

К ВОПРОСУ О ПРИРОДЕ АДАПТИВНОСТИ СТРУКТУРЫ СЕМЯН (НА ПРИМЕРЕ ТАКСОНОВ ИЗ РОДСТВА ЛИЛЕЙНЫХ)

На примере таксонов из родства лилейных выявлены особенности адаптивности сложной многокомпонентной структуры семян. Их адаптивные свойства скоррелированы с такими глобальными параметрами среды, как тип растительных группировок, климатические и географические характеристики, и безусловно, определяется макроэволюционными явлениями.

Oganeyeva G. G. Գ. Գ. Սերմի կառուցվածքի ադապտիվության բնույթի հարցի շուրջ (շուշանայինների ազգակից տալստների օրինակով): Հայրենաբերված են սերմի, որպես բարդ կառուցվածքի, հարմարվողականության առանձնահատկությունները: Սերմի ադապտիվ հատկությունները կորելացված են միջավայրի այնպիսի գործառն չափանիշների հետ, ինչպիսիք են բույսերի խմբակցությունների տիպը, կլիմայական և աշխարհագրական բնութագրերը և անշուշտ որոշվում են մակրոէվոլյուցիոն երևույթներով:

Oganeyeva G. H. On the nature of the seed structure adaptability (the related taxa of *Liliaceae* as example). Adaptability of the seeds compound structure was revealed. The seeds adaptability is correlated with such general parameters of the environment as the plant aggregations, the climatical and geographical peculiarities and is determined by macroevolutional events.

Явление адаптивности живых существ к среде обитания исследуется довольно давно, но лишь в последнее время это понятие стало предметом особенного интереса и даже получило признание универсальной, текстологической категории (Георгиевский, 1989; Тахтаджян, 1998).

Наряду с адаптивными признаками живого, признается наличие неадаптивных или малоизменчивых признаков. Именно они используются систематиками и являются основными компонентами критериев таксонов. Адаптивными, в основном, считаются структурные особенности вегетативной сферы, а неадаптивными — особенности генеративной сферы, в частности — структура семени. Однако, в последние годы накапливаются все больше фактов, указывающих на адаптивность всех признаков живого (Ehrendorfer, 1973; Смит, 1981; Lovett Doust, 1990). При таком подходе адаптация становится иным аспектом эволюции (Шварц, 1969; 1980; Красилов, 1977; Георгиевский, 1981; Левонтин, 1981).

При изучении структуры семян в родстве лилейных в целях систематики, кроме изученных признаков, которые нашли отражение в предложенных и принятых мною систематических и филогенетических построениях (Оганезова, 1989, 1995, 1997а, б), для таксонов высоких рангов (родов, семейств и т. д.) были выявлены свойства семян, биологический смысл которых не исчерпывался их родством, отраженным в филогении. Эти свойства достаточно определенно отражают особенности среды обитания этих таксонов, исходя из чего они априори были определены, как адаптивные (Оганезова, 1989, 1988, 1990).

Структура семени в связи с ее адаптивностью обсуждалась в монографии Н. В. Цингер (1958). В этой работе обобщается практически весь предшествующий ей этап исследований семян. В ней есть указание на сложную и весьма относительную форму адаптивности семенных покровов. Много литературы посвящено вопросу природы зародыша; в некоторых из них прямо указывается на его адаптивность (Двораковская, 1971; Лодкина, 1988).

Для доказательства адаптивности структуры семян и установления типа этой адаптивности было решено использовать оригинально разработанный метод сопоставления особенностей структуры семян с некоторыми характеристиками среды обитания таксонов с целью выявления возможных корреляций между ними. Для этого изученные семейства были разделены на мезофильную, мезоксерофильную и ксерофильную экологические группы. При группировании ориентирами служили такие экологические характеристики, как типы местообитаний, время активной вегетации, особенности растительных сообществ, свойственные большинству родов и видов соответствующего семейства. Внутри каждой экологической группы сравнивались: география изученных родов, их жизненные формы, особенности строения семенной кожуры (количество интегументов в зрелом семени, тип пигментов), структуры эндосперма (количество его слоев, толщина клеточных стенок его ткани), наличие дополнительных покровов семян (ариллы, остатки перикарпия), признаки структуры зародыша. Для последнего использована цифровая система обозначения разных типов зародыша, соответствующая усложнению его структуры (Рис. 1). Сведения по географии и экологии большинства таксонов взяты из литературы, которая цитировалась ранее (Оганезова, 1991) и здесь из-за своей объемности не приводится. В дополнение к ним в этой работе использованы данные Р. Standley, S. Record (1936); D. Ray (1952); K. Dyer (1956a, b); A. Obermeyer (1964); H. Freytag, P. Wendelbo (1970); J. Jesop (1972); H. Baker (1972); W. F. Barker (1972, 1984); O. M. Hillard, B. L. Burt (1988); P. Goldblatt (1990, 1991); M. Simpson (1990); K. K. Young (1991); D. H. Smith, R. E. Gereau (1991); F. Utach (1992). В работе использованы оригинальные данные по структуре семян.

