

С. С. ЗАМИНЯН

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ПОКРОВОВ ЗЕРНОВКИ У НЕКОТОРЫХ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ АРМЕНИИ

Исследовались различия в строении плодовой и семенной оболочек зерновки пшениц и эгилопсов. Анализ полученных данных показывает, что если в зрелой зерновке пшеницы проявляется тенденция к упрощению в строении покровов, отражающая прогрессивную эволюцию, то в спермодерме и перикарпии эгилопсов наблюдающееся сочетание некоторых черт анатомической упрощенности с высокой степенью адаптационной специализации приурочено к суровым условиям их жизнеобитания.

Целым рядом исследователей изучалась структура зерновки злаков [1—4]. Основное направление эволюции перикарпия и спермодермы злаков проявляется в сравнительной простоте организации, в значительной редукции числа слагающих их слоев, почти в полном отсутствии внутриклеточных включений. Однако формирование семенной кожуры и покровов зрелой зерновки в онтогенезе отражает изменения условий существования растений [5—7]. Эти изменения особенно заметны при сопоставлении культурных злаков и их диких сородичей. Показано, что степень пластичности известных морфологических признаков может служить одним из ценных показателей реакции вида на средовые факторы, поскольку в сравнении с физиологическими они более консервативны [8]. Особенно ярко это проявляется в структуре плода, поскольку анатомическое строение в максимальной степени интегрирует онтогенетический путь развития.

Каждый вид в онтогенезе претерпевает определенные физиологические изменения, которые в новых условиях существования рано или поздно влекут за собой и изменения структур.

В связи с этим очень важно выявление связей между эволюционно сложившимися особенностями строения покровов зерновки и ее морфофизиологическими характеристиками [9—12]. Как справедливо указывается в литературе [13], Армения являлась одним из центров пшенично-ячменной культуры с огромным богатством колосовых растений и их диких сородичей.

Наряду с живыми уникальными памятниками предковых форм, в Армении отмечается большая неоднородность культурных и диких злаков с целым рядом особенностей роста, развития и морфофизиологических признаков.

В последнее время в некоторых работах освещаются вопросы гистогенеза зерновки злаков, показывающие сложность организации защитных приспособлений семян, обуславливающих в конечном счете дальнейшую продуктивность растений [14—16]. Покровы плода зерновки, выполняя функцию защиты, вовлекаются также в комплексе гормональных и трофических систем саморегуляции растения.

Как в эпидермальных, так и паренхимных клетках семенной оболочки часто встречающиеся отложения танинов, минеральных солей (главным образом щавелевой кислоты, фосфата магния, солей кремния), а также фенолов, альдегидов, аминокислот, различных пигментов обеспечивают гидрофильность в процессе прорастания зародыша. Наряду с этим, обнаруженные в клетках семенной оболочки триптофан и аланин блокируют процессы прорастания.

Для диагностики вида ценным систематическим признаком может служить морфологическое строение клеток, входящих в состав перикарпия и спермодермы. С этой точки зрения представляет большой интерес изучение анатомических признаков в структурах перикарпия и спермодермы как определенных тест-показателей при определении родов и видов. Показано [17], что формирование большого числа слоев клеток перикарпия, состоящего в основном из паренхиматических клеток и нескольких слоев макроклереид, и слабая дифференциация являются критерием примитивности строения. У более эволюционно подвинутых видов выражена тенденция к сокращению числа слоев клеток, слагающих перикарпий, большая дифференцированность его на ткани. Одновременно возникают специализированные структуры, как гидроцитная система, сслизняющие клетки, эфиромасляные каналы, волоски различных типов.

Использование анатомо-морфологических подходов для оценки эволюционной подвинутости отдельных форм злаков может дать дополнительную информацию об их филогенезе.

