

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Г. Араратян

О значении преобладания спорофита у высших растений

(Представлено В. О. Гулканяном 19. IV. 1955)

Более чем сто лет тому назад было открыто явление так называемого чередования поколений у высших растений (1). Суть этого явления заключается в том, что в жизненном цикле растения, размножающегося половым путем, имеется два различных малых цикла, два „поколения“ — спорофит и гаметофит, — правильно чередующиеся друг за другом.

Явление чередования поколений широко заинтересовало ботаников. Оно стало в центре внимания морфологов и систематиков, долгое время изучалось ими и ныне продолжает изучаться в связи с эволюцией больших систематических групп, для выявления гомологий и в других целях (2, 3, 4).

Еще в начале второй половины прошлого столетия было установлено, что спорофит и гаметофит неодинаково развиты в различных систематических группах растений. У одних из них, например у мхов, сильнее развит гаметофит, у других, например у папоротников и семенных растений, наоборот, гаметофит значительно редуцирован и несравненно сильнее выражен спорофит. Этот факт стал предметом обсуждения. Некоторые авторы защищали мысль, что якобы возникновение спорофита, а затем и его преобладание над гаметофитом находится в зависимости от выхода растений на сушу (5). Было высказано и противоположное мнение, что преобладание той или другой фазы не имеет существенного значения (6). Мы полагаем, что последнее мнение лишено достаточного основания (7) и что, несмотря на неприемлемость первого положения, все же приходится признать решающее значение преобладания спорофита в завоевании суши растениями.

В полном жизненном цикле высшего растения самой молодой, наиболее наследственно богатой, лабильной и восприимчивой стадией является стадия зиготы, образующаяся из слияния двух гамет. Развивающийся из последней спорофит обладает повышенной жизненностью и гораздо лучше приспособливается к резким колебаниям

внешних, зачастую очень суровых условий наземного существования, чем бедный наследственностью гаметофит. В водной среде условия жизни для растений мягче, и здесь может существовать не только спорофит, но с большим успехом также гаметофит. Следовательно, на сушу могли выйти и эволюционировать здесь лишь растения с развивающимся спорофитом. Последние нашли здесь условия для быстрого и успешного развития в смысле возникновения ариморфозов. Вся эволюция наземных растений является сплошным доказательством этого положения.

Но зигота и молодой спорофит на первых порах жизни, до того как стать самостоятельно питающимся организмом, получают пищевые вещества в готовом виде от материнского организма. И здесь мы сталкиваемся со второй стороной вопроса о биологическом значении преобладания спорофита над гаметофитом в жизненном цикле высшего растения. Дело в том, что зигота и молодой спорофит могут получать качественно разную пищу: от той или другой фазы развития материнского спорофита, от гаметофита и др.

Во-первых, доказано, что все организмы, в том числе и растения, за время своего развития физиологически, стадийно, изменяются, т. е. меняется характер их обмена веществ (⁸⁻¹⁴).

Во-вторых, на большом материале доказано наличие тесных взаимоотношений между различными компонентами прививки в смысле изменения природы одних под влиянием других (¹⁴). Показано, что чем старше тот или другой компонент по сортовому и индивидуальному возрасту, тем большую силу воздействия имеет он и наоборот — более молодой компонент обладает небольшой силой воздействия, но очень высокой восприимчивостью к таковому со стороны другого компонента. Те же самые явления можно наблюдать на непривитых растениях; у последних возрастными частями находятся в общем в подобных же взаимоотношениях воздействия и восприимчивости. Воздействие одних частей растения на другие осуществляется через вырабатываемые первыми и характерные для их возраста вещества, переходящие во вторые и воздействующие на характер их обмена.

