

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Г. АРАРАТЯН

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ РАЗЛИЧНОЙ ПИЩИ, ПОЛУЧАЕМОЙ
ЗАРОДЫШЕМ У РАСТЕНИЙ

В настоящей статье делается попытка краткого разбора биологической роли пищи разного происхождения, получаемой зародышем при его развитии из зиготы.

В своих рассуждениях мы исходим из многочисленных данных, показывающих, как велико влияние различной пищи на развитие зародыша или какой-либо растущей части взрослого растения. Число подобных данных особенно возросло после работ И. В. Мичурина. Например, опыты по вегетативной гибридизации дают большое количество фактов, показывающих сильное влияние одного компонента прививки на другой, осуществляющееся через пищу [7]. В этом отношении интересны также опыты по пересадке зародышей у злаков [8, 22, 24], по выращиванию отделенных от эндосперма зародышей злаков [21] и др.

Изменения характера обмена веществ, вследствие чего растение на разных стадиях своего развития вырабатывает разные вещества, биохимически изучены пока весьма неудовлетворительно. Тем не менее имеется много фактов, показывающих, что в процессе онтогенеза растений, по мере их старения, в них происходит ряд биохимических изменений: повышается термический коэффициент ферментативных реакций, снижается энергетический уровень организма, меняется характер накапливающихся веществ в сторону увеличения стойких продуктов специализированного обмена [6], меняется характер белкового обмена, изменяются неукленовые кислоты [15, 16] и др. Эти указания, а также богатый фактический материал, накопленный советской агробиологией, позволяет говорить о разнокачественности пищи, о ее разной природе, в зависимости от стадии развития растения.

Разбор наш мы проводим на фоне взаимоотношений между так называемыми „поколениями“, имеющимися у многих растений, размножающихся половым путем. Таких „поколений“ в жизненном цикле растений признается два, для которых принято употреблять названия — спорофит и гаметофит. Хотя эти термины не вполне соответствуют современным представлениям, так как спорофит и гаметофит фактически не являются отдельными поколениями, а лишь вместе составля-

ют одно поколение [4, 10, 11], однако, во избежание путаницы, мы будем оперировать этими терминами в общепринятом смысле.

