

УДК 581.48:582.734.3

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА
POMOIDEAE FOCKE (COTONEASTER, MALUS, PYRUS)

С. А. ТУМАНЯН

Изучено анатомическое строение семенной кожуры и гистогенезе у 3-х видов кизильника, яблони Палласа и груши уссурийской от семезачатка до зрелого семени.

Структурные изменения спермодермы, наблюдаемые в процессе ее формирования, связаны с процессом развития и созревания плодов и семян.

Глубокие изменения в структуре формирующейся спермодермы происходят в более поздние этапы, когда формируется зародыш семени.

Всем исследованным нами видам свойственно временное увеличение числа слоев спермодермы. По мере созревания плодов и семян происходит сокращение слоев и лигнификация клеток дериватов интегументов. Зрелая семенная кожа у представителей исследованных родов отличается характерными диагностическими признаками.

Развитие семени со всеми его компонентами, которое обычно начинается после оплодотворения семезачатка, приводит к глубоким изменениям в ткани его покровов, нарушению гомогенной структуры его покровной ткани. Изменения, происходящие в интегументальной ткани, отражаются на структуре клеток почти всех слоев, особенно наружного интегумента.

В специальной литературе не имеется каких-либо сведений о развитии семенной кожуры исследованных нами групп растений. В работе Мейер [1], посвященной женскому гаметофиту и развитию семени у яблони, приводятся лишь данные по строению зрелой семенной кожуры. В других источниках освещаются вопросы ранних стадий развития семезачатка [2], либо они посвящены изучению плодов и зрелых семян родов яблоневых, [3—5], либо в них дается кариологическая характеристика этой группы растений [7, 8]. В книге Корнера [6] приводятся данные по структуре семезачатков и зрелых семян со всеми компонентами. Вопросы развития семенной кожуры здесь не затрагиваются.

Нами изучался гистогенез семенной кожуры у трех видов кизильника (*Cotoneaster racemiflorus* (Desf.) C. Koch, *C. melanocarpus* Lodd., *C. ignavus* Wolf), яблони (*Malus pallasiana* Juss), и груши (*Pyrus ussuriensis* Maxim.).

Мы попытались изучить развитие семенной кожуры яблоневых в гистогенезе.

Материал и методика. Материалом для изучения анатомического строения семенной кожуры в процессе ее развития явились семезачатки и семена, собранные с рас-

тений, культивируемых в дендрарии Главного ботанического сада АН СССР. Образцы для исследования брались через каждые 7—8 дней, начиная с 10 мая 1977 г., когда многие растения находились еще в фазе бутонизации. Материал фиксировался в смеси спирт—формалин—уксусная кислота и в 70° спирте. Поперечные и продольные срезы в средней части завязи были сделаны на микротоме и от руки бритвой.

Развитие семенной кожуры у видов кизильника. Завязь у исследованных видов кизильника двух- и четырехгнездная; в каждом гнезде по два семезачатка, заложенных в период бутонизации. Семезачатки анатропные, краcсинуцеллятные с двумя интегументами. Такие семезачатки свойственны яблоневым, исследованным нами. Семенная кожура формируется из обоих интегументов.

В плодолистиках цветочных бутонов с первой половины мая уже имеются развитые семезачатки с ясно выраженными интегументами в микропилярной части, которые, однако, еще не полностью прикрывают нуцеллус. Наружный интегумент состоит из четырех слоев клеток, а внутренний—из двух. Клетки интегументов содержат густую цитоплазму и темные ядра. Клетки нуцеллуса структурно почти не отличаются от клеток покровов семезачатка. Нуцеллус представляет собой специфическое образование, состоящее из однотипных клеток, содержащих густую цитоплазму и крупные ядра (рис. 1).



Рис. 1. Семяпочка кизильника (X500). Поперечный разрез (микрофото).

Через восемь дней, 18 мая, интегументы уже полностью охватывали нуцеллус, а в халазальной части интегумента наблюдался проводящий пучок. Растения все еще находились в фазе бутонизации.