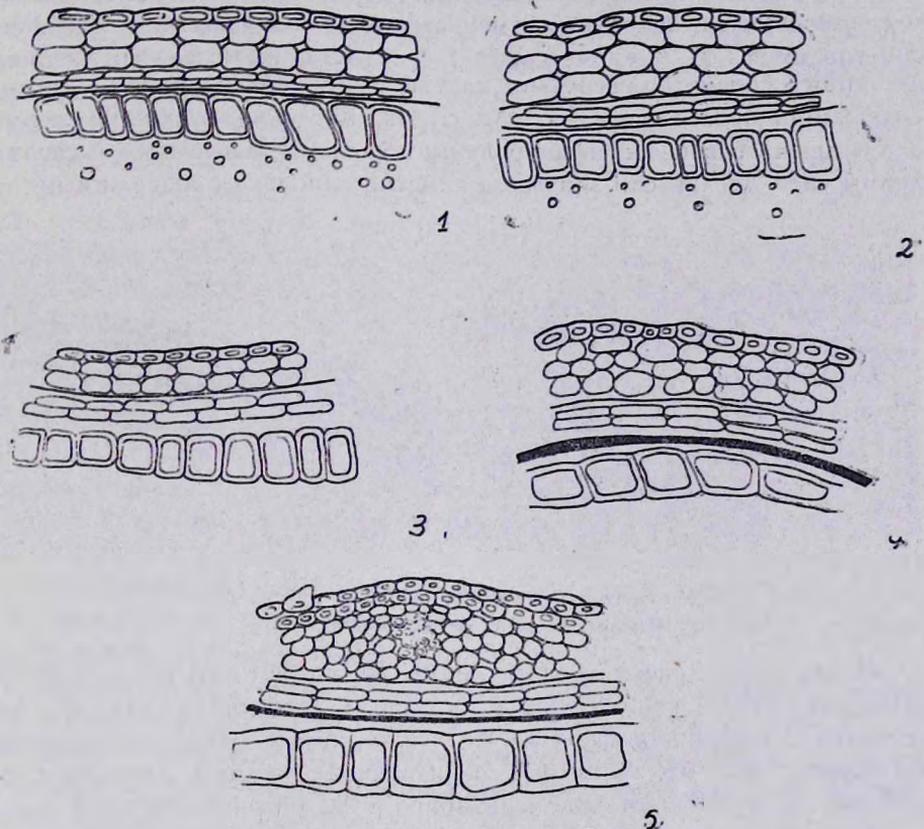
С целью выяснения применимости этих методов к некоторым злакам в Армении наши исследования проводились на следующих видах пшениц и эгилопсов: *T. monococcum*, *T. dicoccum*, *T. synskae*, *T. spelata*, *Ae. mutica*, *Ae. cylindrica*, *Ae. crassa*, *Ae. tauschii squarossa*. Выбор этих видов вызван тем, что, хотя цитогенетически доказана роль эгилопсов в происхождении видов тетраплоидных пшениц, морфо-анатомические признаки в процессе их генезиса пока изучены недостаточно [18—20]. Этот вопрос, в частности, интересен для выяснения ареалов произрастания диких пшениц, где всегда в изобилии встречаются эгилопсы. Как известно, семенная оболочка зрелых зерновок пшениц и эгилопсов состоит из плотно сросшейся семенной кожуры с околоплодником, где наружный слой—перикарпий—более гомогенный, с сильно кутинизированным внешним эпидермисом, а внутренний, возникший из клеток эпидермиса нуцеллуса—спермодерма—является сложным образованием, сформировавшимся в результате плотного срастания стенки завязи с интегументами семяпочки. Согласно литературным данным

[20—22], у пленчатых видов пшениц и эгилопсов сильно редуцирован перикарпий и даже сведен к одному слою в средней части зерновки. Своеобразная структура перикарпия пленчатой пшеницы, независимо от места произрастания, свойственна ее природе.

Для изучения анатомического строения плодовой и семенной оболочек исследуемых видов после предобработки материала были сделаны срезы от руки, которые после произведения микрохимических реакций заключались в глицерин-желатину.

Микрофотографии и рисунки выполнены на микроскопе МБИ-6 при увеличении 400X. При исследовании препаратов определялись: число слоев перикарпия и дифференциация их на ткани, количество слоев спермодермы и ее сохранность. Обращалось особое внимание на характер и тип содержимого в клетках оболочек зерновки.

У видов *T. monosocum* и *T. synskae* перикарпий двуслойный, количество слоев спермодермы не превышает трех, а у *T. monosocum*—да-



Анатомическое строение покровов зерновки:

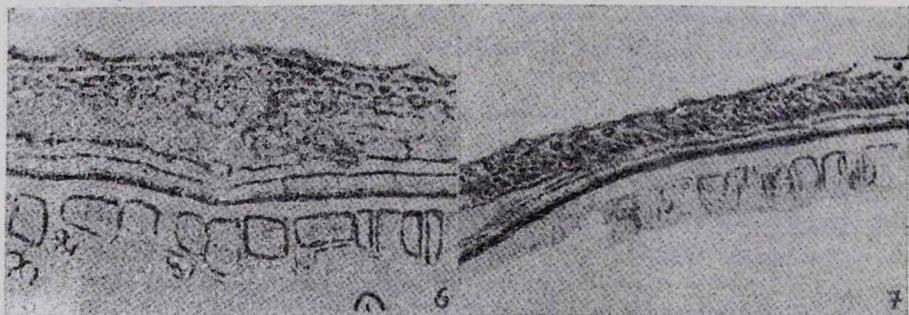
1. *T. monosocum*, 2. *T. dicocum*, 3. *T. synskae*, 4. *T. spelta*,
5. *Ae. tauschii squarrosa*.