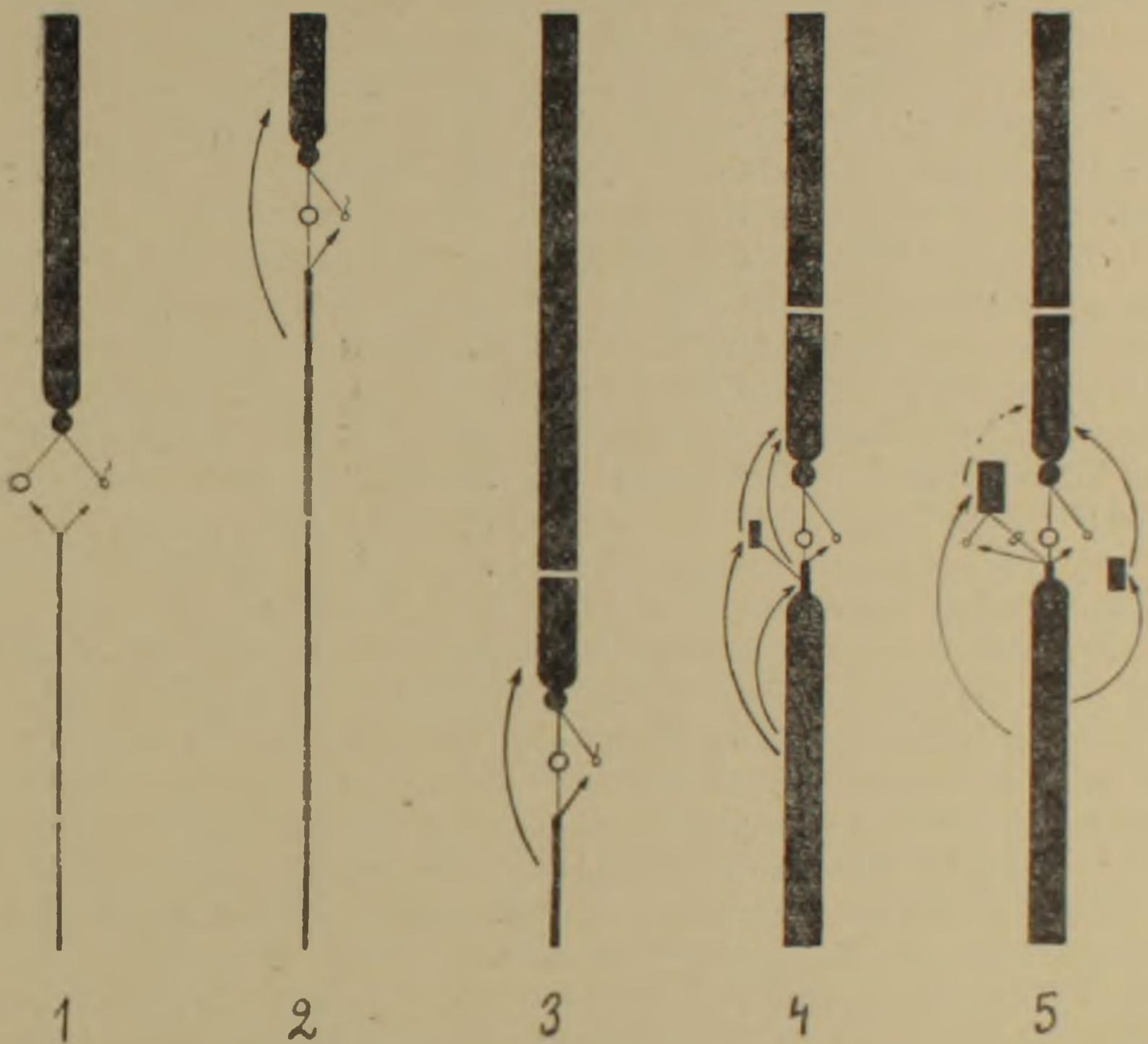
Независимо от той или другой теории происхождения „чередования поколений“, т. е. чередования спорофита и гаметофита, разграничивающими моментами при определении последних в онтогенезе растения считаются — оплодотворение, или возникновение зиготы, и редукционное деление, или возникновение спор. Зигота, с которой начинается развитие спорофита, является биологически самой сложной его клеткой, обладающей двойной наследственностью [13]. В дальнейшей жизни растения происходят глубокие изменения, в результате чего жизнеспособность организма постепенно понижается, и растение стареет. Несколько ранее момента редукционного деления наступает новое состояние [1], которое становится основой для появления следующего „поколения“, гаметофита. Из сказанного вытекает, что гаметофит, появляющийся после спорофита, и возникающие на нем гаметы по сравнению со спорофитом более бедны наследственностью.

В качестве объекта, получающего пищу и через него подвергающегося влиянию той или другой фазы развития, нами берется спорофит в начале его развития, когда он является наиболее лабильным.

В отношении питания прорастающей зиготы и развивающегося из нее зародыша все растения могут быть разделены на две большие группы. В одну из них войдут растения, у которых зигота образуется вне родительского организма путем слияния отделившихся и свободно плавающих в воде гамет или же она возникает на материнском растении, но очень скоро после возникновения покидает его. Такая зигота от материнского организма получает весьма незначительное количество питательных веществ лишь через гаметы. В другую группу войдут все те растения, у которых зигота не отделяется от материнского организма, прорастает на нем, и зародыш, т. е. молодой спорофит в начале своего развития, долгое время (у мхов за все время существования спорофита) остается связанным с ним и снабжается пищей от материнского организма в значительных количествах.

Представителями первой группы являются исключительно низшие растения — некоторые водоросли и грибы (схема, рис. 1). Поскольку зигота у них почти не получает готовой пищи, выработанной предыдущим поколением, то надо полагать, что и свойства родителей не полностью передаются новому поколению. Молодые организмы, особенно при попадании в измененные условия внешней среды, теряют некоторые из новоприобретенных и еще не вполне установившихся свойств. Скорость направленного эволюционного процесса у таких видов не может быть большой, так как очень слабо осуществляется аккумулярующее воздействие материнского организма. При этом следует отметить, что получаемая от родителей более или менее обильная пища имеет большое значение также для ускорения роста.