Цветение растений, начавшееся 23 мая, сопровождавшееся опылением и оплодотворением семезачатка, привело к активному деле-

нию клеток интегументальной ткани семезачатка, увеличению их размеров, образованию новых слоев. Одновременно увеличилась в размерах завязь. К 25 мая наблюдалось увеличение наружного интегумента на один слой. К этому времени начинается формирование плода и уже намечаются зоны экзо- и мезокарпия.

В период обильного цветения (3.VI. 77) в формирующейся семенной коже под эпидермой наружного интегумента выделяется субэпидермальный слой клеток, который отличается от остальных клеток покровов семязпочки относительно более крупными размерами с коллехиматически утолщенными стенками. Продолжается увеличение числа слоев клеток обоих интегументов, достигая у *S. melanocarpus* десяти, у *S. gasemiflorus* и *S. ignavus*—деяти. Одновременно укрупняются клетки наружной эпидермы наружного интегумента, но ядра в них еще сохраняются, а в большинстве клеток интегументальной паренхимы они уже отсутствуют.

С развитием зародыша, постепенно заполняющего семя, поглощаются не только клетки паренхимы нуцеллуса, но и пластические (транзиторные) вещества, содержащиеся в клетках покровов семезачатка. Внутренние слои ткани внутреннего и наружного интегументов вытесняются зародышем, они сплющиваются, отчасти облитерируются. Примерно через 25—30 дней после цветения растений, начинается формирование эндокарпия плода. К этому времени еще более увеличиваются в размере клетки наружной эпидермы наружного интегумента, они становятся светлыми, лишенными внутреннего содержимого. По мере созревания плодов и семян отчетливее выделяется субэпидермальный слой спермодермы. К концу июля твердый эндокарпий почти уже сформирован и лишь продолжается склеренхиматизация и утолщение клеточных стенок (рис. 2).

Начиная со второй половины июля и в первых числах августа наблюдалось значительное уменьшение числа слоев спермодермы до 5—6 слоев клеток и сплющивание всех имеющихся слоев. Далее, в конце августа и начале сентября, семенная кожа становится тонкой, малослойной, клетки ее остаются тонкостенными, сильно сплюсненными, за исключением субэпидермального слоя наружного интегумента. Формирование спермодермы завершается в первой декаде сентября после созревания плодов и семян.

Зрелая семенная кожа у видов кизильника представлена 3—4 слоями клеток с тонкостенными, почти не лигнифицированными стенками. Наружная эпидерма представлена крупными изодиаметрическими клетками, лишенными содержимого; наружные стенки этих клеток, часто ослизняющиеся, имеют несколько округлую форму. Внутренний интегумент представлен одним слоем клеток внутренней эпидермы, узких, вытянутых в тангентальном направлении. В конечном итоге семена кизильника, находясь внутри твердого эндокарпия (косточки), имеют очень тонкую, недифференцированную спермодерму. Зрелые семена кизильника содержат развитый зародыш, заполняющий почти

полностью семя и остаточный эндосперм, состоящий из 2—3 слоев клеток. Между семенной кожурой и эндоспермом имеются полуразрушенные клетки эпидермы нуцеллуса (рис. 3, 3а).

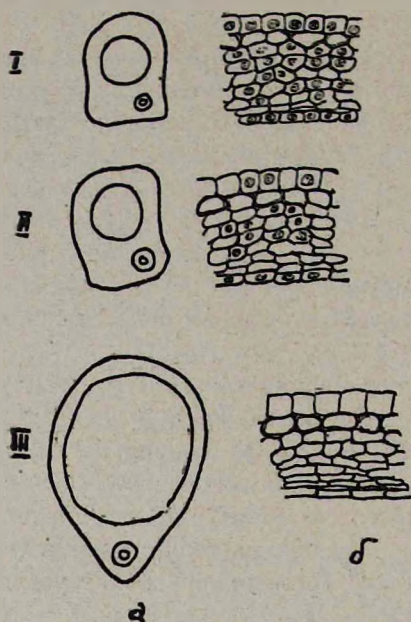


Рис. 2.



