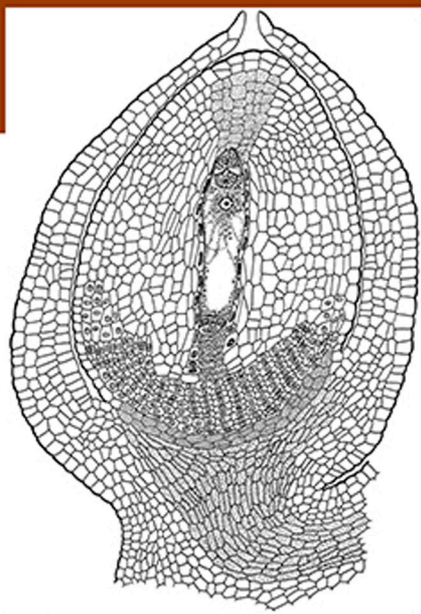
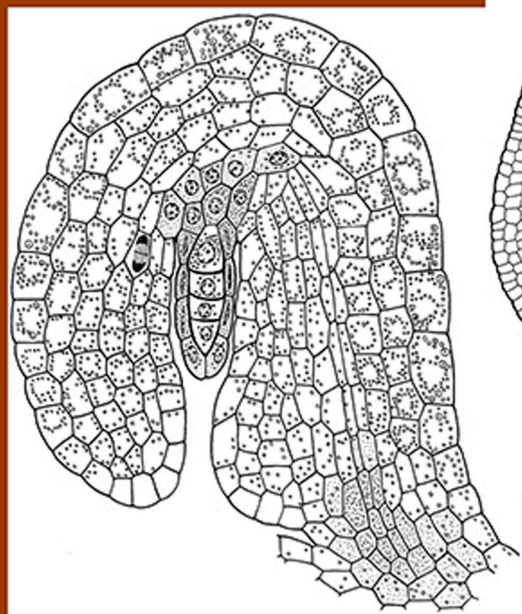


И.И. Шамров

СЕМЯЧАТОК ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: строение, функции, происхождение



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Ботанический институт им. В.Л. Комарова

И.И. Шамров

**СЕМЯЗАЧАТОК ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ:
СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИИ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ**

Под редакцией *Т.Б. Батыгиной*

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2008

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение / Под редакцией Т.Б. Батыгиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. — 350 с., ил. + вкл.

В книге излагаются современные представления о развитии, строении, функциях и происхождении семязачатка цветковых растений. Описаны разработанные автором принципы организации и типизации структур, которые легли в основу классификаций типов семязачатка по общей морфологии, а также по характеру развития и строения основных его элементов: нуцеллуса, интегумента, халазы, фуникулуса, обтуратора. Предложены также классификации типов развития примордия семязачатка, археспория, эндосперма. Приведены результаты многолетних эмбриолого-гистохимических исследований разных видов растений, позволившие разработать периодизацию формирования семязачатка и семени с выделением общих и специфических критических стадий и периодов. Рассмотрены пути поступления и перераспределения веществ в развивающемся семязачатке и семени. Описан комплекс признаков-маркеров, имеющих практическое значение для диагностики aberrантных семязачатков и семян. Специальное внимание уделено вопросам морфологической природы структур семязачатка и его эволюционным преобразованиям. Книга содержит иллюстрации в виде рисунков, графиков, схем и микрофотографий (СМ, ТЭМ, СЭМ). Издание носит монографический и энциклопедический характер; представляет интерес для биологов широкого профиля, эмбриологов, систематиков, генетиков, селекционеров; рассчитано на научных сотрудников, аспирантов и студентов.

Библ. назв. — более 1200. Ил. — более 112 + 8 табл. вкл.

На первой странице обложки: семязачатки *Gentiana cruciata* и *Ceratophyllum demersum*.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
V.L. Komarov Botanical Institute

I.I. SHAMROV

**OVULE OF FLOWERING PLANTS:
STRUCTURE, FUNCTIONS, ORIGIN**

Edited by T.B. Batygina

*KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2008*

Shamrov I.I. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin / Edited by T.B. Batygina. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. — 350 p., ill.

The modern views on the development, structure, functions and origin of ovule of angiosperms are considered in the book. The principles of organization and typification of the structures are described, which underline the classifications of ovule types based on the general morphology and on the pattern of development and structure of the main ovule elements: nucellus, integuments, chalaza, funiculus, obturator. The peculiarities of genesis of ovule primordium, archesporium and endosperm are also included. The results of long-term embryological and histochemical investigations of various plant species are cited, which allowed to develop the periodization of ovule and seed formation with distinguishing the common and specific critical stages and periods. The ways of substance entry and redistribution in developing ovule and seed are considered. The complex of feature-markers for the aberrant ovule and seed diagnostics which is useful in practice is proposed. The special attention is paid to problems of morphological nature of ovule structures and its evolutionary tendencies.

The book contains illustrations in terms of figures, graphs, schemes and micrographs (light, transmission and scanning electron microscopy). The issue has monographic and encyclopedic nature and will be of interest to broad biologists, embryologists, systematicists, geneticists and breeders. It is intended for scientific workers, post-graduate students and students.

1200 bibliographical items, 112 + 8 illustrations.

Front cover: ovules of *Gentiana cruciata* and *Ceratophyllum demersum*.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Огромное разнообразие растений, проявляющееся в их габитусе, окраске цветков, форме и размерах семян и плодов, образе жизни и других признаках, не перестает удивлять людей, любящих природу. Высшую ступень эволюции растительного мира представляют семенные растения. Возникновение семян обеспечивает размножение и распространение растений, продолжение жизни вида в целом. «Семенные банки», существующие в почве, обеспечивают прочность его существования. Семя — результат прошлого и залог будущего урожая. Оно является очень сложной и во многом еще не познанной биологической системой. Семя состоит из трех генетически разных компартментов: зародыша (зачатка нового растения), запасной питательной ткани (эндосперма), окружающей их семенной кожуры (защитных покровов) (Boesewinkel, Bouman, 1984; Терехин, 1996; Consonni et al., 2005).

Понимание сложных процессов, происходящих при созревании и прорастании семени и имеющих кардинальное значение для получения качественного урожая, невозможно без глубокого изучения начальных этапов его становления, т.е. развития семязачатка. Особенности строения будущей семенной кожуры, образующейся на базе покровов семязачатка, природа запасающей ткани, роль таких специализированных структур, как эпистаза, микропилярный воротничок, постамент, подиум и гипостаза, начинают проявляться уже в процессе формирования семязачатка. Поэтому очень важно проследить их генезис у таксонов различного ранга, выявить черты сходства и различия, что позволит определить общие закономерности строения семени.

Первые работы, посвященные семязачатку, появились еще в XVII веке. Но до сих пор строение и развитие семязачатка привлекает внимание исследователей, которые с помощью оригинальных подходов и современных методов открывают его неразгаданные тайны. Фундаментальные исследования по генезису семязачатка, несомненно, могут внести значительный вклад в разработку многих проблем теоретической ботаники, морфологии и эмбриологии. Наиболее актуальными явля-

ются такие проблемы, как морфологическая природа и происхождение семязачатка семенных растений, эволюционные преобразования нуцеллуса (мегаспорангия), интегумента, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма, роль той или иной структуры семязачатка в онто- и филогенезе.

Особенности строения семязачатка, как и ряд других эмбриологических признаков (число семядолей в зародыше, типы развития зародыша и эндосперма, строение пыльцевого зерна, тапетума и др.), используются в качестве надежных критериев при решении дискуссионных вопросов систематики, филогении и эволюции цветковых растений (Тахтаджян, 1966; Philipson, 1977; Tobe, Raven, 1985; Poppendieck, 1987; Данилова и др., 1990; Камелина, 1991; G. Dahlgren, 1991; Endress, Igersheim, 1997a; Takhtajan, 1997; Шамров, 2000; Berg, 2003; Matthews, Endress, 2005a, b).

Разработка теоретических основ семенного размножения растений, выявление пластичности систем репродукции являются залогом успеха новых нестандартных технологий в генетике, селекции и семеноводстве (Батыгина, 1974, 1987; Кордюм, 1978; Boesewinkel, Bouman, 1984; Терехин, 1996; и др.). Этой проблеме посвящен 3-й том («Системы репродукции») издания «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (2000). В связи с практической необходимостью интродукции ряда растений в новые места обитания крайне важно выявить причины, вызывающие нарушения в протекании репродуктивных процессов и приводящие к снижению реальной семенной продуктивности. Одна из причин — воздействие агрессивных факторов окружающей среды (соли тяжелых металлов, SO₂, NO₂, HF, O₃ и др.). Реакция растений на эти воздействия наиболее выражена в критические периоды онтогенеза. Анализ аберрантных семязачатков представляет особый интерес при оценке их фертильности и стерильности. По качеству образующихся семян можно производить отбор урожайных форм растений. Это особенно актуально при отдаленной гибридизации, когда получение жизнеспособных гибридов бывает весьма затруднительным.

Выявление принципов организации, позволяющих диагностировать особенности развития и строения семязачатка, и типизация его структур остаются до сих пор слабо разработанными эмбриологическими проблемами. Важно не только констатировать наличие отдельных свойств или стадий развития, но и вскрыть закономерности возникновения семязачатка. Одной из основных причин слабой изученности этих вопросов является фрагментарность данных по дифференциации структур в периоды мегаспоро- и мегагаметогенеза и в процессе трансформации семязачатка в семя.

При изучении семязачатка обычно используются только элементы принципов типизации, отражающие отдельные свойства (признаки) семязачатка или его структур. К настоящему времени, особенно после опубликования многотомных изданий «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (1981–1990) (под ред. М.С. Яковлева и Т.Б. Батыгиной) и «Comparative Embryology of Angiosperms» (Johri et al., 1992), накопился большой фактический материал, требующий систематизации

и переосмысления. Разнообразие структур семязачатка часто не укладывается в рамки существующих классификаций, о чем свидетельствует анализ данных, приведенный в т. I («Генеративные органы цветка») издания «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (1994). В связи с этим снова встают вопросы поиска и идентификации новых эмбриологических признаков, характеризующих морфогенез семязачатка. Принципы типизации и организации являются тем ключом, который позволит подойти к созданию более совершенных классификаций и выявлению путей эволюции семязачатка, что имеет немаловажное значение для систематики и филогении цветковых растений.