же двух слоев клеток (рис. 1—4). Если у *T. monosocum* эпидермальные клетки перикарпия сплюснуты в тангентальном направлении, то у *T. synskae* они небольшие, с целлюлозными оболочками и маленькими полостями. Клетки спермодермы у того же вида отличаются крупной

изодиаметрической формой и лигнифицированными клеточными оболочками.

Интересен тот факт, что у изучаемых нами четырех видов пшениц, несмотря на явную тенденцию к сокращению числа слоев клеток, слагающих как перикарпий, так и спермодерму, полностью отсутствуют специализированные структуры типа гидроцитов, простых или сложных волосков. У этих видов пшениц одновременно отмечается некоторая корреляция между увеличением числа клеток, слагающих перикарпий и спермодерму, и плодностью. Аналогичные данные об увеличении размеров устьиц и уменьшении их числа на единицу листовой поверхности приводятся в литературе [13].

Совершенно иная картина строения покровов зерновки наблюдалась нами при изучении эгилопсов (рис. 5—7). Наряду со значительным увеличением числа слоев клеток, слагающих как перикарпий, так и спермодерму, существенно изменяется и их содержимое (у *Ae. tauschii squarossa*—6—7, у *Ae. crassa*—4, у *Ae. cylindrica*—4). У вида *Ae. mutica* сильно сплюснутые клетки наружной эпидермы имеют содержимое белого цвета, а у *Ae. crassa* паренхимные клетки спермодермы значительно лигнифицированы. Эпидермальные клетки спермодермы вида *Ae. tauschii squarossa* заметно наполнены содержимым.



Анатомическое строение покровов зерновки:
6. *Ae. crassa*, 7. *Ae. cylindrica*.

Почти у всех рассмотренных нами представителей рода *Aegilops* отмечено наличие ряда специализированных структур: типа простых волосков булавовидной формы у *Ae. crassa*, простых волосков в эпидерме перикарпия у *Ae. cylindrica*, ослизняющих клеток и сосочков в наружном эпидермальном слое перикарпия у *Ae. tauschii squarossa*.

В клетках указанных слоев встречались также макросклеренды и другие признаки специализации (ослизняющие клетки, волоски, сосочки), представляющие собой приспособительные структуры.

Сопоставление данных по строению зерновок у рассматриваемых видов пшениц и эгилопсов позволяет отметить, что наряду с большой пластичностью структура перикарпия зрелой зерновки пшеницы отличается упрощенной организацией строения покровов, почти полным отсутствием внутриклеточных включений (кристаллов, сгустков, ка-

пель), так часто затрудняющих исследование, а у местных видов еще более выраженной редукцией наружных слоев и отсутствием отложений полуклетчатки.

Следовательно, в зрелой зерновке пшеницы находит отражение тенденция к прогрессивной эволюции, выражающейся в сокращении числа слагающих слоев, ретардации хлорофиллоносного слоя и образовании контрактивных корней при прорастании, завершающих редукцию всей репродуктивной системы. В то же время у эгилопсов проявляется удивительное сочетание некоторых черт анатомической примитивности с высокой степенью адаптационной специализации (волоски, ослизняющие клетки, макросклериды, гидрофильное содержимое), связанной с неблагоприятными условиями их существования.

Подобная гетеробатмия обуславливает, по-видимому, большую пластичность изученных видов эгилопсов в природе. Отсюда следует, что отбор происходил в направлении изменения тех структур в репродуктивной сфере, у которых латентный период контакта со средовыми условиями больше и наименьшая вероятность прорастания (крепкий плод и ряд колосовых образовательных покровов, тесно с ними сросшихся). Подобные изменения морфо-физиологического строения, связанные с отбором признаков на лучшую выживаемость, согласно Северцеву [23], отражают принцип мунтифункциональности, т. е. способность к осуществлению множественности функции, из которых некоторые могут быть главными, а другие второстепенными, не всегда вовлекаемыми.