Рис. 3.

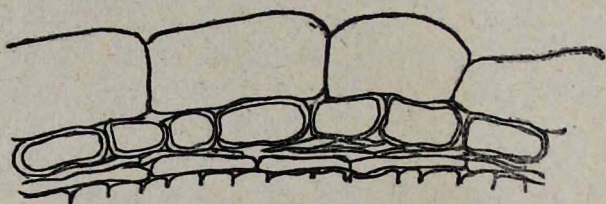


Рис. 3а.

Рис. 2. Анатомическое строение кизильника: семя—а и семенной кожуре—б в разные сроки ее развития. а— $\times 50$, б— $\times 200$. I. 3.6.77 г., II. 10.6.77 г., III. 25.6.77 г. Поперечн. разр.

Рис. 3, 3а. Анатомическое строение зрелой семенной кожуры кизильника. $\times 340$; Поперечн. разр. (микрофото и рисунок).

Развитие семенной кожуры у яблони и груши. Завязь пятигнездная, с двумя анатропными семязпочками в каждом гнезде. Покровы семязпочки у яблони Палласа составляют восемь слоев, из них пять относятся к наружному интегументу. Структура клеток интегументов семязчатка идентична с таковыми кизильника (рис. 4).

Первые этапы развития семязпочки у близких родов яблони и груши в общем сходны, особых структурных изменений не наблюдается. С развитием семени увеличиваются размеры клеток покровов семени, а также число слоев спермодермы. К десятому июня, когда цветение

растений было закончено, продолжалось формирование плода: число слоев покровов семени достигло одиннадцати (рис. 5, IIIб). В этой стадии развития спермодермы внутренние ее слои заметно сплющиваются, клетки наружных слоев утолщаются, одревесневают. Далее, з



Рис. 4. Семяпочка яблони Палласа $\times 390$. Поперечн. разр. (микрофото).

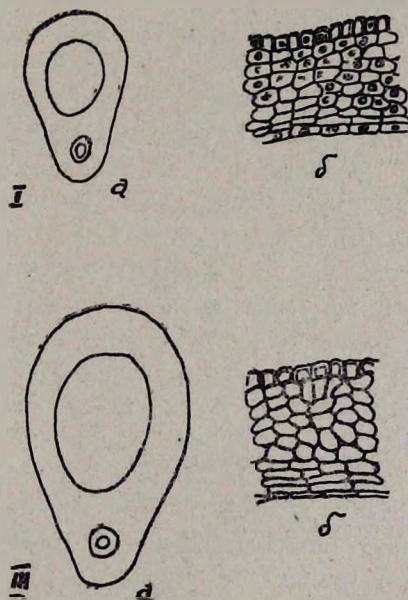


Рис. 5 Анатомическое строение семени—а, и семенной кожуры яблони Палласа—б в разные сроки ее развития. а— $\times 50$, б— $\times 200$. I. 3.6.77 г., II. 25.6.77 г. Поперечн. разр.

конец июня вследствие облитерации внутренних слоев спермодермы становится десятислойной. Таким образом, временное увеличение слоев семенной кожуры за счет наружного интегумента у яблони Палласа происходит менее продолжительное время, чем у кизильника. В дальнейшем продолжается сокращение числа слоев спермодермы до семи-восьми, наряду с этим происходит значительное укрупнение клеток дериватов наружного интегумента и одновременно лигнификация клеток периферийного слоя. В конце июня и начале июля за счет клеточных делений утолщаются почти все клетки дериватов наружного интегумента. В этот период развития семенной кожуры можно обнаружить некоторую зональность, что можно рассматривать как относительную дифференциацию семенной кожуры, которая сохраняется у яблони Палласа и в зрелом семени. Наружная эпидерма наружного интегумента сложена из клеток, почти квадратных по форме, с весьма толстыми внешними стенками. Поверхность наружной эпидермы покрывается кутикулой. Внутренние слои, состоящие из сплюснутых клеток, относительно слабо лигнифицированы. Самые внутренние слои образованы сплюснутыми вытянутыми тангентально клетками внутреннего интегумента и составляют три слоя. Подобная структура семенной кожуры яблони Палласа, состоящая из девяти слоев, сохраняется до конца июля.