Сравниваемые параметры сведены в таблицы 1–3.

Результаты сравнения и их обсуждение

Анализ таблиц 1–3 выявил следующее. Мезофильная группа (табл. 1) включает в себя семейства из обоих, выделенных мною, надпорядков *Liliana* sensu Oganeyeva (1989) и *Asparagana* sensu Oganeyeva (1989). Для этой экологической группы отмечена определенная специфика географического распространения (таксоны распространены главным образом в Восточной и Юго-Восточной Азии, иногда их ареалы захватывают все Северное полушарие; распространение в Америке, Восточной Австралии — редкое явление; в Южной Африке, Средиземноморье — крайне редкое явление). Для группы характерна приуроченность к мезофильным растительным группировкам (главным образом к лесу); наиболее распространенная жизненная форма — многолетние травы (редко — лианы, крайне редко — другие типы жизненных форм). Структура семени в этой экологической группе очень полиморфна. Однако при раздельном анализе таксонов из разных надпорядков удалось выявить следующее. Зрелое семя представителей надпорядка *Liliana* всегда сохраняет производные обоих интегументов; основной пигмент семени у них — флорафены; ткань эндосперма обычно тонкостенная. Вариабельность структуры семени — особенность представителей надпорядка *Asparagana*. У них варьируют почти все признаки структуры семени — число интегументов (один или два, может развиваться настоящий ариллус), типы пиг-

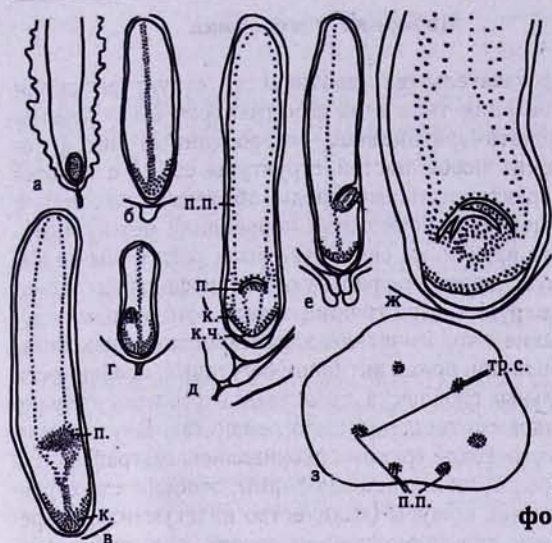


Рис. 1. Степень дифференциации зародыша в таксонах родства лилейных. 1 тип (а) – недифференцированный зародыш (*Anigozanthus flavidus*). 2 тип (б) – слабодифференцированный зародыш – выделяется только меристема корешка и прокамбийный пучок семидоли (*Nomocharis pardanthina*). 3 тип (в) – дифференцированный зародыш – выделяется меристема корешка, почечки и прокамбийных пучков семидоли (*Nolina beldingii*). 4 тип (г) – хорошо дифференцированный зародыш, кроме вышеуказанных структур, оформляется конус нарастания почечки (*Astelia fragrans*). 5 тип (д, е) – очень дифференцированный зародыш, его отличие от предыдущего типа в дифференциации корневого чехлика и (или) зачатков листьев почечки (д – *Agave americana*; е – *Hosta elata*). 6 тип (ж, з) – сверхдифференцированный зародыш, в дополнение к вышеуказанным структурам у него дифференцируются первые трахеальные элементы (ж – продольный срез зародыша, з – поперечный срез семидоли зародыша *Hemerocallis lilioasphodelus*). х 1,5. Условные обозначения: к – корешок, кч – корневой чехлик, п – почечка, пп – проводящие пучки семидоли, тр. с. – трахеальные элементы семидоли.

Таблица 1.
Некоторые данные по распространению, жизненным формам и структуре семян таксонов из родства лилейных. Мезофильная экологическая группа

