

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СЕМЯН ЭСПАРЦЕТОВ (род *Onobrychis* Mill.) В СВЯЗИ С ТРАНСФОРМАЦИЕЙ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ

Е. Ю. ТРЕЩОВА, Я. В. ХРЖАНОВСКИЙ, О. П. РАХМАТОВ

(Кафедра ботаники)

Существенным препятствием в работе селекционеров, создающих новые сорта кормовых трав для разных агроклиматических районов страны, является недостаточность знаний структурно-физиологических основ жизни семян, в частности природы глубокого их покоя (твердосемянности).

Твердосемянность возникла в ходе развития мира растений в результате сохранения вида в природных биоценозах [8]. Поэтому она ярче выражена у наиболее эволюционно продвинутых жизненных форм (травянистых). Разная степень твердосемянности как у отдельных систематических групп (видов), так и отдельных индивидуумов обусловлена различиями в общей структуре семян (особенно комплекса покровных тканей — семенной кожуры), а также в физиолого-биохимических свойствах этих тканей.

Нами сделана попытка исследовать эти вопросы на примере видов эспарцетов (род *Onobrychis* Mill.), которые представляют собой образец ярко выраженного разнообразия по срокам созревания семян в пределах не только популяции, но и индивидуума.

Причины одновременного созревания семян у одного растения были выявлены И. М. Культиасовым [3] на эспарцете синтетическом *O. sintenisii* Voglm. Он установил, что диапазон между созреванием семян в нижних и верхних ярусах соцветий может достигать 1—1,5 мес. Именно эти обстоятельства побудили нас изучать микроструктуру семян эспарцета, особенно их кожуры. Результаты исследования, как мы надеемся, послужат исходным материалом для последующей работы гистохимиков, физиологов и селекционеров.

В настоящее время обнаружено около 150 видов эспарцета. В пределах Советского Союза встречается 78 видов (по данным С. К. Черепанова [17] — 76). Полиморфизм эспарцетов, как и копеечников, близких к ним, развивался путем трансформации исходных лигностных жизненных форм в травянистые. Мы полностью согласны с мнением А. А. Гроссгейма [1], что большинство видов эспарцетов, как, впрочем, и копеечников, несет черты недавнего происхождения с неустановившимися признаками; усиленный процесс видообразования происходит и в настоящее время. Видообразовательный процесс эспарцетов выражен более интенсивно в аридных условиях горных районов Кавказа и Средней Азии.

На территории СССР четко обособлены два центра многообразия видов — кавказ-

ский (39 видов) и среднеазиатский (20 видов).

В своей работе мы руководствовались теорией трансформации жизненных форм от анцестральных древесных (одревесневающих) к травянистым многолетним и однолетним. Такой общий ход развития в типе трехступенчатой редукции тела подтвержден при анализе многих систематических групп [6, 9—13].

Существуют следующие жизненные формы эспарцета: кустарники, многолетние травы (подавляющее большинство видов) и однолетние (двулетние) травы. Такие же жизненные формы присущи и большинству других систематических групп (родов) бобовых.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования взяты три вида эспарцета из флоры Средней Азии, относящиеся к трем разным жизненным формам:

1 — *Onobrychis echidna* Lipski, подрод *Euonobrychis* Vge., секция *Dendrobrychis* D. C. — эспарцет ехидна. Подушковидный колючий кустарник, высота его может достигать 40—80 см. Встречается в Яйлау и Тау, на скалистых местах и каменисто-щебнистых склонах, арчевниках, по осыпям, каменистым руслам горных рек, в типчаковых и типчаково-ковыльных ассоциациях; нередко доминирует в нагорно-ксерофитных группировках. Мезоксерофит. Цветет в мае, июне-июле, плодоношение в июле-августе. Распространен в горах Памиро-Алая, Тянь-Шаня;

