

СТРУКТУРА СЕМЯН АФРО-АЗИАТСКИХ АКАЦИЙ В СВЯЗИ С ТРАНСФОРМАЦИЕЙ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ

В. Г. ХРЖАНОВСКИЙ, С. Ф. ПОНОМАРЕНКО, Е. Ю. ТРЕЦОВА
(Кафедра ботаники)

Несмотря на прогресс всех разделов структурной ботаники, до настоящего времени остается недостаточно исследованными строение некоторых важнейших органов растений как в историческом, так и в структурно-функциональном аспекте. К таким органам можно, по-видимому, отнести в первую очередь семя. Во всяком случае, до сих пор нет сколько-нибудь удовлетворительной классификации семян, которая отражала бы их историческое развитие. Следует указать на две причины столь разительного отставания в исследовании семян, как, впрочем, и плодов. Одна из них заключается в объективной трудности изучения становления и развития этих органов, поскольку в ходе эволюции семена испытывали влияние всей совокупности факторов внешней среды, под воздействием которых совершалась соматическая редукция покрытосеменных от деревьев к травам, и приспосабливались к агентам, их распространяющим (анемохория, зоохория, гидрохория и т. д.). Другая причина — слабая изученность морфологии семян, особенно их микроструктуры.

Между тем актуальность изучения семян отмечают многие исследователи [5, 12, 14, 15, 17, 19].

Мы считаем, что для построения глобальной филогенетической системы семян покрытосеменных в качестве необходимой предпосылки должен быть изучен ход эволюции семян в рамках отдельных систематических групп, которые можно отнести к числу первичных. К таким группам относится порядок Fabales Nakai.

В познании исторического развития покрытосеменных мы придерживаемся концепции соматической эволюции их от деревьев к травам, общие положения которой были выдвинуты Халлиром [17] и Джеффри [18]. В рамках отдельных таксонов родового ранга эта концепция была последовательно проведена в работах М. Г. Попова [7—9].

Особый интерес представляет вопрос о соотношении между редукцией тела и репродуктивных органов. В связи с этим мы осуществили изучение микроструктуры семян на разнообразном материале: на семенах рода *Linum* [10] и рода *Peucedanum* [11]. В настоящее время наше внимание сосредоточено на родах порядка Fabales Nakai, включающем в себя семейства мимозовых, цезальпиниевых и бобовых. Выбор не был случаен. Являясь одним из первичных порядков, бобоцветные в целом характеризуются крупносемянностью, а потому основные агенты распространения семян и плодов — ветер и животные — оказывают на них сравнительно небольшое влияние. В связи с этим мы надеемся именно у разных видов бобовых проследить ход эволюции семян на общем фоне трансформации жизненных форм, т. е. соотносительную изменчивость вегетативных и репродуктивных органов.

Род *Acacia* Willd. в пределах африканского и азиатского континента объединяет около 120 видов. Они представлены древесными и кустарниковыми жизненными формами, чаще листопадными с двоякоперистыми листьями. В отличие от австралийских видов африканские и подавляющее большинство азиатских снабжены колючками. Растут в различных экологических условиях, от сухих пустынь до влажных низменностей и гор, часто образуя чистые насаждения. Кроме ценной древесины, акации дают исходное сырье для получения камеди (гуммиарабик), дубильных веществ, многие являются отличными медоносами. Часто их разводят как декоративные растения.

Нами исследовано 8 видов рода *Acacia* Mill., относимых к древесной жизненной форме, но в северных и восточных участках ареала значительно редуцированной до сильноветвистого деревца или кустарника.

A. tortilis Hayne. — крупное листопадное дерево саванн, полупустынь и пустынь юго-западной Африки; растет на песчаных и глинистых почвах; встречается на высоте от 600 до 2100 м над уровнем моря; плоды многосеменные.

A. subalata Vatke. — крупное дерево Центральной Африки; плоды многосеменные, нераскрывающиеся.

A. sieberiana D. C. — крупное дерево африканских саванн; плоды членистые нераскрывающиеся или раскрывающиеся частично.

A. julibrissin Willd. — листопадное дерево субтропиков Азии; растет главным образом во влажных субтропических лесах, в Гималаях до высоты 2100 м; плоды многосеменные, раскрывающиеся.

