* *
*

Поскольку для нереста сельди имеют значение протяженность фронта, на котором может идти отложение икры, площадь, заселенная зостерой, и плотность побегов в ее поясе, мы произвели сопоставление губ по этим показателям (табл. 2).

Сравнение показало, что наибольшие площади зостера занимает в губе Палкина, ее сообщества имеют здесь самую большую протяженность вдоль берегов и высокую плотность побегов на 1 $м^2$ пояса зостеры. По протяженности пояса и его площади на втором месте стоит губа Воронья, далее — Белая, Жемчужная, Майкова. Наиболее высокая плотность побегов в поясе зостеры была в губе Майкова, наименьшая — в губах Жемчужной и Белой (9 и 2 побега на 1 $м^2$ соответственно).

Учитывая состояние сообществ зостеры, изученные губы по их перспективности для нереста сельди можно расположить в следующем порядке: Палкина, Воронья, Майкова, Белая, Жемчужная.

Можно ожидать, что в дальнейшем сообщества зостеры в обследованных губах могут расширяться и становиться более густыми, как это наблюдается в районе Беломорской биологической станции МГУ близ станции Пояконда. Необходимо периодически проводить в этих губах обследование, выделить ключевые участки и проводить на них регулярные наблюдения за состоянием сообществ зостеры.

Поступила в редакцию
27.03.85

V. N. Vekhov

THE STATE OF *ZOSTERA* OF SPAWNING CAVES OF KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEA

Zostera marina is the principal substrate for the spawning by White sea herring. The patterns of *Zostera marina* were investigated in five spawning gulfs of Kandalaksha bay of the White sea. The investigation was carried out by underwater swimmers in 1984. Irrespective of the size and configuration of the spawning bays the most considerable thickets are located in the estuaries where the brooks and the rives discharg their water from the lakes and where the soil and relief of the bottom are most favourable for the zostera. To estimate the perspective of caves for spawning the area spawn of thicket of *Zostera marina,* their density and proportion were considered. In all investigated caves there are large areas of poor thickets of *Zostera marina,* which may form vast dense grasses.

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16, БИОЛОГИЯ. 1987. № 1

УДК 581.332:345.1.182

Н. И. Филина, В. Р. Филин

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ У *PLAOIOTHECIUM LAETUM* B. S. G. (PLAGIOTHECIACEAE, MUSCI)

В последние годы при сравнительно-морфологическом изучении мхов наряду с другими методами используют методы электронной микроскопии. При этом удалось обнаружить ряд особенностей, свойственных мхам как группе в целом, и подтвердить изолированное положение некоторых родов в системе мохообразных. В то же время выявленные разными авторами особенности: спорогенеза и строения зрелой

спородермы у одного и того же рода нередко служат основой различных таксономических и филогенетических выводов (например, Brown: et al., 1982a, b; Brown, Lemmon, 1984a; Филина, Филин, 1984, 1985; Филин, 1985). Подобные разногласия отчасти можно объяснить фрагментарностью или полным отсутствием сведений о функциональной роли наблюдаемых при спорогенезе структур. Некоторые исследователи (Brown, Lemmon, 1984b) не исключают возможности того, что особенности строения зрелой спородермы могут быть связаны с экологией растения. Очевидно, что для решения вопросов, возникающих при использовании палинологических данных в систематике и филогении мхов, необходимо охватить электронно-микроскопическими исследованиями возможно большее число разных по своей экологии и систематическому положению видов.

Материал был собран в июле—августе 1982 и 1985 гг. на полуострове Киндо (Кандалакшский залив Белого моря) на территории Беломорской биологической станции Московского университета, где *Plagiothecium laetum* произрастает в свойственных ему экотопах (у основания стволов, на валеже, реже на гумусе) в березово-сосновых и березовых лесах.