2 — *Onobrychis seravschanica* B. Fedtsch., подрод *Sisyrosema* Vge., секция *Hymenobrychis* D. C. — эспарцет зеравшанский. Многолетнее травянистое растение высотой до 30—35 см. Мезофильный эфемероид, ритм развития — осенне-зимне-весенний, заканчивает вегетацию в конце июня — начале июля. В природных условиях первые всходы появляются во второй половине марта, а массовые всходы — в начале апреля. Отрастание побега происходит в середине апреля, цветение — во второй декаде мая, начало плодообразования — в конце мая, а зрелые плоды появляются во второй половине июня. Растение произрастает на среднем и верхнем Тау; широко встречается на сухих каменисто-щебнистых, мелкоземисто-каменистых склонах, на осыпях и выходах красных песчаников, в пырейных и ковыльно-типчаковых горных степях, в разнотравно-злаковых и ковыльных растительных группировках, а также арчевниках.

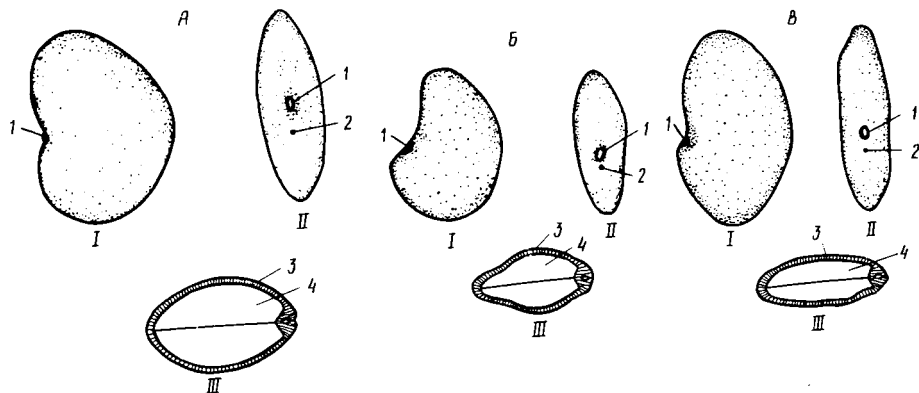


Рис. 1. Семена рода *Onobrychis* Mill.

A — *O. pulchella*; *B* — *O. seravschanica*; *B* — *O. echidna*; *I* — вид с латеральной стороны семени; *II* — со стороны рубчика; *III* — поперечный разрез; *1* — рубчик; *2* — след микропиле; *3* — спермодерма; *4* — семядоля.

Мезоксерофит. Распространен на Центральном Тянь-Шане и Памиро-Алае;

3 — *Onobrychis pulchella* Schrenk., подрод *Euonobrychis* Vge., секция *Lophobrychis* Hand-Mazz. — эспартег красивый. Однолетнее растение высотой 10—40 (редко — 90) см. На юге Средней Азии произрастает преимущественно в предгорьях и нижнем Тау на сухих каменисто-щебнистых и глинистых склонах и скалах, лёссовых и опесчаненных увалах, галечниках, пашнях, перелогах и залежах, на выходах пестроцветных пород, встречается также в фисташниках и миндальниках и на закрепленных песках южной окраины Каракумов (Чуль). Сорняк богарных посевов. Распространен на Джунгарском Алатау и его северных предгорьях, на Тянь-Шане, Памиро-Алае, Кугатанге, Бадхызе, Копетдаге, в долинах Амударьи, Сырдарьи, в Прибалхашье, Каракумах и Кызылкумах.

При изучении микроструктуры семян мы применяли методику С. Ф. Пономаренко [4]. Сухие семена заключали в целлоидин. Срезы толщиной 10—15 мкм готовили в 3-кратной повторности на микротоме МС-2 (посередине семени поперек большой оси); затем они окрашивались гематоксилином по

Корации, а затем заключались в глицерин-желатину. Измерения проводили на латеральной стороне семени. Все измерения проводились в 20-кратной повторности при помощи окуляр- и объектмометров под микроскопом БИОЛАМ=Р. 3. Вычисляли среднюю арифметическую (\bar{x}), ошибку средней ($S\bar{x}$), коэффициент вариации ($V\%$), относительную ошибку ($Sx\%$).

