



Биолог. журн. Армении, 1 (67), 2015

СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ СЕМЯН ТРЕХ БЛИЗКИХ ВИДОВ РОДА *PISUM* (FABACEAE) В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ГЕТЕРОСПЕРМИИ, ОБНАРУЖЕННЫМ У *P. ELATIUS*

Г.Г. ОГАНЕЗОВА, Е.М. НАВАСАРДЯН, Г.Г. ШАБОЯН

Институт ботаники НАН РА
marina-oganezova@rambler.ru

У *Pisum elatius* семена разного размера прорастают в разное время – мелкие семена прорастают быстрее, чем крупные, у которых период прорастания растягивается до года и более. В результате вид формирует почвенный банк семян. Структурных различий между этими семенами нет. Кроме объема семян, различия между ними только в незначительном доминировании у мелких семян параметров структур, ответственных за прорастание семени над таковыми, обеспечивающими его защиту. У крупных семян доминируют структуры, ответственные за защиту семени.

Pisum elatius – гетероспермия – почвенный банк семян

Pisum elatius տարբեր չափերի սերմերը ծլում են տարբեր ժամանակահատվածներում: Փոքր սերմերը ծլում են մեծերից ավելի վաղ: Խոշոր սերմերի ծլումը տևում է մինչև մեկ և ավելի տարի, ինչը նպաստում է հողային սերմերի բանկի ձևավորմանը: Փոքր և մեծ սերմերի միջև կառուցվածքային տարբերություն չկա: Բայց փոքր սերմերի մոտ այն չափանիշները, որոնք պատասխանատու են սերմի ծլունակության համար աննշան գերակշռում են սերմերի պաշտպանիչ հատկության համեմատությամբ: Մեծ սերմերի մոտ չափանիշների հակառակ հարաբերություն է:

Pisum elatius – հետերոսպերմիա – սերմերի հողային բանկ

Pisum elatius seeds germinate in different time periods. Small seeds germinate more quickly than big ones. The big seeds germinate in one year or more forming the soil seed bank. Small and big seeds do not have differences in structure, but parameters of structures responsible for seed germination in small seeds slightly dominate on parameters responsible for seed protection. The big seeds have opposite correlation between these parameters.

Pisum elatius – geterospermia – seed soil bank

Гетерокарпия и гетероспермия – формирование на одном растении морфологически разных плодов и семян – известны давно и распространены главным образом, у одно-двулетних растений. Это явление часто служит формированию почвенного банка семян, что позволяет растениям устойчиво сохраняться в составе характерных для них группировок.

Изучение этого явления имеет давнюю историю. В 1890 году термин “гетерокарпия” ввел в научную литературу E. Huth [цит. по 5], а в 1898 г. L. Nicotra [цит. по 5] предложил понятие “гетероспермия”. Исследование этого феномена

имеет два аспекта: выявление его биологических и структурных особенностей; классификация по выявленным отличительным признакам. Оба направления активно развиваются [8, 1, 9, 23, 7, 20, 21, 10].

Проблема традиционно исследуется представителями ульяновской школы морфологии. Левина и Войтенко [11] понимают гетерокарпию как способность формировать на одном растении морфологически различные диаспоры – плоды, части плодов, семена. Позже Войтенко [5, 6] дал критический анализ явления, связанного с разнородностью единиц дисперсии, которыми могут быть как плоды с семенами, так и семена, и потому предложил в качестве синонима термина гетерокарпия – гетеродиаспорию. В одной из работ [5] он обсуждает обширный круг вопросов, связанных с этим явлением, охватив практически всю мировую научную литературу, опубликованную к этому времени. Им указано на некоторые сложности, нестыковки в определении этого феномена разными авторами. Предложена обновленная классификация для вариантов гетерокарпии (гетеродиаспории) и соответствующая терминология.

