

УДК 581.141

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

А. П. Меликян

О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений

(Представлено академиком АН Армянской ССР А. Л. Тахтаджяном 12/IV 1972)

Спермодерма или семенная кожура играет важную роль как пограничная зона между зародышем, питательными тканями и внешней средой. Она должна быть достаточно плотной и крепкой, чтобы предохранять зародыш и питательные ткани от механических и иных повреждений, она должна предотвращать иссушение, а также преждевременное насыщение влагой содержимого семени. С другой стороны, семенная кожура не должна препятствовать проникновению влаги и прорастанию зародыша в благоприятных условиях. У покрытосеменных встречается огромное структурное многообразие семенных покровов, выполняющих эти функции.

В результате проведенной нами работы по анализу анатомической структуры спермодермы представителей более 50 семейств цветковых растений различного филогенетического уровня, нам удалось составить определенное представление о ее примитивных и продвинутих типах.

Фавр-Дюшартр (1), изучив формирование семени «живого ископаемого» *Ginkgo biloba* L., выявил ряд архаических черт, которые, по его мнению, присущи и семенам примитивных вымерших голосеменных, таких как семенные папоротники, кордантовые и др. Эти черты следующие: в тканях сформированного заростка («эндосперма») откладываются запасные вещества до оплодотворения, лигнификация интегумента и формирование семенной кожуры осуществляется задолго до оплодотворения, оплодотворение и дальнейшее развитие зародыша может происходить в семезачатках, отделенных от материнского растения. Из этих положений Фавр-Дюшартра можно заключить, что на начальных этапах эволюции семенных растений формирование запасных тканей и спермодермы предшествует оплодотворению и образованию молодого спорофита. Синхронное развитие зародыша, запасных тканей и семенной кожуры возникло лишь в ходе эволюции цветковых.

Известно, что в свое время находки ископаемых семян без зародышей были причиной развернувшейся дискуссии и о существовании группы *Prephanerogamae*. Амберже (2) находил, что у этих растений после оплодотворения из семязачатка прямо и непосредственно развивался новый организм. Однако с критикой данной гипотезы выступили Ариольд (3), Флорин (4), Имс (5) и Грушвицкий (6). Последний считает, что находки семян без зародышей несомненно говорят о том, что прорастание семян этих растений было крайне замедленным и ему предшествовал длительный период «доразвития», т. е. формирования зародыша, способного к прорастанию.

Грушвицкий (6, 7) совершенно обоснованно считает, что подобный тип семян, семян с «недоразвитым» зародышем, характерен для примитивных цветковых растений. В своих работах он приводит многочисленные факты, подтверждающие мнение ряда исследователей о том, что семена с недоразвитым зародышем являются тем примитивным типом семян, который занимает в процессе эволюции цветковых, так и голосеменных растений исходное положение.

Нами (8) установлено, что у примитивных нимфейных «недоразвитие» зародыша связано с наличием у семян многослойной мощной спермодермы, в клетках которой длительное время присутствуют запасные питательные вещества. Мы также отметили тот факт, что на «доразвитие», т. е. на формирование зародыша, который прорастает после долгой и довольно сложной морфологической дифференциации, идут питательные вещества, находящиеся в тканях семенной кожуры.

В образовании примитивных типов спермодермы участвуют все слои обоих интегументов. Оба интегумента многослойные (доминирует обычно наружный) и большинство слоев представлены клетками с утолщенными стенками (макросклериды). У примитивных типов семенных покровов мы встречаем слабую дифференциацию на ткани. Обычно здесь имеются либо саркотеста и склеротеста (*Magnolia*, *Degeneria*, *Michelia* и др.), либо только склеротеста (*Maingaya*, *Namatelis*, *Schisandra* и др.). Клетки спермодермы заполнены питательными веществами. В таких примитивных семенных покровах встречаются многочисленные проводящие пучки. Такой тип семенной кожуры выполняет защитную и трофическую функции. Наличие саркотесты или ариллуса обуславливает более успешную диссеминацию. Такие семенные покровы обычно встречаются у семян с «недоразвитым», т. е. недифференцированным зародышем. При изучении гистогенеза примитивных типов было установлено, что утолщение стенок и лигнификация, т. е. формирование механической ткани, у них происходит за очень короткий срок, вскоре после оплодотворения и задолго до формирования зародыша и питательных тканей (эндосперма и перисперма). Таким образом, как и у примитивных голосеменных, лигнификация семенной кожуры предшествует формированию зародыша и питательных тканей. У голосеменных лигнификация семенных покровов завершается до опыления, у покрытосеменных же именно опыление и оплодотворение