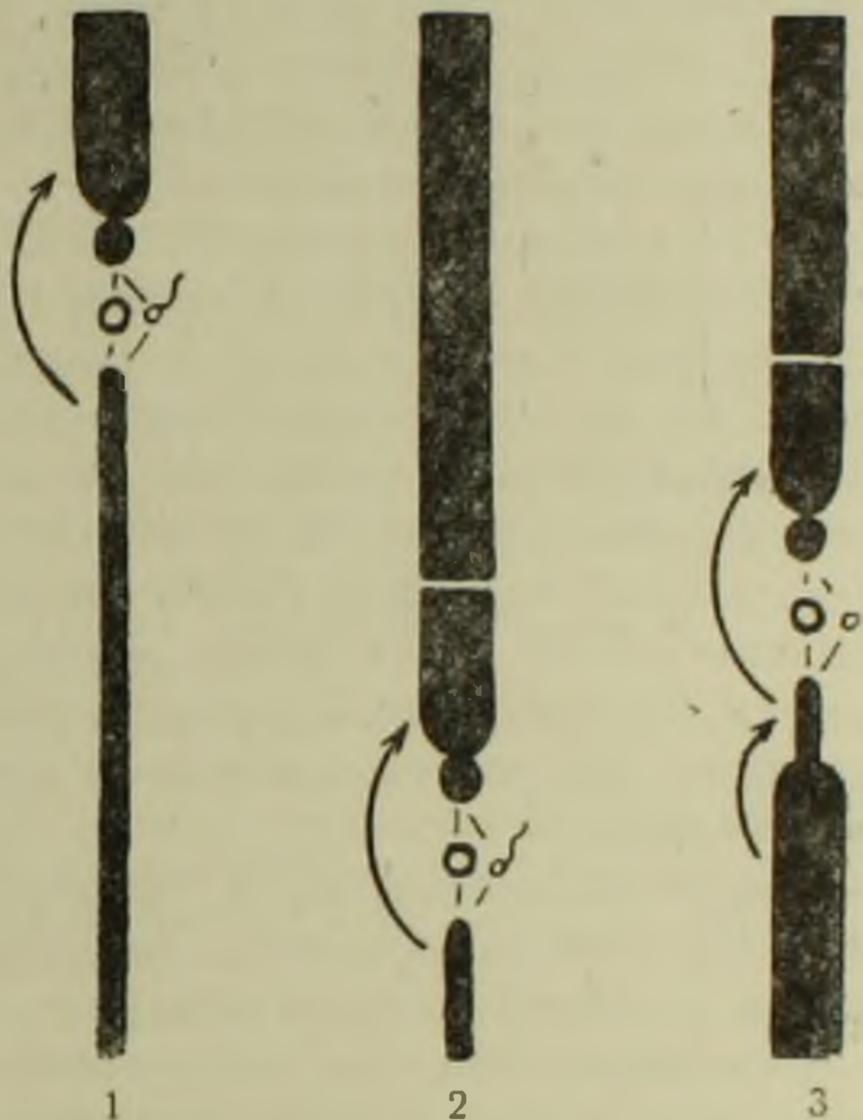
На основании вышесказанного нужно полагать, что пища, выработанная спорофитом сообразно его природе, будет способствовать развитию молодого спорофита гораздо лучше, чем пища от гаметофита. Благодаря такой пище молодой спорофит будет в состоянии полностью выявить в высокой степени приспособляемость к окружающим условиям жизни и развить способность перехода к высшим ступеням развития. Гаметофитная же пища будет задерживать развитие спорофита и снижать степень его приспособляемости. Нижеприводимый фактический материал полностью согласуется со сказанным и является доказательством верности сделанного допущения.

Опишем отношения спорофита и гаметофита в цикле развития по главным группам высших растений: мохообразных, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных (фиг. 1).

Растения первых двух групп размножаются и распространяются спорами, если не считать случаев вегетативного воспроизведения. Как у мхов, так и у папоротников из споры вырастает самостоятельно питающийся гаметофит, половое поколение у большинства зеленое, фототрофное, но в некоторых группах сапрофитное (например у плауновых). В обеих же группах на гаметофите образуются половые органы, и в архегониях происходит оплодотворение. Возникшая зигота начинает развиваться на материнском гаметофите, за счет его питательных веществ. Но это сходство в ходе их развития сохраняется недолго, и в дальнейшем развитие спорофита у мхов и папоротников происходит по-разному.

Спорофит мха, именуемый также спорогоном, состоит из спорангия с ножкой. Спорогон за всю свою обычно недолгую жизнь продолжает оставаться связанным с гаметофитом и, будучи лишенным способности самостоятельно синтезировать себе пищу, вынужден питаться за его счет. Следовательно, богатый наследственностью и способный к высокой приспособляемости спорофит у мхов находится под задерживающим воздействием гаметофита. (фиг. 1).

Спорофит папоротникообразных не навсегда остается связанным с гаметофитом. Скоро он становится вполне самостоятельным, начинает вырабатывать свои пищевые вещества, а гаметофит обычно отмирает. Спорофит папоротникообразных более мощное растение с гораздо сложным устройством тела — с разнообразными тканями, в том числе и проводящей тканью, и всеми характерными для высших растений вегетативными органами. Таким образом, у папоротникообразных пищевые вещества гаметофита используются молодым спорофитом более целесообразно, лишь на первых порах жизни, когда молодой спорофит особенно нуждается в готовых веществах. Впоследствии



Фиг. 1.