Представители той же школы Опарина и Пестова [16] не согласны к сведению в единое понятие гетерокарпии и гетероспермии, так как “гетероморфные семена имеют также существенные экофизиологические различия, касающиеся глубины их покоя, всхожести, периода прорастания, требований к температурному и световому факторам” Авторы считают, что гетеродиаспория – это генетически обусловленное свойство формирования на одной особи диаспор, различающихся по способу дессиминации. То есть, гетеродиаспория – это способ дессиминации, обусловленный морфологией единиц распространения, но не с экофизиологической специализацией, характеризующей гетероспермию.

Эта дискуссия выявляет сложность явления и необходимость его исследования на новых примерах. Таковым может быть вид *Pisum elatius* M. Bieb. (Fabaceae), у которого обнаружено явление формирования на одном растении в одном плоде семян разной величины с различными сроками прорастания.

Материал и методика. Материалом для изучения послужили три вида рода *Pisum*, систематический статус которых служит предметом дискуссий и у которых обнаружены различия в биологии развития. Это виды *P. elatius* M. Bieb., *P. arvense* L. и культурный *P. sativum* L.

Все виды *Pisum* – травянистые однолетники со слабыми надземными побегами, степень и характер ветвления которых варьирует от незначительно разветвленных, с выраженным моноподиальным ростом до сильно разветвленных, с преобладанием симподиального ветвления.

Исходным материалом для *P. elatius* служили семена, собранные на юге Армении в области Сюник для Банка семян при Институте ботаники НАН РА (5 км от Кармракара к Горису, слева от дороги, 15. 06. 2005. И. Аревшатян). При репродукции семян *P. elatius* и в ходе последующих исследований выявилась разновременность сроков их прорастания. Очевидно, в популяции вида есть растения с разной продолжительностью жизненного цикла (весенние и зимующие однолетники) и с разным типом цветения/опыления. Из первых проросших семян вырастают растения с нормально развитыми цветками, зацветающими в апреле-мае. Они посещаются насекомыми и завязывают плоды. Растения, появившиеся из семян, проросших позже, формируют цветки (июнь-июль), которые остаются в бутонах, но плоды завязываются. То есть для этого вида характерны как хазмо-, так и клейстогамия¹. Иногда отмечено формирование обоих типов цветков на одном растении, цветение которого начиналось в конце июня (хазмогамные цветки) и продолжалось в июле (клеистогамные цветки). Если же семена проросли еще позже – в июне-июле-августе, то растение формировало только вегетативные побеги и в таком виде зимовало и переходило в генеративную фазу весной

¹ Для изученных трех видов гороха характерен высокий уровень автогамии – наличие пыльцы на рыльцах зафиксировано уже в бутонах перед их раскрытием, что не исключает возможность перекрестного опыления.

следующего года [12]. Клейстогамия при наличии морфологически хазмогамных цветков обнаружена и у других родов бобовых [4]. Сохранение энтомофильной организации цветков у этих видов авторы считают реликтовым явлением.

Исследования показали, что для семян *P. elatius* характерны существенные различия по размерам и массе, связанные со временем их созревания на растении: первые созревшие семена отличались большей массой и размерами и характеризовались очень растянутым периодом прорастания. Их масса (на 1000 семян) составляла ~ 60 г, диаметр семени ~ 0,45 см. За первые 10 дней после посева проросло ~ 2%, а за 2 года эксперимента – всего 36 % этих семян. В дальнейшем в зрелых бобах, наряду с крупными семенами, формируются и относительно мелкие, процент которых к концу вегетации растений увеличивается. Масса 1000 таких семян составляла ~ 20 г, диаметр семени ~ 0,3 см. Они отличались лучшими показателями всхожести. За первые 10 дней проросло около 20 % семян, а за период первой вегетации – 202 дня – проросло 100 % семян. Явление зависимости сроков прорастания семян от их массы известно и у других растений [19, 22].

Для изучения морфологии и анатомической структуры семян были отобраны образцы из обеих фракций. Для сравнения изучены анатомия и морфология семян у систематически близкого к *P. elatius* вида *P. arvense* и у культурного *P. sativum* (последний часто объединяют с *P. arvense*), у которых не наблюдалась разновременность сроков прорастания семян.