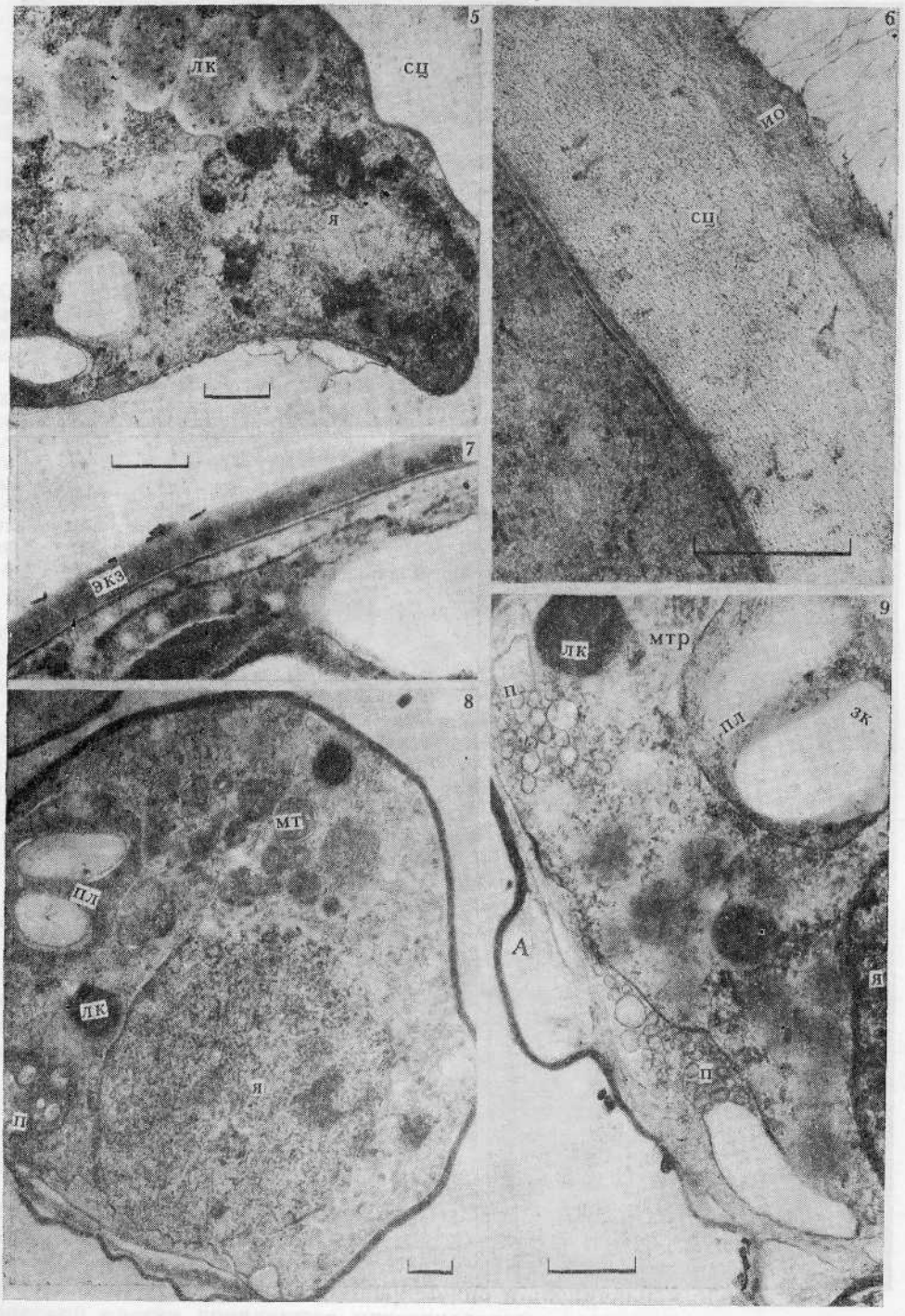
Молодые коробочки после накалывания иглой фиксировали в растворе 4%-ного глютарового альдегида, а затем в 1%-ном растворе четырехокиси осмия. После обезвоживания коробочки заключали в смесь эпоксидных смол. Зрелые споры фиксировали в пробирках, центрифугируя взвесь при смене реактивов. После последней декантации к осажденным спорам добавляли каплю 2%-ного расплавленного агара. Застывший агар со спорами нарезали на мелкие, около 1 $мм^3$, кубики, которые обезвоживали и заключали в смолы по обычной методике. Срезы, контрастированные 2%-ным водным раствором уранил-ацетата и азотнокислым свинцом, просматривали в микроскопе *Hitachi-M,* а поверхность зрелых спор — в микроскопе *Hitachi* S-405 *A* в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

