

УДК 634.11/13:631.527.5

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У ВИДОВ *CERASUS*, *MICROCERASUS* И *AMYGDALUS* (*ROSACEAE*)

© Л.Ф. Яндовка

Ключевые слова: пыльник; критические периоды в развитии пыльника; микроспорогенез; фертильность пыльцы; *Cerasus vulgaris*; *Cerasus fruticosa*; *Cerasus avium*; *Microcerasus tomentosa*; *Amygdalus nana*.

Изучены премейотический, мейотический и постмейотический периоды в развитии пыльника у видов *Cerasus vulgaris*, *Cerasus fruticosa*, *Cerasus avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana*. Проведен анализ микроспорогенеза у видов, который протекает в ряде случаев с нарушениями. Оценена фертильность пыльцевых зерен исследуемых растений, для которых характерен высокий процент морфологически сформированных пыльцевых зерен и достаточно высокая их жизнеспособность.

В семействе *Rosaceae* выделяют несколько подсемейств, различающихся между собой такими признаками, как строение андроеца, гинецея, плода и семени, основное число хромосом [1]. К настоящему времени опубликовано значительное число работ по морфологии и эмбриологии как сем. *Rosaceae*, так и его отдельных подсемейств и более мелких таксонов. Одним из таких подсемейств, куда относятся роды *Cerasus* и *Amygdalus*, является *Prunoideae* [2, 3], или *Amygdaloidae* [2].

Формирование генеративных органов растений характеризуется наличием критических периодов. Термин «критические периоды» впервые был введен П.И. Броуновым в 1897 г. [4]. Чтобы охарактеризовать особенности генезиса пыльника, было предложено выделить в его развитии три периода: премейотический, мейотический и постмейотический [5]. Для подробной характеристики родов и их видов могут быть использованы не только анатомо-морфологические признаки, но и характеристика критических периодов в развитии пыльника, цитологический анализ процессов микроспорогенеза и фертильности пыльцевых зерен. Имеющиеся фрагментарные литературные данные, преимущественно прикладного характера, посвящены разным аспектам формирования тетрад микроспор и развития пыльцевого зерна. Изучены особенности прохождения микроспорогенеза и нарушения в ходе его прохождения в связи с низкой фертильностью пыльцевых зерен у ряда сортов и гибридов вишни [6–11]. Изучение фертильности пыльцы представляет особый интерес в исследованиях раннего онтогенеза растений. По качеству пыльцевых зерен как одному из признаков можно производить отбор наиболее урожайных форм растений. Фертильность пыльцы ряда плодовых растений описана в работах А.А. Волошиной [12], Е.Н. Харитоновой [13], В.С. Симагина [14], М. Cresti et al. [15], Н.П. Березенко [16], Е.Н. Жидковой [17], Л.И. Дутовой с соавт. [18], С.Н. Монаенковой [19] и др.

Изучение этапов развития пыльцы у многолетних косточковых растений с позиций использования этих характеристик в качестве дополнительных системати-

ческих признаков еще не получило в литературе достаточного развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Указанные выше причины послужили отправной точкой для исследования критических периодов в развитии пыльцевого зерна у представителей нескольких видов, относящихся, согласно Н.Н. Цвелеву [20], к трем *Cerasus* Mill. (*Cerasus fruticosa* – вишня степная, *C. vulgaris* – вишня обыкновенная и *C. avium* – черешня), *Microcerasus* M. Roem. (*M. tomentosa* – вишня войлочная) и *Amygdalus* L. (*Amygdalus nana* – миндаль низкий).

Микроспорогенез изучали на давленных препаратах с фиксацией в сокращенной смеси Карнуа, окрашенных ацетогематоксилином [21].

Фертильность пыльцы оценивали с помощью двух методов:

1. Ацетокарминовый метод, базирующийся на способности пыльцевых зерен по-разному адсорбировать химические вещества (ацетокармин), следовательно, и по-разному окрашиваться.

2. Метод *in vitro* – проращивание пыльцы на искусственных питательных средах. Для определения жизнеспособности пыльца проращивалась в среде, состоящей из агар-агара, сахарозы и борной кислоты [22].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Совокупность тычинок цветка составляет андроец. Тычинка у растений видов *Cerasus vulgaris*, *Cerasus fruticosa*, *Cerasus avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* состоит из проксимальной стерильной части – тычиночной нити и дистальной фертильной части – пыльника. В микроспорангиях пыльников проходят стадии микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна.

В развитии пыльника выделяют 3 периода: премейотический, мейотический (микроспорогенез) и постмейотический [23].

Премейотический период характеризуется митотической активностью, в результате которой формируются стенка пыльника и спорогенная ткань, т. е. образуется микроспорангий. На ранних стадиях развития примордий пыльника представлен меристемой, окруженной эпидермисом. В дальнейшем выделяются четыре обособленных бугорка, в каждом одна субэпидермальная клетка становится археспориальной. В результате периклинальных делений археспориальных клеток образуются два слоя: парietальный (наружу) и спорогенный (внутри). Клетки парietального слоя также делятся периклинально, при этом наружный слой дифференцируется в эндотеций, а клетки внутреннего слоя снова делятся с образованием среднего слоя и тапетума. Формирование стенки микроспорангия происходит по центростремительному типу [24]. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума.

У изученных растений пыльник тетраспорангиатный, т. е. содержит четыре микроспорангия, попарно объединенных в теки с помощью стерильной ткани – связника. Микроспорангии одного пыльника в норме имеют равную величину. Форма микроспорангия округлая (см. рис. 1а). Наряду с нормально сформированными пыльниками имеются пыльники, развитие которых проходит с нарушениями. Довольно часто встречаются ди- и триспорангиатные пыльники (см. рис. 1в). Пыльники, в которых количество микроспорангиев увеличено до 6–7 (см. рис. 1б), встречаются редко.

В **мейотический** период происходит дальнейшая дифференциация слоев стенки микроспорангиев. В результате развития спорогенной ткани в пыльнике формируются материнские клетки пыльцы – микроспороциты. Они начинают делиться мейозом (процесс микроспорогенеза). Во время мейоза усиленно разрастается пыльник. Клетки тапетума также разрастаются. Микроспороциты и микроспоры оказываются между ними. Тапетальные клетки наблюдали на всех стадиях мейоза материнских клеток микроспор – вплоть до образования тетрад и микроспор. В результате микроспорогенеза по симультанному типу формируются тетрады микроспор. Тип образования тетрад – тетраэдральный.