P. arvense найден в Армении недавно – Армения, обл. Сюник, окр. с. Салвар. 13.07. 2005 г. И. Аревшатын [2]. *P. sativum* – Армения, Гегаркуникская обл., г. Мартуни, культивар, 7.09.2013. Г. Шабоян.

По традиционной для световых микроскопов методике изготовлены постоянные анатомические препараты семян для микроскопа марки Olympus CX31. Препараты изучались при увеличениях 100 и 200. Измерения проведены с помощью окуляр-микрометра на микроскопе МБР-3. Для растворения пигментов использовалась реакция с жавелевой водой.

Результаты и обсуждение. Морфология и анатомия семян бобовых довольно хорошо изучена [18, 17]. Отметим только некоторые особенности семян изученных видов.

Pisum elatius. Семязачатки анатропные, 2-интегументальные. Наружный интегумент составлен из 7 слоев клеток, внутренний – из 2. Нуцеллус в халазе образует гипостазу, в остальной части семязачатка сохраняются 1-2 его слоя. В микропилярной части – в линзе зрелого семени – нуцеллус сохраняется в виде эпистазы. Первый слой интегумента семязачатка покрыт тонкой кутикулой, клетки незначительно радиально вытянуты. Второй слой составлен изодиаметрическими по форме клетками паренхимы, остальные слои представлены более крупными, округлыми паренхимными клетками.

Крупные семена *P. elatius* в контуре обычно округлые, латерально приплюснутые, иногда с образованием хорошо выраженных ложбинок, поверхность семени пупырчатая. Окраска семени составлена двумя-тремя цветами. Основной фон – зеленый оттенка хаки, на нем полосы и пятна коричневого цвета, есть еще редкие, неравномерно распределенные черные точки. Рубчик и линза (преобразование микропиле, которое формируется только клетками наружного интегумента) расположены на одной линии. Рубчик прикрыт остатками фуникулуса в виде белых гребенчатых образований, которые легко счищаются. Очищенная от них поверхность рубчика черная, с хорошо выраженной щелью, по форме округлая или эллипсоидальная. Линза конусовидная, темно-коричневая (рис.1).

Мелкие семена обычно без латеральной сплюснутости, с пупырчатой поверхностью, равномерно окрашены коричневым цветом. На этом фоне иногда выделяются более темные или, наоборот, более светлые полосы и пятна. Очень редко среди этих семян встречаются сплюснутые, в окраске поверхности которых есть цвет хаки. Рубчик такой же, как у крупных семян. Линза также сохраняет конусовидную форму, но часто ее

вершина разделена щелью, или она ямчатая, или рядом с выпуклым участком есть уплощенный и как будто более тонкостенный участок.

Структура семенной кожуры видов *Pisum* по классификации, предложенной Пономаренко [17], принадлежит к третьему типу. Зрелая семенная кожура составлена только производными наружного интегумента – тестой.

Кутикула крупных семян тонкая, извилистая. Экзотеста представлена палисадными по форме клетками – клетки сильно антиклинально вытянуты с равномерным утолщением всех клеточных стенок. Высота клеток этого слоя разная – чередуются участки с более высокими и менее высокими клетками, что и обуславливает бугристость поверхности семени. Светлая линия проходит под бугорками. Коричневый пигмент заполняет только нижнюю половину клеточной полости, концентрация пигмента неравномерная. Примерно на середине заполненных участков клеточной полости она выше, что способствует формированию эффекта “темной линии”. Линия заполнения пигментом этих клеток также неравномерная – под бугорками она выше, чем на гладких участках поверхности семени. Первый слой мезотесты, который исследователи семян бобовых называют гиподермой, представлен гантелевидными по форме клетками – их клеточная полость в средней части клетки резко сужена из-за сближения антиклинальных клеточных стенок. Клеточные стенки этого слоя со значительным равномерным утолщением. Клеточная полость заполнена темно-коричневым пигментом. После обработки жавелевой водой этот пигмент полностью растворяется, тогда как окраска содержимого экзотесты лишь меняется на красновато-коричневую. Можно предположить, что природа этих пигментов разная, возможно, в экзотесте более стойкие меланины, в гиподерме – флобафены. Остальные слои мезотесты представлены паренхимой из 14-15 слоев. Первые 3-4 и самые внутренние 3-4 слоя лишены содержимого, тогда как промежуточные слои более крупноклеточные, с коричневым содержимым. Без обработки жавелевой водой клетки этих слоев сжаты. Эндотеста не выражена. Перисперм (1-2 слоя) мало отличается от клеток нижних слоев тесты (рис. 2).