A. horrida Willd. — небольшое листопадное дерево или кустарник; растет в акациевых саваннах, сухих колючих полусаваннах, в полупустынях Южной Африки; встречается на высоте от 180 до 900 м над уровнем моря; плоды многосеменные.

A. eburnea Willd. — небольшое листопадное дерево или кустарник; растет в сухих и пустынных районах Азии на каменистых и песчаных почвах; плоды многосеменные, раскрывающиеся.

A. arabica Willd. — небольшое вечнозеленое дерево или кустарник; растет в акациевых саваннах Азии и Африки, в низких колючих зарослях, на сухих равнинах, в долинах рек на плодородных почвах образует обширные леса, встречается на высоте до 900—1000 м над уровнем моря; плоды многосеменные, нераскрывающиеся, членистые или раскрывающиеся с опозданием.

A. catechu Willd. — листопадное дерево или кустарник, растет в тропиках Африки и Азии, на бедных почвах образует леса, входит в состав листопадных лесов в долинах рек, компонент тиковых лесов, произрастающих на высоте 1200—1500 м над уровнем моря, плоды многосеменные, раскрывающиеся.

Характеристика жизненных форм и эколого-географические данные приведены по работам А. П. Ильинского [4], Е. В. Вульфа и О. Ф. Малеевой [3], А. Е. Боброва и др. [1].

Образцы семян для исследования получены из ботанических садов и институтов Барселоны, Неаполя, Китая.

Методика исследования

Сухие семена заключали в целлоидин [6]. Срезы толщиной 15 мкм сделаны в 3-кратной повторности на микротоме МС-2 посредине семени поперек и вдоль большой оси, окрашены гематоксилином (по Корраци) и заключены в глицерин-желатину. Микрофотографии сделаны на микроскопе МБИ-6. Измерения проводились на латеральной стороне семени в плеврограмме и вне ее, а также в области антишва (сторона семени, противоположная семенному шву) и рубчика. По каждому признаку было сделано 20 измерений при помощи окуляр- и объектмикрометров. Среднюю арифметическую (\bar{x}), ошибку средней $s(\bar{x})$, коэффициент вариации ($V\%$), относительную ошибку ($s_{\bar{x}}\%$) вычисляли на микрокалькуляторе «Электроника» БЗ.18М. Микрохимические реакции на целлюлозу, лигнин, кутин и суберин, жирное масло, запасной белок, крахмал проводили по общепринятым методикам.

Результаты

Семена исследованных видов акаций овальные, сжатые с боков (кроме *A. tortilis*), причем у видов с более продвинутыми жизненными формами (*A. horrida*; *A. arabica*; *A. catechu*) сжаты в большей степени (рис. 1). По классификации Корнера [15], это перихалазальные семена, образующиеся из анатропного семязачатка с проводящим пучком, идущим вокруг семени из рубчика к халазе и далее к микропиле. Халаза противостоит микропиле, семенной шов и антишов почти равны и стороны семени идентичны. Рубчик эллиптический, апикальный или субапикальный. На латеральной стороне семени имеется открытая (*A. tortilis*, *A. julibrissin*; *A. subalata*; *A. catechu*; *A. horrida*; *A. arabica*) или закрытая (*A. sieberiana*; *A. eburnea*) плеврограмма. Она занимает от 79% (*A. subalata*; *A. tortilis*) до 22% (*A. arabica*) поверхности семени. Зародыш прямой, корешок короткий, семядоли в основании стреловидные, при прорастании выносятся на поверхность, но быстро опадают [2].

Размеры и масса семян уменьшаются от крупных деревьев к деревьям и кустарникам. Масса от 236,6 мг (*A. tortilis* — крупное дерево) до 20 мг (*A. catechu* — небольшое дерево или кустарник). Размеры у тех же видов: длина от 9,66 до 5,88 мм; ширина от 6,62 до 3,67 мм; толщина от 5,08 до 1,42 мм.

Спермодерма у всех исследованных видов имеет единый план строения (рис. 2, 3). Эпидерма состоит из палисадных клеток с толстой целлюлозной стенкой. Полость клетки узкая, в базальной части расширяющаяся. В терминальной части клетки стенка образует продольные выступы, которые разделяют полость на капилляры [13, 21].