Таксоны	География	Жизненные формы	Структура спермодермы				
			спермодерма	пигменты	эндосперм	др.покры	зародыш
Надпорядок Asparaganae sensu Oganetzova (1989) Пор. Asparagales							
Сем. Asparagaceae						эндкрп.	
<i>Asparagus s.l.</i> , <i>Ruscus</i> , <i>Danae</i> , <i>Semele</i> , <i>Polygonatum</i> , <i>Convallaria</i> , <i>Maianthemum</i> , <i>Aspidistra</i> , <i>Smilacina</i> , <i>Reineckea</i> , <i>Rhodea</i> , <i>Disporum</i> , <i>Clintonia</i>	Вост. полуш. Древ. Ср. Сев. полуш. Вост. Аз. Вост. Аз., Сев. Ам. Юг-Вост. Аз.	лианы куст, п/кст. мнгл. трав. "–" "–" "–"	теста тегмен тегмен; теста-тегмен – редко "–" "–" саркотеста, тегмен	мелан. флбф. "–" "–" "–" "–"	мнгс., тлст "–" "–" "–" "–" "–"	– – – – – –	4 3 "–" "–" "–" 4
сем. Trilliaceae (6) <i>Paris</i> , <i>Trillium</i> .	Евр., Аз., Сев. Ам.	"–"	теста, тегмен	"–"	мнгс., сл. ут.	–	1
сем. Luzuriagaceae (4–6) <i>Eustrephus</i> , <i>Geitonoplesium</i>	Ю-Вост. Аз., Юж. Ам., Вост. Австр.	лианы, куст.	"–"	мелан	мнг., тнк.	–	4
сем. Smilacaceae (3) <i>Smilax</i> .	субтроп., троп.	лианы	тегмен	флбф.	мнгс., тлст.	–	3
сем. Blandfordiaceae (1) <i>Blandfordia</i> .	Вост. Австр.	мнгл. травы	теста, тегмен	мелан., флбф.	тнкс., нмнгс.	–	5
Пор. Dioscoreales Сем. Dioscoreaceae (5) <i>Dioscorea</i> , <i>Tamus</i> , <i>Borderea</i> .	субтроп., троп.	лианы	"–"	флбф.	тлст., нмнгс.	–	4
Пор. Asphodelales сем. Hemerocallidaceae (1) <i>Hemerocallis</i> .	> Вост. Азия.	мнгл. травы	теста	мелан.	тлст., мнгс.	–	6
Надпорядок Lillanae sensu Oganetzova (1989) Пор. Lilliales							
Сем. Melanthiaceae (~20) <i>Aletris</i> , <i>Heloniopsis</i> , <i>Helonias</i> , <i>Melanthium</i> , <i>Amianthium</i> , <i>Nartheceum</i> , <i>Calochortus</i> , <i>Xerophyllum</i> , <i>Burchardia</i> , <i>Tofieldia</i> , <i>Tricyrtis</i> , <i>Zigadenus</i> .	> Вост. Азия, Сев. Ам. "–" Австр. Ам., Евразия	"–" "–" "–" "–"	теста, тегмен "–" "–" "–"	флбф. "–" "–" "–"	тнкс., нмнгс. "–" "–" "–"	– – – –	1 3–4 3 4–5
Пор. Taccales Сем. Taccaceae (2) <i>Tacca</i> , <i>Schizocapsa</i> .	> пантропическ.	"–"	"–"	"–"	тнкс., мнгс.	–	1
Пор. Haemodorales Сем. Haemodoraceae (15) <i>Wachendorfia</i> , <i>Xiphidium</i> , <i>Lachnanthes</i> , <i>Anigozanthus</i> .	Ам., Австр., Афр.	мнгл. травы	"–"	"–"	"–"	–	1

В скобках указано число родов соответствующего семейства, далее приводится список изученных родов. Кроме общепринятых сокращений географических названий и жизненных форм в таблице приняты следующие сокращения признаков структуры семени: мелан. – меланины, флбф. – флбфены, тнкс. – тонкостенный, тлст. – толстостенный, сл. ут. – слабое утолщение клеточных стенок, мнгс. – многослойный, нмнгс. – немногослойный, эндкрп. – эндокарпий, > – в основном.

Таблица II.

Некоторые данные по распространению, жизненным формам и структуре семян таксонов из рода лилейных. Мезоксерофильная группа.