Рис. 1. Общий вид семени
P. elatius x16

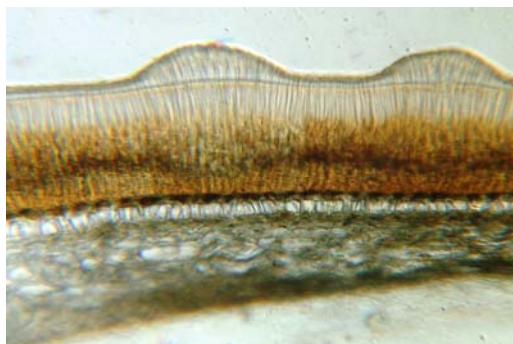


Рис. 2. Семенная кожура *P. elatius* x160

В области линзы резко увеличиваются размеры клеток экзотесты, коричневый пигмент заполняет практически все слои тесты. Микропилярная щель обычно не сохраняется, но в ряде случаев отмечено расхождение клеточных стенок в центральной части линзы, иногда сходное явление отмечено и между клетками ее латеральных участков. В этой области отмечены остатки нуцеллуса в виде эпистазы, клетки которой окрашены красновато-коричневым пигментом (рис. 3).

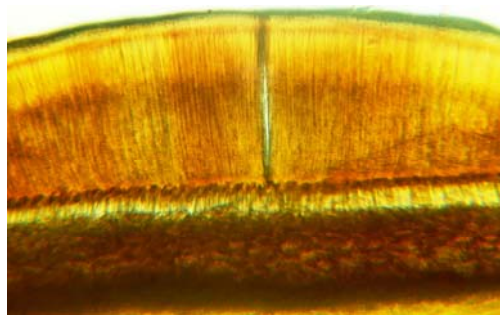


Рис. 3. Область линзы *P. elatius* x160

Строение рубчика описано многими авторами, в частности, Пономаренко [17]. В рубчике этого вида сохраняются остатки фуникулуса, которые в зрелом семени представлены бесцветными отмершими клетками паренхимы и специализированным слоем клеток – эпихилумом. На срезах поперек длинной оси рубчика эпихилум составлен из двух половинок и разделен щелью. Каждая половинка на поперечном срезе составлена палисадно-вытянутыми клетками с равномерным утолщением стенок, заполненных красновато-коричневым содержимым. Под ними – типичная для рода экзотеста, но ее клетки в этой области семени менее радиально вытянутые. На срезах, ориентированных вдоль длинной оси рубчика, эпихилум образует непрерывный слой. Гантелевидные клетки в области рубчика отсутствуют. Корешок зародыша, врастая в семенную кожуру, прорывает ее близ края рубчика, где представлен только слой сравнительно небольших клеток экзотесты и паренхима лизирована (небольшая полость по краю рубчика в направлении роста корешка отмечена уже в недозрелых семенах). С противоположного края рубчика отмечен проводящий пучок, который через рубчик входит в семенную кожуру и продолжается в сторону линзы. Его наружный конец в зрелом семени заметен среди остатков фуникулуса.