Микроспорогенез у вишни степной, вишни обыкновенной, черешни, вишни войлочной и миндаля низкого протекает в целом сходно. Процесс формирования микроспор путем мейотического деления микроспороцитов у изученных видов в условиях Тамбовской области начинается в апреле: у миндаля низкого, вишни войлочной и черешни обычно после 10 апреля, вишни обыкновенной – после 15 апреля, вишни степной – 20 апреля. Начало и продолжительность мейоза в микроспороцитах зависят в основном от температуры окружающей среды. В годы, когда среднесуточные положительные температуры устанавливаются довольно рано, микроспорогенез начинается раньше. Так, в 2008 г. мейотические деления микроспороцитов у изучаемых видов наблюдали на две недели раньше, чем в прежние годы. Продолжительность делений также зависит от значений температуры. При среднесуточной температуре воздуха не ниже +10 °С мейоз в микроспороцитах проходит за 2–3 дня; при невысокой температуре окружающей среды мейотические деления наблюдаются в течение недели.

В ряде случаев имеется асинхронность в делениях микроспороцитов. В одном и том же цветке наблюдаются разные стадии деления – от профазы I до телофазы II. Тетрады микроспор и микроспороциты на заключительных фазах мейоза располагаются по периферии пыльника, тогда как микроспороциты на ранних стадиях развития – в центре гнезда пыльника.

В распределении хроматина во время микроспорогенеза установлены аномалии, обнаруженные во время перемещений хромосом в метафазе и анафазе и при формировании диад и тетрад микроспор. В зависимости от частоты, нарушения были разделены на 2 группы: типичные (наиболее часто встречающиеся) и нетипичные (редко встречающиеся).

Типичные нарушения в разном сочетании были найдены у всех изученных растений (см. рис. 2). В **метафазе I** (M I) у всех видов обнаружены униваленты и биваленты, лежащие вне метафазных пластинок. В **анафазе I** (A I) у всех видов в процессе расхождения хромосом к полюсам выявлены отставшие и забежавшие униваленты, асинхронное и численно неравномерное расхождение хромосом к полюсам. Некоторые отставшие униваленты впоследствии в телофазе I образуют микроядра, которые обычно разрушаются, но иногда проходят дальнейшие стадии мейоза. Отставшие при расхождении отдельные хромосомы или их группы в **телофазе I** (T I) формируют в материнских клетках микроспор различающиеся по размерам микроядра (обычно 1–2) либо подтягиваются к полюсам. Микроядра в цитоплазме микроспороцитов были обнаружены у всех видов. Наиболее частым нарушением в **метафазе II** (M II) у всех видов были дезориентация и аномальное расположение хромосом за пределами метафазных пластинок. У растений вишни степной и черешни в M II отмечена также неравная величина групп хромосом. В **анафазе II** (A II) у всех видов наблюдали задержку хромосом в экваториальной области, отставание и забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления, неравномерное распределение хромосом. На стадии **телофазы II** (T II) обнаружены клетки с разным числом ядер (больше 4 ядер – у всех изученных видов, меньше 4 ядер – у вишни обыкновенной и вишни степной); клетки с микроядрами, образовавшимися в результате ошибок при распределении хромосом между дочерними клетками мейоцитов на предыдущих стадиях мейоза (у всех видов). Нарушения на **стадии образования тетрад**: формирование вместо тетрад пентад и гексад – у черешни, миндаля низкого и вишни войлочной, либо пентад, гексад и гептад – у вишни степной и вишни обыкновенной; наличие 1–3 микроядер в цитоплазме материнской клетки микроспор (у всех видов); наличие 1 или 2 микроядер в одной из микроспор – у черешни. Следует отметить, что большинство микроядер к стадии образования тетрад не выявляются, что, по-видимому, объясняется их лизисом. В связи с нарушениями в ходе редукционного деления происходит неравномерное распределение ядерного материала в конце мейоза. Часто величина и форма микроспор в тетрадах различаются.

Нетипичные нарушения мейоза в ряде случаев являются таксоноспецифичными. Отмечено явление цитомиксиса (перемещение отдельных хромосом или целых ядер из одного микроспороцита в другой или из

одной микроспоры в другую). В результате цитомиксиса образуются полиадные гаметы, а также гаметы с недостаточным или избыточным количеством хромосом или их фрагментов. Явление цитомиксиса было обнаружено у вишни обыкновенной (П I, М II и стадия образования тетрад), черешни (П I, А II и Т II), вишни степной (М I и А I) и миндаля низкого (М I). Из других нетипичных нарушений следует отметить появление на стадии А I выбросов бивалентов за пределы веретена деления у вишни степной, миндаля низкого и вишни обыкновенной; образование мостов между нераззошедшимися к полюсам хромосомами у черешни и вишни обыкновенной. На стадии Т I выявлено наличие 3 и более микроядер разной величины у всех видов.

У миндаля низкого в Т I наблюдали разделение ядра у одного из полюсов на два ядра. На стадии А II хромосомные мосты и неравные по числу группы хромосом обнаружены у черешни, вишни обыкновенной и вишни степной. Большое число микроядер (до 8–9) на стадии Т II отмечено у всех видов. У черешни в Т II достаточно часто вокруг микроядер обособляется участок цитоплазмы и впоследствии формируются микроспоры (как правило, меньшего размера). На стадии образования тетрад может формироваться иное число микроспор: диады, триады (вишня войлочная, вишня обыкновенная, черешня) и октады (вишня степная, миндаль низкий). У вишни обыкновенной и вишни степной наблюдали нерасхождение ядер в микроспоре.

