12. Hagan I. I., Bohus B., de Wied D. Post-training vasopressin injections may facilitate or delay shuttle-box avoidance extinction. — Behav. Neural. Biol., 1982, v. 36, p. 211—222.
13. Hydén H. Learning as differentiation of brain cell protein. — In: Perspectives on memory research. Hellsdale, New Jersey, Laurence Erlbaum. Publ., 1979, p. 225—246.
14. Izquierdo I. Effects of a low and a high dose of β-endorphin on acquisition and retention in the rat. — Behav. Neural. Biol., 1980, v. 30, p. 460—464.
15. Kovacs G. L., Bohus B., de Wied D. Retention of passive avoidance behavior in rats following a- and γ-endorphin administration: effects of postlearning treatments. — Neurosci. Letters, 1981, v. 22, p. 79—82.
16. Le Moal M., Koob G. F., Bloom F. E. Endorphins and extinction: differential actions on appetitive and adversive tasks. — Life Sci., 1981, v. 24, p. 1631—1633.
17. Olds J., Disterhoff J. F. et al. Learning centres of rat mapped by measuring latencies of conditioned unit responses. — Journ. Neurophysiol., 1972, v. 35, № 2, p. 202—219.

Рекомендована Институтом высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР. Поступила 14 октября 1987 г.

УДК 581.332:582.344.7

БОТАНИКА

СПОРОГЕНЕЗ И СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ TETRAPHIS PELLUCIDA HEDW. (TETRAPHIDACEAE, MUSCI)

Н. И. Филина, В. Р. Филин

Споры Tetraphis pellucida каталептные. Интина на проксимальной стороне толще, чем на дистальной. Скульптурированный слой экзины образуется из глобул высокой электронной плотности после разрушения оболочки материнской клетки. С точки зрения палиноморфологии, Tetraphidaceae, по-видимому, не являются переходным звеном между Andreaeopsida и Polytrichopsida.

The spores of Tetraphis pellucida are cataleptous. The intine on the proximal surface is thicker than on the distal one. The sculptural layer of exine is formed from the globules of high electronic density after distruction of the mother wall cell. From the point of view of palynomorphology Tetraphidaceae seems not to be a transitional chain between Andreaeopsida and Polytrichopsida.

Олиготипные роды Tetraphis Hedw. и Tetrodontium Schwaegr., составляющие семейство Tetraphidaceae, резко отличаются от других мхов строением протонемы и перистома, что послужило основанием для выделения семейства в монотипный порядок Tetraphidales [19]. Единой точки зрения на положение тетрафисовых в системе и связь их с другими мхами нет. Некоторые авторы [1, 11, 15, 21, 22, 29] видят в тетрафисовых примитивную группу, представляющую собой как бы переходное звено между еще более примитивными андреэевыми и более продвинутыми политриховыми мхами. Фляйшер первоначально объединял тетрафисовые с политриховыми в группе Archidontei [18], но впоследствии отнес их к надпорядку Eubryinales [19]. Эту точку зрения приняли многие исследователи [7, 14, 28]. Фрей [20] не считает возможным сближать тетрафисовые ни с политриховыми, ни с бриевыми в узком смысле и включает их в группу неопределенного положения.

Диксон [16] в своей системе вслед за порядком Tetraphidales поместил порядок Calomniales, включающий один олиготипный род Calomnion H. f. et W. Коробочка Calomnion не имеет перистома, но

Витт [32] обнаружил у Calomnion протонему, напоминающую протонему Tetraphis, и потому счел целесообразным включить Calomniaceae и Tetraphidaceae в подкласс Tetraphidae класса Bryopsida. Отмечая неопределенность положения тетрафисовых в системе, Витт, тем не менее, полагает, что они стоят ближе к Bryidae, чем к Polytrichidae.

Очевидно, что для решения вопроса о родственных связях тетрафисовых и их месте в системе мхов необходимы не только анализ уже имеющихся фактов, но и получение новых сведений по морфологии этой слабо изученной группы. В этом отношении полезными могут оказаться успешно используемые в систематике мхов [2, 3, 13, 26] данные о развитии и строении спородермы.