Решению данной проблемы способствует ряд имеющихся теоретических работ. В исследованиях по биологии широко используется системный подход (Гродзинский, 1974; Лищитович, 1974; Пэнтл, 1979; Урманцев, 1979; Миркин и др., 1989; Grefen, Harter, 2004) и его модификация, известная как интегральный подход (Wojtaszek, 2000). Система, в том числе и биологическая, представляет собой множество элементов со связями между ними и законами композиции элементов, которое образует определенную целостность и единство (см.: Миркин и др., 1989). Системный подход, или системный анализ, ориентирует исследователя на раскрытие свойств объектов, нахождение обеспечивающих их механизмов, определение многообразных связей сложной биосистемы и выработку эффективной стратегии ее изучения. Предложенный для решения проблем эмбриогенеза (Batygina, Vasilyeva, 1981; Батыгина, Васильева, 1983; Vasilyeva et al., 1987) системный подход получил развитие при изучении семязачатка и семени (Батыгина, 1984а, б; Batygina et al., 1992; Batygina, Vasilyeva, 2003). При его формулировании был учтен ряд положений (наиболее важным, с нашей точки зрения, является положение о том, что завязь и семязачаток представляют собой сложную интегрированную систему, между элементами которой существуют строго определенные морфогенетические и морфофизиологические корреляции), на основании чего была разработана стратегия исследования семязачатка (Батыгина, 1984а, б, 1994).

В монографии, предлагаемой вниманию читателя, с позиций системного подхода описаны принципы организации и типизации структур семязачатка и на примере ряда модельных объектов предложена периодизация его развития с обоснованием выделения критических стадий. Специальная глава посвящена одному из наименее изученных вопросов — путям транспорта метаболитов в семязачаток и развивающееся семя. Нарушения в поступлении и распределении веществ приводят к возникновению aberrантных семязачатков и, следовательно, к снижению семенной продуктивности. Значение признаков развития и строения семязачатка для систематики и филогении продемонстрировано на основе сравнительного анализа растений, контрастирующих по особенностям репродуктивной биологии, занимающих разное положение в системе цветковых растений. Особое внимание уделено проблеме морфологической природы семязачатка: рассмотрены теории происхождения интегумента и нуцеллуса у семенных растений и нетрадиционные пред-

ставления об анцестральных типах и эволюционных тенденциях в развитии семязачатка.

Считаю приятным долгом выразить глубокую благодарность учителю и наставнику члену-корреспонденту РАН, профессору Т.Б. Батыгиной, определившей мой путь в фундаментальную науку. Сердечно благодарен Э.С. Терехину, З.И. Никитичевой, В.Е. Васильевой, О.П. Камелиной, И.П. Ермакову и И.А. Корчагиной за полезные консультации и советы при обсуждении результатов исследования. Искреннюю признательность хотел бы выразить сотрудникам лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, с которыми имел научные контакты в процессе выполнения исследований: Е.В. Андроновой, Г.М. Анисимовой, Е.А. Брагиной, О.Г. Бутузовой, Г.Ю. Виноградовой, А.Н. Винтер, О.Н. Вороновой, Н.А. Жинкиной, И.В. Рудскому, Г.Е. Титовой, А.А. Торшиловой. Особую благодарность приношу Л.М. Ротенфельд, Н.А. Бабро и Я.В. Осадчему за безукоризненное выполнение микрофотографий и техническую помощь при оформлении монографии. Искренне признателен М.Э. Кирпичникову и Н.Н. Цвелеву за ценные советы по терминологическим вопросам.

PREFACE

The great diversity of plants manifested in habitus, flower colouring, seed and fruit shape and size, mode of life and another features will never cease to amaze nature-loving people. The superior stage in the plant kingdom evolution are the seed plants. The rise of the seeds provides the propagation and spreading of plants and the maintenance of species in general. «Seed banks», existing in soil, provide the durability of the species. Seed is the general result of yesterday's harvest and the promise of tomorrow's. It is a very complicated and still unstudied in many respects biological system. Seed includes three genetically distinct compartments: an embryo (new plant's germ), nutritious storage tissue (endosperm) surrounded by the seed coat (protective covering) (Boesewinkel, Bouman, 1984; Teryokhin, 1996; Consonni et al., 2005).

The understanding of complicated processes, occurring upon the maturing and germination of seeds and having the cardinal significance for getting qualitative harvest is impossible without thorough studying of the «seed germ», i.e. ovule. The peculiarities of structure of future seed coat, forming on the base of integuments, the nature of the storage tissue, the role of such specialized structures as epistase, micropylar collar, postament, podium and hypostase start to become apparent still in course of ovule formation. That is why it is very important to trace their genesis in taxa of various rank and to reveal the common and different features, that will allow to find the general rules of seed construction.

First works considering ovule have appeared already in 18th century, but it still keeps a lot of undiscovered mysteries. The fundamental investigations on the ovule genesis could undoubtedly make significant contribution in working out a lot of problems of theoretical botany, morphology and embryology. The most relevant problems are those like morphological nature and origin of the seed plant ovule, the evolutionary transformations of nucellus (megasporangium), integument, embryo sac, embryo and endosperm and the role of certain structure of ovule in onto- and phylogenesis.

The peculiarities of ovule structure, as well as a number of another embryological characteristics (the number of cotyledons in embryo, types of embryo and endosperm development, pollen grain and tapetum structure etc.) are used as relevant criteria for clarification of disputable questions in systematics, phylogeny and evolution of flowering plants (Takhtajan, 1966, 1997; Philipson, 1977; Tobe, Raven, 1985; Poppendieck, 1987; Danilova et al., 1990; G. Dahlgren, 1991; Kamelina, 1991; Endress, Igersheim, 1997a; Shamrov, 2000; Berg, 2003; Matthews, Endress, 2005a, b).

The working out of theoretical bases of plant seed propagation and the revealing of reproductive system plasticity are the guarantee of successful use of new nonstandard technologies in the genetics, breeding and seed-farming (Batygina, 1974, 1987; Kordyum, 1978; Boesewinkel, Bouman, 1984; Teryokhin, 1996 etc.). The problem is considered in 3rd volume («Reproductive systems») of the monograph «Embryology of flowering plants. Terminology and concepts» (2000). In view of the practical need of introduction of a number of plants into the new habitats it is extremely important to reveal the reasons causing disturbances in course of reproductive processes and leading to decreasing of real seed productivity. One of the reasons is the action of the aggressive environmental factors (heavy metal salts, SO₂, NO₂, HF, O₃ etc.). The reaction of plants on these actions is mostly expressed in the critical periods of the ontogenesis. Analysis of the aberrant ovules is of the especial interest for appreciation of ovule fertility and sterility. The high-yielding forms of plants could be selected by the quality of seeds they form. It is especially relevant upon the distant hybridization, when the obtaining of the viable hybrids could be quite difficult.

The revealing of principles of organization, allowing to diagnose the peculiarities of ovule development and structure, and the typification of ovule structures still remain poorly worked out embryological problems. It is important not only to state the presence of certain peculiarities or developmental stages, but also to reveal the rules of ovule genesis. One of the main reasons of poor working out of these questions is the fragmentariness of the data on the differentiation of the structures at the periods of megasporo- and megagametogenesis and during the transformation of ovule into the seed.

Usually only those elements of typification principles are used for ovule investigation, which are the single features (signs) of ovule or its structures. At the present time, especially after publishing of multivolume editions «Comparative embryology of flowering plants» (1981–1990) (M.S. Yakovlev and T.B. Batygina, eds.) and «Comparative embryology of angiosperms» (Johri et al., 1992), a lot of facts were collected, requiring the systematization and comprehension. The diversity of ovule structures often does not fit into the frameworks of existing classifications, that becomes obvious from the analysis of data presented in the book «Embryology of flowering plants. Terminology and concepts» (V.I. «Generative organs of the flower», 1994, T.B. Batygina, ed.). In this connection the problems of searching and identification of new embryological features, characterizing the ovule morphogenesis,

arise again. The principles of typification and organization are the key, which will allow to approach closely to elaborating more perfect classifications and revealing the pathways of ovule evolution, that is very important for systematics and phylogeny of flowering plants.

A number of theoretical works available today is helpful in solving this problem. The system approach (Grodzinskiy, 1974; Lishchitovitch, 1974; Urmantsev, 1979; Pentl, 1979; Mirkin et al., 1989; Grefen, Harter, 2004) and its modification known as the integral approach (Wojtaszek, 2000) are widely used in biological researches. The system, including biological one, represents an assembly of elements with relations between them and regularities of the elements composition, the assembly making a certain integrity and unity (see Mirkin et al., 1989). The system approach, or the system analysis, leads to revealing the integral properties of the objects and the mechanisms providing them, to establishing the diverse connections of the complex biosystem and working out the efficient strategy of studying it. The system complex approach proposed for embryogenesis problems (Batygina, Vasilyeva, 1981, 1983; Vasilyeva et al., 1987) got further development in studies of ovule and seed (Batygina, 1984a, b; Batygina et al., 1992; Batygina, Vasilyeva, 2003). When formulating this concept, a number of statements was taken into account (the most important one, in our point of view, is a statement that the ovary and the ovule comprise a complicated integrated system with elements mutually connected by strictly defined morphogenetic and morphophysiological correlations), and on this base the strategy of the ovule investigation was worked out (Batygina, 1984a, b, 1994).