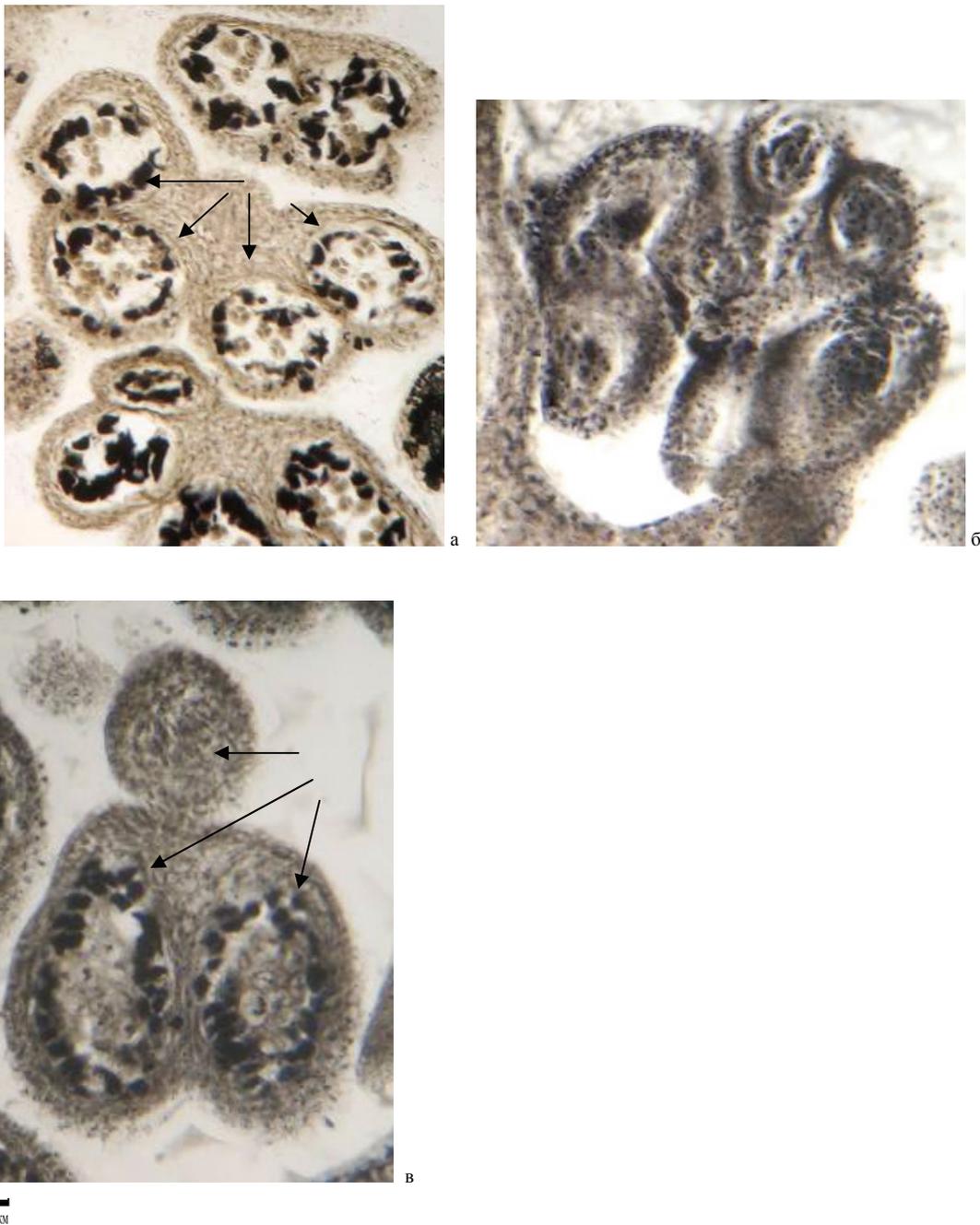


Рис. 1. Нормально и anomalно развитые пыльники растений видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (увеличение $\times 250$). а – тетраспорангиатный пыльник (вишня обыкновенная); б – гексаспорангиатный пыльник; в – триспорангиатный пыльник

