также нарушение различных фаз мейоза, вследствие чего появляются отстающие хромосомы. Диады и тетрады на определенной стадии прекращают свое развитие и подвергаются разрушению.

3. В пыльниках образуется большое количество стерильных пыльцевых зерен, что свидетельствует о том, что на определенной стадии развития имели место нарушения внутренних физиологических процессов, которые и являются причиной образования стерильных мужских гаметофитов.

Кафедра генетики и цитологии

Ереванского государственного университета

Поступило 13.VII 1970 г

Գ. Պ. ՉՈՒԽՅԱՆ, Գ. Ե. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ, Զ. Ի. ՀԱՇՈՒՅԱՆ

ՍԵՐԿԵՎԵՆՈՒ (CYDONIA OBLONGA MILL.) ՏԱՐՔԵՐ ՍՈՐՏԵՐԻ  
ՓՈՇԵՊԱՐԿԵՐԻ ՍՊՈՐՈԳԵՆ ԵՎ ՏԱՊԵՏԱԼ ՇԵՐՏԵՐԻ ՓԻՆԱԶԳԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո ս մ

Աշխատանքի նպատակն էր ուսումնասիրել փոշեպարկերի տարբեր շերտերի զարգացումը ու փոխադարձ ներգործությունը միկրոսպորոգենների վրա: Փորձնական նյութը վերցված է Հայկ. ՍՍՀ Խաղողագործության, գինեգործության և պտղաբուծության գիտահետազոտական ինստիտուտի Փարաբարի բա-

դայից: Բջջա-սաղմնաբանական աշխատանքները կատարվել են Երևանի պետական համալսարանի գենետիկայի և բջջաբանության ամբիոնում: Բազմաթիվ տարիների հետազոտությունները ցույց են տվել, որ փոշեպարկերի միջին շերտը ունի խոշոր, պարենքիմատիկ, երկար ժամանակ իր ամբողջականությունը չկորցնող բջջիջներ: Էնդոտեցիումի շերտը իր վերջնական զարգացման է հասնում փոշեհատիկների լրիվ հասունացման շրջանում: Փոշեպարկերի բոլոր շերտերի մոտ տապետալ շերտը ամենափոփոխականն է և իր զարգացման ընթացքում սերտորեն կապված լինելով սպորոգեն շերտի հետ ենթարկվում է մի շարք փոփոխությունների: Միակորիզ բջջիջները վեր են ածվում բազմակորիզ բջջիջների, աստիճանաբար խոշորանում, լցվում մանր վակուոլներով, որոնք միաձուլվելով վեր են ածվում 1—2 խոշոր վակուոլի:

Բացի փոշեպարկերի շերտերի նորմալ զարգացումից նկատվել են նաև մի շարք խախտումներ, որոնք բերում են մասնակի կամ լրիվ արական ստերիլության:

Որոշ դեպքերում տապետալ բջջիջները շեն ենթարկվում քայքայման նույնիսկ այն ժամանակ, երբ ձևավորվում են 2 բջջանի փոշեհատիկներ: Դրանք ակտիվ ձևով զարգանալով ճնշող ազդեցություն են թողնում սպորոգեն բջջիջների վրա և մեծ տարածություն են գրավում փոշեպարկերի մեջ: Սպորոգեն հյուսվածքի բջջիջները երկար ժամանակ չենթարկվելով մեյոտիկ բաժանման աստիճանաբար քայքայվում են: Տեղի է ունենում մեյոզի տարբեր փուլերի խախտումներ, հայտնվում են հետ մնացող քրոմոսոմներ: Անգամ ձևավորված դիադները և տետրադները ենթարկվում են քայքայման: Ձևավորվում են մեծ քանակությամբ ստերիլ փոշեհատիկներ, որը վկայում է այն մասին, որ զարգացման ինչ որ փուլում տեղի է ունեցել ֆիզիոլոգիական մի շարք պրոցեսների խախտումներ:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Габриелян-Бекетовская Э. А. Айва АрмССР, г. Ереван, 1957.
2. Габриелян-Бекетовская Э. А. Известия АН АрмССР, т. III, 6, 1950.
3. Ершов Л. А. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 5, 1964.
4. Масюкова О. В. Сб. работ респуб. плодово-виноградной опытной станции, ГИЗ Молдавии, Кишинев, вып. II, 1950.
5. Масюкова О. В. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 2, 1957.
6. Масюкова О. В. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 4, 1957.
7. Руденко И. С. Известия АН МолдССР, 10, 1964.
8. Руденко И. С. Садоводство, виноградарство и виноделие МолдССР, 8, 1964.
9. Руденко И. С. Садоводство, 2, 1966.
10. Руденко И. С. Цитология и генетика, 4, 1968.
11. Чувашина И. П., Горшкова Г. А. Труды ЦГЛ им. И. В. Мичурина, т. 8, 1962.