

Е. В. ИВАНОВСКАЯ, Г. Д. ЛАПЧЕНКО, Ю. А. ИВАНОВ

## ХАРАКТЕР ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ТКАНЕЙ (МЕЖРОДОВЫЕ ГИБРИДЫ ПШЕНИЦЫ)

(Представлено академиком А. Н. Белозерским 21 IV 1971)

Большой интерес представляет изучение дифференциации тканей и клеток у отдаленных (межродовых) гибридов пшеницы, работа с которыми возглавляется академиком Н. В. Цициным. При отдаленной гибридизации в ядро яйцеклетки включается ДНК систематически далекого вида. Интерференция деятельности родительских ДНК приводит к появлению ряда нарушений, которые облегчают анализ процессов дифференцировки.

На кафедре генетики МГУ мы провели анализ нарушений цитогенетических механизмов дифференциации клеток и тканей пыльников, которые обнаруживаются цитологическим методом исследования, и не касались вопросов конъюгации и поведения хромосом, описанных в ряде работ (<sup>1-6</sup>).

Для исследования использованы отдаленные гибриды пшеницы: № 641 F<sub>1</sub> *Triticum aestivum* × *Agropyron glaucum*, № 10 и №№ 86, 91, 95 и 97 F<sub>1</sub> *Triticum aestivum* × *Secale cereale* (при селекционной работе номера даются в F<sub>1</sub> каждому растению). От каждого из этих растений было зафиксировано фиксатором Ньюкомера по колосу и просмотрено по 10—15 цветков. После окраски по Фельгену тотальные препараты через сухой лед были переведены в постоянные. Микрофотографии сделаны с помощью МФН-11 с имм. 90х и увеличением в насадке 1,6.

В профазе мейоза в археспориальной ткани у F<sub>1</sub> пшенично-пырейного гибрида № 641 (в количестве 3,2%) и у F<sub>1</sub> №№ 86 и 91 пшенично-ржаных гибридов (в единичных случаях) встретились колбообразные и сферические клетки с ядрами в резко различных состояниях. В этих клетках систематически на одном полюсе протопласта находилось ядро в профазе мейоза («генеративный» путь развития), на втором полюсе — два или одно ядро, которые по характерной «сетчатой» структуре нетрудно было идентифицировать как ядра тапетальных клеток («соматический» путь развития). Протопласт был общий, следовательно, после последних делений цитокинез отсутствовал. На рис. 1А, Г, Д видно вполне отчетливо, что один полюс клетки ведет себя как археспориальная клетка, второй — как тапетальная (рис. 1 см. вклейку к стр. 451).

В случае разбираемых нами гибридов, очевидно, происходящий в большинстве клеток перед мейозом цитокинез разделяет два полюса в разные клетки — возникают клетки вторичного археспория и тапетальные (рис. 1Б, В). В клетках без цитокинеза оба полюса остаются в одном протопласте. Поэтому такую клетку мы можем назвать полярной, комплексной.

На рис. 1А ядра на «тапетальном» конце имеют объем, структуру и парное расположение, характерное для типичных тапетальных клеток. Иногда эти полярные, комплексные клетки остаются почти сферическими, близкими к исходным меристематическим клеткам. Ядро с тапетальными тенденциями остается в единственном числе, так как здесь не осуществляется имеющееся в норме митотическое деление ядра (рис. 1Г). Второе же ядро явно показывает характерные картины профазы мейоза.

Любопытную картину мы имеем на рис. 1Д. Это также комплексная клетка, которая сохранила почти сферическую форму. В ней, в ядре «археспориального» полюса клетки, произошла сегрегация родительских генов. Оба ядра находятся в состоянии ранней профазы мейоза (в одном ядре лептонема, в другом зигонема — пахинема). В ядре «тапетального» полюса клетки дифференцировалось тапетальное ядро, которое, кроме того, претерпело характерное для него деление. Таким образом, мы видим, что в этой полярной комплексной клетке (рис. 1Д) присутствуют 2 ядра, находящиеся в профазе мейоза (разделившихся на основании сегрегации геномов) и два соматических вытянутых тапетальных ядра с характерной для тапетальных ядер сетчатой структурой. Если мы предположим, что протекающий перед мейозом цитокинез дает две разно дифференцирующиеся клетки, — одна дифференцируется в микроспорцит, вторая дает тапетальную клетку, то сумеем объяснить, возникновение описываемых комплексных клеток, как колбообразных, так и сферических, и следовательно, археспориальные и тапетальные клетки должны быть у этих гибридов сестринскими.

