

УДК 581.331.2

Л. Х. АБРАМЯН, Е. Г. СИМОНЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН

### УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У ФУНКЦИОНАЛЬНО МУЖСКОГО ТИПА ЦВЕТКА ДИКОГО ВИНОГРАДА

Приведены данные о формировании и дифференциации спородермы пыльцевых зерен у функционально мужского типа цветка дикого винограда. Исследована ультраструктура спородермы и цитоплазмы пыльцевых зерен и прослежена их взаимосвязь.

Исследователи ультраструктуры пыльцевых зерен [1—6] выявили тонкую организацию строения оболочки и цитоплазмы у различных представителей покрытосеменных растений. Так, например, в [7, 8] установлено, что экзина у представителей цветковых растений состоит из нескольких слоев—наружного, несущего скульптурные утолщения; слоя, не имеющего скульптурных утолщений и внутреннего—мезины, примыкающей к интине.

Формирование оболочек пыльцевых зерен описано рядом авторов у видов кукурузы, яблони, айвы и некоторых других представителей семейства Rosaceae [9—14].

Указанные работы позволяют заключить, что в начале формирования спородермы пыльцевых зерен у различных представителей цветковых растений наблюдается морфологически сходная картина. Структуры, характерные для спородермы вида, возникают лишь после окончательного созревания пыльцевых зерен.

**Материал и методика.** Материалом для исследования служили пыльцевые зерна функционально мужских цветков дикого винограда (*Vitis silvestris*), которые фиксировались в 6%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (РН-7,2) с постфиксационной обработкой их 2%-ом растворе  $OsO_4$ . Фиксация проводилась по методу А. А. Чеботаря [9] с незначительной молификацией. После обезвоживания в батарее спиртов восходящей концентрации (30—100%) материал помещали в смесь метакрилатов (метил-бутил-метакрилат).

Полимеризация проводилась в термостате при температуре 52°C. Ультратонкие срезы толщиной 250—350 Å (2,5—3,5 нм) были получены на ультрамикротоме марки LKB и УМТП-3. Срезы перед просмотром дополнительно контрастировались по Рейнольдсу [15] и изучались на просвечивающем электронном микроскопе марки JEM-T7 при увеличении их в 30—50 тысяч раз.

**Результаты и обсуждение.** В настоящее время к числу недостаточно изученных вопросов эмбриологии винограда, исследованных на электронно-микроскопическом уровне, относится и пыльца. Наши исследования посвящены вопросу формирования и дифференциации спородер-

мы и образованию проростковой поры, так как изучение ультраструктуры спородермы только зрелых пыльцевых зерен может привести к некоторым ошибкам. Подобное изучение развития спородермы имеет важное значение не только для систематиков и палинологов, но и для цитологов и, в частности, для цитозембриологов.

Наши исследования проводились на функционально-мужских цветках дикого винограда, собранного на территории Мердзаванского участка ИВВиП МСХ Арм. ССР.

Изучения ультраструктуры спородермы винограда методом ультратонких срезов показали, что на ранних стадиях развития она представлена не всеми слоями. На стадии тетрад микроспор оболочка утолщается, преобразуясь в экзину. Затем в ней появляются три поры, лежащие на дне трех борозд, тянущихся вдоль пыльцевого зерна. В ходе развития происходит дифференциация экзины на эктэкзину и эндэкзину, а эктэкзины—в свою очередь на покровный, столбиковый и подстилающий слои. Толщина эктэкзины со всеми слоями в среднем достигает 5500 Å (рис. 1).

На ранних стадиях развития покровный слой эктэкзины более гладкий, затем ее шероховатость увеличивается. Такая структура покровного слоя обусловлена различными образованиями в виде углублений и утолщений. Эти углубления в виде канальцев на более поздних стадиях развития часто доходят до подстилающего слоя. Поверхность пыльцевых зерен при этом становится более изрезанной, пористой, шероховатой, чем и обусловлена их архитектура и апертюра. Толщина покровного слоя эктэкзины достигает 700—800 Å. Столбики в эктэкзине короткие. Между столбиками видна трифина, которая на более поздних стадиях развития частично лизируется. И потому часто на ультратонких срезах между столбиками видна электронносветлая полость. Часть трифины сохраняется между столбиками и на поверхности пыльцевых зерен в виде электронноплотных глобул, придавая, возможно, необходимую липкость пыльце энтомофильных видов. Толщина и электроннооптическая плотность подстилающего и покровного слоев у дикого винограда сходна. Под эктэкзиной образуется эндэкзина. Толщина эктэкзины в среднем у зрелых пыльцевых зерен достигает 1100 Å. Этот слой более гомогенный и электроннооптически плотный. На построение эндэкзины расходуются вещества, идущие из цитоплазмы к оболочке. На этой стадии развития отличается своей активностью и цитоплазма пыльцевых зерен. В ней наблюдается большое количество пластид, митохондрий, крахмальных зерен, липидных глобул, элементов аппарата Гольджи и эндоплазматической сети, рибосом и мелких вакуолей (рис. 1).