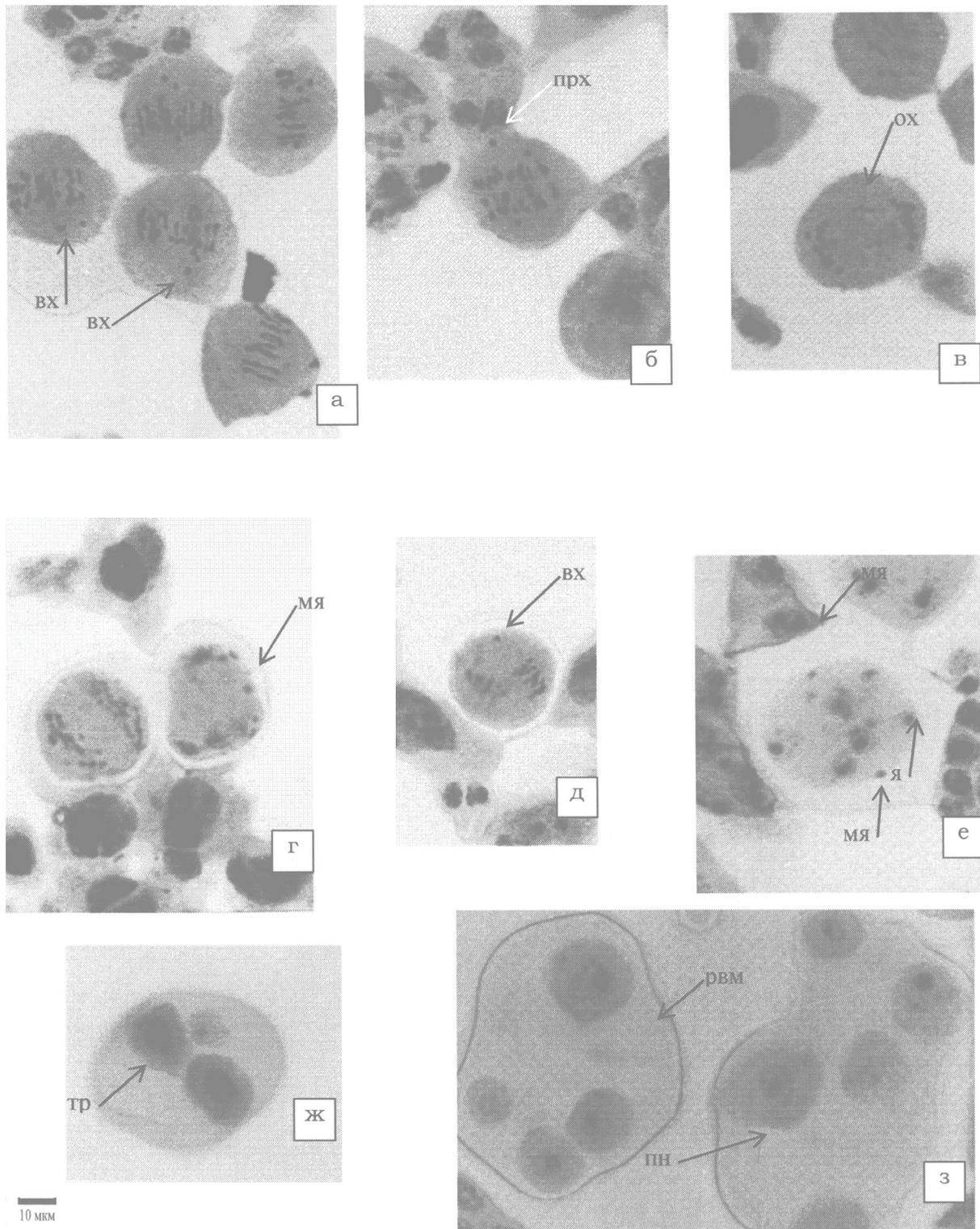


Рис. 2. Типичные нарушения на разных стадиях микроспорогенеза у видов *Ceratus*, *Microceratus* и *Amygdalus* (увеличение $\times 600$): вх – выбросы хромосом; ох – отставания хромосом; прх – преждевременное расхождение хромосом; мя – наличие микроядер; я – число ядер в клетке > 4 -х; пн – формирование пентад; рвм – различная величина микроспор; тр – формирование триад; а – метафаза I; б – ранняя анафаза I; в – анафаза I; г – телофаза I; д – метафаза II; е – телофаза II; ж – образование тетрад; з – образование тетрад

Таблица 1

Частота нарушений во время микроспорогенеза у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana*

Вид	Число клеток на разных стадиях микроспорогенеза											
	М I		А I		Т I		М II		А II		Т II	
	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %	Все-го, шт.	С наруше-ниями, %
<i>Cerasus fruticosa</i>	629	40,86±2,0	720	55,97±1,8	360	45,00±2,6	663	47,96±1,9	600	48,00±2,0	729	70,91±1,7
<i>Cerasus vulgaris</i> (сорт Владимирская)	571	17,69±1,6	524	10,88±1,4	555	10,45±1,3	565	8,85±1,2	454	11,67±1,5	614	13,68±1,4
<i>Cerasus avium</i> (сорт Итальянка)	336	37,80±2,6	399	27,32±2,2	345	13,91±1,9	722	41,97±1,8	702	45,87±1,9	860	53,95±1,7
<i>Microcerasus tomentosa</i>	285	14,74±2,1	471	14,23±1,6	486	7,61±1,2	399	11,03±1,6	501	9,98±1,3	570	10,53±1,3
<i>Amygdalus nana</i>	620	65,00±1,9	483	65,01±2,1	456	42,54±2,3	701	50,07±1,9	598	54,52±2,0	711	64,28±1,8

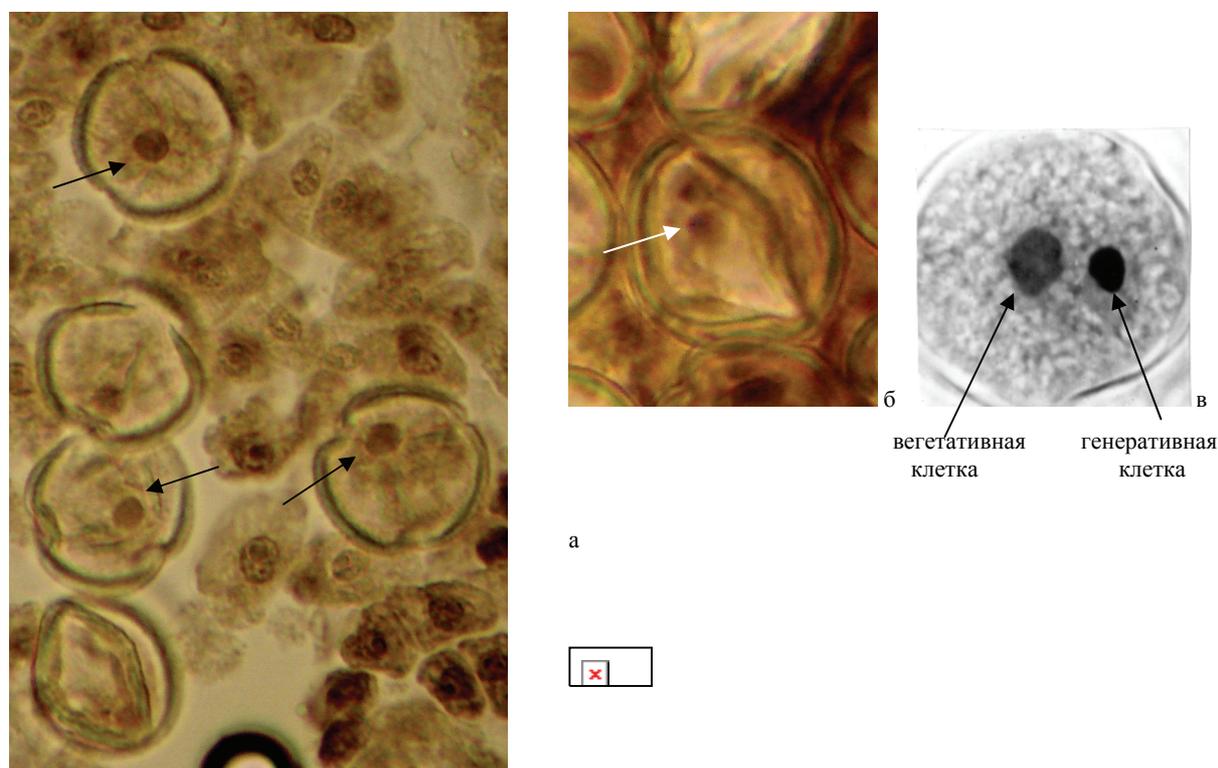


Рис. 3. Некоторые этапы развития микроспоры у видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (увеличение $\times 600$): а – перемещение ядра микроспоры от центра клетки к клеточной оболочке; б – образование двух ядер – вегетативного и генеративного; в – перемещение ядра вегетативной клетки и генеративной клетки к центру