Таксоны	География	Жизнен. формы	Структура спермодермы				
			спермодерма	пигменты	эндосперм	др. пок.	зародыш
Надпорядок Asparaganae Пор. Asparagales							
Сем. Hypoxidaceae (7). <i>Hypoxis, Curculigo</i> .	Юж. Афр., Юж., Ю.-В. Азия	мнгл. травы	теста, тегмен	мелан., флорб.	тнкс., нмгс.	—	4
Пор. Asphodelales Сем. Amaryllidaceae (~60) <i>Zephyranthes, Habranthus,</i>	>Юж., Ц. Ам., Юж. Афр.	—	—	мелан.	тнкс., нмгс.	—	4-5
<i>Ungernia, Pancratium, Hippeastrum, Scadoxus,</i>	>Юж., Ц. Ам.,	—	—	—	ср. ут., нмгс.	—	—
<i>Doryanthes, Ixiolirion,</i>	Древ. Ср., Австр.	—	—	дуб. веш.	тлст., нмгс.	—	3-4
<i>Galanthus, Narcissus, Leucojum, Sternbergia,</i>	Древ. Ср.	—	—	—	тнкс., нмгс.	—	5-6
<i>Hymenocallis, Clivia, Crinum, Haemanthus, Amaryllis</i>	>пантропическ.	—	—, !	—	—	—	—
Сем. Alliaceae (~20) <i>Allium, Nectaroscordum,</i>	>Древ. Ср.	—	теста	мелан.	ср. ут., нмгс.	—	3
<i>Nothoscordum, Ipheion, Tritoleia, Milla, Brodiaea,</i>	>Юж. Ам.	—	теста; теста, тегмен	—	—	—	4
<i>Agapanthus, Tulbaghia.</i>	>Юж. Афр.	—	теста, тегмен	—	—	—	—
Сем. Hyacinthaceae (~36) <i>Scilla, Hyacinthella, Hyacinthoides, Brimeura,</i>	Афр., Др. Ср.	—	теста	мелан., дуб. веш., отст. пигмен.	тлст., ср. ут., нмгс.	—	3
<i>Galtonia, Muscari, Bellevalia, Alrawia,</i>	>Юж. Афр., Сонор. обл.	—	—	мелан.	ср. ут., нмгс.	—	4-5
<i>Chionodoxa, Onithogalum, Puschkinia,</i>							
<i>Urginea, Drimiopsis, Dipsadi, Velthelmia, Albuca,</i>							
<i>Eucomis, Lachenalia, Schoenolirion, Camassia,</i>							
<i>Bowiea, Chlorogalum.</i>							
Надпорядок Liliaeae Пор. Liliales							
Сем. Colchicaceae (~18) <i>Merendera, Colchicum, Bulbocodium,</i>	Древ. Ср.	—	теста, тегмен	флорб.	тлст., нмгс.	—	1-3
<i>Onixotis, Baeometra, Androcymbium, Uvularia,</i>	>Юж. Афр.,	—	—	—	—	—	3-4
<i>Gloriosa, Littonia, Sandersonia.</i>	Юж. Азия, С. Ам.						
Сем. Iridaceae (~50) <i>Patersonia,</i>	Австр.	—	—	—	ср. ут., нмгс.	—	1
<i>Sisyrinchium, Libertia, Solenomelus, Neomarica,</i>	>Юж., Ц. Ам.	—	—	—	тлст., нмгс.	—	3
<i>Cypella, Tigridia,</i>	>Др. Ср.	—	—	—	тлст., нмгс.	—	3-4
<i>Iris, Crocus, Belamcanda,</i>	>Юж. Афр., Ср.	—	—	—	—	—	3-5
<i>Dietes, Homeria, Ferraria, Lapeirousia, Dierama,</i>							
<i>Sparaxis, Freesia, Anomatheca, Crocosmia, Tri-</i>							
<i>tonia, Geissorhiza, Babiana, Gladiolus, Romulea.</i>							
Сем. Alstroemeriaceae (4) <i>Alstroemeria</i>	Юж. Ам.	—	—	—	—	—	3
Сем. Liliaceae s. str. (11) <i>Cardiocrinum, Erythronium, Fritillaria, Gagea,</i>	> Вост. Азия, Др. Ср.	—	—	—	тлст., нмгс.	—	2
<i>Korolkovia, Lilium, Lloydia, Nomocharis,</i>							
<i>Notholirion, Rhinopetalum, Tulipa.</i>							

Сокращения те же, что в таблице 1, с дополнениями: дуб. веш. — дубильные вещества визуально не определяемые, как меланины или флорафены; отст. пигмен. — пигмент отсутствует; ср. ут. — среднее утолщение клеточных стенок. Значком ! мы обозначили очень редкое явление полного отсутствия интегументов, отмеченное для рода *Crinum*.

ментов (флорафены, меланины и их сочетание в семени одного вида), структура эндосперма (может быть многослойным и очень многослойным, с развитыми утолщениями клеточных стенок или с незначительными утолщениями).

Для этой группы характерна максимальная степень вариальности по типам зародыша — от 1 до 6 типов. Однако несмотря на то, что максимальный разброс по этому признаку — особенность представителей надпорядка *Asparaganae*, большинство его представителей имеют зародыш 3 или 4 типов дифференциации. У представителей порядка *Lilianaе* с их малоизменчивым типом структуры семян зародыш варьирует от 1 до 5 типов, но большинство таксонов обладают 1 и 3 типом зародыша. Для представителей надпорядка *Asparaganae* наличие недифференцированного (1 типа) зародыша от-

мечено только для 1 олиготипного семейства *Trilliaceae*, тогда как в надпорядке *Lilianaе* такой тип зародыша характеризует большую часть представителей семейства *Melanthiaceae* и целиком семейства *Taccaceae* и *Haemodorumaceae*. И, наоборот, высокодифференцированные типы зародыша характерны для монотипных семейств *Blandfordiaceae* и *Hemerocallidaceae*, тогда как в надпорядке *Lilianaе* 5 тип зародыша отмечен лишь для некоторых видов рода *Zigadenus* (сем. *Melanthiaceae*).