Из литературных данных (7-9) следует, что у пшеницы археспориальные и тапетальные клетки не являются сестринскими, хотя близкая их родственность подчеркивается.

Различная дифференциация генетически одинаковых сестринских ядер под влиянием цитоплазмы, в которой они находятся, известна и описана в литературе. Классическим примером такой дифференциации является процесс дифференциации двух сестринских ядер в так называемые вегетативное и генеративное ядра в пыльцевом зерне.

Д. А. Транковский (10) предложил это деление назвать дифференциальным (может быть его стоило бы назвать дифференцирующим). На это деление обращали внимание другие исследователи (11-13).

Деление, которое приводит к увеличению массы одного типа ткани, нам кажется, следовало бы назвать воспроизводящим. Рис. 1Ж показывает пример воспроизводящего деления, в результате которого возникающие сестринские клетки не отличаются по характеру дифференциации. Здесь видны следы произошедшего деления и вместе с тем виден одинаковый характер дифференциации сестринских клеток. Следовательно, при воспроизводящих делениях не происходит процессов сегрегации плазмы по полюсам протопласта, она остается в морфогенетическом смысле одной.

Такая же поляризация плазмы имеется при ооплазматической сегрегации (14) (рис. 2), при которой происходит дифференциация генетически одинаковых ядер, пришедших в результате дробления в разные зоны поляризовавшейся цитоплазмы оплодотворенного яйца.

Известная классификация по типам развития зародышей покрытосеменных, т. е. по различным планам возникновения органов, которые дают апикальная и базальная клетки двуклеточного зародыша растений, по существу есть классификация по различным типам ооплазматической сегрегации зиготы и затем двуклеточного проэмбрио.

Следовательно, и в случаях возникновения на одном полюсе протопласта тапетальных клеток, а на другом — ядре микроспорцитов, как и

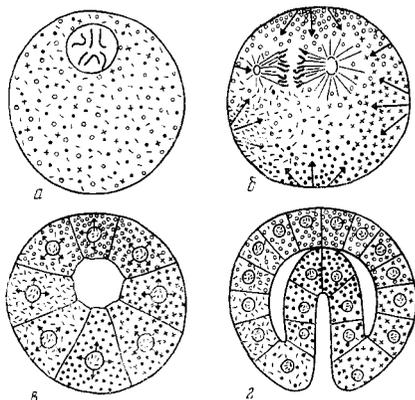


Рис. 2. Ооплазматическая сегрегация (14). а — однородная цитоплазма, б — в цитоплазме оплодотворенного яйца возникают различия, в — образуются стенки клеток и генетически одинаковые ядра начинают работать в разном субстрате, г — клеточная дифференцировка

в случаях возникновения различий между группами клеток на стадии бластулы, мы имеем факты плазматической сегрегации и последующей различной дифференциации пришедших в эти зоны ядер.

В  $F_1$  пшенично-ржаном гибриде № 97 и 1% археспориальных клеток обнаружено следующее отклонение в дифференцировке, а именно: сдвиг с одного плана дифференцировки на другой, характерный для органов противоположного пола.

Уже в ранней профазе мейоза часть археспориальных клеток оказывается многоядерной и обнаруживает резко вытянутую форму. Расположение ядер (вернее ядерных элементов, так как они резко различной величины) в этом вытянутом образовании напоминает расположение в зародышевом мешке. Многие из этих клеток одеты как бы в уплотненные цитоплазматические чехлы, не полностью их окружающие. По-видимому, здесь преждевременно началось образование оболочек типа оболочек пыльцевого зерна при дифференциации по типу, схожему с дифференциацией в зародышевом мешке.

На рис. 1E образование, подобное зародышевому мешку, отчетливо видно. Вероятно, внизу дифференцировался антиподальный конец, а вверху микропиллярный, в котором находятся два одинаковых по структуре ядра. Центр занят основным ядром, находящимся в стадии лептономы — зиготомы. Видна полярность. Интересно, что верхние два ядра антиподального комплекса очень похожи друг на друга по состоянию и количеству хроматина. Самое нижнее ядро по структуре напоминает ядра микропиллярного конца.