Очевидно, что изменения в одном органе при филогенетическом развитии, как и при индивидуальном, прямо или косвенно коррелируют с изменениями в других органах.

В зерновке злаков между перикарпием (оболочкой плода) и спермодермой (оболочкой семени) устанавливается разделение функций защиты и создания оптимальных условий для произрастания, обуславливающее возникновение подвижной морфо-физиологической системы, которая изменяется в процессе гистогенеза зерновки. Перикарпий в таких случаях обычно выполняет защитную роль, и даже диссимиационную, в то время как спермодерма—трофическую, гормональную транспортную и другие важные функции.

Данная работа носит поисковый характер для выявления различий в структурах покровов некоторых видов пшениц и эгилопсов и может явиться контролем при изучении аналогичных вопросов у других колосовых культур в условиях воздействия различных факторов окружающей среды.

Ս. Ս. ԶԱՄԻՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ ՏԱՐԱԾՎԱԾ ՄԻ ՔԱՆԻ ՑՈՐԵՆՆԵՐԻ ԵՎ ԷԳԻՂՈՊՍՆԵՐԻ
ՀԱՏԻԿՆԵՐԻ ԾԱԾԿՈՒՅԹՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրության նպատակն է եղել բացահայտել Հայաստանում աճող ցված 9 տեսակ ցորենների և էգիլոպսների անատոմիական կառուցվածքի առանձնահատկությունները:

Ցորենի հասուն հատիկում նկատվել է պրոգրեսիվ էվոլյուցիայի տենդենց, որն արտահայտվել է պերիկարպիումի և սպերմոգերմիայի շերտերի կրճատման մեջ, այն ժամանակ, երբ էգիլոպսների մոտ նկատվում է որոշ անատոմիական կառուցվածքի պրիմիտիվության զուգակցում ադապտացիոն մասնագիտացման բարձր աստիճանի հետ (մազիկներ, լորձնային բջիջներ, մակրոսկլերիդներ, հիդրոֆիլ պարունակություն): Նման հետերոբաթմիան պայմանավորում է նրանց ապրելունակության բարձր պլաստիկությունը:

Այդ պատճառով էլ հայտնի մորֆոանատոմիական հատկանիշների պլաստիկականության աստիճանը վարող է բնորոշել տեսակի պատասխան ռեակցիան կենսական պայմանների նկատմամբ և միաժամանակ կարող է լրացուցիչ աղբյուր հանդիսանալ նրա ծագման լուսաբանման հարցում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Arber A. The Gramineae a study of cereal, bamboo and grass.—Cambridge, 1934, 480.
2. Яковлев М. С. ДАН СССР, 17, 1938
3. Александров В. Г., Жестяникова Л. Л. Тр. бот. ин-та им. Комарова, сер. VII, 1952.
4. Chandra N. Morphological studies in the Gramineae III, On the nature of the gynoceum in the Gramineae — J. Indian Bot. Soc., 1963. 42, 2, 252—259.
5. Зажурило К. К. Тр. Воронежского ун-та, 1935.
6. Зажурило К. К. Тр. Воронежского ун-та, 1936.
7. Яковлев М. С. Морфология и анатомия растений, серия VII. Тр. бот. ин-та, вып. 1, 1950.
8. Заминян С. С. Биологический журнал Армении, 27, 5, 1974.
9. Якубцинер М. М. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., 1932.
10. Фляксбергер К. А. Пшеницы. М.—Л., 1938.
11. Гандилян П. А. Тр. АрмНИИЗ, 3, 1975.
12. Гуляев Г. В. Частная селекция полевых культур, М., 1975.
13. Гандилян П. А. Колосовые культуры и их дикорастущие сородичи Арм. ССР. Ереван, 1973.
14. Вигоров Л. И. ДАН СССР, 111, 6, 1956.
15. Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф. и др. Цитозембриология основных хлебных злаков. Киев, 1958.
16. Худяк М. И. Тр. Ин-та бот. АН УССР, 1963.
17. Меликян А. П., Мурадян Л. Г. Бот. журн., 60, 1975.
18. Mc Key J. Preationship in Triticeinae. Third Internat Wheat Genetics Symposium Canberra, 1968.
19. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971.
20. Александров В. Г., Александрова О. Г. ДАН СССР, 17, 18, 1937.
21. Александрова О. Г. ДАН СССР, 17, 7, 1937.
22. Александров В. Г., Савченко М. И. Бюл. журн. СССР, 26, 2—3, 1941.
23. Северцев А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., 1939.