Далее, сокращение числа слоев спермодермы продолжается до середины августа, достигая семи слоев. Каких-либо изменений в структуре спермодермы почти не наблюдается за исключением дальнейшей лигнификации и утолщения клеточных оболочек дериватов наружного интегумента.

Зрелая семенная кожа яблони Палласа состоит из семи слоев клеток. Наружная эпидерма характеризуется относительно толстостенными клетками, квадратными по форме; субэпидермальный слой представлен клетками с сильно утолщенными лигнифицированными стенками с малыми просветами; далее расположены сплюснутые слои клеток дериватов интегументальной паренхимы и тонкостенные вытянутые клетки внутреннего интегумента (рис. 6).

Развитие семенной кожуры у груши уссурийской, по-видимому, начинается в более ранние сроки, поскольку десятого мая растения находятся еще в фазе обильного цветения. В это время покровы формирующегося семени были образованы двенадцатью слоями клеток, но не во всех клетках содержалась густая цитоплазма с ядрами. Клетки наружного интегумента—тонкостенные, квадратные, некоторые из них содержали ядра. Развитие семенной кожуры по своему характеру в общем сходно с таковым яблони. В этом случае также наблюдается увеличение числа слоев покровов семени. Примерно через тридцать дней после цветения число их увеличивается, достигая двадцати двух. Имеет место также сплющивание и частичная облитерация клеток внутренних слоев спермодермы. Далее, в течение более двадцати дней число слоев семенной кожуры не изменяется. В процессе развития

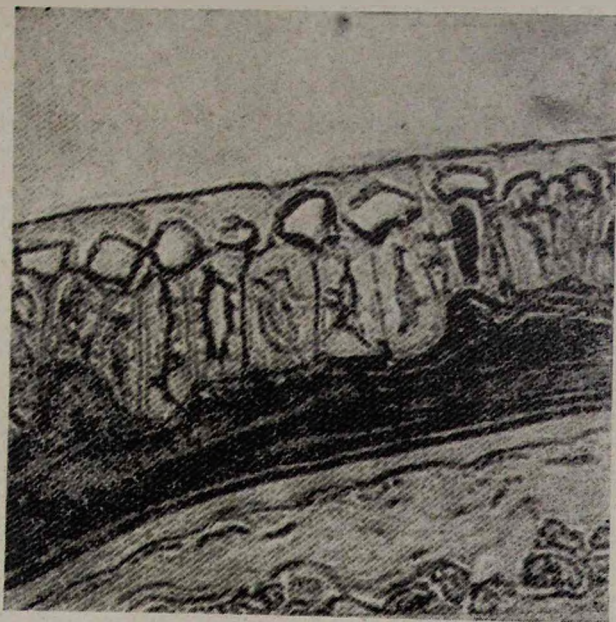


Рис. 6. Анатомическое строение зрелой семенной кожуры яблони Палласа
 $\times 340$ (микрофото).

стенки клеток дериватов интегументов лигнифицируются почти во всех слоях (рис. 7, а, б).

Последующие этапы развития семенной кожуры груши уссурийской характеризуются более существенными структурными изменениями. Прежде всего значительно сокращается число слоев спермодермы, достигая 17 слоев. Клетки наружной эпидермы становятся светлыми, совершенно лишенными внутреннего содержимого. Форма их становится несколько вытянутой в радиальном направлении; наружные стенки этих клеток не утолщаются, остаются ослизняющимися. Лигнифицируются и утолщаются стенки клеток дериватов, особенно наружного интегумента.

Внутренний интегумент представлен относительно крупными и тонкостенными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении. В дальнейшем, по мере развития семян, число слоев семенной кожуры не изменяется. Однако клетки наружной эпидермы продолжают увеличиваться в размере. Они становятся более чем в два раза крупнее всех остальных клеток семенной кожуры. Подобная структура семенной кожуры характерна для зрелого семени груши уссурийской (рис. 8).