У большинства животных, как правило, при отделившихся зиготах имеется значительное количество материнских питательных ве-



Типы отношений между спорофитом и гаметофитом: 1— водоросли с чередованием поколений, 2— мхи, 3— папоротники, 4— голосеменные, 5— покрытосеменные.

Тонкая вертикальная линия — гаметофит; жирная линия — спорофит; темный кружочек — зигота; светлый кружочек — яйцеклетка; маленький светлый кружочек с ресничкой или без реснички — спермий; двойной кружочек — вторичное ядро; короткая жирная линия слева на рис. 4 — первичный эндосперм; короткая жирная линия слева на рис. 5 — эндосперм; короткая жирная линия справа на том же рисунке — перисперм; перерывы в жирных линиях на рисунках 3, 4, 5 — моменты, когда спорофит начинает питаться вполне самостоятельно; дугообразные стрелки — показывают источники питания зиготы и молодого спорофита до их перехода на самостоятельное питание; прямые стрелки — показывают происхождение тех или других гамет; отделяющихся от гаметофита; очень тонкие короткие прямые линии — показывают источник происхождения физиологически неотделяющихся яйцеклеток и вторичного ядра и слияние гамет с образованием зиготы.

ществ, выполняющих ряд важных биологических функций. Во-первых, они несомненно служат ментором, воздействуя на развитие зародыша в сторону родительских, преимущественно материнских, признаков. Во-вторых, эти вещества представляют основное условие для его ускоренного роста. Наконец, они выполняют еще одну важную роль. Работы Лепешинской [12] и других показали, что желток и белок яйца содержат неклеточное живое вещество, из которого образуются новые клетки, входящие затем в состав тела животного.

При сравнении упомянутых групп растений и животных можно прийти к заключению, что с точки зрения разбираемых вопросов важно не только раннее или позднее отделение зиготы и зародыша от материнского организма, но еще более то, как много материнских запасных веществ несут возникающие вне тела материнского организма или рано отделившиеся от него зиготы. Последние у растений получают незначительные количества материнской готовой пищи.

Во вторую группу входят высшие растения, являющиеся, как правило, наземными организмами.

По типу питания зиготы и развивающегося из нее зародыша спорофита все высшие растения можно в основном делить на четыре большие, иногда сборные, группы: мохообразные, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные. Тип питания зиготы, а затем и молодого спорофита на ранних стадиях развития во всех четырех группах связан с типом отношений между спорофитом и гаметофитом.

Развитие листостебельного мха, как самостоятельного растения, начинается со споры, несущей очень ограниченный запас питательных веществ. Из споры вырастает гаметофит мха, зеленое растение с самостоятельным автотрофным питанием. На поздних стадиях развитая гаметофита на нем возникают половые органы — архегонии и антеридии. В архегонии вследствие оплодотворения образуется зигота. Последняя не покидает гаметофита и прорастает на нем. Выросший из зиготы так называемый спорогон, ножка со спорангием, являющийся спорофитом мха, как правило, лишен хлорофилла и питается вырабатываемыми гаметофитом веществами (схема, рис. 2). Такие отношения между зиготой и материнским растением является прогрессивным шагом по сравнению с низшими растениями, так как благодаря обильному питанию обеспечивается быстрый рост и развитие зиготы. Но это явление имеет и отрицательную сторону. Последняя заключается в том, что, возникший вследствие оплодотворения и поэтому обладающий высокой жизненностью, спорофит мха находится под опекой менее жизненного гаметофита. Ясно, что спорофит мха не может эволюционировать вполне свободно, так как гаметофит задерживает его развитие.