В центральной части рубчика на срезах, перпендикулярных его длинной оси, под щелью развивается своеобразная, овальная по форме группа клеток, которые Пономаренко называет пучком трахеид. Для обозначения этих структур термин “трахеиды” употребляет также Попцов [18], обозначая их как “остров трахеид”. Эти клетки морфологически похожи на трахеиды, но никак не связаны с проводящей системой. Их функция – впитывание воды извне. Очевидно, для их обозначения правильное употребление термина “гидроциты”². На срезах вдоль длинной оси рубчика видно, что это довольно значительный массив клеток, в контуре имеющий прямоугольную форму. То есть в целом эта структура имеет форму двояковыпуклой линзы, расположенной вдоль длинной оси рубчика и одним своим краем соприкасающейся с его щелью (рис. 4, 5). Гидроциты обладают большим количеством крупных пор, способных легко впитывать влагу. Именно они и, может быть, остатки проводящего пучка, который контактирует с внешней средой, впитывают воду и насыщают ею ткани семени, что обеспечивает его прорастание. Вокруг и под гидроцитами сохраняется значительный массив мезотесты и гипостаза. В этой области мезотеста представлена многослойным массивом небольших паренхимных клеток, заполненных красновато-коричневым пигментом. Гипостаза также составлена паренхимными, часто полуразрушенными, клетками.

² Сходный тип клеток со сходной функцией отмечен одним из авторов в семенной кожуре видов рода *Alstroemeria* (сем. *Alstroemeriaceae*) [15].

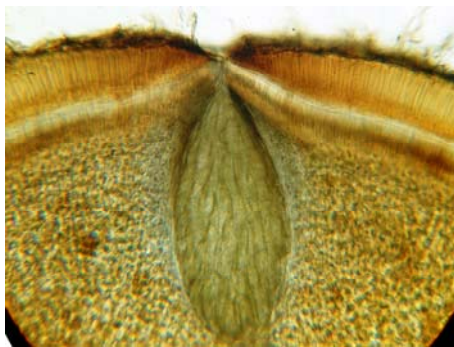


Рис. 4. Поперечный срез рубчика группой гидроцитов $\times 160$. *P. elatius*

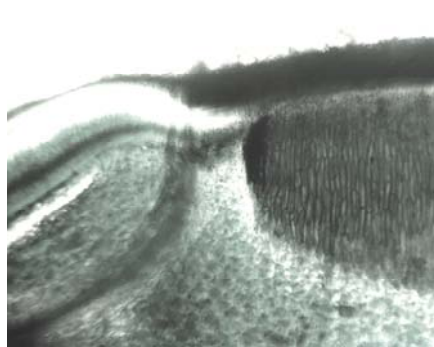


Рис. 5. Продольный срез рубчика *P. elatius* с фрагментом группы гидроцитов. В левой части – проводящий пучок $\times 160$

Толщина спермодермы крупных семян в пределах одного семени варьируют от $\sim 1,15$ мм до $\sim 1,8$ мм. В месте развития линзы может достигать $\sim 3,3$ мм. Высота экзотесты с первым слоем мезотесты в местах развития бугорков варьирует от $\sim 1,05$ мм до $\sim 1,2$ мм, на сглаженных участках $\sim 0,9$ – 1 мм. Толщина спермодермы в области линзы равна ~ 4 – 5 мм. Размеры рубчика у разных семян варьируют в пределах ~ 5 – 6 мм. Группа гидроцитов на поперечном срезе рубчика в высоту достигает $\sim 1,75$ – $2,5$ мм, а в ширину ~ 1 мм. На продольном срезе ее длина равна ~ 6 мм. У прорастающих семян размеры семенной кожуры практически не меняются, а линза немного увеличивается ($\sim 3,9$ мм), что указывает на вероятность ее участия в абсорбции воды из внешней среды.

Структура мелких семян не отличается от таковой у крупных семян. Можно только отметить несколько более светлую окраску клеток с пигментами, что, вероятно, связано с несколько меньшей концентрацией пигментов. Строение линзы и рубчика мелких семян сходное с таковыми у крупных семян. Толщина спермодермы мелких семян варьирует в пределах $\sim 1,1$ – $1,7$ мм, толщина экзотесты с первым слоем мезотесты в месте развития бугорка равна ~ 1 мм, на сглаженных участках $\sim 0,85$ мм. В области линзы отличий от крупных семян нет. Размеры рубчика мелких семян немного меньше, чем у крупных ~ 4 – 5 мм. Группа гидроцитов по размерам практически не отличается от таковой у крупных семян.