Существенных структурных изменений в процессе формирования семенной кожуры у отдельных видов, независимо от родовой принадлежности, как показали наши исследования, не наблюдается в период

цветения и на ранних этапах развития плодов и семян. В более поздние сроки развития семени в структуре семенной кожуры наряду с количественными, происходят также качественные изменения.

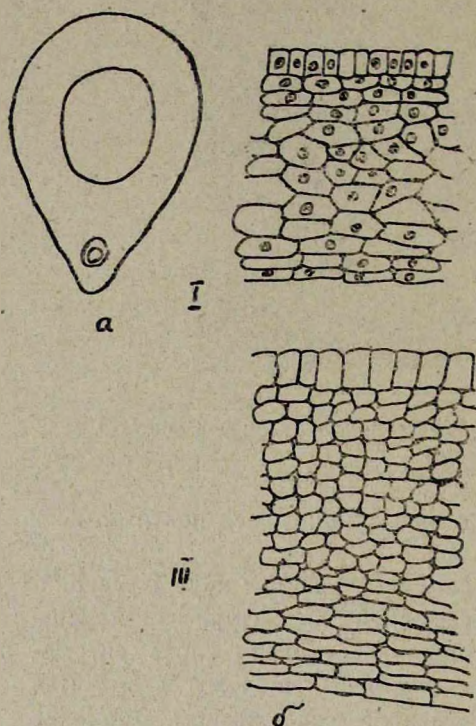


Рис. 7.

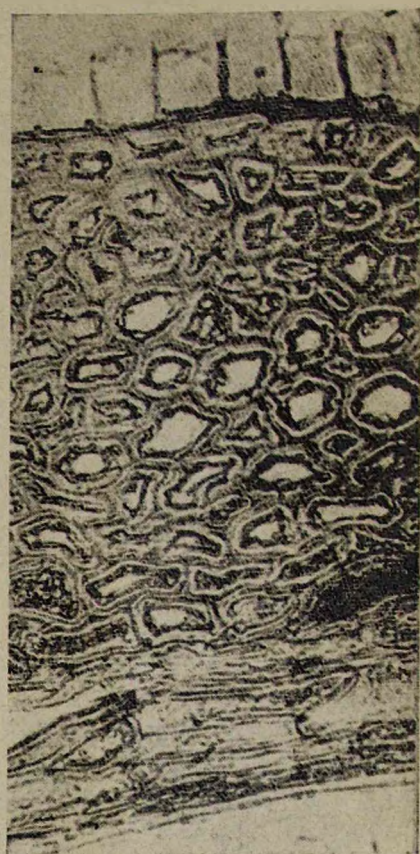


Рис. 8.

Рис. 7. Анатомическое строение семени—а, и семенной кожуры—б груши уссурийской в разные сроки ее развития, а— $\times 50$, б— $\times 200$. Поперечн. разр.
Рис. 8. Анатомическое строение зрелой семенной кожуры груши уссурийской, $\times 340$. Поперечн. разр. (микрофото).

Временное увеличение числа слоев спермодермы в процессе ее формирования весьма закономерно для исследованных нами родов яблоневых. Это явление сохраняется у кизильника более продолжительное время—до 35 дней, у яблони—30 дней, а у груши не более 22-х дней. В более поздние сроки развития семенной кожуры происходит значительное или частичное уменьшение слоев покровов семени, вследствие облитерации и разрушения клеток этих слоев. По мере созревания семян и развития спермодермы значительно укрупняются клетки наружной эпидермы у всех исследованных видов, за исключением яблони Палласа.

Как уже отмечалось ранее, у кизильника по мере созревания плода во второй половине июня формируется эндокарпий из внутренних слоев мезокарпия и паренхимы плодолистиков. В последующем он превращается в твердую косточку, состоящую из прозенхимных клеток, внутри которой содержится семя с очень тонкой кожурой.