Семена зарисовывали с латеральной стороны, со стороны рубчика, поперечных разрезов, при этом использовали микроскоп МБС-1 с окулярной сеткой $\times 8$). Массу семян определяли с помощью торсионных весов (тип WT), длину, ширину, толщину — микрометром (цена деления 0,01 мм).

Результаты и их обсуждение

Семена исследованных видов различаются по форме, размерам и окраске. У *O. pulchella* они темно- или светло-коричневые, матовые, широкоовальные. Масса их равна 29,1 мг, длина — 5,1 мм, ширина — 4,0, толщина — 2,3 мм. Семена *O. echidna* желтовато-, иногда — зеленовато-коричневые, матовые, поверхность их неровная, форма неправильная (рис. 1). Масса со-

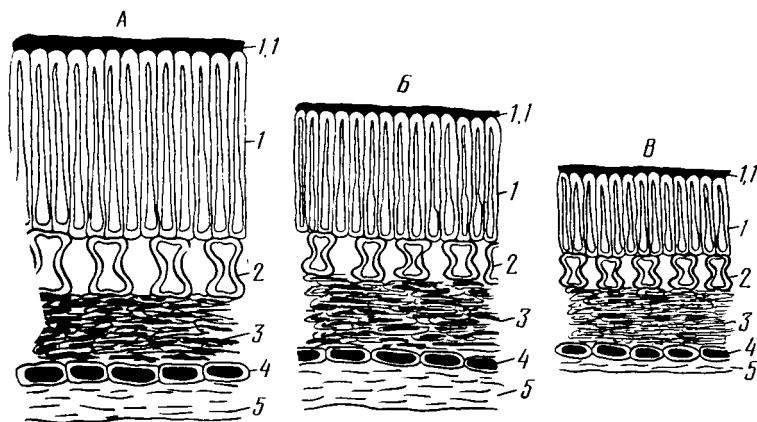


Рис. 2. Структура семян рода *Onobrychis* Mill.

1 — эпидерма; *1.1* — кутикула; *2* — гиподерма; *3* — паренхима; *4* — алейроновый слой эндосперма; *5* — остатки эндосперма (слой облитерированных клеток). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Количественная характеристика структуры семян видов рода *Onobrychis* Mill.

Показатель	<i>O. pulchella</i>			<i>O. seravschanica</i>			<i>O. echidna</i>		
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V%	Sx %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V%	Sx %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V%	Sx%
Масса, мг	29,1±0,5	5,5	1,7	15,8±0,3	6,3	1,9	11,9±0,2	5,9	1,9
Толщина спермодермы, мкм:									
общая	113,4±0,4	3,2	1,1	88,5±0,3	2,7	1,0	60,3±0,3	5,0	1,5
кутикулы	5,4±0,1	22,2	5,5	3,0±0,0	0	0	3,0±0,0	0	0
эпидермы	70,5±0,3	3,4	1,3	47,7±0,3	5,7	1,9	27,6±0,3	9,8	3,3
гиподермы	17,7±0,2	10,1	3,4	15,9±0,2	9,1	2,4	15,9±0,2	13,2	3,8
паренхимы	18,6±0,2	12,9	3,2	19,8±0,3	13,6	4,5	14,4±0,2	12,5	4,2
Толщина эндосперма, мкм:									
общая	20,4±0,4	17,6	5,8	23,7±0,2	7,8	2,4	14,1±0,2	14,9	4,2
алевронового слоя	6,9±0,1	17,3	4,3	8,1±0,1	14,8	3,7	10,8±0,1	13,8	4,2

ставляет 11,9 мг, длина — 4,2 мм, ширина — 3,1, толщина — 1,7 мм. Семена *O. seravschanica* желтовато-коричневые, матовые, поверхность их неровная, форма овальная, они слегка сжаты с боков. Масса равна 15,8 мг; длина — 4,4 мм, ширина — 3,3, толщина — 1,3 мм.