Таким образом мезофильная экологическая группа отличается некоторой спецификой географического распространения (гл. обр. в Восточной и Юго-Восточной Азии), приуроченностью к лесным растительным группировкам, ограниченностью жизненных форм. Это сочетается со следующими особенностями структуры семян. В надпорядке *Lilianaе* покровы семени и эндос-

Таблица III.

Некоторые данные по распространению, жизненным формам и структуре семян таксонов из родства лилейных. Ксерофильная группа.

Таксоны	География	Жизненные формы	Структура спермодермы				
			спермодерм	пигменты	эндосперм	др.пок.	зар.
Надпорядок. Asparaganae Пор. Asparagales Сем. Dracaenaceae s. l (9) <i>Sansevieria</i> , <i>Cordylina</i> , <i>Dracaena</i> , <i>Astelia</i> , <i>Dasyllirion</i> , <i>Nolina</i> ,	Афр., Юж. Азия Австр., Юж. Ам. Сонор. обл.	мнгл.травы дер., травы дер.	теста,тегмен "_" "_"	— мелан. —	тлст.,мнгс. тнкс.,мнгс. "_"	эндкр. — —	5 "_" "_"
Сем. Phormiaceae (6) <i>Phormium</i> , <i>Stypandra</i> , <i>Dianella</i> . Пор. Asphodelales	Австр.	травы,п/кст.	"_"	мелан.	"_"	—	"_"
Сем. Asphodelaceae (40) <i>Asphodelus</i> , <i>Asphodeline</i> , <i>Eremurus</i> , <i>Bulbine</i> , <i>Bulbinopsis</i> , <i>Echeandia</i> , <i>Caesia</i> , <i>Aloe</i> , <i>Gasteria</i> , <i>Kniphofia</i> , <i>Hawortia</i> , <i>Anthericum</i> , <i>Paradisea</i> , <i>Simethis</i> , <i>Chlorophytum</i> , <i>Arthropodium</i> , <i>Anemarrhena</i> , <i>Glyphosperma</i> , <i>Thysanotus</i> .	Афр., Древ. Сред. Афр.,Древ.Сред., Азия,Австр., Ам.	травы, дер., куст., п/кст. "_"	теста "_"	"_" "_"	ср. ут., мнгс. "_"	арил. —	3-5 5
Сем. Agavaceae (9) <i>Agave</i> , <i>Furcraea</i> , <i>Polianthes</i> , <i>Hesperaloe</i> , <i>Yucca</i> , <i>Hosta</i> .	Сонор.обл.,Ц.Ам. Вост. Азия	дер.,мнгл.травы мнгл.травы	теста,тегмен "_"	"_" "_"	тнкс.,мнгс. "_"	—	5 "_"
Сем. Xanthorrhoeaceae (8) <i>Xanthorrhoea</i> , <i>Lomandra</i> .	Австр. "_"	дер. мнгл.травы	"_" "_"	"_" —	тнкс.,мнгс. тлст.,мнгс.	—	"_" "_"
Сем. Aphyllanthaceae <i>Aphyllanthes</i> .	Зап. Сред.	"_"	"_"	мелан.	ср.ут.,мнгс.	—	"_"

Дополнение к сокращениям в таблицах I, II: арил. — ариллус.

перма довольно однотипны, зародыш у большей части родов дифференцирован слабо, отмечается довольно много примеров недифференцированных зародышей. В надпорядке *Asparaganae* покровы семени и эндосперм представлены множеством вариантов структуры. Это сочетается с зародышем более дифференцированного типа (главным образом — 3-го).

Мезоксерофильная группа (табл. II) образована таксонами, ареалы которых охватывают Африку, Азию (обычно Южную и Юго-Восточную), Америку (главным образом, Южную и Центральную), Древнее и Современное Средиземноморье, Австралию. Ареалы, приуроченные к умеренным областям, очень редки. Таксоны из этой экологической группы встречаются в составе самых разных растительных группировок промежуточных между сугубо ксерофильными и сугубо мезофильными. Жизненные формы представлены единственным основным типом — многолетними травами. Структура семенных покровов представителей надпорядка *Lilianaе* принципиально остается той же — в зрелом семени сохраняются оба интегумента, окрашенных флобафенами, изредка отмечается наличие других производных дубильных веществ, но не меланинов. Однако отмечена некоторая вариабельность в структуре эндосперма. Для таксонов из более сухих местообитаний характерен более многослойный и толстостенный эндосперм и, наоборот.

