

Пыльца двух видов кирказона: сходство и отличия на разных стадиях развития

С.В. Полева

Кафедра высших растений Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова,
119991 Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
svetlanapolevova@mail.ru

Кирказон (*Aristolochia* L.) крупнейший род в семействе (Aristolochiaceae Jussieu). В свою очередь семейство кирказоновые входит в порядок перечных (Piperales) – одну из базальных групп цветковых растений [Stevens, 2001 onwards]. Поэтому строение оболочки пыльцевых зерен кирказона имеет отношение к устройству спородермы предковой группы цветковых. Строительство специальной оболочки микроспоры, а затем и пыльцевого зерна (спородермы) начинается с мейоза и заканчивается перед высыпанием из растрескавшегося пыльника зрелой пыльцы. Мы рассмотрим формирование спородермы у двух видов кирказона *Aristolochia clematitis* L. [Polevova, 2015] и *A. manshuriensis* Komarov.

Материнские клетки микроспор у обоих видов одеваются специальной каллозной оболочкой и приступают к редуционному делению. У *A. clematitis* материнские клетки микроспор претерпевают мейоз в ходе сукцессивного микроспорогенеза [Gonzalez et al., 2001]. В результате чего получаются тетрады микроспор разных типов: линейные, крестообразные, Т-образные, ромбические, но чаще всего – квадратные. Причем тетраэдрические тетрады не образуются. Уже с самого начала не у всех микроспор *A. clematitis* можно определить полярность. У *A. manshuriensis* мейоз проходит по симультанному сценарию и спектр получающихся микроспор включает тетраэдрические тетрады, но не дает линейные и Т-образные. Все микроспоры являются полярными.

В тетрадном периоде каллоза продолжает откладываться и отделяет каждую микроспору в пределах тетрады. Под каллозой начинает формироваться матрикс примэкзины, а затем и примэкзина с протостолбиками. Элементы примэкзины у обоих видов кирказона очень сходны, но у *A. clematitis* примэкзина по всему периметру микроспоры совершенно одинакова, а у *A. manshuriensis* в ней с самых ранних стадий хорошо выявляются апертурные сайты – места, где

ровная плазмалемма плотно прижата к каллозе и никаких элементов примэкзины не наблюдается. Места будущих апертур *A. manshuriensis* распределены по периметру микроспоры равномерно и можно предположить, что идет формирование глобально-порового пыльцевого зерна. В конце тетрадного периода примэкзина, состоящая к этому времени из покрова и столбиков, становится эктэкзиной. Между основаниями столбиков откладывается первая ламелла с белой линией, наружная часть которой становится подстилающим слоем, а внутренняя – эндэкзиной. У *A. clematitis* молодая эктэкзина и формирующаяся эндэкзина по всему периметру микроспоры совершенно одинаковы, а у *A. manshuriensis* эктэкзина остается прерывистой, а закладывающаяся под ней ламеллярная эндэкзина слегка утолщена под апертурами. На этой стадии формирования спородермы, каллоза растворяется, микроспоры высвобождаются из тетрад и начинается массивное отложение спорополленина тапетального происхождения. Вплоть до вакуолизации микроспор у обоих видов происходит формирование толстой ламеллярно-гранулярной эндэкзины, которая значительно толще эктэкзины, поэтому апертурные сайты в эктэкзине *A. manshuriensis* перестают бросаться в глаза. Вакуоль сдвигает ядро к периферии клетки и происходит неравное деление первого митоза. У обоих видов образуется двухклеточный мужской гаметофит – пыльцевое зерно – и начинает откладываться интина. У обоих видов интина откладывается очень интенсивно, так что трубчатые выпячивания плазмалеммы хорошо видны вплоть до стадии зрелого пыльцевого зерна. Толщина интины значительно возрастает и превышает толщину всей экзины в два раза. В результате апертурные сайты у *A. manshuriensis* становятся еще менее заметны, так как они сохраняются только в относительно тонкой эктэкзине. Зрелая спородерма *A. clematitis* соответствует типичной столбиковой модели эктэкзины пыльцевого зерна

двудольных растений. В ней выявляются покров, пронизанный частыми перфорациями, короткие столбики и подстилающий слой, на некоторых участках срезов прерывистый. Гомогенная, электронно-темная эндэкина тонкая и выявляется не на всех участках среза. Интина двухслойная, неравномерная по толщине. Таким образом, спородерма *A. clematitis* при созревании становится неодинаковой по строению. Места, где интина утолщена, покрыты прерывистой эндэкиной и отдельными гранулами эктэкины, что морфологически характеризует эти области как апертуры. Зрелые пыльцевые зерна *A. clematitis* приходится признать бороздными. Стадию зрелой спородермы с гомогенной эндэкиной у *A. manshuriensis* наблюдать не удалось ни на материале из Ботанического сада МГУ, ни из Ботанического сада Владивостока. При высypании из треснувших пыльников в уже подвявших цветках пыльцевые зерна *A. manshuriensis* имели однородную по всему периметру пыльцевого зерна ламеллярную эндэкину и одинаковую по толщине и строению интину. При этом экина могла быть треснувшей, и из нее выступал одетый неповрежденной интиной обводнившийся мужской гаметофит. Функционирующие апертуры у *A. manshuriensis* не выявлены.

В пределах одного рода кирказон возможны разные типы микроспорогенеза и как результат

– разный спектр типов тетрад. Обычно сукцессивный микроспорогенез характеризует однодольные, а симультанный – двудольные растения. Соответственно для двудольных характерны тетраэдрические тетрады, а для однодольных – разные их типы. В пределах одного рода кирказон реализованы обе возможности. Известны и мутантные линии арабидопсиса с сукцессивным микроспорогенезом вместо нормального для этого растения симультанного [Albert et al., 2011]. Ранняя разметка мест будущих апертур в тетрадном периоде характерна для всех апертурных пыльцевых зерен. Появление апертуры на последнем этапе созревания пыльцевого зерна – явление слабо изученное и, вероятно, поэтому представляется редким.

Классические методы палиноморфологии (световая микроскопия ацетолизированного материала) дает безапертурный тип пыльцевого зерна для всех десяти изученных видов рода кирказон. Скульптура спородермы всех исследованных видов этого рода выглядит в сканирующем электронном микроскопе как равномерно бородавчато-бугорчатая или бугорчато-бородавчатая, и только изучение ультраструктуры спородермы на всех этапах развития дает объективное представление о сходствах и различиях в палиноморфологии представителей рода кирказон.

Литература

Albert B., Raquin C., Prigent M., Nadot S., Brisset F., Yang M., Ressayre A. Successive microsporogenesis affects pollen aperture pattern in the tam mutant of *Arabidopsis thaliana* // Ann. Bot. – 2011. – Vol. 107. – P. 1421–1426.

Gonzalez F., Rudal P.J., Furness C.A. Microsporogenesis and systematic of Aristolochiaceae // Bot. J. Linn. Sc. – 2001. – Vol. 137. – P. 221–242.

Polevova S.V. Ultrastructure and development of sporoderm in *Aristolochia clematitis* (Aristolochiaceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2015. – Vol. 222. – P. 104–115.

Stevens P.F. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012. – 2001 onwards. (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Page last updated: 08/29/2015 17:59:07).