У *A. horrida* в медиальной части в полость включена глобула, светящаяся в поляризованном свете (из воска по [16]). Светлая линия пересекает клетки эпидермы чуть выше середины. Снаружи эпидермы находится кутикула, под которой расположен тонкий слой субкутикулы, состоящей из пектиновых веществ [13]. В субкутикулу погружены выпуклые концы клеток эпидермы. У *A. arabica* кутикула и субкутикула имеет трещины.

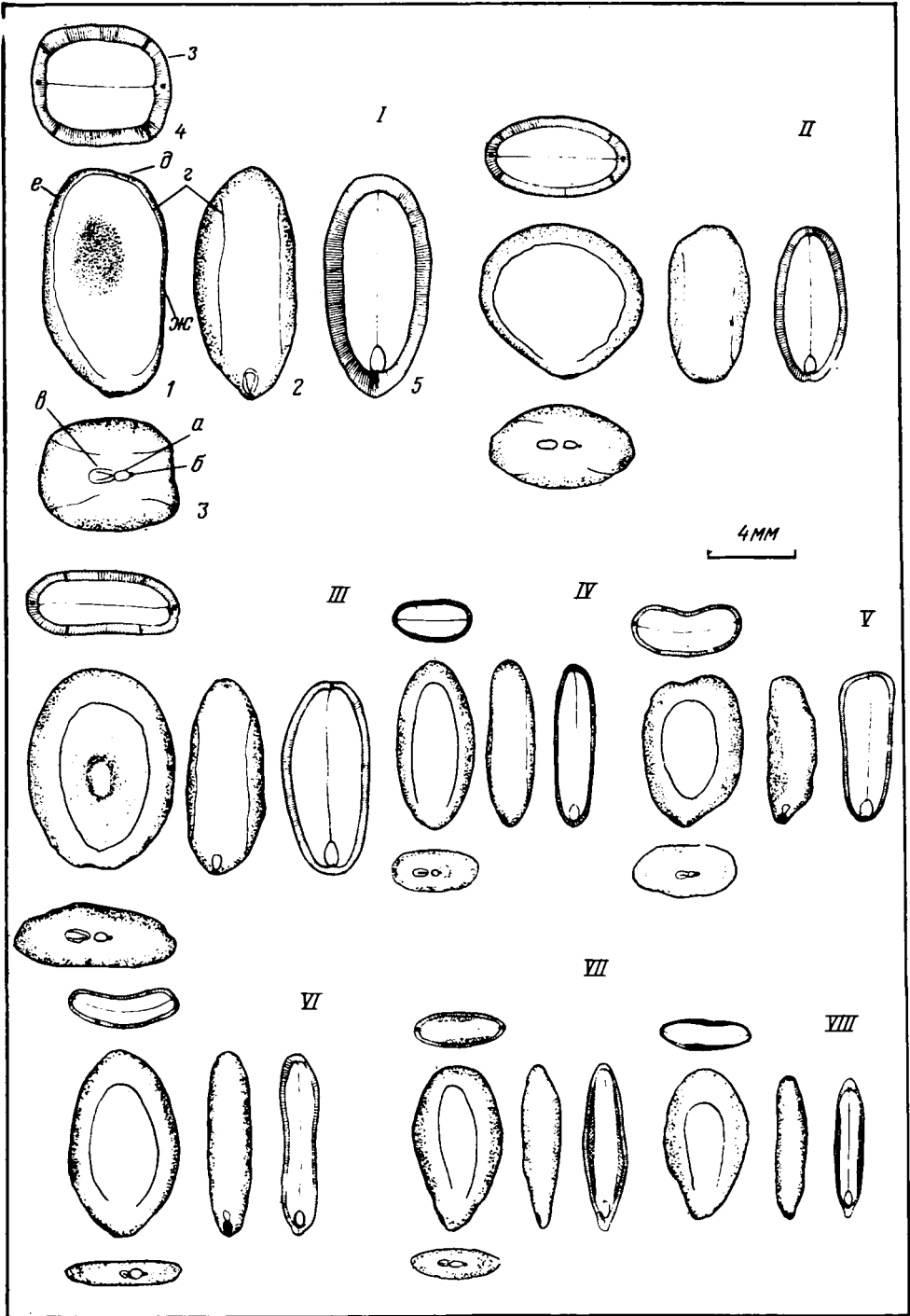


Рис. 1. Внешний вид, поперечный и продольный разрезы семян различных видов акации.