In the monograph calling to reader's attention, the principles of organization and typification of the ovule structures are described from the position of the system approach, and the periodization of ovule development is proposed with argumentation for critical stages. The especial chapter is devoted to one of the least studied issues, the pathways of metabolite transport into the ovule and developing seed. The disturbances in substance entry and redistribution cause the formation of aberrant ovules and, as a result, the decreasing of seed productivity. The significance of the signs of ovule structure and development for the systematics and phylogeny is demonstrated on the base of comparative analysis of plants contrasting in reproductive biology and occupying different positions in the system of flowering plants. A great deal of attention is given to problem of the morphological nature of ovule: the theories about the integument and nucellus origin in seed plants and some nontraditional ideas concerning the ancestral types and evolutionary pathways of ovule are considered.

The author tenders sincere thanks to my teacher Prof. T.B. Batygina, who defined my path into fundamental science. The author is cordially grateful to E.S. Teryokhin, Z.I. Nikiticheva, V.E. Vasilyeva, O.P. Kamelina, I.P. Ermakov and I.A. Korchagina for helpful consultations and advices upon discussion of investigation results. I would like to express sincere gratitude for all employees of the Laboratory of Embryology and Reproductive Biology of V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences with whom I had scientific contacts in course of investigations: E.V. Andro-

nova, G.M. Anisimova, E.A. Bragina, O.G. Butuzova, G.Yu. Vinogradova, A.N. Winter, O.N. Voronova, N.A. Zhinkina, I.V. Rudskiy, G.E. Titova, A.A. Torshilova. Especial thanks due to L.M. Rotenfeld, N.A. Babro and J.V. Osadtchiy for perfect preparation of microphotographs and technical assistance upon designing the monograph. I am also cordially thankful to M.E. Kirpichnikov and N.N. Tzvelev for valuable advises in terminological questions.

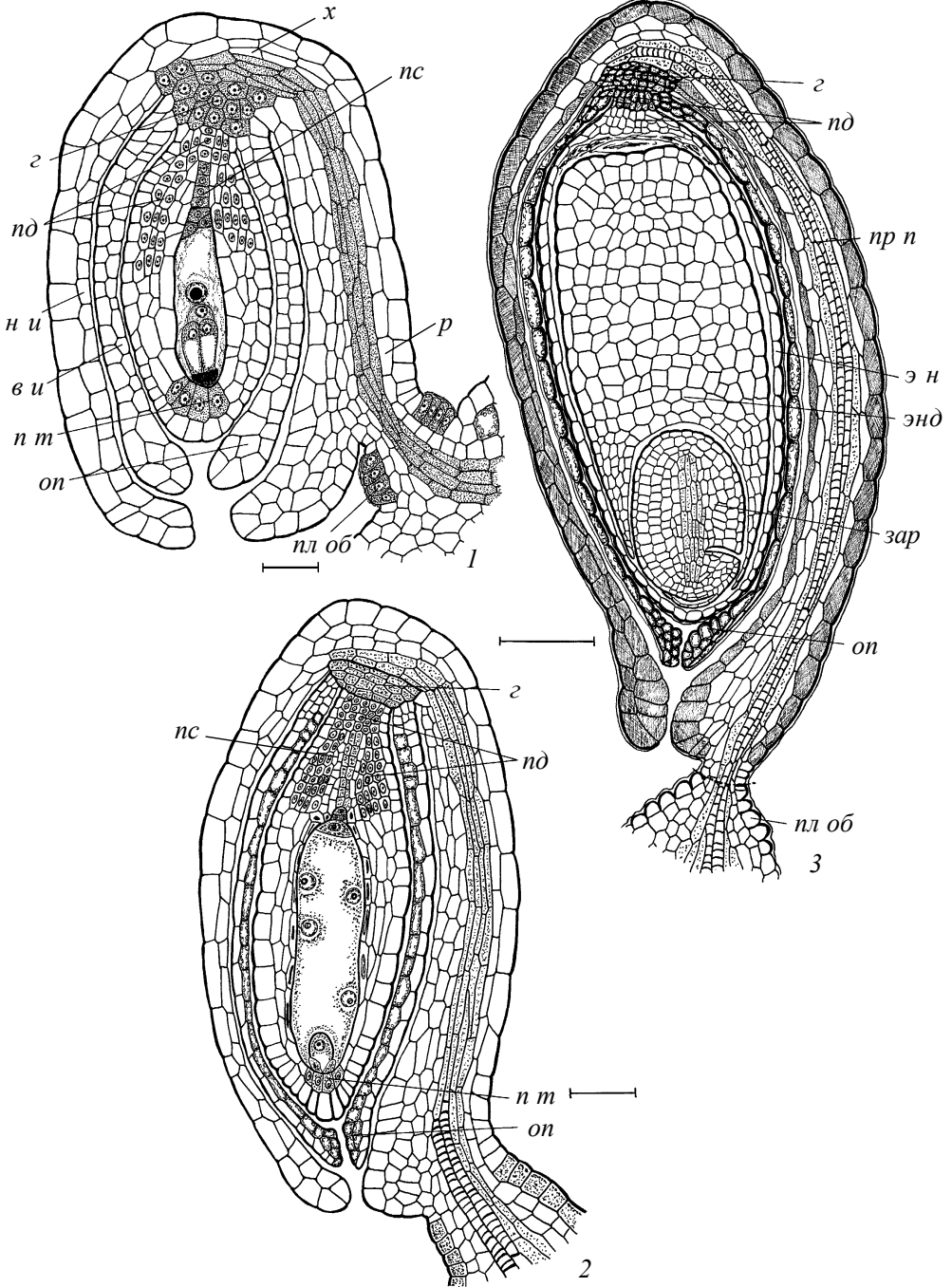
Глава 1. ОРГАНИЗАЦИЯ И ТИПИЗАЦИЯ СТРУКТУР СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ

Принципы организации и типизации структур семязачатка и семени

Семязачаток — орган семенного растения, в котором происходят мегаспорогенез, формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения и из которого в результате сложных трансформаций образуется семя (Корчагина, 1994). Семязачаток цветковых растений является сложной интегрированной системой, состоящей из нуцеллуса, интегумента, халазы и фуникулуса (рис. 1). Синоним термина «семязачаток» — «семяпочка» (*Samenknospe*) — употреблялся преимущественно в немецкой ботанической литературе XIX века в связи с тем, что многие исследователи сравнивали нуцеллус и интегументы с органами вегетативной почки. В английской литературе термин *seedbud* использовался очень редко и наибольшее распространение, как и во французской литературе, получил термин *ovule* (лат. *ovulum*). В современной немецкой литературе ему соответствует *Samenanlage*, что при дословном переводе означает «семязачаток». В отечественной литературе допускается параллельное употребление терминов «семяпочка» и «семязачаток».

В основе развития семязачатков лежат такие свойства, как тотипотентность, детерминированность, целостность и взаимосвязь структур и процессов. Тотипотентность обеспечивает поливариантность способов, форм репродукции и путей морфогенеза (Батыгина, 1994). Морфогенетические и морфофизиологические корреляции в развитии семязачатка (Батыгина, 1974, 1984а; Batygina, Vasilyeva, 1981, 2003; Batygina et al., 1992) обуславливают пространственную и временную координацию структур и процессов (Wareing, Phillips, 1978; Vasilyeva et al., 1987).

Семязачатку, как и онтогенезу в целом, присущ ряд закономерностей. Терехин (1991) выделил 4 принципа эволюционных преобразований, одним из которых является принцип конкурентного развития меристических (одноименных) структур. Конкурентное развитие нескольких археспориальных клеток, зародышевых мешков и зародышей в одном семязачатке оказывается не избыточностью одноименных структур, а необходимой нормой развития. С этим представлением созвучно положение о наличии в онтогенезе резервов в виде гетерогенности структур, являющейся одним из факторов надежности на всех уровнях организации (Батыгин, 1986). По мнению Батыгиной (1994), в репродуктивной системе каждого таксона сложилась своя специфика «резервов» и «отказов», при этом механизмы действия дублирующих структур связаны с «конкурентностью» на разных уровнях



биоиерархии. Характер первых этапов развития семязачатка (апоспория, диплоспория, «дормант меристема») определяет разнообразие резервов (гаметофитный апомиксис, нуцеллярная и интегументальная эмбриония) и создает базу для генетической гетерогенности семян. Эти резервы, позволяющие срабатывать системе отказов на отдельных этапах развития семени, не допускают полного отказа системы семенной репродукции.

Общий подход к классификации частей растений (мерономии), в том числе и семязачатка, дает исследование Мейена (1978), которое ставит основной целью выявление разнообразных состояний одних и тех же структур у различных растений. При изучении семязачатка и семени используются преимущественно элементы типизации, представляющие собой отдельные свойства или признаки. К ним относятся: особенности формирования и строения примордия семязачатка (группы А и Б типов мегаспорангия — Кордюм, 1978; дву- и трехзонные примордии семязачатков — Bouman, 1984); число интегументов (би-, уни- и атегмальные семязачатки — Schnarf, 1929; P. Maheshwari, 1950; Поддубная-Арнольди, 1976; Bouman, 1984); степень развития нуцеллуса (крассинуцеллярный и тенуинуцеллярный семязачатки — Van Tieghem, 1898, 1901, 1903; Asplund, 1920; Schnarf, 1929); доля участия халазы в построении семязачатка и семени («нормальная» халаза, пахихалаза и перихалаза — Corner, 1949, 1976; Periasamy, 1962b); число археспориальных клеток (одноклеточный и многоклеточный — Schnarf, 1929; Поддубная-Арнольди, 1976); число мегаспор и делений при образовании зародышевого мешка (типы, подтипы и вариации — P. Maheshwari, 1937, 1941; Модилевский, 1953; Романов, 1971; Терехин, 1991); особенности строения тетрады и степень участия апикальной и базальной клеток двуклеточного проэмбрио в построении зародыша (типы и вариации — Schnarf, 1929; Souiges, 1937; Johansen, 1950); наличие клеточной перегородки при делении первичной клетки эндосперма (целлюлярный и нуклеарный типы) и положение первой и второй перегородок (вариации в целлюлярном типе развития эндосперма — Schnarf, 1917, 1929; Wunderlich, 1967; Di Fulvio, 1983; Di Fulvio, Coccucci, 1986); морфологическая вариабельность, число слоев, специализация клеток и время их существования (гипостаза, подиум, постамент, париетальная ткань, интегументальный тапетум, оперкулум — P. Maheshwari, 1950; Батыгина, 1974; Поддубная-Арнольди, 1976; Bouman, 1984; Batygina, Shamrov, 1999; Шамров, 2002б, 2003).

Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что при характеристике семязачатков и создании их классификаций используются 2 категории принципов:

Рис. 1. Строение семязачатка и семени у *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б).

1 — семязачаток перед оплодотворением, 2 — формирующееся семя на ранних стадиях развития гелоблиального эндосперма, 3 — зрелое семя; *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *зар* — зародыш, *н и* — наружный интегумент, *оп* — оперкулум, *пд* — подиум, *пл об* — плацентарный обтуратор, *пр п* — проводящий пучок, *пс* — постамент, *п т* — париетальная ткань, *р* — рафа, *х* — халаза, *э н* — эпидерма нуцеллуса, *энд* — эндосперм. Масштабная линейка: 1 — 20 мкм, 2 — 30 мкм, 3 — 100 мкм.

принципы организации и принципы типизации. **Принципы организации** — система исходных положений, раскрывающих особенности генезиса семязачатка и объясняющих, каким образом происходит возникновение и становление различных структур и какие закономерности обуславливают развитие одной и той же структуры у разных таксонов. На основании литературных и оригинальных данных можно сделать вывод, что система принципов организации семязачатка цветковых растений является двухуровневой: одни принципы (общие) касаются семязачатка в целом, а другие (частные) — только его отдельных структур.

Процесс детерминированного развития семязачатка у разных цветковых растений осуществляется различными путями, что реализуется в известном *принципе поливариантности развития*, который применительно к эмбриологии растений был предложен Батыгиной (1994). В соответствии с этим принципом, очень рано (уже со стадии формирования примордия семязачатка на плаценте) возникают качественные различия (на уровне клеток или тканей), характерные для определенных групп цветковых растений. Так, например, у одних таксонов примордии семязачатка формируются за счет периклинальных клеточных делений во втором слое, а у других таксонов — в третьем слое плаценты. Вследствие этого строение примордиев семязачатков оказывается неодинаковым, а семязачатки в дальнейшем развиваются в рамках различных типов (Шамров, 1994а, 1995, 1999б, 2002б; Shamrov, 1998).

Второй общий принцип — *принцип пространственно-временной координации* — проявляется в том, что каждая структура возникает на определенной стадии развития и в определенной зоне примордия семязачатка.

Из этого следует, что, хотя дифференциация структур семязачатка детерминирована, характер заложения и особенности их развития на базе примордия семязачатка различны (принцип поливариантности развития). Последующее возникновение морфогенетических полей и морфологическое обособление одних («запускающих» этот процесс) структур (например интегумента, гипостазы) вызывает сопряженную дифференциацию других (принцип пространственно-временной координации). В результате этого создается разнообразие типов строения семязачатка, обеспечивающих поливариантность решения взаимосвязи спорофит — гаметофит в ходе развития.

В качестве частных принципов организации, относящихся к отдельным структурам семязачатка, могут быть использованы три «эмбриогенетических закона» (Souiiges, 1937) — законы происхождения, расположения и назначения. При трактовке четвертого — принципа конкурентного развития дублирующих структур — учтены теоретические разработки Батыгина (1986), Терехина (1991) и Батыгиной (1994).

Принцип происхождения: еще в примордии семязачатка можно точно выявить происхождение инициальных клеток основных структур семязачатка и установить связь между ними в ходе развития.

Принцип расположения: положение и направленность делений инициальных клеток соответствуют той роли, которую будут выполнять структуры семязачатка.

Принцип назначения: инициальные клетки, дифференцирующиеся в примордии семязачатка, дают начало всегда одним и тем же структурам семязачатка.

Принцип конкурентного развития дублирующих структур: в семязачатке могут дифференцироваться дублирующие (одноименные и разноименные) структуры, которые, развиваясь в конкурентных отношениях, обеспечивают надежность системы репродукции в критических ситуациях.

При создании классификаций наиболее часто используются принципы типизации. **Принципы типизации** — система исходных положений, направленных на выявление свойств или признаков, характеризующих ту или иную структуру семязачатка у различных таксонов. Эти принципы могут включать разнообразие одной и той же структуры по форме, строению и развитию, а также продолжительности существования. Исходя из анализа имеющихся данных, в качестве таких принципов можно выделить следующие: *специфика развития и строения* (нуцеллус, халаза, археспорий, зародышевый мешок, зародыш, эндосперм), *степень развития структуры* (нуцеллус, фуникулус, интегумент, халаза), *число одноименных структур* (интегумент, археспорий, зародышевый мешок), *взаимоположение различных структур в процессе развития* (морфологические типы семязачатка, в том числе и по ориентации в завязи).

Типизация структур семязачатка и семени

Принципы типизации морфологических типов семязачатка¹. В первой классификации морфологических (по общей морфологии) типов семязачатка (Mirbel, 1829) различали ортотропный, или атропный (прямой), анатропный (обращенный), кампилотропный (искривленный) и амфитропный (двусторонне изогнутый) семязачатки. В дальнейшем было предложено различать еще геми-анатропный (Agardh, 1858) и геми-кампилотропный (Warming, 1913) семязачатки. Гемитропный (полуобращенный) семязачаток в статусе типа установил Goebel (1933), который объединил все известные ему типы семязачатка, кроме ортотропного, термином «дорзовентральные», или «асимметричные» семязачатки. Таким образом, в основу первых классификаций типов семязачатка был положен только общий морфологический критерий — *расположение оси нуцеллуса и микропиле по отношению к плаценте и фуникулусу* (рис. 2).

На основании данных о развитии и строении кампилотропных семязачатков Восquet (1959), как и Goebel (1933), пришел к выводу, что кампилотропный и амфитропный типы являются более поздними модификациями анатропного. Исходными типами Восquet считал ортотропный и анатропный семязачатки. В основу классификации (сюда включались и семязачатки, занимающие промежуточное

¹ Классификации семязачатков по развитию и строению нуцеллуса, интегумента, халазы, фуникулуса и обтуратора будут рассмотрены в соответствующих разделах книги.

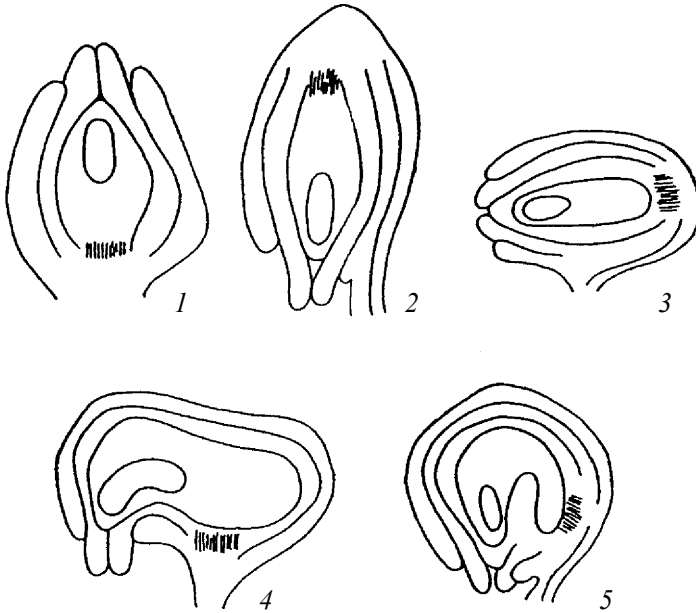


Рис. 2. Основные морфологические типы семязачатка (по: Maheshwari, 1950; Савченко, 1973; на основании работ Mirbel, 1829; Prantl, 1881; Goebel, 1933).

1 — ортотропный, или атропный, 2 — анатропный, 3 — гемитропный, 4 — кампилотропный, 5 — амфитропный.

положение — гемитропные) положены два критерия: 1 — *степень изгибания фуникулуса* и связанная с этим различная длина проводящего пучка семязачатка, 2 — *степень искривления нуцеллуса*. В соответствии с первым критерием выделены две основные серии: ортотропная и анатропная. Исходя из второго критерия, в каждой серии наряду с типовыми (орто- и анатропными семязачатками) выделены кампилотропные (орто- и ана-кампилотропные) и амфитропные (орто- и ана-амфитропные) семязачатки (рис. 3).

Некоторые авторы (Vouman, Boesewinkel, 1991; Vouman, 1992) не делают различий между кампилотропными и амфитропными семязачатками и обозначают их общим понятием «кампилотропия». По их мнению, кампилотропия может возникать на разных стадиях развития семязачатка и не только за счет разрастания нуцеллуса. В отличие от Vosquet (1959), они считают, что становление кампилотропии имеет филогенетическое и адаптивное значение, но не на стадии зародышевого мешка, как в ортотропных и анатропных семязачатках, а в период развития зародыша. За счет кампилотропии семязачатка увеличиваются линейные размеры зародыша, а его своеобразная изогнутая форма связана с особенностями диссеминации и прорастания семян.