У представителей надпорядка *Asparaganae* сохраняется многовариантность структуры спермодермы. Однако в этом многообразии появляется вектор специализации. Намечается тенденция к редукции семенных покровов — в основном, внутреннего интегумента. Для таксонов с меланиновыми семенами отмечаются случаи полной редукции одного или обоих интегументов. Таксоны с меланиновыми семенами составляют большинство, хотя отмечаются и другие типы пигментов. Структура эндосперма, подобно таковой у представителей *Lilianaе*,

представлена более толстостенной и многослойной тканью у таксонов, ареалы которых приурочены к экологически сложным областям Средиземноморья, Австралии и Южной Африки.

Зародыш в этой экологической группе в целом менее вариабелен, чем в предыдущей. Так, например, у представителей надпорядка *Lilianaе* он варьирует от 1 до 5 типов, но большая часть таксонов имеют 3 или 4 тип. В надпорядке *Asparaganae* отмечается вариабельность зародыша от 3 до 6 типов, но для большинства изученных родов и видов характерен 4 или 5 тип.

Таким образом для мезоксерофильной экологической группы отмечается не столько географическая, сколько географо-климатическая специфика. Таксоны этой группы, главным образом, распространены в тропических и субтропических областях. Жизненная форма практически одна — многолетние травы. Структура семени представителей *Lilianaе*, при сохранении принципиального сходства с таковой у предыдущей группы, отличается вариабельностью структуры эндосперма. Механические свойства эндосперма кажутся скоррелированными со средой обитания таксонов. Для представителей надпорядка *Asparaganae* такая корреляция отмечена для всех покровных тканей (ариллус, спермодерма). Вероятно, именно этим можно объяснить развитие более дифференцированных типов зародыша в родстве спаржевых по сравнению с таковым в родстве собственно лилейных.

Ксерофильная экологическая группа (табл. III) образована только таксонами из надпорядка *Asparaganae*. Их преобладающее распространение в Древнем Средиземноморье и в других областях со средиземноморским типом климата (Catling, etc., 1988) очевидно. Таксоны этой группы входят в состав различных ксерофитных растительных группировок. Чаще всего это сухие, слабо сомкнутые или несомкнутые древесно-кустарнико-

вые сообщества. Жизненные формы разнообразные — деревья, кустарники, полукустарники, травы. Структура семени представителей этой группы очень однообразна и специализирована: в зрелом семени сохраняются оба интегумента (при преобладающем развитии первого). Лишь представители сем. *Asphodelaceae* составляют исключение. У них в зрелом семени сохраняется лишь 1 интегумент, однако для примерно половины родов семейства характерен настоящий ариллус (в сущности — дополнительный покров семени). Единственный тип пигментов в этой группе — меланины. Структура эндосперма также довольно однообразна и подобна таковой у представителей мезоксерофильной группы. То есть она коррелирует со средой обитания таксонов. Особенно четко это прослеживается для родов, спермодерма которых лишена меланинов (*Sansevieria*, *Lomandra* и др.). В некоторых случаях отмечено развитие новой защитной структуры — у представителя рода *Sansevieria* зрелое семя покрыто остатками специализированного перикарпия. Варибельность структуры зародыша незначительная — от 3 до 5 типа. Большинство таксонов характеризуются дифференцированным 5 типом зародыша.

Суммируя данные трех таблиц, можно прийти к следующему заключению. Таксоны из надпорядка *Lilianaе* обладают малоизменчивой структурой спермодермы и эндосперма. Слабый полиморфизм этих компонентов семени коррелирует со сравнительно мало- или среднедифференцированным зародышем, наличием одной жизненной формы (многолетние травы) и распространением лишь в мезофитных и мезоксерофитных типах местообитаний.

Для представителей надпорядка *Asparaganae* характерно значительно большее разнообразие структуры семян. Более того, в этой группе отмечена специализация покровов семян в зависимости от типов местообитаний таксонов. Это коррелирует с разнообразием жизненных форм (в надпорядке представлены практически все основные типы ж. ф.) и с распространением в различных местообитаниях, в составе различных растительных группировок.

Проведенное сравнение со всей очевидностью доказывает, что меньшая варибельность структуры семени представителей надпорядка *Lilianaе*, является отражением его меньшей экологической амплитуды, меньших экологических потенциалов его таксонов. Тогда как варибельность структуры семени представителей надпорядка *Asparaganae* не случайна. Среди кажущегося хаоса структур вырисовывается четкая тенденция к их специализации. Она выражается в скоррелированности основных компонентов семени, ответственных за сохранение и прорастание зародыша, как друг с другом, так и со средой обитания. Это, вероятно, и является причиной большей, по сравнению с таксонами из надпорядка *Lilianaе*, дифференциации зародыша.