служат толчком к быстрому гистогенезу спермодермы, ее лигнификации и накоплению в ней питательных веществ (^{9,10}). У семян такого типа в эндосперме (и перисперме) около мелкого, точечного зародыша располагаются крупные полости, которые заполняются в дальнейшем доразвивающимся зародышем (^{11,7}). Зародыш в состоянии прорасти только после того, как он заполнит объем полости. В литературе существовало мнение, что такая полость возникает на поздних этапах развития семени в результате разрушения клеток эндосперма. Однако по исследованиям Н. В. Цингер (^{12,8}), у пионов и по нашим наблюдениям у нимфейных она имеет первичный характер, являясь незаполненной клетками эндосперма крупной полостью зародышевого мешка, что несомненно коррелятивно связано с подобным типом зародыша. Так как доразвитие зародыша продолжается длительное время (по данным Матиньи (¹³) у *Magnolia grandiflora* L. до 180 дней после стратификации, а у *Illicium* до 300 дней), то понятно, что такой тип онтогенеза мог сохраниться лишь при наличии мощных семенных покровов, служащих надежной защитой для дифференцирующегося зародыша и питательных тканей. У этих растений эндосперм не используется на рост и дифференциацию зародыша. Зародыш использует питательные вещества, находящиеся в семенных покровах; лишь только с момента прорастания начинается интенсивное использование питательных веществ эндосперма.

Однако среди относительно примитивных цветковых из надпорядка *Hamamelidanae* мы встречаемся с довольно мелкими семенами, имеющими многослойную и довольно хорошо дифференцированную семенную кожуру (*Liquidambar*, *Altingia*, *Platanus*, *Trochodendron* и др.). У этих растений формирование семени идет довольно долго и семя длительное время находится на материнском растении. По нашим наблюдениям (¹⁴) у *Trochodendron aralioides* Steb. et Zucc. с момента оплодотворения до созревания семени и отделения его от материнского растения проходит около года. То же самое можно сказать о семенах *Liquidambar*, *Altingia* и др. Здесь уже оба интегумента закладываются многослойными, все слои их сохраняются в зрелом семени. У этих растений все этапы доразвития зародыша проходят на материнском растении и спермодерма формируется в течение длительного времени, так как семя продолжает долгое время находиться на материнском растении.

У цветковых растений с примитивным типом плода, где оболочка плода фактически предохраняет только семезачатки и формирующиеся семена (различные типы листовки), расселение семян обычно осуществляется главным образом или даже исключительно при помощи семенной кожуры. У таких растений, как *Magnolia*, *Degeneria*, *Eupomatia*, *Altingia*, *Liquidambar*, *Chunia* и многих других диссеминация осуществляется за счет специализированных наружных покровов спермодермы: саркотесты, ариллуса, крыльев, летучек и др. В систематических группах различного таксономического уровня эволюция семенной

кожуры шла по-разному, однако, так или иначе везде прослеживается тенденция к сокращению слоев семенной кожуры. В результате возникающих при этом структурных преобразований происходит глубокая дифференциация спермодермы на различные ткани, приводящая к разделению выполняемых ими функций (саркотеста, склеротеста, муцелотеста, паренхотеста, отдельные склеренды и др.). У таких растений зародыш формируется быстро. Все запасные вещества, находящиеся в формирующейся спермодерме, быстро усваиваются развивающимся зародышем, эндоспермом и периспермом. Этот процесс усвоения питательных веществ из наружных покровов настолько интенсивен, что часто усваивается не только содержимое клеток будущей семенной кожуры, но и сами стенки клеток спермодермы (целлюлоза, гемицеллюлоза и др.). У таких типов семенной кожуры имеется только один проводящий пучок и возникают также признаки вторичной специализации — ослизняющиеся клетки, слизевые ходы, клетки, заполненные гидрофильным содержимым, полоски различного типа и т. д. Такие типы семенной кожуры, которые значительно менее громоздки и малослойны, являются следствием высокой экономичности их строения. В данных случаях возникает упрощенность семенной кожуры, однако в целом семя выигрывает, так как увеличивается многообразие его отношений со средой.