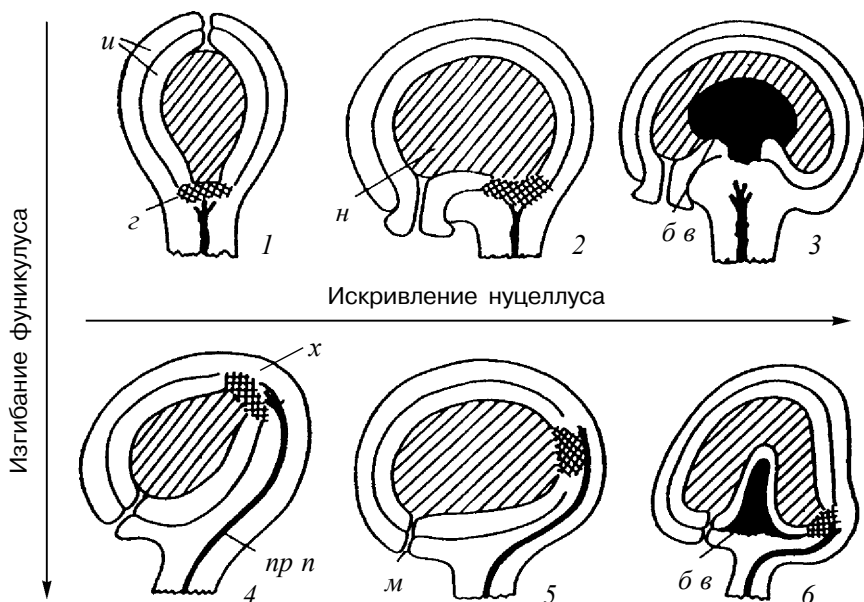


Рис. 3. Разнообразие кампилотропных и амфитропных типов семячатка (по: Vosquet, 1959). 1–3 — ортотропная серия с орто-кампилотропным (2) и орто-амфитропным (3) производными; 4–6 — анатропная серия с ана-кампилотропным (5) и ана-амфитропным (6) производными; б в — базальный вырост, z — гипостаза, и — интегумент, м — микропиле, н — нуцеллус, np n — проводящий пучок, х — халаза.

Савченко (1973) предложила общую классификацию типов семячатка и дополнила ее тремя типами (гипертропный, или сверхобращенный, и орто- и ана-цирцинотропные¹, или закрученные) на основании большей степени изгибания фуникулуса (рис. 4). Однако эти типы следовало бы считать вариантами анатропных и кампилотропных семячатков с очень длинным фуникулусом, при этом расположение оси нуцеллус — микропиле следует рассматривать только по отношению к фуникулусу.

При характеристике морфологического типа семячатка используются дополнительные критерии, например его положение в завязи. В зависимости от направления изгибания фуникулуса выделяют восходящие, приподнимающиеся и нисходящие семячатки (Agardh, 1858; Sterling, 1963). Различают также эпитропные и апотропные семячатки, при этом используются разные критерии: ориентация микропиле относительно фуникулуса и плаценты (апотропный — микропиле повернуто к фуникулусу и плаценте, эпитропный — микропиле обращено в противополож-

¹ Растения с орто- и ана-цирцинотропными семячатками были изучены ранее (*Plumbago capensis* — Haupt, 1934; *Opuntia aurantiaca* — Archibald, 1939). Термин «цирцинотропный» семячаток был введен Archibald (1939).

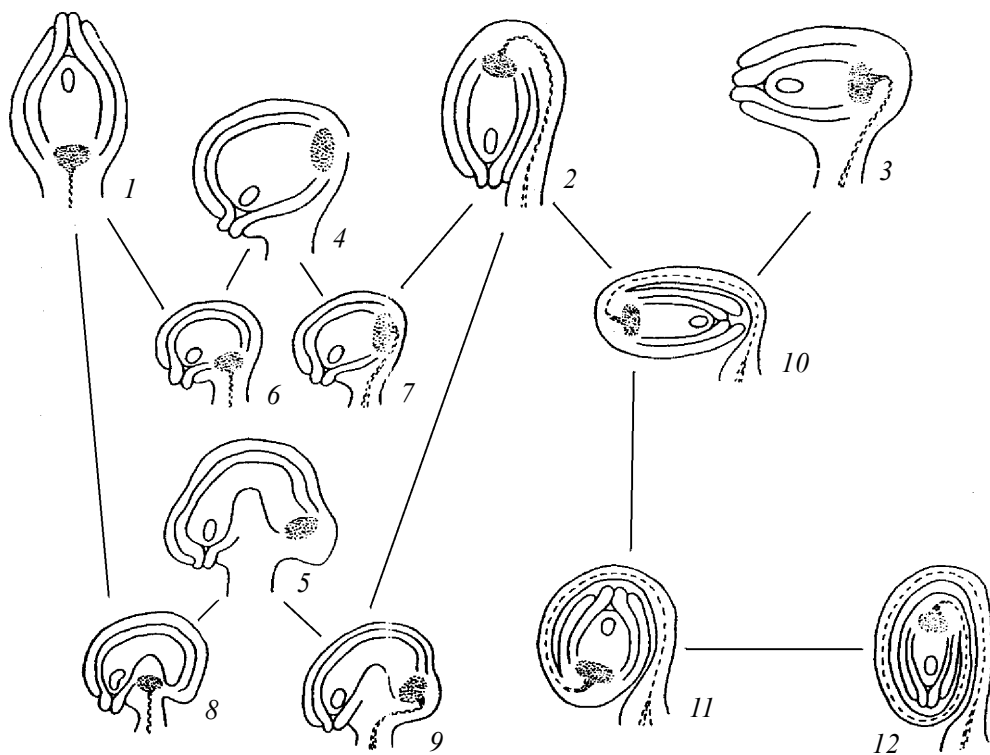


Рис. 4. Классификация морфологических типов семязачатка (по: Савченко, 1973).

1 — ортотропный, 2 — анатропный, 3 — гемитропный, 4 — кампилотропный, 5 — амфитропный, 6 — орто-кампилотропный, 7 — ана-кампилотропный, 8 — орто-амфитропный, 9 — ана-амфитропный, 10 — гипертропный, 11 — орто-цирцинотропный, 12 — ана-цирцинотропный.

ном направлении; Agardh, 1858), характер изгиба флукулуса относительно верхушки или основания завязи (эпитропный — флукулус изгибается снизу вверх, апотропный — его изгиб происходит сверху вниз; Warming, 1913; Тахтаджян, 1948; P. Maheshwari, 1950; Vocquet, 1959), ориентация микропиле по отношению к верхнему концу завязи (эпитропный — микропиле направлено вверх, апотропный — оно направлено вниз; Sterling, 1963), согласованность с изгибом плодолистика (эпитропный, или антитропный — семязачаток и плодолистик изгибаются в противоположных направлениях, апотропный, или синтропный — семязачаток изгибается в той же плоскости, что и плодолистик; Endress, 1994). Выделяют еще плевротропные семязачатки, в которых микропиле остается неповернутым, а флукулус не изгибается (Andersson, 1931; Тахтаджян, 1948; P. Maheshwari, 1950; Батыгина, 1974) (рис. 5).

Более сложной является классификация типов семязачатка, предложенная Корчагиной (1969). В основу классификации положены 7 критериев: 1 — *ориента-*

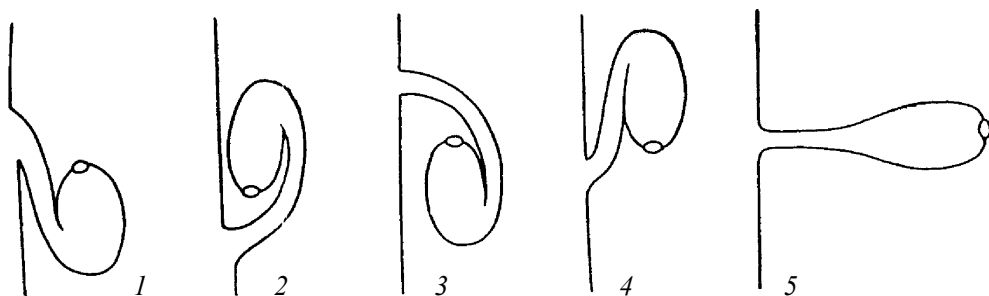


Рис. 5. Положение анатропного семязачатка в завязи (по: Тахтаджян, 1948).

1, 2 — эпигеальное, 3, 4 — апотропное, 5 — плевротропное.

ция микропиле по отношению к основанию стилодийного канала (прямо направленные, в сторону направленные и обратно направленные семязачатки); 2 — положение семязачатка по отношению к месту его прикрепления на плаценте (нисходящий, горизонтальный и восходящий семязачатки); 3 — взаиморасположение семязачатка и фуникулуса (надсемяножковый, неповернутый и подсемяножковый семязачатки); 4 — угол прикрепления семязачатка к плаценте (прямостоячий и наклонностоячий семязачатки); 5 — форма продольной оси (несогнутый и согнутый семязачатки); 6 — наличие семяножки (бесемяножковый, или сидячий, семязачаток и семяножковый, включающий прямосемяножковый и согнутосемяножковый семязачатки); 7 — наличие определенного разрастания тканей интегумента, нуцеллуса, семяножки (семязачатки с обтуратором, ариллусом, карункулой и др.).

Устойчивость морфологического типа семязачатка, как правило, относительна. В связи с тем, что тип семязачатка и его положение в завязи могут меняться в процессе развития, многие авторы предлагают определять тип семязачатка на стадии зрелого зародышевого мешка (Vosquet, 1959; Савченко, Комар, 1965; Савченко, Петрова, 1963; Корчагина, 1969; Савченко, 1973). Расхождение во мнениях относительно типа семязачатка у одного и того же вида (например, у *Zea mays* — Randolph, 1936; Александров и др., 1944; Коробова, 1982) объясняется тем, что тип определялся на разных стадиях развития семязачатка (Савченко, 1973). У некоторых видов, особенно с кампилотропными и амфитропными семязачатками, окончательное становление морфологического типа семязачатка завершается после оплодотворения. В таком случае при решении вопросов систематики и филогении следует характеризовать морфологический тип семязачатка не перед оплодотворением, а на той стадии, когда он сформирован. Существуют также таксоны, у которых в рамках имеющихся классификаций невозможно точно определить и охарактеризовать тип семязачатка (Батыгина, 1984б).