Выявленной корреляции между специализацией защитных структур семени, наличием дифференцированного зародыша и способностью к существованию в более жестких экологических условиях (довольно четко выраженная для таксонов из *Asparaganae*) противостоит другая корреляция. На таблицах 1 и 2 можно заметить, что малоспециализированные защитные структуры семени или их редукция, довольно последовательно сочетаются с маргинальными типами зародыша и с обитанием в местообитаниях со щадящим экологическим режимом (сем. *Melanthiaceae*, *Trilliaceae*, роды *Tacca*,

Xiphidium, и др.). К маргинальным типам я отношу зародыш 1, 2 (недифференцированные) и 6 (сверхдифференцированный) типов. Такие зародыши принадлежат к признакам из "группы риска", то есть тем, которые не всегда могут выполнять свою функцию. Семена с таким зародышем обладают не гарантированным прорастанием. Оно или чрезвычайно растянуто (у недифференцированных, с длительным покоем) или же такие семена быстро теряют способность к прорастанию (дифференцированные, лишенные покоя).

Обе выявленные корреляции по своей сути являются проявлением одной общей корреляции между структурой семени и средой обитания таксонов. Наличие такой корреляции указывает на адаптивность семян.

Однако семя — сложная многокомпонентная структура. И его адаптивность также является сложной. Она складывается из адаптивности составных частей семени. Так например, на изученном материале кажется неоспоримой зависимость степени дифференциации зародыша от среды обитания (наличие тенденции к большей дифференциации зародыша в связи с ксерофитизацией среды обитания, см. табл. 1–3). Однако несомненна связь этого признака и с пигментами семени. Слабодифференцированные зародыши отмечены только для таксонов с флобафеновыми семенами, тогда как хорошо и, особенно, сверхдифференцированные типы зародыша — исключительная привилегия таксонов с меланинами в спермодерме. В то же время отмечается наличие сверхдифференцированных зародышей у таксонов вообще лишенных пигментов или даже спермодермы, а также лишенных периода покоя (покой семян — это очень важный признак и семена, лишенные этого признака, вероятнее всего, не сравнимы с таковыми, которые имеют покой). На примере изученных таксонов из родства лилейных выявлена взаимосвязь структуры эндосперма и степени дифференциации зародыша. Особенно четко это прослеживается у таксонов из мезоксерофильной группы (Табл. 2). Участие эндосперма в защите зародыша — известный факт (Джекобсен, 1990; Оганезова, 1993).

Исходя из вышесказанного, считаю более правильным не выделять отдельные компоненты семени в качестве признаков, ответственных за его адаптивность, а исходить из их скоррелированности и признать существование сложной системы связи структуры семени со средой обитания. Возможно или даже очевидно, что наличие такой связи является необходимым условием существования, сохранения и расширения ареала вида и таксонов более высоких рангов.

Таким образом, можно заключить, что структура семени — адаптивна. Однако, это не означает, что вслед за изменениями параметров среды, связанных с сезонными изменениями или их колебаниями в разные годы будет меняться и структура семян. Более того, структура семян не отличается особым полиморфизмом и на популяционном уровне. Но она коррелирует с такими показателями среды, как тип растительного сообщества, климатические и географические характеристики ареала. Очевидна связь этого типа адаптации с эволюцией, с макроэволюционными перестройками таксонов. Дальнейшее изучение адаптивности структуры семян позволит лучше понять само явление адаптации, сложность и многозначность этой важной категории.

Идея настоящей работы появилась в дискуссиях с Анной Семеновой Шхиян. Я очень благодарна судьбе, которая подарила мне радость общения с таким замечательным ученым и прекрасной женщиной.