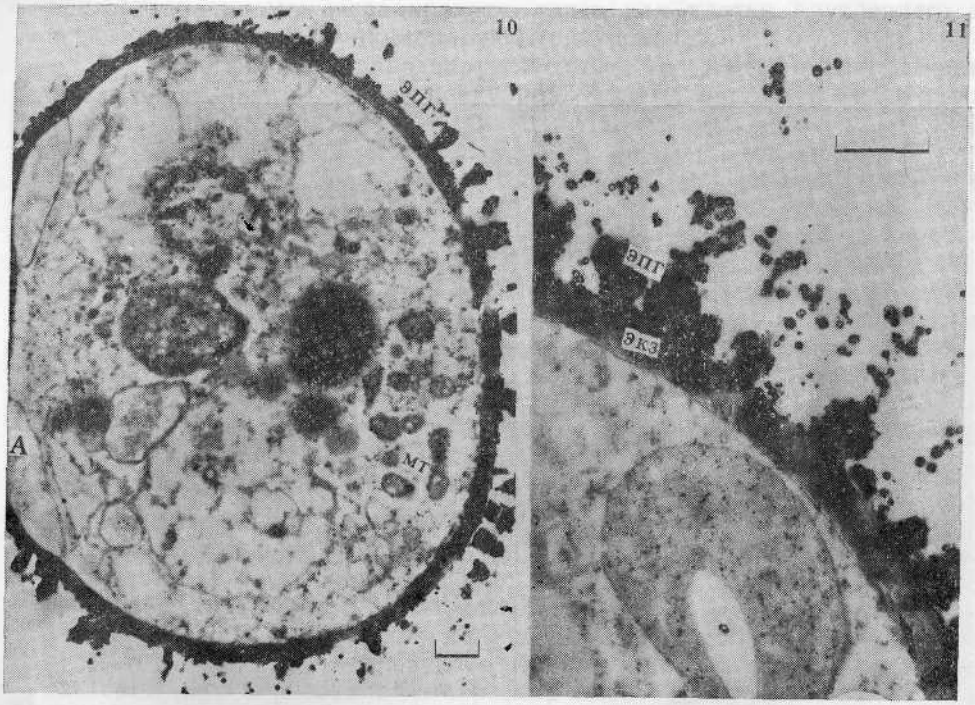
На поперечных срезах коробочек, зафиксированных в начале июля, археспориальная ткань образует вокруг колонки кольцо шириной в четыре клетки, каждая из которых превращается в материнскую клетку спор. При этом стенки археспориальных клеток частично разрушаются, а протопласты спорогенных клеток строят собственную стенку, получившую название инициальной оболочки, состоящей, по-видимому, в основном из клетчатки, фибриллы которой располагаются более или менее параллельно поверхности клетки (рисунок, *1*). Спорогенная клетка содержит крупное ядро, многочисленные митохондрии, единичные липидные капли и первоначально одну сильно уплощенную пластиду с редкими ламеллами и зернами крахмала (рисунок, *2).*

Вскоре протопласт спорогенной клетки окружается слоем, в электронно-прозрачную основу которого, состоящую из пектиновых веществ и кислых мукополисахаридов, вкраплены фибриллы клетчатки. Материал для этого слоя, очевидно, поставляют пузырьки, выходящие за пределы плазмалеммы, а сам слой представляет собой зачаток стенки так называемой специальной материнской клетки (Nägeli, 1842; Чистяков, 1871), или специальной стенки (Beer, 1911), которая после быстро протекающих мейоза и цитокинеза окружает протопласты молодых спор. Споры обладают густой цитоплазмой, крупным ядром с темными скоплениями хроматина, многочисленными вакуолями, липидными каплями и аминопластом (рисунок, *3).*

На дистальной, а затем и на проксимальной стороне молодых спор, еще окруженных стенкой спорогенной клетки, можно обнаружить один, реже два слоя ламелл размером с элементарную мембрану (рисунок, *4)* и выходящие за пределы плазмалеммы и окруженные мембраной пузырьки (рисунок, *5).* Одновременно в специальной оболочке материнской клетки появляются многочисленные электронно-плотные частицы. Спустя некоторое время уже хорошо заметна экзина. Она до-