Наши данные еще раз подтверждают тот факт, что у наиболее примитивных покрытосеменных в семенах имеются обильные запасные ткани и очень маленький зародыш с малоразвитой плюмулой. У подвинутых групп зародыш разрастается, а эндосперм или перисперм редуцируются или даже исчезают. Наличие крупного зародыша создает возможность для отложения питательных веществ в зародыше — в его семедолях, что является биологически более целесообразным.

У наиболее примитивных цветковых интегументы семезачатка закладываются многослойными и все слои сохраняются в зрелой семенной кожуре. Поэтому семенные покровы у них мощные и многослойные. У несколько подвинутых покрытосеменных интегументы хотя и закладываются многослойными, однако в зрелых спермодермах сохраняются далеко не все слои, многие слои лизируются и разрушаются. У наиболее подвинутых ангиосперм тонкая семенная кожура формируется из малослойных интегументов.

Таким образом, общее направление эволюции семенной кожуры идет от мощного, многослойного, слабо дифференцированного типа семенной кожуры к немногослойной, хорошо дифференцированной ткани, тонкой кожуре.

Ереванский государственный университет.

Մաղկավոր բույսերի սերմնային ծածկոցների հյուսվածքներում
պրիմիտիվության և առաջիադասման հատկանիշների հարցի յուրօր

Սերմնամաշկի առավել պրիմիտիվ տիպերը հանդիպում են այսպես կոչ-
ված «թերզարդացած» սաղմ ունեցող բույսերի մոտ: Այդպիսի ելակետային
տեստաները բազմաշերտավոր են և թույլ են դիֆերենցված հյուսվածքների:

Էվոլյուցիայի ընթացքում առաջանում են սերմնամաշկի բազմապիսի
տիպեր, բայց ավելի առաջխաղացած, սակավաշերտ և լավ դիֆերենցված
տիպերը հանդիպում են խոշոր և լավ զարգացած սաղմ ունեցող սերմերի մոտ:
Հնդգծվում է այն փաստը, որ սերմնամաշկի կառուցվածքը լայն ինֆորմացիա
է սյարունակում պտղի և հասկասկես սերմի կազմության մասին և որ նրա
կառուցվածքի բնույթը կառուցվում է սաղմի զարգացման աստիճանի, սերմի
հասունացման արագության և նրա մեջ պահեստային սննդարար հյուսվածք-
ների առկայության կամ բացակայության հետ:

ЛИТЕРАТУРА — ЦИТАЦИИ И ССЫЛКИ

- ¹ M. Favre-Duchartre, Rev. cytol. et biol. végét., 17, fasc. 1-2 (1956). ² L. Em-
berger, Bull. Soc. bot. France, fasc. 89 (1942). ³ Ch. A. Arnold, Bot. Gaz. 110, № 1,
1948). ⁴ R. Florin, Acta hort. Berg., 15 (1950). ⁵ A. J. Eames, Journ. Arnold Arb.,
36, № 1 (1955). ⁶ Н. В. Грушвицкий, Проблема Репророзогаме и вопрос об эво-
люции семени. В сб. „Проблемы филогении растений“, М., (1965). ⁷ Н. В. Грушвиц-
кий, Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений („Комаровские
чтения“), М.—Л., (1961). ⁸ А. П. Меликян, Ученые записки ЕГУ, Естественные науки
(1 (105), (1967). ⁹ Н. В. Цингер, Семя, его развитие и физиологические свойства, М.,
(1958). ¹⁰ А. П. Меликян, Вестник ЛГУ, № 9 (1964). ¹¹ F. Netollitzky, Ana-
tomie der Angiospermen—Samen, Berlin, (1926). ¹² Н. В. Цингер, Тр. Гл. бот. сада, т.
(11 (1951). ¹³ А. Б. Матинян, Культура магнолиевых в СССР, М., (1956). ¹⁴ А. П.
Меликян, Молодой научный работник ЕГУ, 2 (10) (1969).