Таким образом, у мелких семян можно констатировать незначительное уменьшение параметров защитных структур семени (экзотесты и первого слоя мезотесты) при несколько сниженной концентрации в них пигментов, что способствует уменьшению эффективности их механической функции. В то же время структуры, ответственные за прорастание семени – группы гидроцитов и линза (возможно?), у мелких семян по размерам практически не отличаются от таковых у крупных.

***Pisum arvense*.** Зрелые семена *P. arvense* в контуре 4-угольные, латерально сплюснутые. Основной фон окраски семян – светло-коричневый с неравномерно расположенными темными пятнами. Рубчик и линза морфологически сходны с таковыми у *P. elatius*.

Структура семенной кожуры этого вида близка к спермодерме у *P. elatius*. Основное отличие заключается в равномерной высоте клеток экзотесты (нет бугорков), которые, судя по окраске, содержат меньшее количество пигмента. Гантелевидные клетки первого слоя мезотесты и остальные слои тесты сходны с таковыми у *P. elatius*. Местами паренхимные клетки мезотесты хорошо сохраняются, и спермодерма имеет большую толщину. Прорастание зародыша происходит точно также, как у предыдущего вида – корешок врастает в семенную кожуру и прорывает ее на границе с рубчиком, где отсутствует слой гантелевидных клеток и размеры клеток экзотесты меньше, чем в остальной части семени.

Толщина спермодермы у семян этого вида меняется от степени сохранности слоев мезотесты от 0,85 мм до 1,4 мм. Вариабельность защитных слоев семенной кожуры – экзотесты и первого слоя мезотесты меньше: ~ 0,6 - 0,35 мм. Размеры линзы и рубчика маловариабельны. Толщина спермодермы в области линзы ~ 1,4-1,5 мм; рубчик – около 3-4 мм. Группа гидроцитов на поперечном срезе в высоту равна ~ 1,9-2 мм, в ширину – 0,5 мм, ее длина на продольных срезах ~ 5-6 мм.

Сравнение этих данных с параметрами быстрее прорастающих мелких семян *P. elatius* показывает, что параметры самой спермодермы и ее защитных слоев у *P. arvense* значительно меньше, концентрация пигментов в этих слоях также меньше, чем у *P. elatius*. Размеры рубчика и группы гидроцитов *P. arvense* сравнимы с таковыми у *P. elatius*, размеры клеток линзы у *P. arvense* вполтину меньше, чем у *P. elatius*.

***Pisum sativum*.** Семена *P. sativum* встречаются в 3 разных окрасках: желтые – в контуре округлые, а также коричневатые и зеленые, которые сохраняют округлость, но немного сплюснуты по бокам. Поверхность гладкая, рубчик не прикрыт остатками фуникулуса, с выраженной щелью, линза в виде небольшой выпуклости.

Структура семенной кожуры сходна с таковой у двух предыдущих видов. Основные отличия в практическом отсутствии или незначительном количестве пигмента в экзотесте и первом слое мезотесты. Клеточные полости этих слоев немного более развиты, чем у других видов *Pisum*. Остальные слои тесты местами хорошо сохраняются, местами также сжаты, как у двух других видов *Pisum*. Структура линзы также не имеет особых отличий от таковой у двух других видов.

Толщина спермодермы у семян этого вида меняется от степени сохранности слоев мезотесты от 0,85 мм до 1,5 мм. Вариабельность защитных слоев семенной кожуры – экзотесты и первого слоя мезотесты незначительна: ~ 0,6-0,35 мм. Размеры линзы и рубчика маловариабельны. Толщина спермодермы в области линзы: ~ 2,2 -2,5 мм; рубчик – около 4-5 мм. Эпихилум практически лишен пигмента. Высота группы гидроцитов на поперечном срезе равна ~ 2,5 мм, ширина ~ 1,05 мм, а ее длина на продольных срезах ~ 5-6 мм (рис. 6, 7).