1
НО
Я
МКС
2
НО
ПЛ
ЗК
МТ
МКС
3
НО
СЦ
МСП
4
НО
СЦ
ПМ
Л

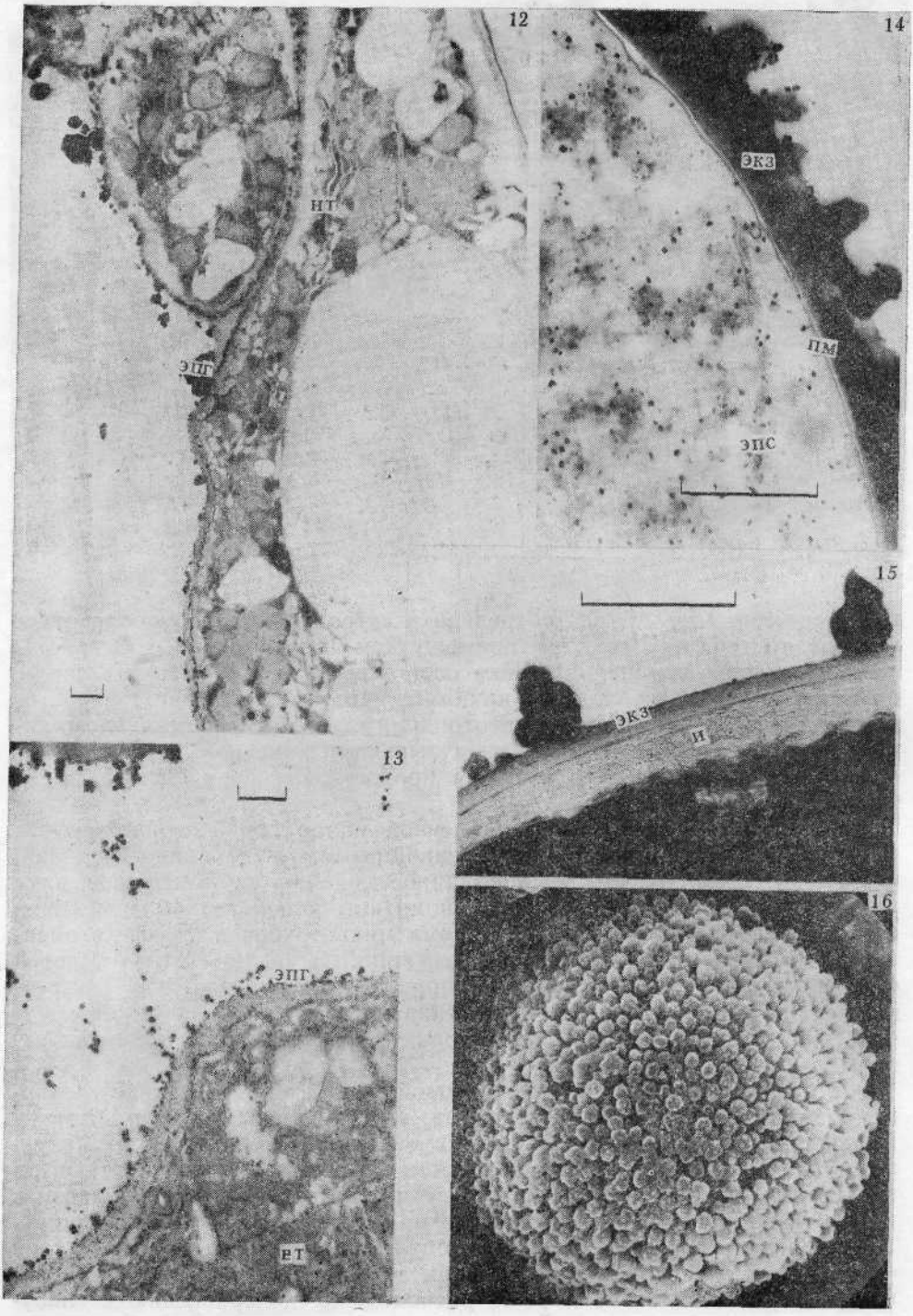

5
ЛК
СЦ
Я
6
ИО
СЦ
7
ЭКЗ
8
МТ
ПЛ
ЛК
Я
П
9
ЛК
МТР
П
ПЛ
ЭК
А
Я
П



вольно гомогенная, обладает средней электронной плотностью и отделена от протопласта светлым промежутком (рисунок, *6, 7)*. Освобождающиеся при разрушении стенки спорогенной клетки молодые споры покрыты экзиной, обладают крупным ядром, пластидой с зернами крахмала, многочисленными митохондриями и небольшим числом липидных капель, а также мелкими пузырьками (рисунок *8)* У проксимального полюса, где формируется проростковая пора, экзина имеет извилистые очертания.