В рассмотренных классификациях морфологических типов семязачатка находят отражение два принципа типизации. Первый принцип (*взаимоположение раз-*

личных структур в процессе развития) основан на единственном критерии, суть которого неодинакова у разных авторов: положение микропиле и нуцеллуса по отношению к фуникулусу (Mirbel, 1829; Prantl, 1881; Goebel, 1933) либо к рубчику (Maheshwari, 1950); ориентация оси микропиле – халаза по отношению к плаценте (Савченко, 1973); ориентация продольной оси нуцеллуса (Батыгина, 1974). Другой принцип типизации (*степень развития структуры*) и два критерия: 1 — степень изгибания фуникулуса и связанная с этим различная длина проводящего пучка семязачатка, 2 — степень искривления нуцеллуса — составляют основу классификации Vocquet (1959). В работе Корчагиной (1969) использованы оба принципа типизации и 7 критериев, при этом большая часть их характеризует положение семязачатков в завязи; однако остальные критерии (угол прикрепления семязачатка к плаценте; форма продольной оси; наличие семяножки) являются вполне применимыми при разработке новых классификаций.

Как свидетельствуют литературные данные, признаки, по которым можно идентифицировать **кампилотропный** и **амфитропный** семязачатки, не всегда четкие: ряд авторов отличает амфитропные семязачатки от кампилотропных по наличию «базального тела» (Vocquet, 1959; Vocquet, Bersier, 1960; Савченко, 1973); другие называют кампилотропными любые семязачатки с изогнутым зародышевым мешком (Cotner, 1976). Существует точка зрения (Bouman, Boesewinkel, 1991; Bouman, 1992), что нет оснований для выделения самостоятельного амфитропного типа. Авторы рассматривают кампилотропный семязачаток в широком смысле, включая в него и амфитропный.

Оригинальные данные о развитии семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* и *Arabidopsis thaliana* свидетельствуют о том, что «амфитропный семязачаток» является лишь стадией развития кампилотропного семязачатка после оплодотворения. В связи с этим мы пришли к заключению о том, что амфитропный тип семязачатка должен быть признан несуществующим (Шамров, 2007). Косвенным подтверждением этого служит тот факт, что в литературе амфитропными чаще всего называют не семязачатки, а формирующиеся семена на ранних стадиях эмбриогенеза.

Принципы классификации типов развития зародышевого мешка. В настоящее время существует большое число классификаций типов развития зародышевого мешка. Coulter (1908) первым оценил значение числа мегаспор и числа делений, сопровождающих образование зародышевого мешка. Первую же классификацию, основанную на этих признаках, дали независимо друг от друга Модилевский (1910) и Palm (1915). Позже при характеристике развития зародышевого мешка стали учитывать особенности его поляризации, что нашло применение при разграничении тетраспорических зародышевых мешков (Chiarugi, 1927). Fagerlind (1939, 1944a) официально закрепил в качестве третьего критерия число полюсов в зародышевом мешке. Он предложил также четвертый критерий — слияние халазальных ядер. P. Maheshwari (1937, 1941) создал классификацию типов развития зародышевого мешка на основе следующих критериев: числа мегаспор,

числа делений, в результате которых образуется зародышевый мешок, и числа ядер в зародышевом мешке. Модилевский (1953) характеризовал типы развития зародышевого мешка по числу мегаспор, числу ядер и полюсов, причем среди двухполюсных типов он различал равно- и разнополюсные.

Романов (1944, 1971, 1981) на основании анализа имеющихся данных пришел к выводу, что такие особенности, как число полюсов, равно- и разнополюсность, а также слияние халазальных ядер, являются одним из проявлений или прямым следствием поведения ядер в развивающемся зародышевом мешке, характерного для каждого типа. Следовательно, понятие типа развития зародышевого мешка, по Романову, исчерпывается тремя критериями: 1 — числом мегаспор, образующих зародышевый мешок; 2 — числом митозов, происходящих в течение его развития; 3 — поведением ядер (как дефинитивным распределением, так и изменяющимися конечными результатами этого распределения явлениями вторичной поляризации и слияния халазальных ядер), определяющим организацию зародышевого мешка. В соответствии с этим им выделены 13 типов (*Polygonum*, *Oenothera*, *Allium*, *Balsamita*, *Drusa*, *Fritillaria*, *Plumbago*, *Plumbagella*, *Adoxa*, *Penaea*, *Eriostemon*, *Peperomia*, *Tulipa tetraphylla*) и 3 подтипа (*Podostemum*, *Clintonia*, *Acalypha*) развития зародышевого мешка. Вопрос о самостоятельности таких типов развития зародышевого мешка, как *Schisandra* (см. Батыгина, Васильева, 1994), *Gunnera* (см. Никитичева, 1994а) и *Chrysanthemum* (см. Шамров, 1994м), продолжает оставаться предметом дискуссии.

При выделении типов развития зародышевого мешка учитывается также положение функционирующей мегаспоры, однако в число критериев этот признак включен лишь некоторыми исследователями (Johri, 1963; Battaglia, 1986).

Терехин (1991, 1994, 1996), используя критерии, сформулированные Романовым, считает, что разнообразие типов развития зародышевого мешка не всегда сколько-нибудь заметно отражается на его строении. Поэтому он предлагает различать три основных типа развития зародышевого мешка: моно-, би- и тетраспорические. По числу делений ядер при образовании зародышевого мешка в типах выделяются подтипы, которые, в свою очередь, подразделяются на вариации в зависимости от числа и распределения ядер в зрелом зародышевом мешке.

Таким образом, существующие классификации типов развития зародышевого мешка построены на одном принципе — *специфике развития и строения*, — но с использованием разных критериев.

Принципы классификации типов эмбриогенеза¹. Прежде всего отметим, что существуют различные морфологические классификации типов зародыша зрелого семени (Martin, 1946; Смирнова, 1962, 1964; Вышенская, 1997; и др.). В их основе лежит такой принцип типизации, как *специфика строения*, который включает следующие критерии: положение зародыша в семени, его форму и размеры, степень дифференциации.

¹ Подробно о принципах классификации типов эмбриогенеза см. Шамров (1997г).

Hanstein (1870) первым подробно проследил закономерности формирования зародыша, описал стадию квадрантов и рассмотрел строение зародыша, исходя из наличия в нем трех гистогенов: дерматогена, перилеммы и плеромы. На основании различий в строении 4-клеточного зародыша, прохождении стадии квадрантов, времени дифференциации и структуре вышеупомянутых гистогенов им были описаны три типа развития зародыша двудольных: *Capsella*, *Oenothera* и *Nicotiana*. С этими типами он сравнивал развитие зародыша других растений, как двудольных, так и однодольных. Следует отметить, что на основании особенностей заложения перегородок в раннем эмбриогенезе были выделены три типа развития зародыша злаков: I — первое и второе деления поперечные, II — первое деление поперечное, а второе наклонное, III — оба деления наклонные (Nцтner, 1881).

В дальнейшем стали учитывать особенности строения тетрады клеток проэмбрио и степень участия апикальной и базальной клеток в построении зародыша (Carano, 1915; Chiarugi, 1925; Schnarf, 1929). Классификация, которую предложил Schnarf (1929), включала пять основных типов: *Cruciferen* (= *Cruciferae*), *Asteraceen* (= *Asteraceae*), *Solanaceen* (= *Solanaceae*), *Chenopodiaceen* (= *Chenopodiaceae*), *Caryophyllaceen* (= *Caryophyllaceae*) (рис. 6).

Используемая в современной литературе классификация типов развития зародыша (Jonansen, 1950) представляет собой трансформированный вариант классификации Schnarf (1929). Jonansen (1950) изменил названия типов эмбриогенеза и дополнил классификацию *Piperad*-типом — зигота делится не поперечно, а продольно.

В дальнейшем были предложены и другие оригинальные классификации типов развития зародыша. Классификация Яковлева (1958) включает 7 типов, среди них — новый *Raeoniaceae*-, или *Raeoniad*-тип (Яковлев, 1951, 1958, 1983). Этот тип характеризуется ценоцитной стадией развития проэмбрио и формированием на его основе большого числа зародышеподобных структур, одна из которых развивается в хорошо дифференцированный зародыш. Согласно представлениям Батыгиной (Batygina, 1989; Батыгина, 1997a), в семени пионов происходит последовательное формирование двух типов зародышей: полового (его развитие заканчивается на стадии заложения протодермы в ценоцитно-клеточной структуре) и соматического (образуется из клеток протодермы).

Батыгиной (1974) была предложена классификация типов эмбриогенеза, включающая 8 типов. В классификацию был включен оригинальный тип эмбриогенеза — *Graminad*, или *Road*, выделенный для однодольных и некоторых двудольных на основании наклонного положения перегородок в раннем периоде формирования зародыша и специфики его органогенеза на последующих этапах развития.

Souiges (1939) создал классификацию типов развития зародыша, основанную на оригинальных эмбриогенетических законах, исходя из характера деления клеток первых четырех генераций. Он различал 2 периода, в каждом из которых имеется 6 мегархетипов, характеризующихся разной степенью участия апикальной и базальной клеток двухклеточного проэмбрио в построении зрелого зародыша.