У исследованных видов строение спермодермы типичное для бобовых. Эпидерма состоит из удлиненных (столбчатых) плотно сомкнутых клеток. Протопласт к базальной части клеток конусовидно расширен и сужается к вершине (рис. 2). Светлая линия отсутствует. Наружные концы клеток эпидермы слабовыпуклые, покрыты плотным слоем кутикулы. Гиподерма выражена очень четко, имеет характерную катушковидную форму, стенки клеток в узкой части явно более толстые; межклетники крупные, овальной формы. Паренхима состоит из тонкостенных клеток, вытянутых в горизонтальном направлении, сильно облитерированных и хорошо пигментированных. Полости клеток трудно различимы.

Между спермодермой и семядолями расположен узкий слой клеток эндосперма. В его наружной части хорошо развит алевроновый слой, клетки которого плотно сомкнуты между собой и имеют слегка вытянутую форму. Далее следует бесструктурный сильно облитерированный слой.

В результате количественного анализа выявлены существенные различия в микроструктуре спермодермы у изучаемых видов эспарцета (таблица). Наибольшей толщиной отличается спермодерма однолетнего вида *O. pulchella* (113,4 мкм), у многолетника *O. seravschanica* она равна 88,5, а у кустарника *O. echidna* — 60,3 мкм. Интересно отметить, что мощность слоя гиподермы и паренхимы у трех исследованных видов варьирует незначительно и у *O. pulchella* составляет соответственно 17,7 и 18,6 мкм, у *O. seravschanica* — 15,9 и 19,8, а у *O. echidna* — 15,9 и 14,4 мкм. Очевидно, что неодинаковая мощность спермодермы у видов, принадлежащих к различным жизненным формам, определяется в основном различиями в толщине слоя эпидермы — основного защитного слоя семенной кожуры. У *O. pulchella* толщина последнего достигает 70,5 мкм. Спермодерма этого вида имеет и наиболее мощный слой кутикулы — 5,4 мкм. У *O. seravschanica* толщина эпи-

дермы составляет 47,7, у *O. echidna* — 27,6 мкм. Все это дает основание предполагать, что *O. pulchella* — вид, наиболее продвинутой по структуре жизненной формы, так как спермодерма его семян лучше, чем у остальных изучаемых видов, выполняет защитные функции.

Остатки эндосперма достигают максимальной толщины у *O. seravschanica* — 23,7 мкм, немного тоньше этот слой у *O. pulchella* — 20,4 мкм, а у *O. echidna* он составляет всего 14,1 мкм.

У зародыша семян всех исследованных видов наиболее дифференцированы ткани семядолей (рис. 3). Мезофилл семядолей состоит из палисадной и губчатой паренхимы. Палисадная паренхима многорядная, находится на стороне, обращенной внутрь семени. В стенках клеток запасающей паренхимы много простых пор. Проводящие пучки, пронизывающие губчатую паренхиму, состоят из прокаэмбиальных клеток, эпидерма семядолей — из округлых или слегка вытянутых клеток, более мелких, чем клетки паренхимы. Толщина эпидермы семядолей у всех изученных видов практически одинаковая.

Литературные данные [8], а также результаты экспериментальных исследований, проведенных на кафедрах ботаники Тимирязевской академии и Университета дружбы народов им. П. Лумумбы [13], показали, что у односемянных нераскрывающихся плодов семенная кожура явно редуцируется в связи с тем, что защитную функцию выполняет перикарпий. Это касается не только видов сельдерейных (*Peucedanum oregonicum* Moench.), но также астровцев-

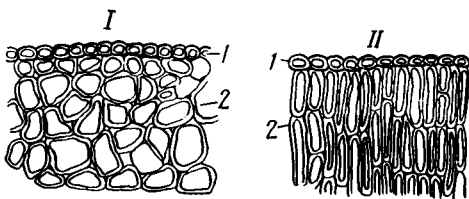


Рис. 3. Структура семядолей семян рода *Onobrychis* Mill.