В зоне апертуры между плазменной мембраной и экзиной видны многочисленные пузырьки разной величины, окруженные иногда общей мембраной. Мембраны и фибриллярное содержимое пузырьков идут на построение заметно ламеллярной интины в поровой области близ которой располагаются ядро и система микротрубочек. Позже в апертурной области образуется колечко (annulus), валик которого своей светлой окраской и очень рыхлой фибриллярной ультраструктурой резко контрастирует на срезах с подстилающей пору более темной и густо фибриллярной интиной, от которой валик отделен ламеллами экзины (рисунок, *9)*.

Одновременно с развитием поровой области па поверхности экзины откладываются глобулы вещества, электронная плотность которого выше, чем плотность ранее сформировавшегося слоя экзины (рисунок, *10)*. Глобулы рассеяны в полости спорового мешка и имеют на срезах вид мелких округлых частиц с просветом посередине. Сливаясь между собой, эти частицы оседают на поверхности ранее сформированной экзины или уже осевших глобул, образуя самый внешний слой спородермы (рисунок, *11)*. При этом глобулы на проксимальной поверхности более мелкие и реже расположены по сравнению с глобулами дистальной стороны. Вещества для формирования глобул поступают, по-видимому, из тапетума. Клетки наружного тапетума (рису-


12
НТ
ЭПГ
14
ЭКЗ
ПМ
ЭПС
15
ЭКЗ
И
13
ЭПГ
ВТ
16

нок, *12)* начинают деградировать, тогда как клетки внутреннего тапетума еще активно функционируют (рисунок, *13).*

По мере формирования наружного слоя спородермы продолжается образование интины во внеапертурной области, при этом, как и в зоне апертуры, наблюдаются отхождение плазмалеммы от экзины и выход за пределы плазмалеммы мелких пузырьков с фибриллярным содержимым. Близ мест выхода пузырьков заметны мембраны гладкой эндоплазматической сети (рисунок, *14).*

Зрелые споры *P. laetum* билатерально симметричные, эллиптические в полярном и бобовидные в экваториальном положении, размером около 11X13 мкм. В спородерме внеапертурной области различимы толстая интина (0,3 мкм), гомогенный равномерно утолщенный внутренний слой экзины (0,15 мкм), отделенный от интины тонкой белой линией, и мелкобугорчатый внешний слой экзины (рисунок, *15, 16).*

Анализ полученных нами и опубликованных в последнее время сведений позволяет уточнить некоторые положения, высказанные относительно формирования и строения спородермы мхов. Наличие ламеллятных структур в апертурной области и ламеллятного слоя в зрелой экзине дает возможность некоторым исследователям (Olesen, Mogensen, 1978; Brown et al., 1982a) предполагать, что экзина мхов возникает при аккумуляции спорополленина на ламеллах размером с элементарную мембрану, расположенных с внешней стороны плазмалеммы параллельно ее поверхности. У некоторых мхов (и *P. laetum* в этом отношении не представляет исключения), так же как и у цветковых растений, при образовании микроспор одновременно с появлением ламелл в стенке специальной материнской клетки можно наблюдать и выход пузырьков за пределы плазмалеммы. Но означает ли это, что будущие ламеллы всегда образуются из мембран пузырьков? По-видимому, нет, так как пузырьки выходят за пределы плазмалеммы также и на первых этапах формирования стенки специальных материнских клеток, материал для построения которой они поставляют, однако никаких ламелл размером с элементарную мембрану в специальной оболочке на этой стадии обнаружить не удается. Следует также иметь в виду, что у некоторых растений отмечены радиальная ламеллятность развивающейся экзины (Horner et al., 1966; Dickinson, Heslop-Harrison, 1968; Oltmann, 1974) и появление ламелл de novo (Rowley, Dunbar, 1967).

Мы полагаем, что ламеллятное строение экзины мхов можно объяснить, не прибегая к предположению о возникновении ламелл размером с элементарную мембрану за пределами плазмалеммы. При этом мы исходим из того, что специальная оболочка материнских клеток микроспор есть не что иное, как гликокаликс этих клеток, поскольку она состоит из кислых мукополисахаридов (Neidhart, 1979).