Частота нарушений на разных стадиях мейоза у изученных видов неодинаковая. Как следует из таблицы 1, у вишни степной частота клеток с нарушениями при делении ядер достаточно высокая. При переходе от метафазы I к анафазе I эта величина возрастает (от 41 до 56 %), однако к концу первого деления мейоза заметно снижается (45 %). Во втором делении мейоза она опять увеличивается, достигая максимальных значений в телофазе II (71 %). К моменту образования тетрад хроматин, выброшенный за пределы веретена деления,

по-видимому, лизирует, о чем свидетельствуют более низкие значения числа аномальных тетрад (20 %). У вишни обыкновенной частота клеток с нарушенным делением ниже, чем у вишни степной. Более всего эта величина (18 %) характерна для М I. Частота нарушений на заключительных стадиях первого и всех фазах второго деления составляет 9–14 %. Однако во время образования тетрад из-за неправильного распределения хроматина происходит резкое увеличение количества аномальных клеток до 22 %. Вишня войлочная, как и

вишни обыкновенная, характеризуется невысокой частотой аномальных клеток во время делений мейоза. На начальных стадиях первого деления (в М I и А I) эта величина равна 14 %, а на заключительной стадии еще ниже (в Т I – 7,6 %). Второе деление мейоза также характеризуется низкой частотой нарушений (от 11,0 % в метафазе II до 10,5 % в телофазе II). На стадии образования тетрад происходит резкое увеличение частоты аномальных клеток до 20,5 %. Частота нарушений на разных стадиях мейоза у *черешни* достаточно сильно различается. Первое деление мейоза характеризуется относительно высоким процентом нарушений в М I (38 %) и снижением этой величины к концу деления (в Т I – 14 %). В начале второго деления мейоза частота клеток с нарушениями возрастает (42 %), достигая максимальных значений к концу II деления (54 %). Следует отметить, что на стадии образования тетрад процент клеток с нарушениями составляет лишь 14 %. По-видимому, это можно объяснить лизисом выброшенного за пределы веретена деления хроматина. *Миндаль низкий* характеризуется высокой частотой клеток с нарушениями на всех стадиях мейоза. Максимальная частота аномальных клеток наблюдается в первом делении мейоза – на стадиях метафаза I и анафаза I (65 %). К концу I деления выброшенный хроматин подтягивается, поэтому в телофазе I частота аномальных клеток ниже, чем на предыдущих стадиях (42,5 %). Во втором делении процент клеток с нарушенным делением снова возрастает, достигая максимальных значений в телофазе II (64,3 %). К стадии образования тетрад выброшенный хроматин лизирует, поэтому частота аномальных тетрад невысокая – 16 %.

Таким образом, у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *M. tomentosa* и *Amygdalus nana* выявлены типичные и нетипичные нарушения, касающиеся поведения хромосом в ходе микроспорогенеза. Типичные нарушения связаны с распределением хроматина. Отставание, забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления и неравномерное расхождение хромосом к полюсам, приводящие к образованию микрорядер и нарушениям при образовании диад и тетрад микроспор (образовавшиеся клетки могут различаться по размерам, а их число может быть более четырех), имеются у всех изученных видов. Нетипичные нарушения мейоза являются в ряде случаев таксоноспецифичными: стадии мейоза, на которых обнаружено явление цитомиксиса, у разных видов различаются; выбросы бивалентов за пределы веретена деления имеются только у вишни степной и вишни обыкновенной; хромосомные мосты – у черешни; диады и триады – у всех изученных видов, кроме вишни степной, а формирование октад – только у вишни степной и вишни войлочной.

Установлена разная частота клеток с типичными нарушениями во время деления у представителем разных видов. Вишня степная характеризуется увеличением частоты аномальных клеток в середине I деления мейоза и ее снижением к концу I деления; максимальное увеличение частоты клеток с нарушенным делением наблюдается в конце мейоза – на стадии Т II. Наибольшая частота клеток с нарушениями у вишни обыкновенной выявляется в начале первого деления; отклонения на остальных стадиях мейоза незначительны.

У черешни самые высокие значения частоты нарушений отмечены в метафазе I; к концу мейоза I эта величина снижается. Во втором делении мейоза у черешни имеется достаточно высокий процент нарушений, который достигает максимальных значений в телофазе. Вишня войлочная характеризуется снижением частоты клеток с нарушениями в телофазе I и незначительным повышением этой величины во втором делении мейоза. Миндаль низкий характеризуется снижением частоты аномальных клеток к концу I деления мейоза и повышением этой величины к концу II деления.

После формирования тетрад микроспор оболочка микроспороцита разрывается и микроспоры становятся самостоятельными.

В *постмейотический* период происходит дальнейшее развитие мужского гаметофита – пыльцевого зерна и идет дегенерация микроспорангиев. Тип развития пыльцевых зерен – нормальный [25], т. е. микроспоры сразу после образования сильно увеличиваются в объеме. Во время преобразования в пыльцевое зерно, ядро микроспоры перемещается от центра клетки к клеточной оболочке, располагаясь напротив борозды будущего пыльцевого зерна (см. рис. 3а). За этим следует митотическое деление ядра микроспоры, ведущее к образованию двух ядер, из которых впоследствии формируются две клетки – вегетативная и генеративная (см. рис. 3б). Вегетативная клетка крупная, округлой формы, занимает большую часть микроспоры. Генеративная клетка округло-удлиненная. В развитии пыльцевого зерна наступает фаза, во время которой происходит дальнейшее перемещение генеративной клетки и ядра вегетативной клетки. Ядро вегетативной клетки и генеративная клетка перемещаются к центру пыльцевого зерна (см. рис. 3в), затем они сближаются, впоследствии отходят друг от друга и перемещаются в район поры прорастания.