Материал собирали весной и в начале лета в 1983—1986 гг. в Солнечногорском районе Московской области в притеррасной пойме реки Клязьмы в заболоченном елово-березовом лесу. Коробочки T. pellucida фиксировали в смеси 5 %-ного формалина и 4 %-ного глутарового альдегида на фосфатном буфере (5:1) с добавлением сахарозы, а затем в 1 %-ном растворе четырехокиси осмия. Последующую обработку проводили, согласно методике, описанной ранее [2]. Срезы изучали с помощью микроскопа Hitachi-11 в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского университета.

Оплодотворение у T. pellucida происходит весной, и уже к концу первого сезона роста в молодой коробочке, развивающейся по типу Bryum [30], закладывается археспорий. На поперечном срезе через среднюю часть урночки перезимовавшей и зафиксированной в начале мая коробочки в световой микроскоп видны стенка, однослойный археспорий, ограниченный с двух сторон споровыми мешками, и колонка. Стенка состоит из эпидермиса и трех-четырех слоев вытянутых в тангентальном направлении узких клеток гиподермы с заметно утолщенными оболочками. Наружный споровый мешок состоит из трех слоев крупных, прямоугольных, слегка вытянутых в тангентальном направлении, тонкостенных, сильно вакуолизированных клеток, внутренний слой которых впоследствии преобразуется в наружный тапетум. Внутренний тапетум возникает из внутреннего спорового мешка; клетки его по толщине оболочек и характеру содержимого первоначально не отличаются от внешних мелких клеток колонки, дериватами которых они являются. Тонкостенные, сильно вакуолизированные, многоугольные клетки колонки располагаются в трех кругах, внутренний из которых состоит из самых крупных и немногочисленных клеток.

При последующем развитии коробочки археспорий становится четырехслойным. Клетка археспория содержит густую цитоплазму, крупное ядро, одну чашевидную пропластиду, хорошо развитую эндоплазматическую сеть, многочисленные митохондрии, единичные липидные капли. Спустя некоторое время оболочки археспориальных клеток частично лизируются, клетки отходят друг от друга, становятся округлыми, превращаясь в материнские клетки спор, на срезах которых обычно видны две чашевидные пластиды с зачатками ламеллярной системы и с зернами крахмала (рис. 1, Л). Очевидно, что единственная пластида археспориальной клетки к этому времени разделилась на четыре. Материнские клетки покрыты тонкой инициальной оболочкой, состоящей из рыхло расположенных фибрилл клетчатки. Между инициальной оболочкой и плазмалеммой затем образуется так называемая специальная стенка, состоящая из редких фибрилл клетчатки, вкрапленных в матрикс из пектиновых веществ и кислых мукополисахаридов. В этой стенке иногда видны ломасомы и концентрические скопления мембран (рис. 1, *Б, Д);* наличие ломасом, возможно, свидетельствует о высокой метаболической активности цитоплазмы материнской клетки при построении оболочки. Клетки наружного и внутреннего споровых мешков в это время содержат многочисленные митохондрии и диктиосомы, одиночные липид-