I — *Acacia tortilis* Hayne.; II — *A. subalata* Vatke.; III — *A. sieberiana* D. C.; IV — *A. julibrissin* Willd.; V — *A. horrida* Willd.; VI — *A. eburnea* Willd.; VII — *A. arabica* Willd.; VIII — *A. catechu* Willd.; 1 — вид сбоку; 2 — со стороны антишва; 3 — со стороны рубчика; 4 — поперечный разрез; 5 — продольный; а — рубчик; б — след микропиле; в — строфиоль; г — граница плеврограммы; д — след халазы; е — семенной шов; ж — антишов; з — спермодерма.

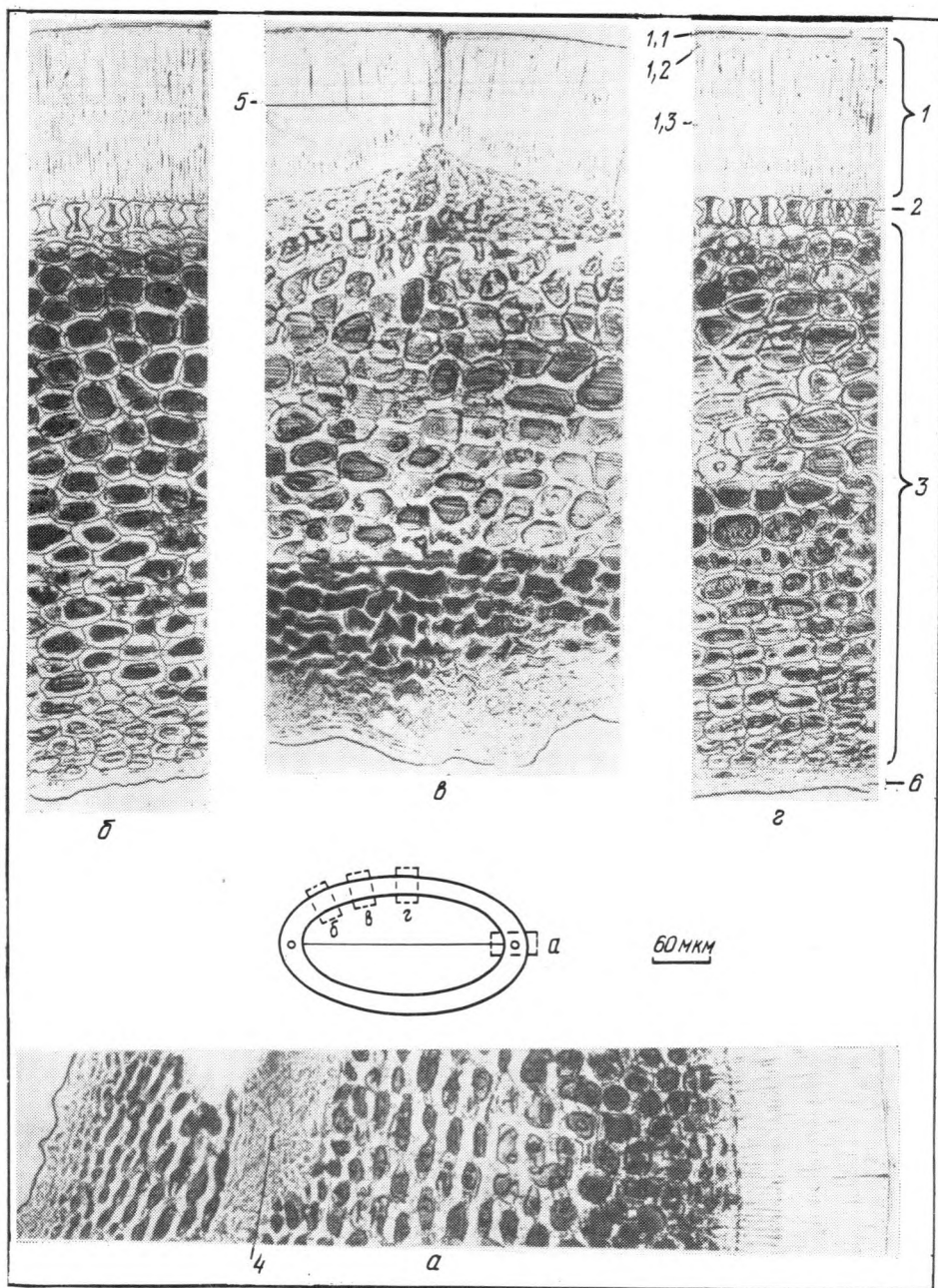


Рис. 2. Спермода́рма *A. sieberiana* D. C. (поперечный разрез). Увеличение 20×10 . 1 — эпидерма; 1.1 — кутикула; 1.2 — субкутикула; 1.3 — светлая линия; 2 — гиподерма; 3 — паренхима; 4 — проводящий пучок; 5 — щель; б — остатки эндосперма; а — антишов; б — вне плеврограммы; в — граница плеврограммы; г — середина плеврограммы.