I — со стороны, обращенной к поверхности семени; II — обращенной внутрь семени; 1 — эпидерма, 2 — паренхима.

ных (*Senecio platyphylloides* Somm et Levier) и некоторых розоцветных, например, шиповников [16]. Однако у эспарцетов семенная кожура хорошо развита, а дифференциация тканей спермодермы выражена так же четко, как у семян многосемянных раскрывающихся плодов.

Известно, что при редукции тела растений параллельно идет процесс редукции репродуктивных органов [2, 5—7]. На большом и разнообразном материале подтверждено, что в ходе соматической редукции (от деревьев к кустарникам, затем к многолетникам и, наконец, к однолетникам) происходит и редукция семян [14, 15]. Но у однолетнего вида эспарцета *O. pulchella*, наоборот, масса и размеры семян больше, чем у многолетнего вида *O. seravschanica*.

На первый взгляд, такой факт кажется парадоксальным. Однако эспарцет красивый — мезофитное растение, в редких случаях достигающее высоты 90 см. Поэтому для данного вида нет оснований говорить о редукции тела. С другой стороны, у однолетних эспарцетов происходит отбор на крупность семян; благодаря обилию запасных продуктов в семенах обеспечивается быстрый темп развития растений уже на первых этапах морфогенеза. Более приспособленными к условиям местообитания оказывались растения, корни которых до наступления засухливого периода достигали грунтовых вод. У многолетних же эспарцетов отбор на крупность семян незначительный.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гроссгейм А. А. Род *Onobrychis*. — Флора СССР, т. 13, М.: Л., 1948, с. 319—341. — 2. Краснов А. А. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. — Зап. русского географ. о-ва, 1888, т. 19, с. 1—412. — 3. Кульгасов И. М. Эколого-морфологический анализ эспарцета сентениса. — Экология и интродукция растений. — Тр. ГБС АН СССР, 1963, т. 9, с. 163—170. — 4. Пономаренко С. Ф. К методике изготовления микропрепаратов сухих семян. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 534—535. — 5. Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Vge. — Новые мемуары Моск. о-ва испытателей природы, 1940, т. 19, с. 1—166. — 6. Попов М. Г. Род *Erigeron* в горах Средней Азии. — Тр. БИН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7, с. 7—44. — 7. Попов М. Г. Основы флорогенетики. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 8. Попцов А. В. Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. — 9. Проханов Я. И. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы). — Сб. НТР Моск. о-ва испытателей природы, 1964, вып. 13, с. 65—79. — 10. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. — 11. Хржановский В. Г. Розы. Филология и систематика. М.: Наука, 1958. —
12. Хржановский В. Г. О закономерностях и единицах измерения видообразовательного процесса. — Изв. ТСХА, 1968, вып. 5, с. 3—14. — 13. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трещова Е. Ю. Микроскопическая структура плодов горчичника горного. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 5, с. 186—189. — 14. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трещова Е. Ю. Структура семян афроазиатских акаций в связи с трансформацией жизненной формы. Изв. ТСХА, 1984, вып. 3, с. 60—68. — 15. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Трещова Е. Ю. Структура семян австралийских филлодийных акаций (род *Acacia* Mill., сем. *Mimosaceae* Vg.) в связи с трансформацией жизненной формы. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1984, № 6, с. 845—855. — 16. Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Колотов Е. С. Микроморфологическая характеристика плодов шиповников в связи с систематикой рода *Rosa*. — Бюлл. ГБС АН СССР, 1985, № 137, с. 89—92. — 17. Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к Флоре СССР (т. I—XXX). Л.: Наука, 1973.

Статья поступила 11 января 1985 г.