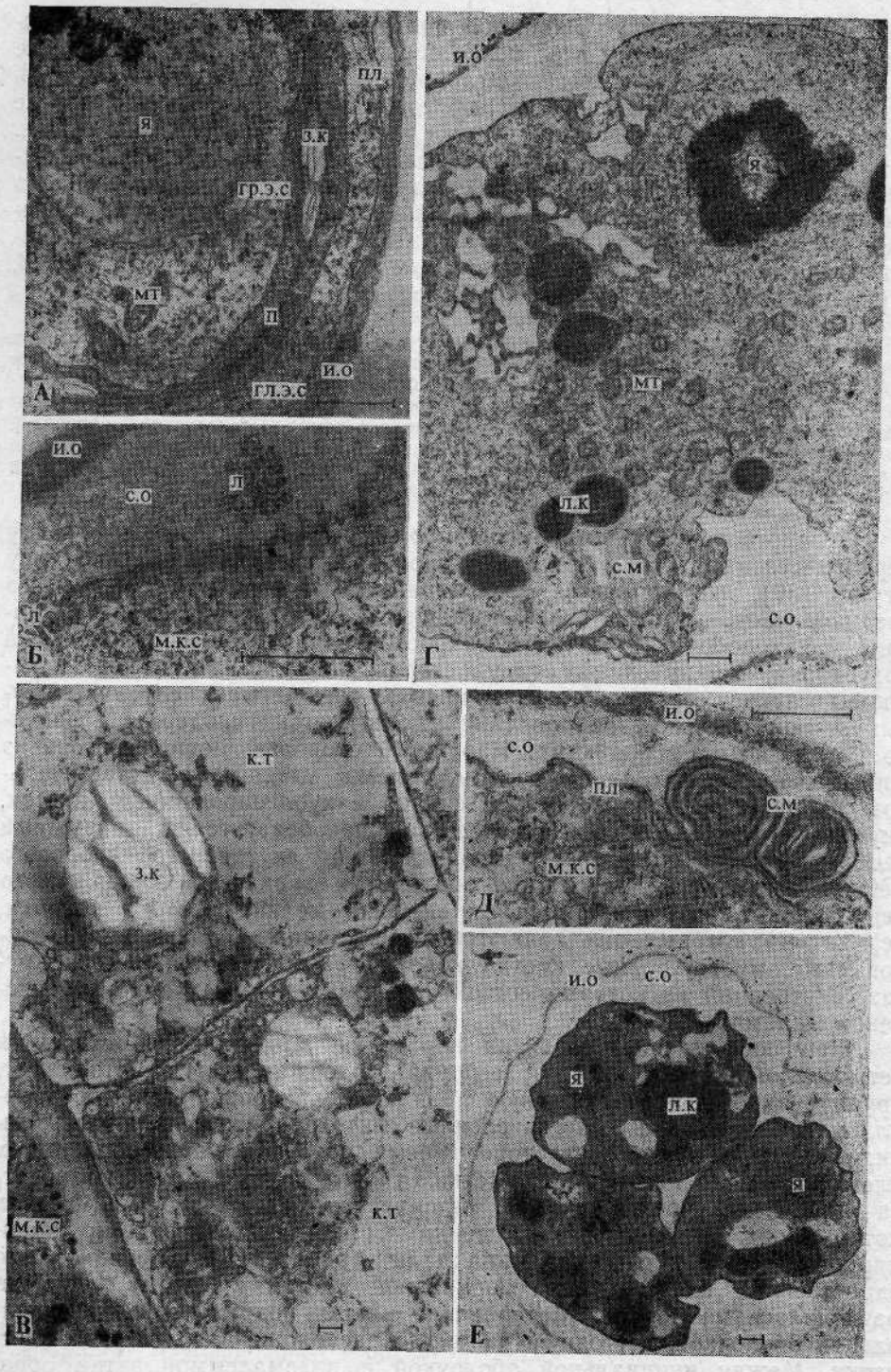

Рис. 1. Материнские клетки спор *(А, Б Г, Д),* тетрада спор (£) и клетки тапетума *(В)* Tetraphis pellucida:

гл.э.с.- гладкая эндоплазматическая сеть, *гр. э. с* - гранулярная эндоплазматическая сеть, *з. к* - зерна крахмала, *и. о* - инициальная оболочка, *к.* г - клетки тапетума л - ломасомы *л. к* - липидные капли, *м. к. с* - материнская клетка спор, *мт* митохондрии *п* - п ластида л. - плазмалемма, *с.м.* - скопления мембран, *с. о* - специальная оболочка *я*- ядро; масштаб 1 мкм