Рис. 1. Фрагмент спородермы пыльцевого зерна дикого винограда. Видны покровный (покр.), столбиковый (ст.) и подстилающий (под.) слои эктэкзины. В цитоплазме пыльцевого зерна—пузыри аппарата Гольджи (АГ), тяжи эндоплазматической сети (ЭС), крахмальные зерна (КЗ), липидные глобулы (ЛГ), рибосомы (Р), вакуоли (В) (X 35000).

Самый нижний слой спородермы—интина формируется несколько позже экт- и эндэкзины. Этот слой спородермы у изученных цветков винограда дифференцируется в более поздние сроки созревания пыль-

цевых зерен. На ранней стадии закладки интина представляет собой более тонкую, нежную, мелкозернистую структуру. На более поздних стадиях развития интина видна в виде электронносветлого слоя. В ней



Рис. 2. Фрагмент пыльцевого зерна дикого винограда. Видны экзина (экз), эндэкзина (энд), интина (И) (X 40000).

наблюдается большое количество неидентифицированных электронноплотных глобул. Причем такие структуры наблюдаются и в периферической части цитоплазмы пыльцевых зерен (рис. 2). Возможно, это пектиновые вещества, которыми богата цитоплазма пыльцевых зерен винограда. Толщина интины в среднем достигает 4500 Å. У пор толщина интины резко увеличивается, до 9500 Å. На стадии дифференциации и развития интины наблюдается активация цитоплазмы пыльцевых зерен. Отмечается скопление пластид, увеличивается число рибосом, элементов аппарата Гольджи и эндоплазматической сети. Увеличивается и число вакуолей. Как подтверждает Габараева [16], пластиды участвуют в различного рода мембранных контактах с спородермой, расходя, очевидно, запасные полисахариды для построения интины. При этом наблюдается активная связь и взаимодействие структур ин-

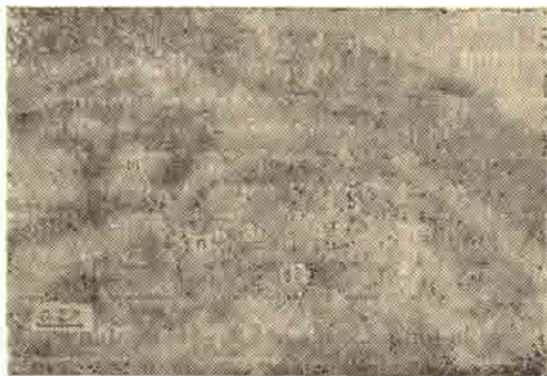


Рис. 3. Фрагмент пыльцевого зерна дикого винограда. Видны спородерма, цитоплазматическая мембрана (ЦМ), митохондрии (М), пластиды (П), крахмальные зерна (КЗ), рибосомы (Р), вакуоля (В) (X 40000).

тины с цитоплазмой. От наиболее сильно развитой части интины в основном у поры в сторону цитоплазмы идут амебоидные образования (рис. 3). Все это доказывает, что как бы сложно ни была устроена спородерма, она является продуктом деятельности всей клетки, т. е. цитоплазмы пыльцевого зерна.

Перед образованием пыльцевой трубки в цитоплазме пыльцевого зерна наблюдаются изменения—укрупняются вакуоли. При этом интина находится в наиболее активном состоянии. В цитоплазме пыльцевого зерна отмечается резкое увеличение мембранных структур, которые, очевидно, осуществляя активную связь интины с цитоплазмой, в то же время участвуют и в процессе образования пыльцевой трубки. Следовательно, в прорастании пыльцевого зерна играет важную роль: она способствует образованию пыльцевой трубки и благодаря эластичности ее росту (рис. 4).

Таким образом, из наших наблюдений можно заключить, что дифференциация слоев спородермы и образование пыльцевой трубки и дикого винограда во многом схожи с указанными явлениями у других представителей цветковых растений. Образование пор идет параллельно формированию экзины. Последним из слоев спородермы дифференцируется интина.

Электронно-микроскопическое исследование ультраструктуры спородермы пыльцевого зерна дикого винограда повышает ее диагностическое значение и уточняет ее место в систематике высших растений. Исследования, проведенные с помощью просвечивающего электронного микроскопа, смогут дать дополнительную информацию об ультраструктуре спородермы и цитоплазмы пыльцевых зерен различных типов цветков у винограда дикого.