В сборной группе папоротникообразных имеется несколько типов питания зиготы. Мы опишем обычный тип питания зиготы у папоротников. Самостоятельно живущее растение здесь так же, как и у

мхов, начинается свое развитие с прорастания споры, клеточки с незначительным запасом питательных веществ. Из споры вырастает невзрачный гаметофит, на котором развиваются половые органы и в них гаметы. Возникшая в архегонии вследствие оплодотворения зигота не покидает гаметофита и вначале развивается на нем, подобно мхам, за счет его питательных веществ, но такое положение длится недолго. Через некоторое время проросток начинает жить самостоятельно, а гаметофит отмирает (схема, рис. 3). Таким образом, еще спорофит в ранних фазах развития освобождается от задерживающей опеки гаметофита. В дальнейшем он развивается на базе своей, спорофитной, пищи, вырабатываемой наследственно богатой фазой развития. Такая пища не только не имеет задерживающего влияния, наоборот, она способствует развитию спорофита в соответствии с резко колеблющимися наземными условиями. Таким образом в сравнении со мхами, здесь мы видим более целесообразное использование материнской пищи молодым спорофитом, без ее большого отрицательного воздействия на его развитие.

В следующих двух группах высших растений на первых порах также развивается зигота, будучи непосредственно связанной с гаметофитом, однако с той большой разницей, что последний здесь лишен возможности самостоятельной жизни и сам находится в окружении спорофита, питаясь за его счет. В этих группах высших растений распространение особей происходит уже не спорами, а семенами.

Как голосеменные, так и покрытосеменные растения свою самостоятельную жизнь начинают после прорастания семени. Следовательно, зародыш за все время своего развития находится под опекой материнского организма. Даже ставши способным к самостоятельной жизни проросток еще некоторое время продолжает быть „на иждивении“ последнего, питаясь полученными от него веществами. Однако между этими двумя группами растений с точки зрения разбираемого вопроса имеются и существенные различия.

У голосеменных растений гаметофит редуцирован несравненно сильнее, чем у папоротников, совершенно лишен возможности самостоятельной жизни и как бы является придатком спорофита. Гаметофит голосеменных растений не аналогичен гаметофиту мха или папоротника: физиологически это уже не полноценное поколение. Однако какую бы пищу не получал гаметофит, все же хоть отчасти перерабатывает ее на свой лад. Разрастаясь, гаметофит становится „первичным эндоспермом“ (схема, рис. 4).

Получаемая зиготой и зародышем голосеменных, хотя и переработанная гаметофитом, спорофитная пища, по сравнению с той, которую получает проросшая зигота у мхов или папоротников, лучше обеспечивает развитие спорофита в смысле развертывания имеющихся в нем природных качеств в тех или иных условиях внешней среды. Следовательно, такая пища способствует повышению приспособляемости организма растения к различным условиям существования на су-

ше. Это обстоятельство является одной из причин, почему спорофит, а не гаметофит развился на суше. Спорофит легче приспособляется к наземному образу жизни, и спорофитная пища совместно с другими факторами обеспечивает такое существование [5].

У покрытосеменных растений мы видим более сложный и совершенный способ питания зиготы и развивающегося из нее зародыша. Здесь так же, как и у голосеменных зигота питается веществами, вырабатываемыми предыдущим поколением и именно его спорофитом, но эти вещества поступают к зиготе через эндосперм. Как известно, при образовании семян покрытосеменных растений эндосперм возникает из оплодотворенного вторичного ядра. Следовательно начальная клетка весьма богата наследственностью. Второй интересной стороной эндосперма является то, что в своем развитии он несколько опережает зародыш, и питательные вещества в системе зародышевого мешка предварительно поступают в эндосперм. В зародышевом мешке происходит и обыкновенное оплодотворение, т. е. копуляция яйцеклетки со спермием (схема, рис. 5). Таким образом, в зародышевом мешке покрытосеменных растений происходит два разного характера оплодотворения. Это явление, названное двойным оплодотворением, открыто С. Г. Навашиным в 1898 году [20].

Наблюдения показывают, что эндосперм образуется не полностью путем размножения оплодотворенного вторичного ядра, а довольно сложным и еще не вполне выясненным способом. Например, описана стадия распада клеток внутренних слоев нуцеллуза и соединения продуктов этого распада с веществом зародышевого мешка, на основании чего высказана мысль, что эндосперм образуется из неклеточного живого вещества [2, 3].