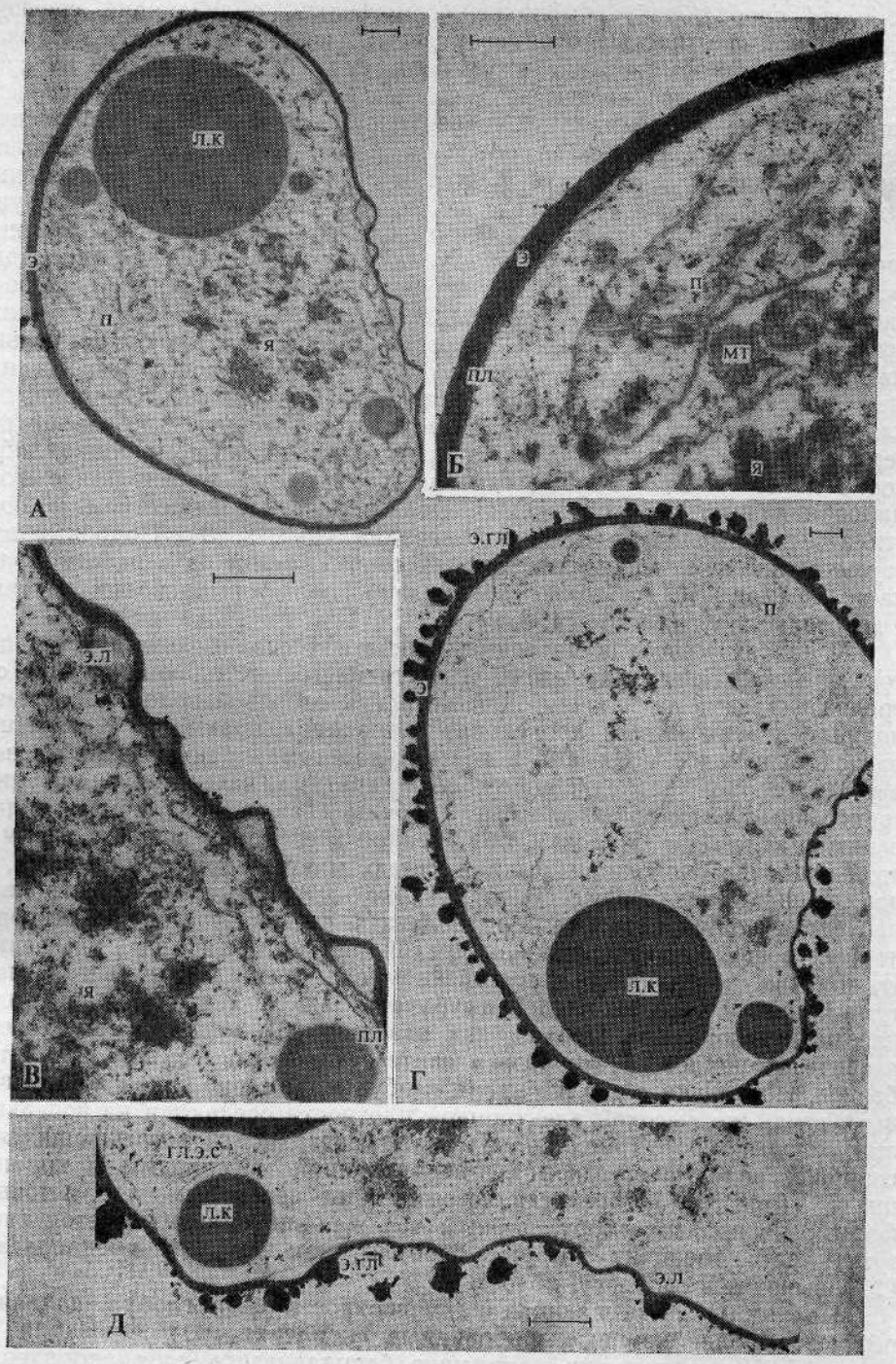

Рис. 2. Молодые споры Tetraphis pellucida *(А—Д)*:
э — экзина, *э. гл* — электронно-плотные глобулы, *э. л* — экзинные ламеллы; остальные обозначения те же, что на рисунке 1

ные капли, крупную вакуоль и амилопласты с полиэдрическими зернами крахмала (рис. 1, *В*).