Рис. 6. Поперечный срез рубчика *P. sativum* x160



Рис. 7. Продольный срез рубчика *P. Sativum* В левой части – проводящий пучок x160

Препараты рис. 6, 7 окрашены метиленовым синим.

Корешок проростка этого вида также врастает в семенную кожуру, но, в отличие от двух других видов рода, у *P. sativum* семенная кожура не прорывается в области рубчика, а полностью разрывается.

На основании полученных данных можно заключить, что структура тканей семенной кожуры сравниваемых видов рода *Pisum* очень сходная. Отличия заключаются: 1. в наличии бугорков на поверхности семени у *P. elatius*, образование которых связано с разной степенью разрастания клеток экзотесты; у двух других видов бугорки отсутствуют, 2. в разной концентрации пигментов в тканях семенной кожуры – наибольшая насыщенность пигментами характерна для крупных семян *P. elatius*,

наименьшая – *P. sativum*, есть основание предполагать их разную природу, а именно наличие более стойких меланинов в экзотесте *P. elatius* и менее стойких флобафенов у двух других видов, 3. высота клеток экзотесты и первого слоя мезотесты, которые, судя по наличию у них развитых утолщений клеточных стенок, выполняют функцию защиты зародыша – максимальная у крупных семян *P. elatius* (~1,05 -1,2 мм), у двух других видов она более чем в два раза меньше (*P. arvense* ~0,6 - 0,35 мм; *P. sativum* ~0,6-0,35 мм); 4. параметры структуры, ответственной за прорастание семени – группы гидроцитов у *P. elatius* (~1,75-2,5 мм x 1 мм. x 5 мм) и *P. arvense* (~1,9-2 мм x 0,5 мм x 5 мм), довольно близки, но заметно больше у *P. sativum* (~ 2,5 мм x 1,05 мм x 5-6 мм).

Приходим к выводу, что доминирование структур, обеспечивающих защиту зародыша, относительно структур, ответственных за его прорастание у *P. elatius* в сравнении с *P. arvense* и *P. sativum*, является причиной более сложного механизма прорастания семян у первого. Сходная закономерность характерна для *P. elatius*. При меньшем объеме его мелкие семена обладают сходными по эффективности с крупными семенами механизмами прорастания. Но при этом у них защитная функция семенной кожуры менее выражена. Вероятно, это причина (или одна из причин) разновременности сроков прорастания мелких и крупных семян и как следствие – формирование почвенного банка семян этого вида. Наличие у *P. elatius* почвенного банка семян наверняка способствовало сдвигу к югу границ его ареала по сравнению с *P. arvense* (*P. sativum* в диком виде не известен). То есть, для *P. elatius* характерна гетеросемянность в понимании Опариной, Пестовой [16].

Функциональная эффективность морфологической гетеросемянности *P. elatius* позволяет согласиться с мнением Опариной и Пестовой [16] о необходимости сохранения отдельного понятия “гетероспермия”. С другой стороны, при обсуждении общих вопросов стратегий выживаемости видов в связи с формированием на одном растении разных плодов и/или семян можно использовать обобщенное понятие “гетеродиаспория” [5].

Полученные данные можно обсудить в свете понятия “твердосемянности”. Считается, что истинная твердосемянность характерна для большинства бобовых растений [13], и она связана с присутствием в семенной кожуре палисадного слоя клеток (экзотесты), определяющего их экзогенный физический покой [14]. У изученных видов *Pisum* этот слой хорошо развит, различия только в уровне его пигментации и незначительные – в размерах. Виды различаются также особенностями структур, ответственных за прорастание семени – строением рубчика и параметрами группы гидроцитов. Это еще раз доказывает факт ответственности всего комплекса семенной кожуры, иногда и в целом семени, как за покой семян, так и за особенности его прорастания [15].