ЛИТЕРАТУРА

- ГЕОРГИЕВСКИЙ А.Б., 1981. Об элементарном эволюционном явлении // Проблемы новейшей истории эволюционного учения: 46–55. Ленинград.
- ГЕОРГИЕВСКИЙ А.Б., 1989. Эволюция адаптаций. Историко-методологическое исследование. Ленинград.
- ДЖЕКОБСЕН Д.Д., 1990. Семя: прорастание // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии, 2: 199–242. Москва.
- ДВОРАКОВСКАЯ В.М., 1971. Развитие зародыша и прорастание семян *Fritillaria ruthenica* Wikstr. // Морфология цветковых растений: 170–180. Москва.
- КРАСИЛОВ В.А., 1977. Эволюция и биостратиграфия. Москва.
- ЛЕВОНТИН Р.К., 1981. Адаптация // Эволюция: 241–264. Москва.
- ЛОДКИНА М.М., 1988. Эволюционные отношения однодольных и двудольных по данным изучения зародыша // Бот. журн., 73,5: 617–629.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1982. Аспекты использования анатомо-морфологических особенностей плода на примере семейства лилейных // Тезисы докл. конф. молод. науч. сотр.: 24. Ереван.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1988. Экологические типы спермодермы и систематика лилейных // Актуальные вопросы ботаники в СССР: 391. Алма-Ата.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1989. Сравнительная анатомия семян и система лилейных. Автореф. док. дис. Ереван.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1990. Структура семени, как часть адаптивного комплекса растений // Матер. II Всес. совещ. по экол. анат. раст.: 113–115. Владивосток.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1991. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Фл., растит., раст. рес. Армении, 13: 157–190.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1993. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн., 78, 12: 9–23.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1995. К вопросу о систематическом положении семейств *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae* и *Taccaceae* (по данным структуры семени) // Бот. журн., 80, 7: 12–25.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1997а. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaceae*. I. Подсемейства *Nivenioideae* и *Iridoideae* // Бот. журн., 82, 2: 14–29.
- ОГАНЕЗОВА Г.Г., 1997б. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaceae*. II. Подсемейство *Ixioideae* // Бот. журн., 82, 3: 7–22.
- СМИТ Д.М., 1981. Эволюция поведения // Эволюция: 195–216. Москва.
- ТАХТАДЖАН А.Л., 1998. Принципы организации и трансформации сложных систем. Эволюционный подход. Санкт-Петербург.
- ЦИНГЕР Н.В., 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. Москва.
- ШВАРЦ С.С., 1969. Эволюционная экология животных (экологические механизмы эволюционного процесса). Свердловск.
- ШВАРЦ С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. Москва.
- BAKER H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California // Ecology, 53: 997–1010.
- BARKER W.F., 1972. A new species of *Lachenalia* from South Western Cape // Journ. South Afr. Bot., 38, 3: 179–183.
- BARKER W.F., 1984. Three more new species of *Lachenalia* and one new variety of an early species (*Liliaceae*) // Journ. South Afr. Bot., 50, 4: 535–547.
- CATLING P.C., DAGET P.H., FOX B.J., GREENSLEDE P., MAJERJ D., ORSHAN G., RUDEL P.W., SPECHT R.L., WESTMAN W.E., 1988. Climate, vegetation, vertebrates and soil/litter invertebrates of mediterranean-type ecosystems – data-banks // Mediterranean-type ecosystems a data source book: 3–9. Dordrecht, Boston, London.
- DYER R.A., 1956a. *Androcymbium roseum* // The flowering plants of Africa, 33, 3: 1225.
- DYER R.A., 1956b. *Aloe parvula*, *Haemanthus coccineus* // The flowering plants of Africa, 31, 4: 1234, 1239.
- EHRENDORFER F., 1973. Adaptive significance of major taxonomic characters and morphological trends in Angiosperms // Taxonomy and Ecology, 5: 317–327.
- FREITAG H., WENDELBO P., 1970. The genus *Bellevalia* in Afghanistan. Studies in the flora Afghanistan // Israel Journ. Bot., 19, 2–3: 220–224.
- GOLDBLATT P., 1990. Phylogeny and classification of Iridaceae // Ann. Missouri Bot. Gard., 77, 4: 607–627.
- GOLDBLATT P., 1991. An overview of the systematics, phylogeny and biology of the African *Iridaceae* // Bolus Herb., 13: 1–74.
- HILLARD O.M., BURTT B.L., 1988. A revision of *Galtonia* (*Liliaceae*) // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 45, 1: 95–104.
- JESSOP J.P., 1972. Studies in the bulbous *Liliaceae* in South Africa // Journ. South Afr. Bot., 38, 3: 151–162.
- LANGE E., 1976 "Nicht-Darwinische Evolution". Wie gross ist der Einfluss der natürlichen Auslese auf die Evolution? // Wiss. und Fortschr., 26, 3: 109–113.
- LOVETT DOUST J., 1990. Botany agonistes: on phytocentrism and plant sociobiology // Evolution trends in plants, 4, 2: 121–133.
- OBERMEYER A.A., 1964. The South African species of *Dipcadi* // Bothalia, 8, 2: 117–136.
- RAY D.J., 1952. Flora of Idaho. Dubuque, Iowa.
- SIMPSON M.G., 1990. Phylogeny and classification of the *Haemodoraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard., 77, 4: 722–784.
- SMITH D.M., GEREAU R.E., 1991. *Bomarea albimontana* (*Alstroemeriaceae*), a new species from high Andean Peru // Candollea, 46,2: 503–508.
- STANDLAY P. C., RECORD S.J., 1936. The forest and flora of the British Honduras // Field Museum Nat. Hist., ser. Bot., 12, 350: 432.
- STEBBINS L.G., 1975. Deductions about transspecific evolution through extrapolation from processes at the population and species level // Ann. Missouri Bot. Gard., 62, 3: 825–834.
- UTECH F. H., 1992. Biology of *Scoliopus* (*Liliaceae*) I. Phytogeography and systematics // Ann. Missouri Bot. Gard., 79, 1: 126–142.
- YOUNG K. R., 1991. Floristic diversity on the eastern slopes of the Peruvian Andes // Candollea, 46, 1: 125–143.