По завершении мейоза в ходе цитокинеза митохондрии концентрируются в области формирования стенки, разделяющей протопласт материнской клетки на четыре части (рис. 1, *Г*). Протопласт

молодых спор образует довольно гомогенный, обладающий средней электронной плотностью слой спородермы, который состоит из спорополленина. Формирование этого слоя, судя по его толщине на срезах (рис. 1, *Е),* начинается на дистальной стороне, а затем распространяется и на проксимальную поверхность споры. После разрушения инициальной и специальной оболочек и межспоровой перегородки споры отходят друг от друга, растут и становятся слегка уплощенными на проксимальной стороне (рис. 2, *А).* Согласно данным Брауна и Леммон [10], пластида у T. pellucida ко времени расхождения спор мигрирует к проксимальному полюсу, располагаясь перпендикулярно дистальной поверхности споры. К этому же времени исчезает дистальный и появляется проксимальный организующий центр из микротрубочек, с формированием которого авторы связывают не только миграцию пластиды, но и образование проксимальной поры. На нашем материале организующие центры не обнаружены, правда, и пластида в разошедшихся спорах располагается еще у дистальной поверхности споры (рис. 2, *Б).* На проксимальной стороне тонкая оболочка из спорополленина местами приподнимается в результате формирования выступов, сложенных мелкозернистым веществом и подстилаемых ламеллами из спорополленина (рис. 2, *В).* Подобные выступы видны и на микрофотографиях спор T. pellucida в работе Брауна и Леммон [10], а также обнаружены при формировании колечка у некоторых других мхов [4, 8, 9].

К началу мейоза в материнских клетках спор большая часть цитоплазмы в клетках наружного и внутреннего выстилающих слоев сосредоточивается у оболочки, обращенной к споровой полости, а в амилопластах этих клеток происходит деградация крахмала. К моменту расхождения спор крахмала в клетках тапетума практически уже нет, а у перегородок, разделяющих клетки тапетума, на срезах видны многочисленные электронно-плотные глобулы. Такие же глобулы видны в цитоплазме близ оболочки, обращенной к споровой полости, в самой этой оболочке сложенной рыхлой сетью микрофибрилл клетчатки, и на внешней поверхности оболочки (рис. 3,*А*). Высокая электронная плотность глобул позволяет предполагать, что они состоят из жироподобных веществ, дисперсионной средой для которых являются белки. И, конечно, не случайно в постепенном слое цитоплазмы клеток тапетума наблюдаются скопления трубочек гладкой и гранулярной эндоплазматической сети. Первая, как известно [6], играет важную роль в синтезе липидов, а вторая — в синтезе «экспортируемых» из клетки белков. Поскольку в это же время глобулы примерно такой же величины и столь же высокой электронной плотности оседают и на поверхности молодых спор (рис. *2,Г,Д),* и на поверхности встречающихся в споровой полости сгустков дегенерированной цитоплазмы и колоний цианей (рис. 3, *Г),* представляется весьма вероятным, что источник формирования этих глобул один и тот же — цитоплазма клеток тапетума, через оболочку которых глобулы, как это уже предполагали [27], выходят в споровую полость.

Некоторые из оседающих на поверхности спор глобул, сливаясь, образуют более крупные шаровидные скопления, полимеризация вещества которых ведет к появлению бородавчатого слоя спородермы (рис. 3, *Д).* Бородавочки не разрушаются при ацетолизе и, очевидно, состоят из спорополленина, электронная плотность которого такая же, как у ранее сформировавшегося слоя экзины, или выше (рис. 3,*Б*). Осевшие последними на поверхности спор (в том числе и на поверхности уже возникших бородавочек) глобулы сохраняют в определенной степени свою индивидуальность и присущую им очень высокую электронную плотность (рис. 3, В). Ацетолизоустойчивый внешний слой спородермы, обладающий обычно более высокой электронной плотностью, чем ранее сформировавшийся слой экзины, многие авторы