Эндосперму покрытосеменных растений приписывается несколько значений.

Во-первых, полагают, что поскольку яйцеклетка и вторичное ядро начинают развиваться после оплодотворения и оба участвующих в двойном оплодотворении спермия возникают из одной пыльцевой трубки, то будто бы исключаются бесполезные для растения случаи развития запасяющей ткани и накопления в ней питательных веществ без образования зародыша. Это предположение подтверждается лишь отчасти. Известны факты, когда эндосперм вполне развивается, но семя все же получается без зародыша [14, 19].

Во-вторых, основываясь на значении нуклеиновых кислот в процессе синтеза белков, высказано предположение, что сущность слияния двух и более клеток или ядер заключается в увеличении количества нуклеиновых кислот, вследствие чего усиливается энергия обмена, повышается жизнеспособность организма. Это толкование представляет интерес с точки зрения биохимии живого вещества, но оно не полностью выясняет биологическую сторону вопроса.

По третьему воззрению, эндосперм имеет стимулирующее значение для развития зародыша, семени и плода. Ему приписывается

сильное влияние в системе зародышевого мешка [18]. Думается, что в этом толковании цель подменена средством. Указанные отношения в системе зародышевого мешка, выработавшиеся в течение длительной эволюции, безусловно важны, но они являются лишь средством для осуществления других, более существенных процессов.

Биологическая роль эндосперма покрытосеменных растений определяется главным образом его гибридностью [22], понятой в широком смысле слова.

И. И. Презент [22] особое значение придает тому факту, что в эндосперме преобладает материнское. Повидимому, в этом явлении имеется некоторый биологический смысл. Нужно полагать, что в случае нахождения перекрещивающихся пар растений на больших расстояниях друг от друга, семена (или плоды с семенами) во многих случаях попадут ближе к материнскому растению, чем к отцовскому, поэтому им необходимо быть приспособленным к условиям жизни материнского растения больше, чем к каким-либо другим. Может быть это осуществляется именно преобладанием качеств материнского растения. Если же оба родительских растения находятся на близких расстояниях или же происходит самоопыление, то такое преобладание в приведенном толковании теряет смысл. Такое толкование более приемлемо для случаев вегетативного размножения, при котором новые особи происходят от одного производителя без какого-либо участия другого и в естественных условиях обычно расселяются недалеко от материнского растения. Плоды и семена во многих случаях могут распространяться на очень далекие расстояния и часто попадать в резко различные условия, непривычные для материнского растения.

Интересно отметить, что приблизительно у $\frac{1}{5}$ всех покрытосеменных растений имеются другие пути образования первой клетки эндосперма. Последняя иногда является продуктом не двух материнских и одного отцовского, а 1, 4, 8, 14 и более материнских и одного отцовского ядер. Как видно, и при уклонных типах образования первой клетки эндосперма в большинстве случаев имеется преобладание материнского над отцовским, притом в еще большей степени, чем в типичных случаях.

Если к разбираемому вопросу подойти филогенетически и проследить ход изменений по восходящей линии эволюции семенных растений, то станет ясно, что в эндосперме покрытосеменных как новое и наиболее важное нужно усмотреть не преобладание материнского, а наличие вместе с материнским также отцовского, т. е. его происхождение в результате оплодотворения.

Показано, что во всяком гибридном растении развиваются те из признаков обоих родителей, для которых имеются соответствующие условия во внешней среде [17]. Пища, являющаяся одним из важных условий существования, также воздействует на формирование зародыша в ту или другую сторону. При наличии одной материнской пищи

в гибридном зародыше будут развиваться преимущественно материнские признаки, при гибридной же пище могут развиваться как материнские, так и отцовские, под сильным отбирающим влиянием внешней среды. Следовательно, эндосперм, будучи по своей природе гибридным, повышает пластичность растения [22], его приспособляемость к резко колеблющимся условиям наземного существования. Не удивительно, что покрытосеменные растения заселяют места крайними условиями существования, неблагоприятными для многих других групп растений. Наличие эндосперма отмечено как одна из причин господствующего положения покрытосеменных растений в современной геологической эпохе [9].