Во время прорастания пыльцевой трубки генеративная клетка делится с образованием двух спермиев, которые впоследствии принимают удлиненную форму с заостренными концами. Зрелое пыльцевое зерно становится трехклеточным. Оно имеет два вытянутых в длину спермия с заостренными концами и слабо окрашивающееся, с расплывчатыми очертаниями, ядро вегетативной клетки. Спермии располагаются по направлению к выходу из пыльцевого зерна (место прорастания пыльцевой трубки).

У изученных растений в условиях контроля пыльца, как правило, округлая и трехбороздная. Форма пыльцевых зерен, согласно классификации Эрдмана [26], почти сфероидальная, т. е. соотношение длин полярной оси и экваториального диаметра составляет примерно 6:8–8:6. Наряду с этим наблюдается деформированность пыльцевых зерен. Обычно деформация пыльцевых зерен выражается в уменьшении клеточного содержимого наряду с изменениями их формы и размера. Деформации пыльцевых зерен могут быть объяснены многими причинами. Скорее всего, главной причиной является воздействие условий окружающей среды. Под влиянием неблагоприятных воздействий (низких температур, перепадов температур, недостатка влаги и др.) клеточное содержимое пыльцы сжимается. В результате пыльца вместо округлой принимает угловатую, выемчатую или вытянутую форму (см. рис. 4).

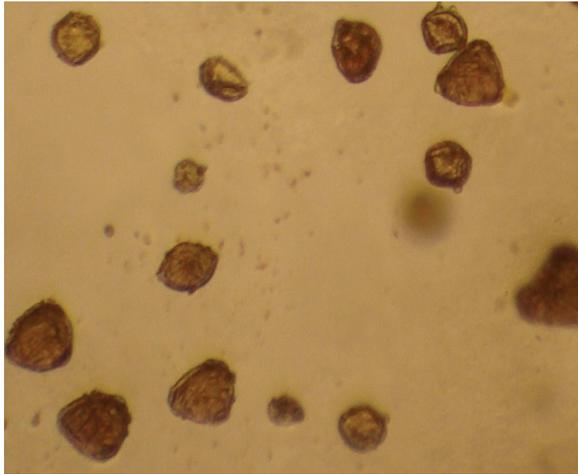


Рис. 4 Разнообразие размеров и формы пыльцевых зерен (вишня степная, увеличение $\times 400$)

Наблюдается широкий диапазон изменчивости пыльцевых зерен по размеру, причем даже в пределах одного пыльника. В зависимости от размеров пыльцевые зерна были разделены на три группы: 1) мелкая пыльца – менее 20 мкм; 2) крупная пыльца – более 50 мкм; 3) пыльца средних размеров – 21–49 мкм. Наряду с пыльцевыми зёрнами среднего размера у видов имеется мелкая и крупная пыльца, которая часто не окрашивается ацетокармином. Из мелкой и крупной пыльцы, как правило, в процессе роста образуются короткие (менее 5–8 диаметров пыльцевого зерна), неправильной формы пыльцевые трубки или такие пыльцевые зерна вообще не прорастают. Слишком крупные пыльцевые зерна, по-видимому, могут обеспечить возможность получения полиплоидных растений в практической селекции. У вишни войлочной в основном образуется пыльца средних размеров; очень крупная и мелкая пыльца встречается редко (средний размер пыльцевого зерна у вишни войлочной 22,4 мкм). У миндаля низкого разнообразие пыльцевых зерен по размеру выражено больше, чем у вишни войлочной; достаточно много крупной, диаметром более 60 мкм, пыльцы. Средний размер пыльцевых зерен миндаля низкого составляет 28,4 мкм. У черешни пыльцевые зерна по размеру мало различаются (23,5 мкм); почти нет крупных пыльцевых зерен. У вишни обыкновенной средний диаметр пыльцевых зерен 26,3 мкм; встречается крупная и мелкая пыльца. Вишня степная характеризуется самым большим из изученных видов разном-

разием пыльцевых зерен по размеру. Наряду с пыльцевыми зёрнами среднего размера у вишни степной много крупной (51–65 мкм) и мелкой (11–20 мкм) пыльцы. Пыльца у вишни степной в среднем крупнее, чем у остальных видов – 33,2 мкм.

Оценка фертильности пыльцы разными методами свидетельствует о том, что полученные результаты сильно различаются. Окрашивание пыльцевых зерен с помощью ацетокармина (первичный тест определения жизнеспособности пыльцы) выявил у всех растений достаточно высокий процент фертильных, морфологически сформированных пыльцевых зерен. У изученных видов процент окрашенных пыльцевых зерен составляет 72–98 %. Выявлены некоторые различия фертильности пыльцы, обусловленные разным происхождением видов, а также различия в пределах вида, обусловленные спецификой метеоусловий в разные годы исследования [27].

Процент жизнеспособной пыльцы при проращивании ее на искусственной питательной среде (более значимый тест, который учитывает не только внешние признаки и выполненность пыльцевых зерен, но и их качество) значительно ниже по сравнению с результатами, полученными при использовании метода, основанного на способности пыльцевых зерен окрашиваться ацетокармином. Тем не менее, установлена прямая и достоверная корреляционная связь между количеством морфологически сформированных, хорошо окрашивающихся и проросших на искусственной питательной среде пыльцевых зерен (коэффициенты корреляции находятся в пределах от +0,6 до +0,99). Пыльцевые зерна по-разному прорастают на искусственной питательной среде: пыльцевыми трубками средней (8–15 диаметров пыльцевого зерна), большой (более 15 диаметров) и короткой (менее 5–8 диаметров пыльцевого зерна) длины. Вишня обыкновенная и миндаль низкий характеризуются наибольшими показателями прорастания пыльцы на искусственной питательной среде (60,5 и 59,7 % соответственно; табл. 2). У вишни степной, черешни и вишни войлочной фертильность пыльцы, определяемая проращиванием, составляет 47,6–48,2 %.

Соотношение образовавшихся при проращивании пыльцы на искусственной питательной среде пыльцевых трубок у видов различается. Наибольшее количество средних и длинных пыльцевых трубок, имеющих оплодотворяющую способность, выявлено при проращивании пыльцы вишни обыкновенной – 78,3 % (табл. 2).