Толщина эпидермы различна в разных частях семени. У всех исследованных видов наиболее толстая эпидерма в плеврограмме (от 176,4 мкм у *A. tortilis* до 67,2 мкм у *A. eburnea*), к границе плеврограммы она становится тоньше (от 122,6 мкм у *A. tortilis* до 45,4 мкм у *A. eburnea*) и разделяется трещиной (рис. 4). В области антишва эпидерма может быть тоньше, чем в плеврограмме (*A. tortilis*; *A. julibrissin*; *A. eburnea*), и может быть такой же, как в плеврограмме.

Под эпидермой находится гиподерма, состоящая из катушковидных клеток. Клеточная стенка целлюлозная, в суженной части клетки более толстая. Наибольшая толщина гиподермы в плеврограмме (от

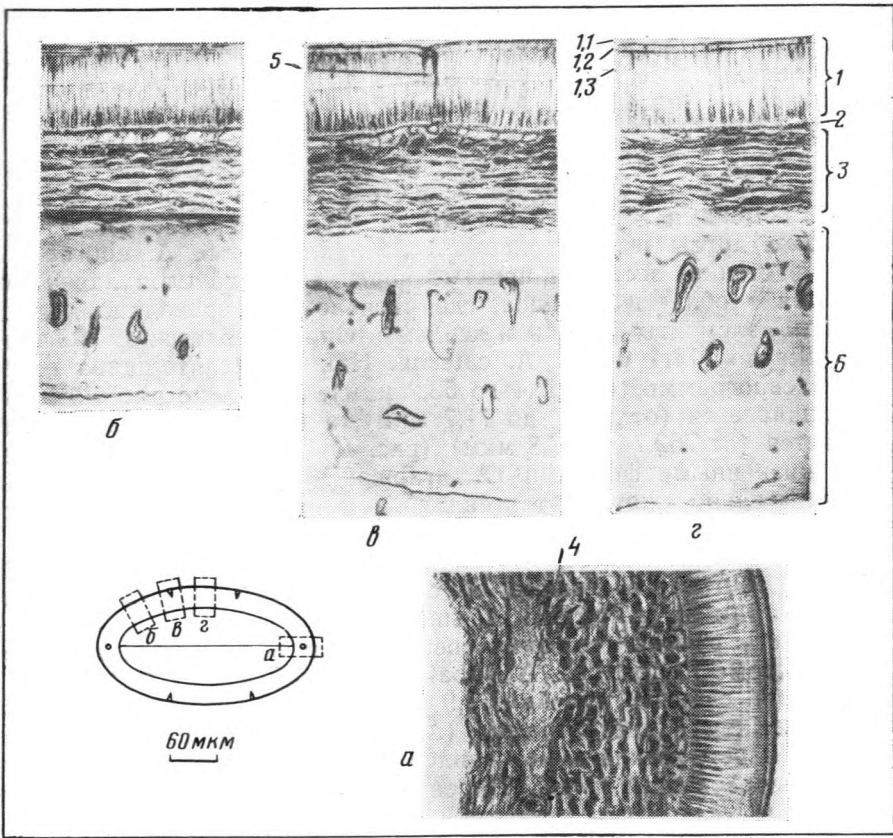


Рис. 3. Спермодерма *A. arabica* Willd. (поперечный разрез). Увеличение 20×10 .
Обозначения те же, что на рис. 2.