Ниже приводим таблицу основных типов питания зиготы и молодого спорофита:

Группа растений	Гаметофит	Спорофит	Пища, получаемая спорофитом	
			в начале своего развития	за последующую жизнь
Некоторые водоросли и грибы	самостоятельный	самостоятельный	собственная, спорофитная	
Мохообразные	самостоятельный	несамостоятельный, в виде придатка к гаметофиту	гаметофитная	
Папоротникообразные	самостоятельный	самостоятельный (после некоторого начального периода жизни)	гаметофитная	собственная, спорофитная
Голосеменные	несамостоятельный, в виде придатка к спорофиту	самостоятельный (после некоторого начального периода жизни)	материнская, спорофитная, переработанная гаметофитом	собственная, спорофитная
Покрытосеменные	несамостоятельный в виде придатка к спорофиту	самостоятельный (после некоторого начального периода жизни)	материнская, спорофитная, переработанная эндоспермом	собственная, спорофитная

У большой группы покрытосеменных растений образуется и другая запасная ткань, возникающая из клеток нуцеллуса и потому считающаяся чисто материнского происхождения. Эта ткань составляет перисперм семени. Необходимо отметить интересную работу Эленгорна и Светозаровой [25], касающуюся природы перисперма. Проследив за поведением избыточных спермаклеток, проникающих в семезачаток, авторы описали вхождение этих спермаклеток в соматические клетки нуцеллуса. Возникает вопрос, не является ли вообще пе-

риспермы также гибридной тканью. Новые исследования дадут возможность говорить об этом вопросе более уверенно.

Среди покрытосеменных растений, как и в других разделах растительного мира, имеются иные типы питания зиготы и зародыша. Например, у многих паразитных цветковых растений (заразиховых и др.) зародыш на материнском растении оформляется не полностью и в своем развитии останавливается в фазе группы клеток, не имеющих зачатков органов. Здесь эндосперм также зачаточный, незначительный. Дальнейшее развитие зачатка, а затем и проростка и всего растения происходит на растении-хозяине за счет его питательных веществ и, следовательно, под его непосредственным влиянием. В этом обстоятельстве можно усмотреть одно из условий высокого приспособления названных растений к паразитическому образу жизни.

Во многих семействах покрытосеменных растений наблюдается апомиктическое воспроизведение потомства. Часто гаметофит совершенно выключается из цикла развития растения, вследствие чего половых элементов вовсе не образуется: возникают так называемые бесполосеменные растения [23]. В этих случаях молодой спорофит большей частью получает чисто спорофитную пищу от материнского растения.

Армянский сельскохозяйственный институт

Поступило 1 VIII 1955 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԻ ՍԱՂՄԻ ՍՏԱՑԱԾ ՏԱՐԲԵՐ ՍՆՈՒՆՆԵՐԻ ԲԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԴԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Բազմաթիվ հետազոտություններով ապացուցված է, որ սնունդը մեծ ազդեցություն է թողնում սաղմի կամ բույսի որևէ աճող մասի վրա: Այդ են վկայում, առաջին հերթին, վեգետատիվ հիբրիդացման և մենտորի փորձերը: Յույց է տրված նաև, որ բույսի զարգացման ընթացքում փոխվում են նրա մեջ տեղի ունեցող բիոքիմիական պրոցեսները, որի հետևանքով փոխվում է նաև նրա պատրաստած սննդի բնույթը:

Ազդեցություններ ընկալելու առումով, բույսի ամենազգայուն շրջանը դիզոտի և նրանից սաղմ առաջանալու ֆազերն են: Սույն հոդվածում մենք փորձում ենք համառոտապես վերլուծել այն բիոլոգիական դերը, որ կատարում է բույսի զարգացման զանազան ֆազերից ստացված սնունդը երիտասարդ բույսի կյանքում: Որպես բույսի սնող ֆազեր, մենք քննում ենք գամետոֆիտը և սպորոֆիտը:

Մայրական օրգանիզմից սնունդ ստանալու տեսակետից բոլոր բույսերը կարելի է բաժանել երկու խմբի: Մեկ խմբի մեջ դասվում են այն բույսերը, որոնց գամետոները անջատվում են մայր բույսից, և բեղմնավորությունը տեղի է ունենում ազատ ջրի մեջ: Իրանց դիզոտը աննշան քանակությամբ սնունդ է ստանում, այդ պատճառով էլ պակաս է ենթակա-

ձևողների ազդեցությանը: Այդ տիպի բույսեր են մի շարք ջրիմուռներ: Մյուս խմբի մեջ մտնում են այն բույսերը, որոնց զիգոտը և նրանից առաջացող սաղմը զարգանում են մայր բույսի վրա և որոշ ժամանակ սնվում են նրա սննդանյութերով: Այս խմբի մեջ են մտնում բարձրակարգ բույսերը: Սրանք իրենց հերթին ըստ զիգոտի սնման տիպի բաժանվում են չորս խմբի՝ մամռանմաններ, պտերանմաններ, մերկասերմեր և ծածկասերմեր:

Մամռանմանների զիգոտը և նրանից ստացվող սպորոֆիտը իրենց գոյության ընթացքում զուրկ են ինքնուրույն սնվելու: Հնարավորությունից և ապրում են գամետոֆիտի հաշվին: Այսպիսով, ավելի կենսունակ և ժառանգորեն հարուստ սպորոֆիտը գտնվում է սլակաս կենսունակ և ժառանգորեն աղքատ գամետոֆիտի ազդեցության տակ: Այդպիսի «խնամքը» խանդարում է մամուռի սպորոֆիտի զարգացմանը:

Պտերանմանների զիգոտը և ծիլը սկզբում նոյնպես ապրում են գամետոֆիտի սննդանյութերով: Սակայն այս վիճակը երկար չի տևում: Որոշ ժամանակից հետո պտերի կանաչ ծիլն անցնում է ինքնուրույն սնվելուն, իսկ գամետոֆիտը ոչնչանում է: Ազատվելով գամետոֆիտի խանդարող «խնամքից» սպորոֆիտը զարգանում է և ավելի լավ է հարմարվում ցամաքի պայմաններին, քան մամուռի սպորոֆիտը:

Սերմնավոր բույսերի զիգոտը և սաղմը նույնպես գամետոֆիտից են սկիզբ առնում, բայց այս բույսերի գամետոֆիտը խիստ ևտ է զարգացած, զրկված է ինքնուրույն սնվելու: Հնարավորությունից և ապրում է մայր բույսի սպորոֆիտի սննդանյութերով: Այստեղ գամետոֆիտի կասեցնող «խնամքը» համարյա վերացել է, և երիտասարդ սպորոֆիտը՝ սաղմը վերջին հաշվով սնվում է սպորոֆիտի պատրաստած նյութերով:

Ծածկասերմ բույսերն ունեն մի առանձնահատկութուն, որով տարբերվում են մերկասերմերից: Նրանց հատուկ է կրկնակի բեղմնավորման երևույթը: Վերջինիս շնորհիվ ծածկասերմերի ոչ միայն սաղմը, այլև էնդոսպերմը առաջանում է բեղմնավորման հետևանքով: Սերմի ձևավորման ժամանակ նախ սկսում է զարգանալ էնդոսպերմը, ապա սաղմը: Վերջինս մայր բույսից սնունդ ստանում է ոչ թե անմիջապես, այլ էնդոսպերմի միջոցով: Էնդոսպերմն ունի հիրրիդային բնույթ և, սննդանյութերը յուրովի վերափոխելով, այդ բնույթը հաղորդում է նաև իր մեջ կուտակվող նյութերին: Էնդոսպերմի բիոլոգիական նշանակութունն այն է, որ սնունդը հիրրիդային դարձնելով, նա բարձրացնում է բույսի հարմարվելու ընդունակությունը:

Ծածկասերմ բույսերն ավելի լավ են հարմարված ցամաքի խիստ փոփոխակի պայմաններին երկրաբանական ներկա ժամանակաշրջանում: Նրանք տիրապետող են հանդիսանում ժամանակակից բուսական աշխարհում և աճում են համարյա ամենուրեք, հաճախ միջավայրի ծայրագույն պայմաններում: Ծածկասերմ բույսերը բազմազան են: Դրան ապացույց կարող է ծառայել այն փաստը, որ ծածկասերմերի տեսակների թիվը 150.000-ից ավելի է, մինչդեռ մերկասերմերը հազիվ կազմում են 550 տեսակ ամբողջ աշխարհում: Ծածկասերմ բույսերի հարմարվածության պատճառներից մեկը հենց այն է, որ զարգացող բույսը, հատկապես նրա սաղմը, էնդոսպերմի շնորհիվ ստանում է առավել նպաստավոր սնունդ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авакян А. А. Некоторые вопросы индивидуального развития растений. Агробиология, 2, стр. 10—21, 1948.
2. Александров В. Г. и Александрова О. Г. К физиологии зародышевого мешка. Труды БИН АН СССР, серия VII, Морфология и анатомия растений, вып. 3, стр. 147—164, 1952.
3. Александров В. Г. и Александрова О. Г. О начальных стадиях образования эндоспермальной ткани в зерновке пшеницы. Изв. АН СССР, серия биол., 4, стр. 87—105, 1953.
4. Араратян А. Г. Рецензия на статью Р. Я. Левиной „К пониманию смены поколений высших растений в свете теории стадийного развития“. Ботан. журнал, том XXXV, 6, стр. 667—668, 1950.
5. Араратян А. Г. О значении преобладания спорофита у высших растений. Доклады АН АрмССР, том XXI, 2, стр. 91—95, 1955.
6. Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений, Москва — Ленинград, 1950.
7. Глущенко И. Е. Вегетативная гибридизация растений. Москва, 1948.
8. Головцев Л. А. Пересадка зародышей у злаков. Яровизация, 1 (28), стр. 87—88, 1940.
9. Козо-Полянский Б. М. Происхождение цветка и типа цветковых растений, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Биология, том LV, 4, стр. 41—50, 1949.
10. Кострюкова К. Ю. К биологическому пониманию чередования поколений у покрытосеменных растений. Журнал общей биологии, том XII, 5, стр. 301—311, 1951.
11. Левина Р. Е. К пониманию смены поколений высших растений в свете теории стадийного развития. Журнал общей биологии, том X, 4, стр. 321—324, 1949.
12. Лепешинская О. Б. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, Москва, 1950.
13. Лысенко Т. Д. Агробиология, Москва, 1948.
14. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных, Москва, 1954.
15. Медведев Ж. А. Проблема самообновления и старения внутриклеточных белков. Успехи соврем. биологии, том XXXIII, вып. 2, стр. 202—217, 1952.
16. Медведев Ж. А. Процессы обновления и изменения нуклеиновых кислот в организме. Успехи соврем. биологии, том XXXVI, вып. 2 (5), стр. 161—178, 1953.
17. Мичурин И. В. Сочинения, том I, Москва, 1948.
18. Модилевский Я. С. Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода. Изв. АН СССР, серия биол., 2, стр. 23—37, 1950.
19. Модилевский Я. С. К вопросу о происхождении зародышевого мешка покрытосеменных растений. Бот. журн., том XXXVIII, 1, стр. 31—43, 1953.
20. Навашин С. Г. Избранные труды, том I, Москва — Ленинград, 1951.
21. Намитков Ю. К. Выращивание кукурузы из зародышей, отделенных от эндосперма. Агробиология, 2, стр. 32—33, 1953.
22. Президент Н. И. Биологическое значение двойного оплодотворения, Агробиология, 5, стр. 45—57, 1948.
23. Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений. Саратов, 1950.
24. Шмук А., Писарев В. и Виноградова Н. Изменение свойств пшеницы, выращенной на эндосперме ржи. Доклады ВАСХНИЛ, вып. 7, стр. 9—11, 1944.
25. Эллэнгори Е. Е., Светозарова В. В. К вопросу изучения процесса оплодотворения у растений. Бюлл. Главн. бот. сада, вып. 9, стр. 32—38, 1951.