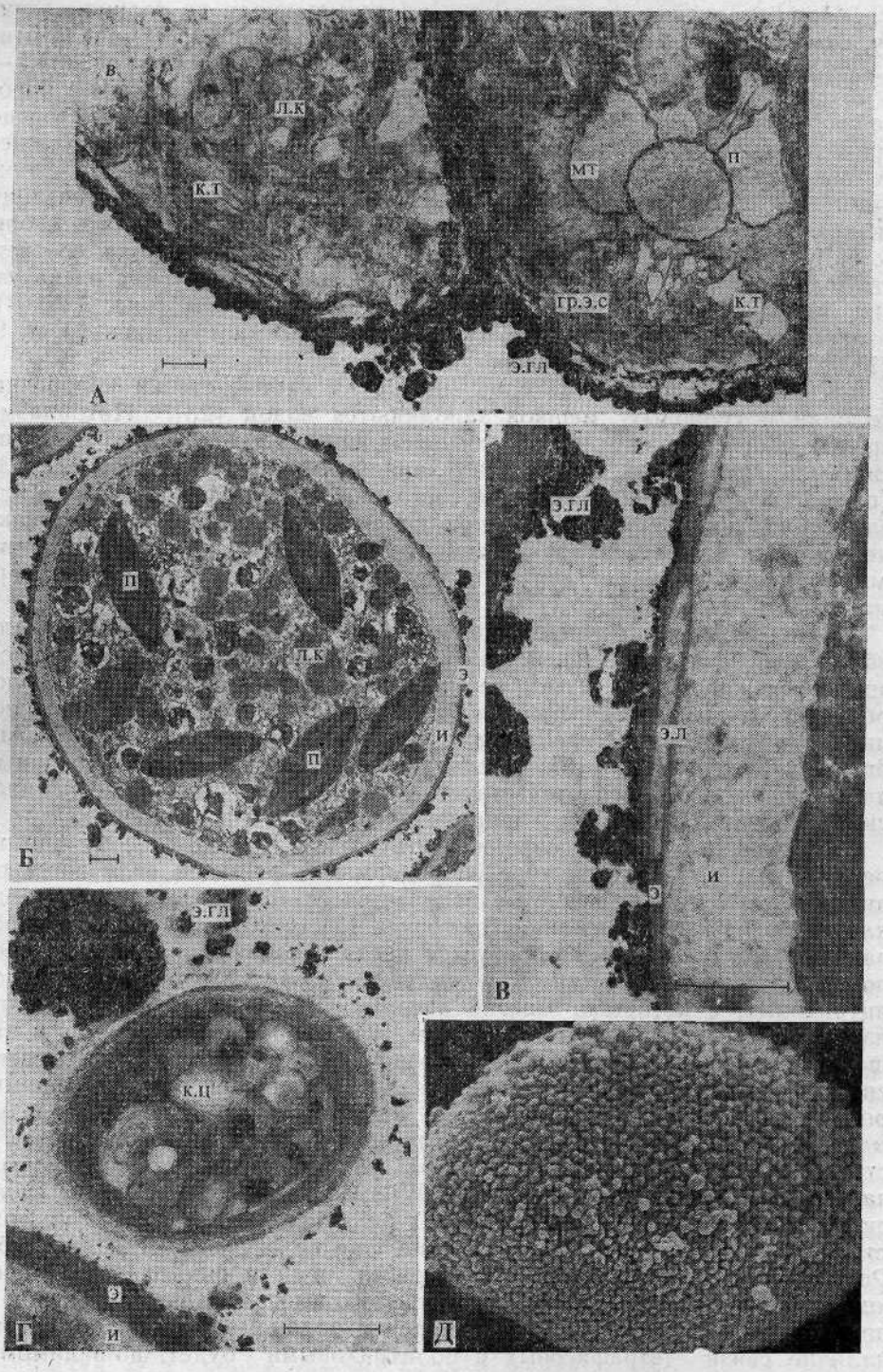

Рис. 3. Клетки тапетума (*А*), споры *(Б, В, Д)* и колония цианей *(Г)* в коробочке Tetraphis pellucida:
в — вакуоль, *и* — интина, *к. ц* — колония цианей; остальные обозначения те же что на рисунках 1 и 2

вслед за Мак-Клаймонтом и Ларсоном [24] называют периной, хотя он и не является продуктом деятельности периплазмодия, а соответствует, скорее, эктосэкзине пыльцевых зерен.