Согласно разрабатываемой в последние годы теории строения экзины (Rowley, 1981; Rowley, Dahl, 1977, 1982; Rowley et al., 1981),

---

Ультратонкое строение развивающихся спор *Plagiothecium laetum* от стадии материнских клеток до тетрады (1—3), от стадии зарождения оболочки до стадии свободных спор (4—8), от стадии формирования апертурной области до отложения глобул (9—11), окончательное созревание споры (12—16); А — аннулюс, вт — внутренний тапетум, зк — зерна крахмала, и — интина, ио — инициальная оболочка, л — ламеллы, лк — липидные капли, мкс — материнская клетка спор, мт — митохондрии, мсп — межспоровая перегородка, мтр — микротрубочки, нт — наружный тапетум, п — пузырьки, пл — пластида, пм — плазмалемма, сп — специальная оболочка, экз — экзина, эпг — электронно-плотные глобулы, эпс — эндоплазматическая сеть, я — ядро. Длина линейки на фотографиях соответствует 1 мкм

сложно устроенные единицы и субъединицы экзины берут свое начало из макромолекул гликокаликса плазменной мембраны. Целые единицы или их части стабилизируются и сохраняются в зрелой экзине благодаря аппозиции спорополленина на поверхности единиц. Радиальная ламеллятность развивающейся экзины есть следствие радиального расположения структурных единиц, а тангентальная ламеллятность прилегающих к плазмалемме слоев экзины, особенно четко проявляющаяся на ранних этапах ее развития и позже часто не обнаруживаемая, есть следствие упорядочения, выравнивания витков большой спирали структурных единиц экзины. Стабилизируемые спорополлениномединицы и субъединицы уже выявлены экспериментально у многих сосудистых растений и не только в экзине, но и на поверхности клеток тапетума. Можно полагать, что и у мохообразных будут вскоре обнаружены структурные единицы экзины, и в таком случае ламеллятность внутренних слоев экзины найдет свое объяснение с позиций теории развития и строения экзины.

Если принять модель строения экзины (Rowley, 1981), согласно которой тангентальная ламеллятность свойственна молодой эндэкзине, то к эндэкзине у *P. laetum* можно, по-видимому, отнести выявляемую на самых ранних этапах развития спор очень узкую, шириной в одну-две ламеллы, зону, позже неотличимую от остальной части экзины, которая в таком случае будет соответствовать эктэкзине. В самой эктэкзине у *P. laetum* можно выделить внутренний слой, возникающий еще тогда, когда микроспоры объединены в тетраду, и внешний слой, образовавшийся в результате отложения глобул на поверхности уже разошедшихся микроспор. Способ формирования этого слоя у *P. laetum* подтверждает высказанную нами ранее (Филина, Филин, 1984, 1985) мысль о том, что этот слой нельзя относить к перине, но и называть его скульптиной, как мы это предложили (Филина, Филин, 1985), очевидно, нецелесообразно, так как в состав скульптины изначально включили всю эктэкзину (Кремп, 1967), а развивающийся из глобул слой соответствует в какой-то мере лишь внешним слоям эктэкзины, или эктосэкзине, по Г. Эрдтману (Erdtman, 1963).

Авторы, изучавшие обработанные ацетолизным методом споры *Plagiothecium* с помощью светового микроскопа (Boros, Járai-Komlódi, 1975), описывают их как каталептные. Проведенное нами электронно-микроскопическое изучение спор *P. laetum* позволяет говорить о наличии у *Plagiothecium* настоящей апертуры.

Сходство в развитии и строении апертуры у *Ditrichum pallidum* (Hedw.) Натре и *Trematodon longicollis* Мх. позволило высказать предположение, что мхи нестабильных, существующих часто непродолжительное время экотопов обладают спорами с апертурами, и, напротив, безапертурные споры свойственны мхам, приуроченным к «стационарным» местообитаниям, условия жизни в которых не меняются на протяжении длительного времени (Brown, Lemmon, 1980, 1981). Это предположение вроде бы подтвердилось при изучении *Amblystegium riparium* (Hedw.) B. S. G.; споры этого водного мха не имеют апертуры (Brown, Lemmon, 1984b). В то же время приуроченные к более или менее стабильным экотопам *Plagiothecium laetum* и *Polytrichum commune* Hedw. обладают спорами с апертурой. По-видимому, при выяснении адаптивного значения апертуры целесообразно обращать внимание не просто на стабильность местообитания, а на водный режим субстрата, на котором прорастают споры. На периодически подсыхающем субстрате гаметофит, особенно на первом, наиболее уязвимом этапе своего развития — на стадии протонемы, протостковой трубочки, дол-