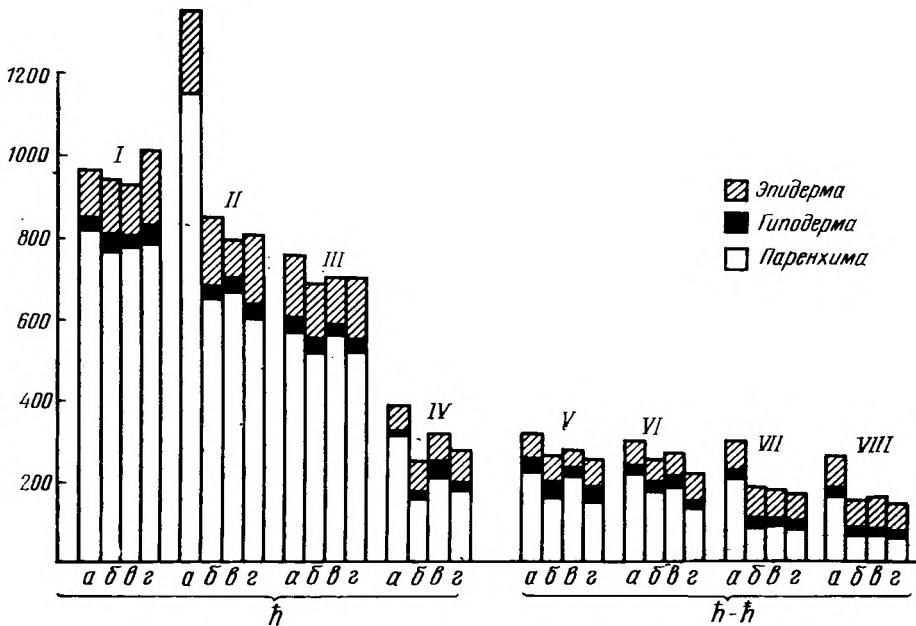


Рис. 4. Толщина спермодермы и ее слоев.
I—VIII — то же, что на рис. 1; а—г — то же, что на рис. 2.

45,9 мкм у *A. tortilis* до 10,6 мкм у *A. horrida*) или на ее границе (от 31,9 мкм у *A. tortilis* до 14,0 мкм у *A. arabica*), наименьшая — в области антишва (от 26,9 мкм у *A. tortilis* до 11,2 мкм у *A. catechu*). У двух видов — *A. subalata*; *A. julibrissin* — гиподерма в области антишва отсутствует.

Паренхима состоит из толстостенных клеток, заполненных темным содержимым. Это гидрофильные вещества, способствующие поглощению воды семенами во время набухания [5]. В этих клетках обнаружены также друзы щавелевокислого кальция (кроме *A. eburnea*, *A. catechu*), в стенках имеются простые поры. Толщина слоя паренхимы наибольшая в области антишва, где расположен проводящий пучок, содержащий элементы флоэмы и ксилемы. Она колеблется от 820,4 мкм у *A. tortilis* до 171,4 мкм у *A. catechu*. Наименьшая толщина паренхимы в плеврограмме (от 767,4 до 58,2 мкм), к границе плеврограммы она увеличивается (от 776,7 до 71,7 мкм), а вне плеврограммы опять уменьшается (от 762,7 до 67,8 мкм) (рис. 4). У видов с более продвинутыми жизненными формами (*A. arabica*; *A. catechu*) клетки паренхимы значительно сжаты в тангенциальном направлении. Общая толщина спермодермы максимальная в области антишва, минимальная либо вне плеврограммы (*A. sieberiana*, *A. julibrissin*), либо в плеврограмме (*A. eburnea*; *A. horrida*; *A. arabica*; *A. catechu*), либо на границе плеврограммы (*A. tortilis*; *A. subalata*).

В области рубчика толщина спермодермы больше, чем в области антишва (кроме *A. tortilis*, *A. subalata*), — от 951,4 (*A. tortilis*) до 627,7 мкм (*A. catechu*) против 969,9 и 260,4 мкм. Эпидерма однослойная, тоньше, чем в плеврограмме (*A. julibrissin*, *A. eburnea*, *A. horrida*). В центре рубчика через эпидерму в паренхиму из фуникулуса проникает проводящий пучок. Паренхима состоит из толстостенных клеток, более мелких под эпидермой. Гиподерма отсутствует. Площадь рубчика с поверхности колеблется от 0,16 до 0,02 мм².

Остатки эндосперма у большинства видов присутствуют в виде тонкой бесструктурной пленки толщиной 11—17 мкм. Лишь у двух видов — *A. arabica* и *A. catechu* — есть толстый слой эндосперма (366 и 253 мкм), состоящий из клеток с ослизненным содержимым (рис. 2, 3).