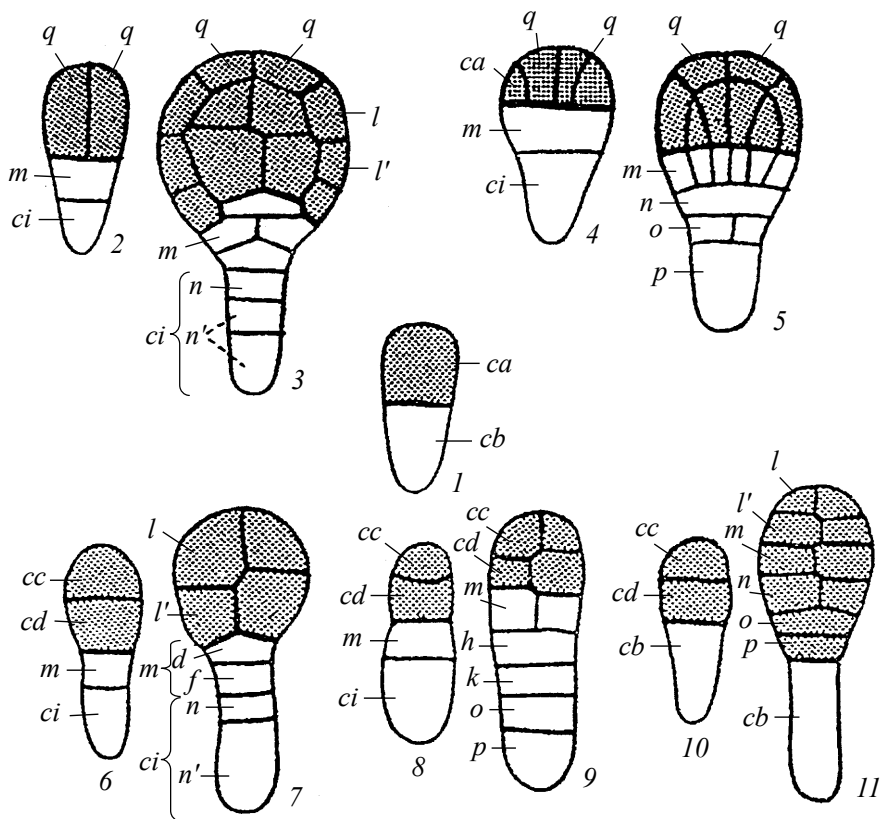


Рис. 6. Классификация типов эмбриогенеза (по: Wardlaw, 1955; на основании данных Schnarf, 1929).

l — поперечное деление в зиготе и образование двухклеточного зародыша, 2–11 — дальнейшее развитие зародыша по Cruciferae-типу (2, 3), Asteraceae-типу (4, 5), Solanaceae-типу (6, 7), Chenopodiaceae-типу (8, 9) и Caryophyllaceae-типу (10, 11); *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *m* — средняя клетка, *cc*, *cd*, *l*, *l'*, *q* — этажи апикальной клетки, *h*, *k*, *n*, *n'*, *o*, *p* — этажи нижней клетки, *d*, *f* — этажи средней клетки.

Предлагаются и другие классификации типов эмбриогенеза. Классификация Yamazaki (1982) была предложена для двудольных растений и основана главным образом на закономерностях дифференциации инициалей корня и гипокотыля. Periasamy (1977) подверг критике существующие к тому времени классификации, основанные на **генеалогическом подходе**, согласно которому развитие зародыша характеризуется закономерностями, позволяющими уже в проэмбрио выявить компетентные клетки, дающие в дальнейшем определенные органы зрелого зародыша. Взамен этого был предложен **морфогенетический подход** — в процессе развития зародыша имеется определенная пластичность потенциалов клеток, которая

может проявляться на сравнительно поздних этапах. Periasamy считал, что в процессе эмбриогенеза изменяется соотношение поверхности к объему клеток и важным морфогенетическим событием, свидетельствующим об изменениях в строении проэмбрио, является формирование первой внутренней клетки. В результате этого в проэмбрио дифференцируются две группы клеток (наружные и внутренние), развивающиеся самостоятельными путями. Классификация зародышей, согласно Periasamy (1977), включает группы, серии и вариации, при этом каждая ступень иерархии имеет свой критерий: число клеточных ярусов в проэмбрио, когда начинается дифференциация внутренних клеток (группы); расположение ярусов с изменяющимся числом клеток (серии); расположение ярусов, в которых формируются первые внутренние клетки (вариации).

Таким образом, классификации типов эмбриогенеза созданы преимущественно с учетом единого принципа типизации (*специфики развития и строения*), включающего различное число критериев.

На основании сравнительного анализа литературных и оригинальных данных (Shamrov, 1996a) представляется целесообразным использование обоих подходов при изучении эмбриогенеза: генеалогического (особенности раннего эмбриогенеза — порядок делений, топография слоев, характеристика клеток в различных областях зародыша) и морфогенетического, или динамического (меняющееся состояние зародыша, особенно во время критических стадий развития) (Wardlaw, 1955; Батыгина, 1974; Vallade, 1989; Терехин, 1991; Meinke, 1991; и др.). Подтверждением этого являются экспериментальные исследования мутантных растений, позволяющие оценить значимость различных факторов в реализации программы развития зародыша.

Принципы классификации типов эндоспермогенеза. При классифицировании типов эндоспермогенеза использовался следующий принцип типизации: *специфика развития эндосперма на ранних стадиях развития*. В большинстве существующих классификаций выделяют два основных типа развития эндосперма у цветковых растений: нуклеарный (характеризуется отсутствием цитокинеза с самых первых стадий) и целлюлярный (каждое деление ядра в эндосперме сопровождается цитокинезом) (Samuelsson, 1913; Schnarf, 1917, 1929; Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Coccucci, 1986). Гелобиальный эндосперм обычно рассматривается как эндосперм с признаками обоих вышеназванных типов — первое деление в эндосперме приводит к образованию двух клеток, в которых (обычно в микропилярной) затем происходят только свободоядерные деления (Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1984). Ряд авторов увеличивают число типов до четырех, выделяя промежуточный тип наряду с гелобиальным (Wunderlich, 1959) либо разделяя целлюлярный тип на собственно целлюлярный и тубифлоральный типы (Камелина, 1991, 1997). Для многих растений описано своеобразное развитие эндосперма, которое характеризуется признаками разных типов (Dahlgren, 1934; Herr, 1961; Madhavan, Gupta, 1982; Коробова-Семенченко, 1977; Czapik, 1991).

В классификации эндоспермогенеза при выделении иерархических категорий используют ряд критериев: 1 — наличие или отсутствие клеточной перегородки при делении первичной клетки эндосперма (целлюлярный и нуклеарный типы, соответственно); 2 — положение первой и второй перегородок (модификации в целлюлярном типе, обозначаемые как «типы» — Mauritzon, 1935; Ros̄in, 1949; Wunderlich, 1967; Di Fulvio, 1983; «формы» — Schnarf, 1917, 1929; Gliлж, 1936–1937; или «вариации» — Kapil, Vijayaraghavan, 1962, 1965; Шамров, Жинкина, 1994); 3 — число ядер в халазальной клетке («формы» в гелобииальном типе — Swamy, Parameswaran, 1963); 4 — положение ядер в первичной клетке эндосперма («типы» и «подтипы» в нуклеарном типе — Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Coccusci, 1986).

Ряд авторов учитывали также степень участия первичных микропилярной и халазальной клеток в образовании целлюлярного эндосперма семени. Samuelsson (1913) выделил две серии: серия А — обе клетки принимают участие в образовании эндосперма, серия В — только одна из клеток образует эндосперм, а другая функционирует как гаусторий. На основании этих положений была предложена новая общая классификация эндосперма цветковых растений (Di Fulvio, 1983; Di Fulvio, Coccusci, 1986). Целлюлярному типу развития эндосперма, так же как и нуклеарному, придан статус мегатипа, подтипам — статус типа, а вариациям — статус подтипов. Целлюлярный мегатип эндоспермогенеза представлен 5 типами и 12 подтипами. Типы образуют 2 группы, различающиеся положением перегородки во время первого деления в эндосперме. Первая группа характеризуется продольным заложением перегородки: изобилатеральный (обе клетки принимают участие в образовании эндосперма) и гетерополярный (участвует только одна из клеток, а другая формирует латеральный гаусторий) типы. Вторая группа включает типы, в которых первое деление поперечное: изополярный (обе клетки участвуют в построении эндосперма), гетерополярный микропилярный (микропилярная клетка принимает участие в формировании эндосперма семени, а халазальная — образует гаусторий), гетерополярный халазальный (халазальная клетка образует эндосперм, а микропилярная — гаусторий).

Предложенные критерии, на наш взгляд, не полностью отражают все особенности развития эндосперма. В литературе почти не рассматривается роль гелобииального типа в эволюции эндосперма, хотя число таксонов, у которых он обнаружен, довольно значительно. Лишь в одной из работ (Heit, 1995) этот тип рассматривается не как промежуточный этап эволюции от целлюлярного эндосперма к нуклеарному, а как параллельный путь развития. Еще Р. Maheshwari (1950) отмечал, что между типами существуют переходные формы. По мнению Терехина (1996), способ развития эндосперма тесно связан с адаптивным характером прорастания семян. Таким образом, понимание современного состояния проблемы невозможно без учета особенностей эволюционного становления способов развития эндосперма. Ранее подобный подход был использован, например, при изучении эмбриогенеза злаков (Батыгина, 1987).

Все это заставило нас пересмотреть представления о принципах типизации эндосперма и обсудить все имеющееся его разнообразие типов и вариаций с пози-

ции эволюционных преобразований. При создании иерархической классификации способов развития эндосперма нами использован онто-филогенетический подход (Батыгина, 1987), позволяющий не только типизировать способы образования эндосперма, но и объяснить их возникновение у цветковых растений (Шамров, 1997е, 2006а; Shamrov, 2006). Классификация включает три ступени иерархии: типы, подтипы, вариации. Принцип ее построения в целом сходен с таковым при выделении типов и вариаций эмбриогенеза. В ней учитываются следующие критерии: морфогенетические потенции первичных микропилярной и халазальной клеток, степень их участия в построении эндосперма семени, положение клеточных перегородок или число ядер после второго и последующего делений, дефинитивная структурная организация.

Предлагаем различать два основных типа развития эндосперма: **целлюлярный** (в период раннего эндоспермогенеза процессы кариокинеза в обеих клетках завершаются цитокинезом) и **гелобияльный** (в обеих клетках осуществляется только кариокинез) (рис. 7, 8). Нуклеарный тип, вероятно, следует рассматривать как подтип гелобияльного типа.

Типы подразделяются на ряд подтипов по степени участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма.