Стоу<sup>(15)</sup> описал классический случай развития микроспоры (пыльцевого зерна), а не археспориальной клетки, в зародышевом мешке у гиацинта при воздействии низкими температурами. Зародышевый мешок достигал полного развития, и в него даже прорастала пыльцевая трубка. Следовательно, в описанных случаях произошла поляризация (сегрегация) цитоплазмы по типу зародышевого мешка (т. е. феминизация) и обеспечила соответствующее расположение ядер, а в некоторых, более выраженных случаях, и их характер.

В клетках археспориальной и тапетальной тканей  $F_1$  пшенично-ржаного гибрида № 95 (на стадии ранней профазы) наблюдается смещение отдельных процессов дифференциации на более ранние сроки. Такое смещение сроков — проявление гетерохронии, т. е. несвоевременной работы ферментов как следствия гибридизации. Кроме того здесь имеет место отсутствующая в норме, схожая дифференциация второй ткани, сопряженной с первой. Так, у гибрида  $F_1$  (пшенично-ржаной) наблюдалось начало образования оболочек на археспориальных клетках (рис. 13), морфологически характерных для пыльцевого зерна. В клетках же еще осуществляется профаза мейоза. Кроме того, на отдельных тапетальных клетках также наблюдалось начало образования оболочек, напоминающих оболочки пыльцевого зерна (рис. 1H). Отсюда следует вывод, что в некоторых случаях дифференцирующие деления у гибридов не осуществляются полностью и тогда клетки одной сестринской ткани оказываются способными формировать черты второй сестринской ткани. С точки зрения регуляции морфогенеза у гибридов, представляет интерес сообщение<sup>(16)</sup> о том, что во время мейотического и митотического цикла синтез белков происходит de novo неоднократно, причем каждый раз ему предшествует появление фракции иРНК.

Следовательно, плазматическая сегрегация есть обусловленный генотипом закономерный процесс, сопровождающий онтогенез тканей и органов. Дифференцирующие деления — выражение этого процесса. С этой точки зрения онтогенез тканей представляется определенным чередованием дифференцирующих и воспроизводящих делений. На основании изложенных фактов мы считаем, что одно из главных нарушений формирования тканей у гибридов в их онтогенезе есть нарушение цитогенетических механизмов

дифференцирующих делений, которые, следовательно, имеют генный контроль. Высказанные соображения должны быть справедливы и для межродовых скрещиваний в пределах других семейств.

Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова

Поступило  
19 IV 1971

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Б. А. Вакар, Цитологический анализ пшенично-пырейных гибридов, Омск, 1935, стр. 30. <sup>2</sup> J. W. Armstrong, M. Hattersley-Smith, *Canad. J. Plant Sci.*, **39**, 2, 272 (1959). <sup>3</sup> В. Ф. Любимова, Сборн. Отдаленная гибридизация растений, 1960, стр. 140. <sup>4</sup> В. В. Хвостова, Г. Л. Ячевская, А. Н. Лукина, Сборн. Полиплоидия и селекция, 1965, стр. 123. <sup>5</sup> Ф. М. Шкутина, В. В. Хвостова, Сборн. Экспериментальная полиплоидия в селекции растений, 1966, стр. 261. <sup>6</sup> В. А. Поддубная-Арпольди, А. М. Махалин, Сборн. Морфология высших растений, 1968, стр. 18. <sup>7</sup> М. М. Лодкина, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, в. 4 (1957). <sup>8</sup> Я. С. Модилевский, П. Ф. Оксюки и др., Цитоэмбриология основных хлебных злаков, Киев, 1958. <sup>9</sup> Т. Б. Батыгина, Э. С. Терехин и др., Бот. журн., **48**, 8 (1963). <sup>10</sup> Д. А. Транковский, Бюлл. МОИП, отд. биол., **47**, 104 (1938). <sup>11</sup> K. Sax, *J. Arnold. Arbor.*, **16**, 301 (1935). <sup>12</sup> Е. Н. Герасимова-Навашина, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, в. 2 (1951). <sup>13</sup> А. А. Прокофьева-Бельговская, Сборн. Руководство по цитологии, **2** (1966). <sup>14</sup> X. Raven, *Oogenез*, М., 1964. <sup>15</sup> J. Stow, *Cytologia*, **5**, 88 (1934). <sup>16</sup> Y. Hotta, H. J. Stern, *Cell. Biol.*, **19**, 4, 45 (1963).