У зародыша наиболее дифференцированы ткани семядолей, в клетках которых накапливаются запасные продукты — в основном белок, немного жирного масла, у *A. arabica* — мелкие крахмальные зерна. Обнаружены также друзы щавелевокислого кальция; особенно много их у *A. tortilis*. Мезофилл состоит из палисадной и губчатой паренхимы (рис. 5, I). Палисадная паренхима двухрядная, находится на стороне, обращенной внутрь семени. В стенках клеток запасяющей паренхимы много простых пор (рис. 5, II). Проводящие пучки, пронизывающие губчатую паренхиму, состоят из прокамбиальных клеток (рис. 5, III). Толщина эпидермы семядолей у изучаемых видов практически одинаковая.

Обсуждение результатов

Исследование структуры семян афро-азиатских акаций показало, что наряду с трансформацией жизненной формы от крупных деревьев до сильноветвистых деревьев и кустарников в северных участках ареала идет трансформация семян. В 10 раз уменьшилась масса семян (с 236,6 до 20,0 мг), примерно в 2 раза — размеры семян (длина — с 9,20 до 6,20 мм; ширина — с 7,15 до 3,80 мм; толщина — с 5,20 до 1,45 мм). Одновременно наблюдается и редукция толщины спермодермы и отдельных ее слоев: эпидермы, гиподермы, паренхимы. Общая толщина спермодермы уменьшилась в 7—7,5 раз (с 1009,7 до 141,0 мкм в плеврограмме и с 941,9 до 150,7 мкм вне плеврограммы). Толщина отдельных слоев изменяется неодинаково. Менее всего уменьшилась толщина эпидермы — в 2—2,5 раза (с 176,4 до 68,9 мкм в плеврограм-

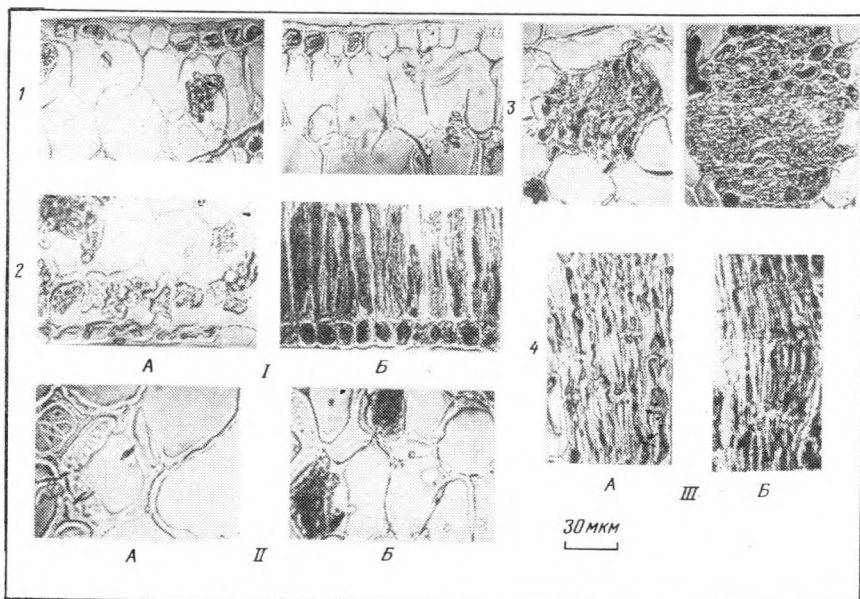


Рис 5. Семядоли *A. sieberiana* D. C. (A) и *A. arabica* Willd. (B). Увеличение 40×7 .

I — эпидерма; II — запасящая паренхима; III — проводящие пучки; 1 — со стороны, обращенной к поверхности семени; 2 — со стороны, обращенной вглубь семени; 3 — в поперечном разрезе; 4 — в продольном разрезе.

ме и с 140,0 до 64,9 мкм вне плеврограммы) и гиподермы — в 4—4,5 раза (с 45,9 до 10,6 мкм в плеврограмме и с 39,2 до 10,1 мкм вне плеврограммы).

Наиболее сильно редуцировался слой паренхимы — с 767,4 до 58,2 мкм в плеврограмме и с 776,7 до 71,7 мкм вне плеврограммы. Толщина спермодермы в области рубчика варьирует от 951,4 мкм у крупного дерева *A. tortilis* до 627,7 мкм у *A. catechu* — небольшого дерева или кустарника.