жен быть хорошо защищен от иссушающего воздействия внешней среды. Такую защиту и предоставляет слизевой колпачок, возникающий из линзовидного утолщения интины, свойственного апертурной области *Plagiothecium laetum* и *Polytrichum commune* (Olesen, Mogensen, 1978).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кремп Г. 1967. Палинологическая энциклопедия. М. Филин В. Р. 1985. О вероятных предках и эволюции гаметофита андреэевых (Andreaeaceae, Musci)//Бюл. МОИП. Отд. биол. 90, № 1. 50—59. Филина Н. И., Филин В. Р. 1984. Развитие и строение спородермы *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci)//Бюл. МОИП. Отд. биол. 89, № 3. 86—100. Филина Н. И., Филин В. Р. 1985. Развитие и строение спородермы у *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae, Musci)// //Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. № 1. 51—60. Чистяков И. Д. 1971. История развития спорангиев и спор высших тайнобрачных, пыльников и пыльцы явнобрачных// //Изв. О-ва любителей естествозн., антропол. и этнографии. 9, № 2. 1—98. Beer R. 1911. Studies in spore development//Ann. Bot. 25. 199—214. Boros A., Jarai-Komlodii M. 1973. An atlas of recent european moss spores. Budapest. Brown R. C., Lemmon B. E. 1980. Ultrastructure of sporogenesis in a moss, *Ditrichum pallidum*. 3. Spore wall formation//Amer, J. Bot. 67. 918—934. Brown R. C, Lemmon B. E. 1981. Aperture development in spores of the moss, *Trematodon longicollis* Mx.//Protoplasma. **106.** 273—286. Brown R. C, Lemmon B. E. 1984a. Spore wall development in *Andreaea* (Musci: Andreaeopsida)//Amer. J. Bot. 71. 412—420. Brown R. C., Lemmon B. E. 1984b. Ultrastructure of sporogenesis in the moss, *Amblystegium riparium*. 2. Spore wall development//J. Hattori Bot. Lab. 57. 139—152. Brown R. C, Lemmon B. E., Carothers Z. B. 1982a. Spore wall ultrastructure of *Sphagnum lescurii* Sull.//Rev. Palaeobot. Palynol. 38, N 1/2. 99—107. Brown R. C, Lemmon B. E., Carothers Z. B. 1982b. Spore wall development in *Sphagnum lescurii*// //Canad. J. Bot. 60. 2394—2409. Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. 1968. Common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine//Nature 220, N 5170. 926—927. Erdtman G. 1963. Introduktion till Palynologin. Stockholm. Horner H. T. Jr., Lersten N. R., Bowen C. C. 1966. Spore development in the liverwort *Riccardia pinguis*// Amer. J. Bot. 53. 1048—1064. Nageli K. W. 1842. Zur Entwickelungsgeschichte des Pollens bei den Phanerogamen. Zurich. Neidhart H. V. 1979. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes//Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec. Vol. 14. L. P. 251—280. Olesen P., Mogensen G. S. 1978. Ultrastructure, hystochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses// //Bryologist. 81, N 4. 493—516. Oltmann O. 1974. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Sporogenese von *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. 1. Die Entwicklung von der Sporenmutterzelle bis zum Tetradenstadium//Pollen et spores. 16, N 1. 5—25. Rowley J. R. 1981. Pollen wall characters with emphasis upon applicability//Nord. J. Bot. 1, N 3. 357—380. Rowley J. R., Dahl A. O. 1977. Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material//Pollen et spores. 19, N 2. 169—284. Rowley J. R., Dahl A. O. 1982. A similar substructure for tapetal surface and exine «tuft»-units//Pollen et spores. 24, N 1. 5—8. Rowley J. R., Dahl A. O., Rowley J. S. 1981. Substructure in exines of *Artemisia vulgaris* (Asteraceae)//Rev. Palaeobot. Palynol. 35, N 1. 1—38. Rowley J. R., Dunbar A. 1967. Sources of membranes for exine formation//Svensk Bot. Tidskrift. 61, N 1. 49—64.

Поступила в редакцию
12.03.86

N. I. Filina, V. R. Filin

STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE SPORODERM IN *PLAGIOTHECIUM LAETUM* B. S. G. (PLAGIOTHECIACEAE, MUSCI)

Adult spore wall consists of sufficiently thick intine, very thin 1—2 layers endexine and ectexine. It is suggested special wall of mother cells may be consided as glycocalix; stabilization of structure units and subunits of glycocalix by sporopollenin releases end- and ectexine formation as it realizes in angiosperms according to Rowley's model (1981). Spores have a compound aperture.