Таблица 2

Фертильность пыльцы видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (проращивание на искусственной питательной среде)

Вид	Пыльцевые зерна		Пыльцевые трубки, %		
	всего, шт.	не проросшие, % $\pm m$	длинные	средние	короткие
<i>Cerasus vulgaris</i> вишня обыкновенная (сорт Владимирская)	524	39,50 \pm 2,1	48,15	30,18	21,67
<i>Cerasus fruticosa</i> вишня степная	488	51,84 \pm 2,2	7,50	36,83	55,67
<i>Cerasus avium</i> черешня (сорт Италиянка)	600	52,43 \pm 2,0	19,25	43,22	37,43
<i>Microcerasus tomentosa</i> вишня войлочная	768	51,30 \pm 1,8	22,15	31,33	46,52
<i>Amygdalus nana</i> миндаль низкий	454	40,31 \pm 2,3	20,30	47,23	32,47

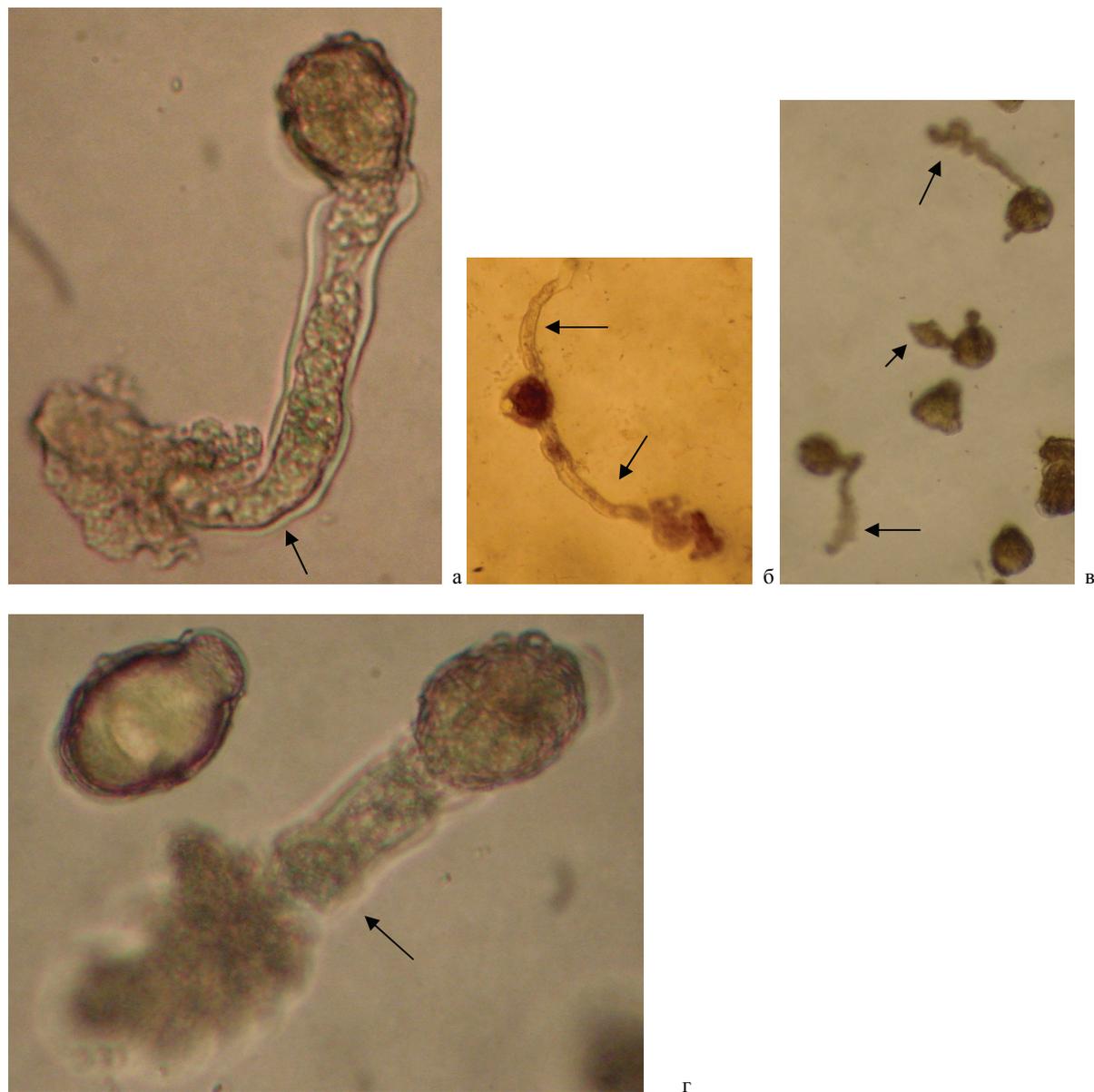


Рис. 5. Аномалии роста пыльцевых зерен растений видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus*. а – изменения направления роста пыльцевой трубки (вишня обыкновенная; увеличение $\times 600$); б – прорастание пыльцевого зерна двумя пыльцевыми трубками (вишня степная; увеличение $\times 400$); в – изменения направления роста пыльцевых трубок и остановка роста (вишня степная; увеличение $\times 400$); г – пыльцевая трубка останавливается в росте и изливает свое содержимое (увеличение $\times 600$)

Минимальное количество пыльцы, проросшей пыльцевыми трубками длинными и средней длины, обнаружено у вишни степной (44,3 %). Аномалии роста в виде скручивания двух пыльцевых трубок в одну, изменения направления роста, остановки в росте, образования на концах утолщений булабовидной формы и т. п. отмечены в небольшом количестве у всех видов (см. рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования позволили заключить, что у растений видов *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* наблюдается широкая изменчивость по харак-

теру нарушений мейоза при микроспорогенезе. У всех изученных видов в конце первого деления мейоза снижается количество клеток с нарушениями. В то же время, к окончанию телофазы II у видов родов *Cerasus* и *Amygdalus* увеличивается частота нарушений, что можно объяснить накоплением в цитоплазме клеток выброшенного за пределы веретена деления хроматина; у вида рода *Microcerasus* частота нарушений к концу мейоза не увеличивается, что объясняется частичным подтягиванием хромосом к концу телофазы II. Стадия образования тетрад также сопровождается разной частотой клеток с нарушениями у разных видов. На стадии тетрад у вишни степной, миндаля низкого и черешни снижается частота аномальных клеток, тогда

как у вишни обыкновенной и вишни войлочной – повышается. Следовательно, каждый вид имеет свои характерные особенности прохождения стадий микроспорогенеза.