Весьма своеобразна структура семенной кожуры у яблони Палласа, выраженная в укрупнении и сильном утолщении клеток наружного слоя интегументальной паренхимы, т. е. субэпидермального слоя семенной кожуры. Стенки клеток настолько утолщаются, что часто просветы в них представляются в виде узкой щели. Зрелую семенную кожуру яблони Палласа можно считать частично дифференцированной, с ясно выраженной механической тканью в наружных слоях спермодермы, что не наблюдается у других исследованных нами видов яблоневых.

Изучение семенной кожуры в гистогенезе у яблоневых дает нам возможность определить следующие этапы в их развитии.

Начальные стадии развития спермодермы и формирования семени характеризуются активным делением и ростом клеток интегументов, увеличением числа слоев покровов семени.

Клетки интегументов постепенно лишаются внутреннего содержания в связи с оттоком пластических питательных веществ к развивающемуся зародышу. Клетки внутренних слоев семенной кожуры сплющиваются, частично разрушаются.

Развитие эндокарпия плода (не только у кизильника) сопровождается уменьшением слоев семенной кожуры, утолщением, лигнификацией клеточных стенок.

Развитие семенной кожуры, как защитной механической ткани семени, завершается при созревании плода, или несколько раньше. Зрелая семенная кожа характеризуется константными диагностическими признаками.

Главный ботанический сад АН СССР

Поступило 19.X 1977 г

ROMOIDEAE FOCKE (COTONEASTER, MALUS, PYRUS)

ԵՆԹԱՐՆՏԱՆԻՔԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻԶՆԵՐԻ ՍԵՐՄՆԱՊԱՏՅԱՆԻ

ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ ԵՎ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԸ

Ս. Ա. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

Ուսումնասիրված է հոնենու, Պալասի խնձորենու և Ուսուրիական տանձենու սերմնապատյանի անատոմիական կառուցվածքը հիստոգենեզում՝ սերմնապարզակից մինչև հասուն սերմը:

Սպերմատոգենեզի փառուցվածքային փոփոխությունները, որոնք դիտված են նրա ձևավորման պրոցեսում, կապված են պտուղների և սերմերի զարգացման և հասունացման հետ: Զևալորվող սպերմատոգենեզի կառուցվածքում,

խորը փոփոխություններ տեղի են ունենում ավելի ուշ էտապներում, երբ ձևավորվում է սերմի սաղմը:

Ուսումնասիրված բոլոր տեսակներին հատուկ է սպերմոդերմայի շերտերի թվի ավելացում: Հետազայում, պտուղների և սերմերի հասունացման հետ մեկտեղ տեղի է ունենում շերտերի կրճատում և ինտեգումենտումի դերիվատների լիզնիֆիկացիա: Ուսումնասիրված ցեղերի ներկայացուցիչների հասուն սպերմոդերման տարբերվում է բնորոշ դիագնոստիկ հատկանիշներով:

Seed-coat development and structure of Pomoideae representatives

S. A. Tumanian

Seed-coat anatomy of some species of the genera *Cotoneaster*, *Malus* and *Pyrus* was studied in their histogenesis. Spermodermal structural changing is correlated with the process of fruit and seed development and maturity. Deep structural changes take place at a later stage while the embryo is being formed. The mature seed-coat of all the studied representatives has specific diagnostic features.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Мейер К. И. Бюлл. моск. об-ва испытателей природы, отд. биол., 3, 1959.
2. Гревцова Н. А. Морфология цветковых растений. 1971.
3. Ротару Г. П. Гистолог. зональность суккулент. плодов. Кишинев, 1973.
4. Morlova I., Ursu T., Dobre F. Cercetari asupra morfoanatomiei semintei de *Malus*, *Lycopersicon* si *Benincasa*. "Lucr. sti. Inst. agron. N. Balcescu". B. 14, 1972.
5. Sterling C. Development anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. Bull. Torrey Bot. Club, 80, 1935.
6. Гладкова В. Н. Бот. журн., 3, 9, 1968.
7. Sax K. Journ. Arnold Arbor. 2, 1, 1931.
8. Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledones, I, Cambridge, 1976.