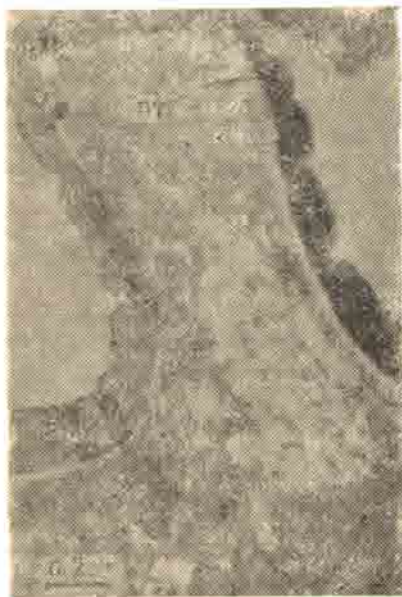


Рис. 4. Фрагмент проросшего пыльцевого зерна дикого винограда. Видна пыльцевая трубка (ПТ) (X 35000).

*Проблемная лаборатория цитогенетики,  
кафедра генетики и цитологии*

*Поступила 16.06.1987*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Lepouse J., Romani M. Etude de ultrastructure des enveloppes pollen gueschez oenotherabiennis.—Pollen et spores, 1967, v. 1. 9, № 3, p. 405—413.
2. Skvarla J., Larson D. Fine structural Zea mays Pollen, cell membranes and exine ontogeny.—Amer. J. Bot., 1966, v. 53 (10), p. 114.
3. Heslop-Harrison Y. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in Silene pendula.—Grana Pollinol, 1963, v. 4, № 1, p. 7—24.
4. Echlin P., Godwin H. The ultrastructure and ontogeny of pollen in Helleborus foetidus.—Cell. Sci., 1968, v. 3, № 2, p. 175—186.
5. Абрамян Л. Х. Изучение ультраструктуры спородермы различных видов рода *Cerasus* Juss.—Тез. докл. конференции женщин Армении, 1977, с. 73.

6. Абрамян Л. Х. Ультраструктура спородермы пыльцевых зерен *Cerasus avium* Moench.—Тез. докл. юбил. съезда ОГиС Арм. ССР, 1982, с. 4.
7. Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. М.: ИЛ, 1956, с. 73, 78.
8. Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, т. 28, с. 28.
9. Чеботарь А. А. Эмбриология покрытосеменных. Кишинев: 1972, с. 126, 144.
10. Гревцова Н. А., Мейер Н. Р. К морфологии пыльцы яблоки и груши.—Вестник МГУ, 1972, № 3, с. 116—117.
11. Мейер Н. Р., Ярошевская Л. С. Результаты электронно-микроскопических исследований развития оболочек, пыльцевых зерен покрытосеменных растений.—Сб.: Методические вопр. палинологии. М.: Наука, 1973, с. 60.
12. Абрамян Л. Х. Ультраструктурная организация репродуктивных органов и клеток *Cydonia oblonga* Mill., *Cerasus vulgaris* Mill.—Автореферат канд. дисс. Кишинев: 1979, с. 80—83.
13. Чолахян Д. П., Саркисян С. А., Абрамян Л. Х. Изучение ультраструктуры фертильных пыльцевых зерен у *Cydonia oblonga* Mill.—Биолог. ж. Армении, 1975, т. 28, № 11, с. 55—60.
14. Агабабян В. И. Ультратонкое строение спородермы некоторых примитивных покрытосеменных.—Сб.: Морфология пыльцы и спор растений. Л., 1973, с. 53—64.
15. Уикли. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975, с. 128.
16. Габараева Н. И. Ультраструктурное исследование развития нитины *Mic helia Fuscata* (Magnoliaceae) с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапета.—Ботан. ж., М., 1986, т. 71, с. 416—426.

## Ա մ փ ո փ ու մ

Վայրի խաղողի (*vitis silvestris*) սպորոդերմի դիֆերենցումը և փոշեխողովակների առաջացումը ընդհանուր գծերով նույնն է, ինչ որ ծաղկավոր բույսերի մյուս ներկայացուցիչներինը: Մլման անցքերի առաջացումը ընթանում է էկզինի ձևավորմանը զուգահեռ:

Սպորոդերմի շերտերից վերջինը դիֆերենցվում է ինտինը:

Վայրի խաղողի սպորոդերմի էլեկտրոնային մանրադիտակով կատարված ուլտրաստրուկտուրային ուսումնասիրությունը ճշտվե է նրա տեղը բարձրակարգ բույսերի կարգաբանության մեջ: Միաժամանակ այդ կարգի ուսումնասիրությունները տալիս են լրացուցիչ տեղեկություններ խաղողի տարրեր տեսակի ծաղիկների փոշեհատիկների սպորոդերմի և ցիտոպլազմայի մասին:

## SUMMARY

The formation of pollens grains sporoderm of the functionally male type flower of the wild vine has been studied. The ultrastructure of the pollens grains has been investigated and their relationship traced.