Растения видов *Cerasus vulgaris*, *Cerasus fruticosa*, *Cerasus avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* имеют высокий процент морфологически сформированных пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы, определяемая прорастиванием на искусственной питательной среде, значительно ниже и зависит от принадлежности растений к тому или иному виду. Вишня обыкновенная и миндаль низкий характеризуются наибольшими показателями прорастания пыльцы на искусственной питательной среде. Соотношение образовавшихся при прорастивании пыльцы на питательной среде пыльцевых трубок у видов различается. Наибольшее количество средних и длинных пыльцевых трубок выявлено при прорастании пыльцы вишни обыкновенной. Аномалии роста пыльцевых трубок имеются у всех видов.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что цитологический анализ микроспорогенеза и фертильности пыльцевых зерен может стать дополнительным признаком к общепринятым характеристикам видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гладкова В.Н. Семейство розовые, или розоцветные // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 2. С. 175-187.
2. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
3. Камелин Р.В. Розоцветные (*Rosaceae*). Барнаул, 2006. 100 с.
4. Броунов П.И. Значение сельскохозяйственно-метеорологических наблюдений и краткое руководство для проведения их. СПб., 1897. 137 с.
5. Камелин О.П. Пыльник // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 18-21.
6. Харитонова Е.Н. Цитологические исследования косточковых // Тр. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1971. Т. 12. С. 188-204.
7. Машкина О.С. Изучение мейоза при микроспорогенезе и гаплоидного митоза в пыльце у черешни и вишни степной в связи с прогнозированием результатов гибридизации // Цитология и генетика. 1983. Т. 2. № 3. С. 32-36.
8. Tăbăcaru C.D., Ștefureac T.J. L'embryogenèse chez certaines sortes de griottiers (*Prunus cerasus* L.) // Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Végét. 1986. Т. 31. № 1. Р. 19-22.
9. Назарова М.Н., Симонова О.Л. Мейоз при микроспорогенезе и качество пыльцы у вишни войлочной // Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции растений: сб. науч. тр. Воронеж, 1989. С. 58-61.
10. Furusawa Y., Vucovac M.J. Embryo sac development in sour cherry during the pollination period as related to fruit set // Hort Sci. 1989. V. 24. № 6. Р. 1005-1008.
11. Машкин С.И. Цитогенетический анализ спонтанных и искусственных гибридов и аллополиплоидов *Cerasus* // Генетика. 1994. Т. 30 (прил.). С. 98.
12. Волощина А.А. Жизнеспособность пыльцы черешни, вишни и их гибридов // Бюл. гос. Никит. ботан. сада. 1970. Вып. 1. № 12. С. 18-20.
13. Харитонова Е.Н., Иноземцев В.А. Изучение изменчивости вишни и сливы в различных климатических условиях // Бюл. Центр. генет. лаб. им. Мичурина. 1977. Вып. 26. С. 22-28.
14. Симагин В.С. Прорастаемость пыльцы вишни кустарниковой и приемы ее повышения // Растительные ресурсы Сибири и их использование. Новосибирск: Наука, 1978. С. 66-72.
15. Cresti M. et al. Ultrastructural features of *Prunus avium* L. pollen tube in vivo // Caryologia. 1979. V. 32. № 4. Р. 433-440.
16. Березенко Н.П. Особенности формирования женского гаметофита у вишни и прорастание пыльцы при межвидовых реципрокных скрещиваниях ее с черешней // Цитология и генетика. 1982. Т. 16. Вып. 1. С. 18-24.
17. Жидкова Е.Н. Жизнеспособность пыльцы вишне-черешневых гибридов и их исходных форм // Биологические основы селекции растений. Воронеж, 1985. С. 55-62.
18. Дутова Л.И., Скрипка Е.А., Ульяновская Е.В. Избирательность опыления и оплодотворения вишни различными видами рода *Cerasus* // Матер. конф. по совершенствованию сортимента и технологии возделывания косточковых культур. Орел, 1998. С. 53-55.
19. Монаенкова С.К., Жуков О.С., Фролова А.А., Загорюлько Ю.В. Пыльца отдаленных гибридов и сортов вишни и малины // Матер. VIII Междунар. семинара-совещ. физиологов. Тамбов, 2001. С. 112-115.
20. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. С. 460-461.
21. Топильская Л.А., Лучникова С.В., Чувашица Н.П. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацетогематоксилиновых давленных препаратах // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 58-61.
22. Романова Н.П., Шелаботин Г.П., Леонченко В.Г. и др. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. М., 1988. 52 с.
23. Камелин О.П. Пыльник: строение, функции и разнообразие (Anther: structure, functions and diversity) // Матер. I Междунар. школы для молодых ученых. СПб., 2005. С. 40.
24. Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Классификация типов стенок микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16-24.
25. Алшмова Г.К. Микроспора // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб., 1994. Т. 1. С. 82.
26. Чигуряева А.А., Колоскова И.Г., Дайковский В.С. Учебно-методическое пособие по палинологии. Саратов: СГУ, 1987. 127 с.
27. Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (*Rosaceae*) // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 206-218.

Поступила в редакцию 11 февраля 2009 г.

Yandovka L.F. Microsporogenesis and the development of the pollen grain of the breeds *Cerasus*, *Microcerasus* and *Amygdalus* (*Rosaceae*). Features of microsporogenesis and the development of pollen grain in *Cerasus vulgaris*, *Cerasus fruticosa*, *Cerasus avium*, *Microcerasus tomentosa* and *Amygdalus nana* was studied. The range of frequency and the character of infringements during microsporogenesis is various at different species. The fertility of pollen grains in plants was studied. The plants are characterized by high level of morphologically formed pollen grains and higher pollen vitality.

Key words: Anther; critical periods in development of pollen grain; microsporogenesis; fertility of pollen grains; *Cerasus vulgaris*; *Cerasus fruticosa*; *Cerasus avium*; *Microcerasus tomentosa*; *Amygdalus nana*.