Все исследованные нами виды имеют один общий план микро-структуры спермодермы, рубчика, семядолей. Однако у видов с более продвинутой жизненными формами (из северного и восточного участков региона) — *A. arabica*, *A. catechu* — кутикула и субкутикула покрыты сетью трещин, а паренхима спермодермы состоит из значительно сжатых в тангенциальном направлении клеток с ослизненным содержимым.

Удельный вес слоя эпидермы и гиподермы в составе спермодермы возрастает от крупных деревьев к мелким деревцам и кустарникам. Так, у *A. tortilis* эпидерма занимает 15, а гиподерма 4 % толщины всей спермодермы, а у *A. catechu* — соответственно 47 и 9 %. Это дает основание утверждать, что спермодерма мелких семян акаций более продвинутой жизненных форм из северных и восточных участков региона лучше приспособлена к выполнению своих функций, прежде всего защитных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бобров А. Е., и др. Тропические и субтропические растения в оранжереях БИН АН СССР. Л.: Наука, 1973. — 2. Васильченко И. Т. Морфология прорастания бобовых (сем. Leguminosae) в связи с их систематикой и филогенией. — Тр. Бот. ин-та АН СССР: Флора и систематика высших растений, сер. 1, 1937, вып. 4, М. — Л., с. 247—425. — 3. Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. — 4. Ильинский А. П. Растительность Земного шара. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1937. — 5. Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры Hamamelidales и близких порядков в связи с их систематикой. — Автореф. докт. дис. Ереван, 1977. — 6. Пономаренко С. Ф. К методике изготовления микропрепаратов сухих семян. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4,

- с. 534—535. — 7. Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys*. — Новые мемуары МОИП, т. 19, 1940, с. 1—166. — 8. Попов М. Г. Род *Erigeron* в горах Средней Азии. — Флора и систематика высших растений, 1948, вып. 7, с. 7—44. — 9. Попов М. Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 6, с. 867—881. — 10. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А. К вопросу происхождения и эволюции рода *Linum* L. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1979, № 5, с. 696—712. — 11. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трещова Е. Ю. Микроскопическая структура плодов горчица горного. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 5, с. 186—189. — 12. Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1958. — 13. Coetzee J., Robbertse P. — J. of South African Bot., 1980, vol. 46, N 3, p. 265—278. — 14. Corner E. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 1—2, p. 117—150. — 15. Corner E. — The seeds of dicotyledons. L., 1976, vol. 1—2. — 16. Eilford F. — Proc. of Roy. Soc. of Victoria, 1930, vol. 42 (new series), p. 2, p. 92—98. — 17. Hallier H. — Abn. naturwiss. Vereins in Hamburg, 1901, Bd 16, S. 1—112. — 18. Jeffrey E. — Trans. Can. Inst. in Toronto, 1898, vol. 6, p. 599—636. — 19. Jusieu A. — Genera plantarum, secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exarata. Th. Barrois, 1789. — 20. Netolitzky F. — Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926, S. 1—364. — 21. Vassal J. — Boissiera, 1975, vol. 24a, p. 285—297.

Статья поступила 9 января 1984 г.

SUMMARY

Investigations deal with 8 species of Afro-asian acacia (*Acacia* Willd. genus, Mimosaceae Br. family) related to arboreal life form which in northern and eastern parts of the general areal have reduced to highly branching tree or bush: *A. tortilis* Hayne; *A. subalata* Vatke; *A. sieberiana* D. C.; *A. julibrissin* Willd.; *A. eburnea* Willd.; *A. horrida* Willd.; *A. arabica* Willd.; *A. catechu* Willd. These species microstructure is described. Alongside with life form transformation, seed mass and spermoderm thickness are shown to decrease more than 6.5 times. Epyderm and hypoderm are less subject to change (2.5 and 4 times respectively). Their specific weight in spermoderm composition increases from large trees to small trees and bushes. Structure of spermoderm, commisure and cotyledon is similar in all the species studied. In *A. arabica*; *A. catechu* species (bushy life form) spermoderm parenchyma cells are considerably contracted tangentially. Endosperm layer is thick and consists of large cells with slimed content. In *A. arabica* cuticula and subcuticula is covered with a net of cracks; *A. subalata* has no hypoderm in the vicinity of antisuture.