Феномен почвенного банка семян пока мало изучен [3]. Обнаружение этого явления и выявление путей его формирования у одного из видов *Pisum* заслуживает внимания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян В. Е., Манакян В. А. К карпобиологии *Diphychocarpus strictus* (Fisch.) Trautv. в связи с гетерокарпией. Известия АН АрмССР, 18, 2 (биол. науки), 47-55, 1965.
2. Аревшатын И. Г., Навасардян Е. М. О находке *Pisum arvense* L. в Армении. Тезисы II междун. научн. конф. „Проблемы эволюции и систематики культурных растений“ СПб, ”ВИР”, 15, 2014.
3. Батыгина Т. Б. Биология развития растений. СПб., „ДЕАН“, 763 с., 2014.
4. Верещагина В. А., Новоселова Л. В. Бутонная клейстогамия у однолетних видов люцерны *Medicago* (Fabaceae). Тезисы докл. II (X) съезда РБО „Проблемы ботаники на рубеже XX-XI веков“, 1, 106-107, 1998.
5. Войтенко В. Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология. Бот. журн., 74, 3, 281-296, 1989

6. *Войтенко В.Ф.* Гетерокарпия как комплексная научная проблема и перспективные направления ее исследования. Терехин Э.С. (ред.) „Проблемы репродуктивной биологии семенных растений“. Труды БИН РАН, 8, 36-45, 1993.
7. *Войтенко В.Ф., Опарина С.Н.* Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boerhaviaceae*. Бот. журн., 72, 5, 569-580, 1987.
8. *Исаченко Б.Л.* О прорастании семян дикорастущих растений, Совет. Ботаника, 13, 3, 53-57, 1945.
9. *Кожанчиков В.И.* Изменчивость морфологических признаков семян представителей сем. *Caryophyllaceae* Juss. Вопросы сравнительной морфологии семенных растений Л., „Наука“, 108-128, 1975.
10. *Кравцова Т.И.* Сравнительная карпология семейства *Urticaceae* Juss. М., „КМК“. 368 с., 2009.
11. *Левина Р.Е., Войтенко В.Ф.* Гетерокарпия или разноплодие. Природа, 5, 87-95. 1975.
12. *Навасардян Е.М.* Особенности биологии цветения и опыления *Pisum elatius* M. Bieb. (Fabaceae). Тезисы докл. Международ. конф. „А.Л. Тахтаджян и развитие ботанической науки в Армении“. Ереван, „Ин-т ботаники НАН РА“. 2010, 36-38, 2010.
13. *Николаева М.Г.* Покой семян. Прокофьев А.А. (отв. ред.) „Физиология семян“, М., „Наука“, 125-183, 1982.
14. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., „Наука“, 348 с., 1985.
15. *Оганезова Г.Г.* Структура семени и система лилейных. Ереван, Ин-т ботаники НАН РА, 248 с., 2008.
16. *Опарина С.Н., Пестова Н.Ю.* Сравнительно-морфологический и экофизиологический анализ гетероспермии у *Plantago mayor* L. (Plantaginaceae). Вестник Ульяновской сель-хоз. Академии, 2, 52-57, 2011.
17. *Пономаренко С.Ф.* Сем. Fabaceae. Сравнительная анатомия семян. СПб., „Мир и семья“, 5, 264-298, 1996.
18. *Попцов А.В.* Биология твердосемянности. М., „Наука“, 1976.
19. *Тавровская А.В.* Прорастание семян *Viola arvensis* (Violaceae) в зависимости от их размеров, степени зрелости и температурных условий. „Проблемы ботаники на рубеже XX-XI веков“. Тезисы докл. II (X) съезда РБО. СПб., „БИН РАН“, 310, 1998.
20. *Mandak B.* Seed heteromorphism and the life cycle of plants: a literature review. Preslia, Praha. 69, 2, 129-159, 1997.
21. *Simons A.M., Jonston M.* Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. American Journ. Bot., 87, 1, 124-132, 2000.
22. *Susko D.J., Lovett-Doust L.* Patterns of seed mass variation and their effects on seedlings traits on *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). American Journ. Bot., 87, 1, 56-66, 2000.
23. *Venable D.L.* The evolutionary ecology of seed heteromorphism. American Naturalist., 126, 5, 577-595, 1985.

Поступила 03.10.2014