Мощная интина, в несколько раз превышающая по толщине экзину, окончательно дифференцируется после образования экзины. Интина на проксимальной стороне споры толще, чем на дистальной, в 1,5—2 раза, и, напротив, экзина на проксимальной стороне тоньше, а бородавочки здесь мельче и реже расположены, чем на дистальной стороне (рис. 3,Б). Часть проксимальной поверхности у некоторых спор вовсе не покрыта бородавочками; такие споры несколько похожи на споры Timmiella barbuloides (Brid.) Moenk. из Pottiales [12]. Организация экзины подтверждает предположение Эрдтмана [17] о том, что споры T. pellucida каталептные. Выступы на проксимальной стороне, соответствующие колечку других мхов, в зрелых спорах имеют вид очень узких линзовидных участков и с поверхности незаметны (рис. 3,*Б, В),* а пробки, располагающейся в центре апертуры многих мхов [4, 8, 9, 27], у T. pellucida не обнаружено.

К моменту созревания спор многие из клеток стенки коробочки, колонки и споровых мешков заполняются водой [23]. Цитоплазма зрелых спор содержит многочисленные хлоропласты с хорошо развитой системой тилакоидов, множество липидных капель, мелкие вакуоли (рис. 3, *Б).* В гидратированном состоянии споры сфероидальные или эллипсоидальные (рис. 3, *Д);* при подсыхании проксимальная стенка нередко втягивается и спора становится лодочковидной. Очевидно, что апертурная область регулирует объем споры и ее можно считать гармомегатом.

В коробочке T. pellucida, содержащей почти зрелые споры, были обнаружены колонии цианей (рис. 3, *Г).* Так как покрытый кутикулой эпидермис коробочки устьиц не имеет, остается допустить, что водоросли проникли в спорогоний на ранних этапах его развития. Находка цианей в коробочке T. pellucida в свете аналогичных находок у Andreaea rupestris He.dw. [5] и сплахновых (наши неопубликованные данные), очевидно, свидетельствует о том, что факультативный эндосимбиоз цианей со мхами — широко распространенное явление.

Полученные данные позволяют утверждать, что по способу формирования и по ультраструктуре спородермы T. pellucida отличается от андреэевых, но существенно не отличается от тех представителей подкласса бриевых, в понимании Бротеруса [7], у которых скульптурированный слой спородермы образуется после освобождения спор из оболочки материнской клетки. К сожалению, развитие спородермы у политриховых, с которыми многие авторы сближают тетрафисовые, не изучено, но, судя по опубликованным [24, 25, 31] и имеющимся в нашем распоряжении материалам, в основании скульптурных элементов спор многих родов политриховых располагается слой экзины, сформировавшейся тогда, когда споры еще находились в пределах оболочки материнской клетки, а сами скульптурные элементы располагаются в строго определенном порядке. Правда, у некоторых политриховых, например у Psilopilum cavifolium (Wils.) Hag., спородерма по своей скульптуре сходна со спородермой T. pellucida, но развитие и ультраструктура спородермы у P. cavifolium еще не изучены. Для апертуры Polytrichum commune Hedw. характерно наличие мощно развитой пробки из пектина [27], но все ли политриховые обладают апертурой с пробкой, пока неизвестно. С точки зрения палиноморфологии, отрицать наличие связи тетрафисовых с политриховыми будет, по-видимому, преждевременно, но то, что тетрафисовые вряд ли следует рассматривать в качестве переходного звена между андреэевыми и политриховыми, представляется вполне вероятным.

Литература

1. Савич-Любицкая Л. И. Андреевые и бриевые. I. Общая часть. — В кн.: Флора споровых растений СССР. Т. 3; Листостебельные мхи (2). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 15—134.