Схема соотношений спорофита и гаметофита в жизненном цикле высших растений. 1 — мох; 2 — папоротник; 3 — семяное растение. Узкая полоса — гаметофит; широкая полоса — спорофит; большой светлый кружочек — яйцеклетка; маленький светлый кружочек со жгутиком или без него — мужская гамета; темный кружочек — зигота; перерывы в широких полосах — моменты, когда спорофит начинает питаться самостоятельно; стрелки показывают переход пищи из одних частей в другие.

он переходит на самостоятельное питание и выходит из-под задерживающей опеки гаметофита. Поэтому не удивительно, что папоротникообразные дали лучше приспособленные к наземным условиям существования и более сложные жизненные формы. Понятно также, почему исходной группой для дальнейшей эволюции наземной флоры явились папоротникообразные, а не мохообразные. Отсюда можно сделать также следующий вывод: гаметофит в наземных условиях редуцируется не только потому, что он всей своей историей и биологией приспособлен к водным условиям существования, но из-за низкой жизнеспособности, невысокой приспособляемости в наземных условиях, он способен лишь к идиоадаптациям.

В следующих двух группах высших растений — голосеменных и покрытосеменных — зигота и спорофит на первых порах жизни, т. е. в стадии оформления зародыша, также непосредственно связаны с гаметофитом, так как образуются из его ткани, однако со следующей большой разницей по сравнению со мхами и папоротниками. Гаметофит у растений этих групп сильно редуцирован, находится в окружении тканей спорофита, лишен возможности самостоятельного существования, сам также живет за счет веществ спорофита и как бы является его придатком. Гаметофит семенных растений не аналогичен гаметофиту мха или папоротника и физиологически является неполным „поколением“.

Как голосеменные, так и покрытосеменные растения свою самостоятельную жизнь начинают с прорастания семени. Даже ставши способными к самостоятельной жизни, их проростки еще некоторое время продолжают быть „на иждивении“ материнского организма, питаются полученными от него органическими веществами и, следовательно, находятся под его направляющим влиянием. Получаемая зиготой и зародышем, а затем и проростком спорофитная пища лучше обеспечивает развитие спорофита в смысле развертывания имеющихся в них качеств в соответствии с конкретными условиями внешней среды на суше.

В отношении питания зиготы и зародыша покрытосеменные выгодно отличаются от голосеменных. У покрытосеменных растений рядом с зародышем, и несколько опережая его в развитии, образуется своеобразная часть — эндосперм, — еще более повышающая приспособляемость растений к крайним условиям наземного существования (6. 16).

Армянский сельскохозяйственный
институт

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

**Բարձրակարգ բույսերի սպորոֆիտի գերակշռության
նշանակության մասին**

Ավելի բան հարյուր տարի առաջ հայտնաբերվեց սերունդների հաջորդականությունը բարձրակարգ բույսերի զարգացման ցիկլում: Հենց այդ ժամանակ էլ պարզվեց, որ երկու հաջորդող սերունդները՝ գամետոֆիտը և սպորոֆիտը բոլոր բուսական խմբերում էլ նույն չափով չեն զարգացած՝ գերակշռում է կամ մեկը կամ մյուսը: Այդ երևույթի մասին

հակասական կարծիքներ կան: Ըստ մի կարծիքի սպորոֆիտը ծագել և զարգացել է բույսերի ցամաք դուրս գալու հետ և հենց սկզբից էլ հարմարվել է ցամաքային պայմաններին (2): Ըստ մի այլ կարծիքի սպորոֆիտի կամ դամետոֆիտի զերակշուռությունը բույսերի համար նշանակալից չէ (3): Մենք կարծում ենք, որ այս երկրորդ կարծիքը ճիշտ չէ (1), և որ սպորոֆիտի զերակշուռությունը դամետոֆիտի համեմատությամբ ունի մեծ նշանակալիցություն, թեպետ և ոչ առաջին կարծիքի իմաստով:

Սեռական վերարտադրություն ունեցող բույսի կյանքում զարգացման ամենահերթադասարգ, ժառանգորեն ավելի հարուստ և միջավայրի փոփոխվող պայմաններին ամենից հեշտ հարմարվողը այն փուլն է, երբ բեղմնավորման հետևանքով երկու սեռական բջիջներից առաջանում է մի բարդ բջիջ՝ գիգոտ: Վերջինս սկիզբ է տալիս սպորոֆիտին, որը համեմատած դամետոֆիտի հետ ավելի կենսունակ է: Սպորոֆիտը բույսի զարգացման այն փուլն է, որը հեշտ է հարմարվել ցամաքային կյանքի ավելի խիստ պայմաններին: Պարզ է, որ ցամաք կարող էին դուրս գալ և այստեղ զարգանալ միայն այն բույսերը, որոնք արդեն ունեցել են սպորոֆիտ: Սակայն սա հարցի մի կողմն է: Եւրաբանչյուր զիգոտ և երիտասարդ սպորոֆիտը իր կյանքի վաղ շրջանում սնվում է մայր օրգանիզմի հաշվին: Մի շարք տվյալները հիման վրա (3, 8, 10, 11, 12, 14, 15) պետք է կարծել, որ բույսի հաջող զարգացման համար միևնույն չէ թե ինչ սնունդ է ստանում նա երիտասարդ ժամանակ՝ սպորոֆիտային թև դամետոֆիտային: Առաջինը կնստատի բույսի զարգացմանը, բարձրացնելով նրա հարմարվողականությունը, երկրորդը կճնշի սպորոֆիտի զարգացումը: Փաստերը հաստատում են մեր ենթադրությունը (տես սխեմա):

Մամուռների զարգացման ցիկլում սպորոֆիտն ինքնուրույն չէ, միշտ գտնվում է դամետոֆիտի խնամքի տակ, սնվում է նրա նյութերով: Հետաքրքրական է, որ մամուռների սպորոֆիտը մեծ զարգացում չունի:

Պանրանմանների սպորոֆիտը նույնպես սկզբում կապված է դամետոֆիտի հետ և սնվում է նրա նյութերով, բայց այդ վիճակը երկար չի տևում: Շուտով սպորոֆիտը անցնում է ինքնուրույն կյանքի, սնվում է իր՝ սպորոֆիտային նյութերով, և ազատագրվում է դամետոֆիտի ճնշող խնամքից: Պատճառներից մեկը սա է, որ պանրանմանների սպորոֆիտը անհամեմատ ավելի զարգացած է և ունի բավական բարդ կառուցվածք:

Սերմնավոր բույսերի սպորոֆիտը սկզբնավորվում է նույնպես դամետոֆիտի վրա: Բայց զրանց դամետոֆիտը արդեն ինքնուրույն կյանք չունի և սնվում է նախորդ սպորոֆիտի նյութերով: Սերմն այստեղ երիտասարդ սպորոֆիտը հենց սկզբից սնվում է սպորոֆիտային նյութերով: Այս բույսերը ամենազարգացածն են և ամենից լավ հարմարվածը ցամաքի պայմաններին:

Ի տարբերություն մերկասերմերի՝ ծածկասերմերն ունեն մի հատուկ մաս՝ էնդոսպերմ, որը հիրրիզային ծագում ունի և զրա շնորհիվ էլ ավելի է բարձրացնում բույսի կենսունակությունը և հարմարվողականությունը (16): Զարմանալի չէ, որ ժամանակակից բուսական ծածկոցում զերակշուռում են ծածկասերմ՝ ծաղկավոր բույսերը (6):

ЛИТЕРАТУРА — ԿՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

1 В. Гофмейстер, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung Höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen, Leipzig, 1851. 2 К. И. Мейер, Происхождение наземной растительности, Москва, 1946. 3 Б. М. Козо-Полянский, Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения, Воронеж, 1937. 4 Б. М. Козо-Полянский, Тезисы докладов делегатского совещания Всесоюзного бот. об-ва, 4, стр. 3—17, 1951. 5 Ф. О. Байер, The origin of land flora, London, 1908. 6 Р. Е. Левина, Журн. общ. биол., том X, № 4, стр. 321—324 (1949). 7 А. Г. Араратян, Бот. журн., том XXXV, № 6, стр. 667—668. 8 И. В. Мичурин, Сочинения, том I, 1948. 9 Т. Д. Лысенко, Агробиология, М., 1948. 10 Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений, Москва, 1940. 11 А. В. Благовещенский, Биохимические основы эволюционного процесса у растений, М. — Л., 1950. 12 Ж. А. Медведев, Успехи совр. биол., том XXXIII, вып. 2, стр. 202—217, 1952. 13 Ж. А. Медведев, Успехи совр. биол., том XXXVI, вып. (25), стр. 161—178, 1953. 14 А. В. Нагорный, Проблема старения и долголетия, Харьков, 1940. 15 И. И. Презент, Агробиология, № 5, стр. 45—57, 1948. 16 Б. М. Козо-Полянский, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Биология, том LV, № 4, стр. 41—50 1950.