2. Филина Н. И., Филин В. Р. Развитие и строение спородермы Andreaea rupestris Hedw. (Andreaeaceae, Musci). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, с. 86—100.
3. Филина Н. И., Филин В. Р. Развитие и строение спородермы у Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae, Musci). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1985, № 1, с. 50—60.
4. Филина Н. И., Филин В. Р. Развитие и строение спородермы у Plagiothecium laetum B. S. G. (Plagiotheciaceae, Musci). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1987, № 1, с. 29—37.
5. Филина Н. И., Филин В. Р. О цианеях в коробочке андреэи скальной. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1989, т. 94, с. 93—101.
6. Ченцов Ю. С. Общая цитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
7. Brotherus V. F. Musci (Laubmoose). — In: A. Engler und K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1924, Bd. 10, 1925, Bd. 11.
8. Brown R. C, Lemmon B. E. infrastructure of sporogenesis in a moss, Ditrichum pallidum. 3. Spore wall formation. — Amer. Journ. Bot., 1980, v. 67, p. 918—934.
.9. Brown R. C, Lemmon B. E. Aperture development in spores of the moss, Trematodon longicollis Mx. — Protoplasma, 1981, v. 106, p. 273—287.
JO. Brown R. C, Lemraon B. E. Microtubule organization and morphogenesis in young spores of the moss Tetraphis pellucida Hedw. — Protoplasma, 1983, v. 116, p. 115—124.
11. Campbell D. H. The Structure and Development of Mosses and Ferns. 3th ed. N. Y. — L., 1918.
12. Castaldo-Cobianchi R., Giordano S., Cafiero G. Studies on Timmiella barbuloides (Brid.) Moenk., 4. SEM and TEM characterization of spore wall and first germination stages. — Journ. Bryol., 1982, v. 12, p. 273—278.
13. Clarke G. S. C. Spore morphology and bryophyte systematics. — In: Bryophyte Systematics. L., 1979, p. 231—250.
14. Crosb y M. R., Magill R. E. A Dictionary of Mosses. St. Louis, 1977.
15. Crum H. A., Anderson L. E. Mosses of Eastern North America. N. Y., 1981, v. 2..
16. Dixon H. N. Classification of mosses. — In: Manual of Biology. Hague, 1932, p. 397—412.
17. Erdtman G. Pollen and Spore Morphology — Plant Taxonomy. (An Introduction to Palynology. 3). Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. (Text). Stockholm, 1965.
18. Fleischer M. Die Musci der Flora von Buitenzorg. Leiden, 1900—1902, Bd. 1.
19. Fleischer M. Naturliches System der Laubmoose. — Hedwigia, 1920, Bd. 61, S. 390—400.
20. Frey W. Neue Vorstellungen iiber die Verwandtschaftsgruppen und die Starnrnesgeschichte der Laubmoose. — In: Beitrage zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart, 1977, S. 117—139.
21. Grout A. Moss Flora of North America North of Mexico. Newane, 1928.
22. Loeske L. Zur Morphologie und Systematik der Laubmoose. Berlin, 1910.
23. Lorch W. Anatomie der Laubmoose. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1931, Bd. 7, Abt. 2, T. 1.
24. McClymont J. W., Larson D. A. An electron-microscopic study of spore wall structure in the musci. — Amer. Journ. Bot., 1964, v. 51, p. 195—200.
25. Mogensen G. S. Spore development and germination in Cinclidium (Mnjaceae, Bryophyta), with special reference to spore mortality and false anisospory. — Canad. Journ. Bot.. 1978, v. 56, p. 1032—1060.
26. Neidhart H. V. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes. — In: Bryophyte Systematics. L, 1979, p. 251—280.
27. Olesen P., Mogensen G. S. Ultrastructure, histochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses. — Bryologist, 1978, v. 81, p. 493—516.
28. Reimers H. Bryophyta. Moose.— In: Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Auf. Berlin, 1954, S. 218—268.
29. Robinson H. A revised classification for the orders and families of mosses. — Phytologia, 1971, v. 21, p. 289—293.
30. Ruhland W. Musci. Allgemeiner Teil. — In: A. Engler und K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1924, Bd. 10, H. 1, S. 1—100.
31. Smith G. L. New development in the taxonomy of Polytrichaceae: epiphragm structure and spore morphology as generic characters. — Journ. Hattori Bot. Lab., 1974, № 38, p. 143—150.
32. Vitt D. H. Bryopsida. — In: Synopsis and Classification of Living Organisms. N. Y., 1982, v. 1. p. 307—336.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 25 мая 1988 г.