Подтипы целлюлярного типа:

микропилярный с халазальным гаусторием — эндосперм формируется за счет микропилярной клетки, а халазальная клетка функционирует как гаусторий (некоторые *Icacinaceae*, *Fouquieriaceae*, *Saururaceae*, многие *Nymphaeaceae*);

халазальный с микропилярным гаусторием — микропилярная клетка становится гаусторием, а халазальная образует эндосперм (*Loasaceae*, некоторые *Campanulaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*);

микропилярный с терминальными гаусториями — эндосперм формируется из нижних производных микропилярной клетки, а халазальная клетка и верхние производные микропилярной клетки образуют халазальный и микропилярный гаустории (*Buddlejaceae*, *Crassulaceae*, *Gesneriaceae*, *Orobanchaceae*, *Pedaliaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Verbenaceae*);

микропилярно-халазальный без гаусториев — обе клетки принимают почти равное участие в образовании эндосперма (*Annonaceae*, *Aristolochiaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Degeneriaceae*, *Monimiaceae*, *Nelumbonaceae*, *Sarraceniaceae*, *Winteraceae*);

микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями — обе клетки двуклеточного эндосперма формируют эндосперм, а также микропилярный и халазальный гаустории (*Callitrichaceae*, *Campanulaceae*, *Lentibulariaceae*, *Lobeliaceae*, *Stylidiaceae*).

В подтипах целлюлярного типа можно выделить ряд вариаций¹ по положению перегородок во время второго деления в эндосперме.

Микропилярный с халазальным гаусторием подтип:

Nymphaea-вариация² — в микропилярной клетке происходят деления в различных направлениях, а халазальная клетка функционирует как гаусторий (рис. 8, 1).

Основные стадии развития зародыша	Тип	Подтип	Вариация	
	Целлюлярный	микропилярный с халазальным гаусторием	Nymphaea	
		халазальный с микропилярным гаусторием	Pedicularis	
			Pentaphragma	
		микропилярный с терминальными гаусториями	Prunella	
			Callitriche	
		микропилярно-халазальный без гаусториев	Annona	
		микропилярно-халазальный с гаусториями	Phyteuma	
			Scutellaria	
		Глобиальный	микропилярный с халазальным гаусторием	Limnocharis
				Dianella
микропилярный без гаусториев				

Рис. 7. Иерархическая классификация типов развития эндосперма у цветковых растений (по: Shamrov, 2006; Шамров, 2006а, с изменениями).

м з — микропилярный гаусторий эндосперма, *м к* — микропилярная клетка эндосперма, *х з* — халазальный гаусторий эндосперма, *х к* — халазальная клетка эндосперма.

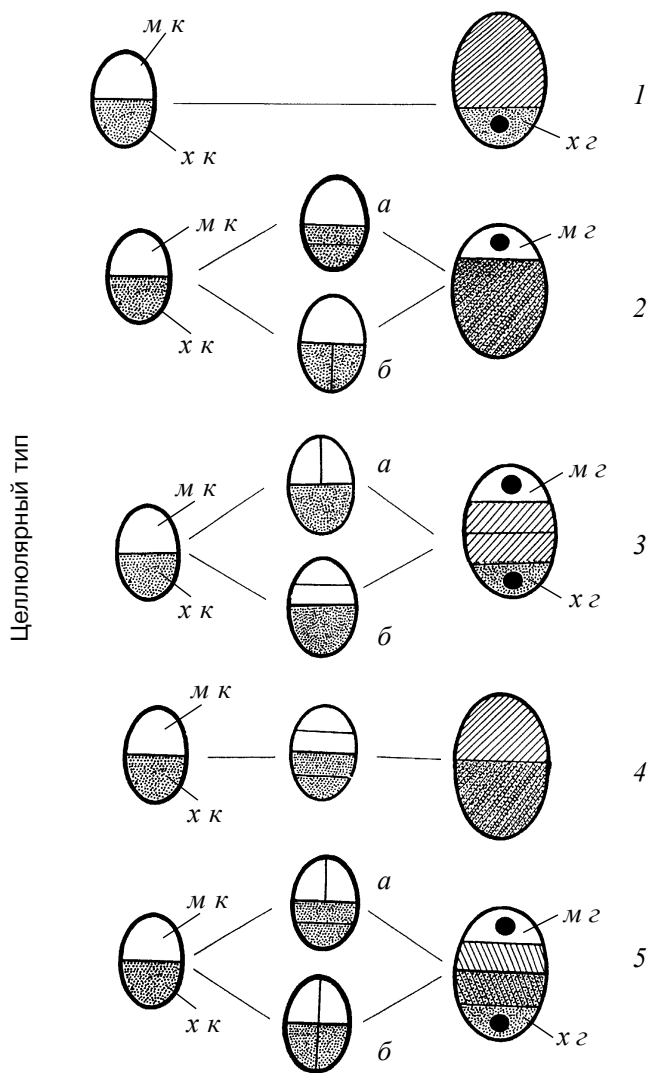


Рис. 8. Целлюлярный (1–5) и гелоблиальный (6, 7) типы развития эндосперма, их подтипы и вариации.

1 — микропилярный с халазальным гаусторием подтип: *Nymphaea*-вариация; 2 — халазальный с микропилярным гаусторием подтип: *a* — *Pedicularis*-вариация, *б* — *Pentaphragma*-вариация; 3 — микропилярный с терминальными гаусториями подтип: *a* — *Prunella*-вариация, *б* — *Callitriche*-вариация; 4 — микропилярно-халазальный без гаусториев подтип: *Annona*-вариация; 5 — микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип: *a* — *Phyteuma*-вариация, *б* — *Scutellaria*-вариация; 6 — микропилярный с халазальным гаусторием подтип: *a* — *Limncharis*-вариация, *б* — *Dianella*-вариация; 7 — микропилярный без гаусториев подтип; *м з* — микропилярный гаусторий, *м к* — микропилярная клетка, *х з* — халазальный гаусторий, *х к* — халазальная клетка.

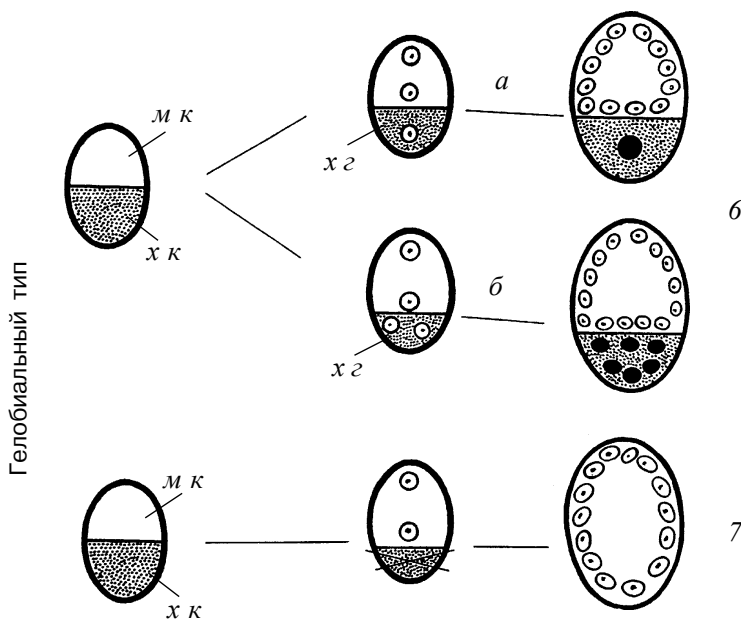


Рис. 8 (окончание).

Халазальный с микропиллярным гаусторием подтип:

Pedicularis-вариация — делится поперечно только халазальная клетка, в результате чего образуется линейная триада клеток (включена *Lavandula*-вариация; здесь и далее вариации, взятые в скобки, могут рассматриваться как особые способы образования гаусториев в эндосперме — Gliž, 1936–1937; Di Fulvio, 1983) (рис. 8, 2а);

Pentaphragma-вариация — в отличие от предыдущей вариации, деление в халазальной клетке — продольное, а триада клеток является обратно Т-образной (рис. 8, 2б).

Микропиллярный с терминальными гаусториями подтип:

Prunella-вариация — второе продольное деление происходит только в микропиллярной клетке, образуется Т-образная триада клеток (включены *Alectorolophus*-, *Galeopsis*-, *Limosella*-, *Linaria*- и *Veronica-VI*-вариации) (рис. 8, 3а; 9, 1–3);

Callitriche-вариация — второе поперечное деление происходит в микропиллярной клетке, возникает линейная триада клеток (включены *Incarvillea*- и *Stachys*-вариации) (рис. 8, 3б).

¹ Даны приоритетные названия вариаций; примеры таксонов с указанием авторов, предложивших вариации в целлюлярном и гелобильном типах развития эндосперма — см. Шамров (1997а, б).

² Название предложено нами.

Микропилярно-халазальный без гаусториев подтип:

Аннона-вариация — второе деление в обеих клетках поперечное, образуется линейная тетрада клеток (включены *Azorigina*-, *Ceratophyllum*- и *Ericaceae*-вариации; как производные вариации, сюда могут быть отнесены *Adoxa*- и *Lappula*-вариации, характеризующиеся продольным или варибельным заложением первой и ряда последующих перегородок на ранних стадиях эндоспермогенеза — Schnarf, 1929) (рис. 8, 4; 9, 5, 6, 9–19).

Микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип:

Phyteuma-вариация — микропилярная клетка делится продольно, а халазальная — поперечно, что приводит к формированию Т-образной тетрады клеток (включена *Isotoma*-вариация) (рис. 8, 2а; 9, 7, 8);

Scutellaria-вариация — второе деление в обеих клетках продольное с образованием изобилатеральной тетрады клеток (включены *Catalpa*-, *Codonopsis*-, *Prolimosella*-, *Sphenoclea*-, *Verbascum*- и *Veronica-I-V*-вариации) (рис. 8, 5б).

Подтипы глобиального типа:

микропилярный с халазальным гаусторием (собственно глобиальный тип) — эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная трансформируется в гаусторий (*Aponogetonaceae*, *Asphodelaceae*, *Costaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Limnocharitaceae*, *Phormiaceae*, *Pontederiaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zannicheliaceae*, некоторые *Cabombaceae*, *Nymphaeaceae*);

микропилярный без гаусториев (= нуклеарный) — только процессы кариокинеза в первичной клетке эндосперма во время раннего эндоспермогенеза (*Brassicaceae*, *Cactaceae*, *Cyperaceae*, *Eriocaulaceae*, *Fabaceae*, *Gentianaceae*, *Poaceae*, *Restionaceae*, *Rosaceae*, *Zosteraceae*).

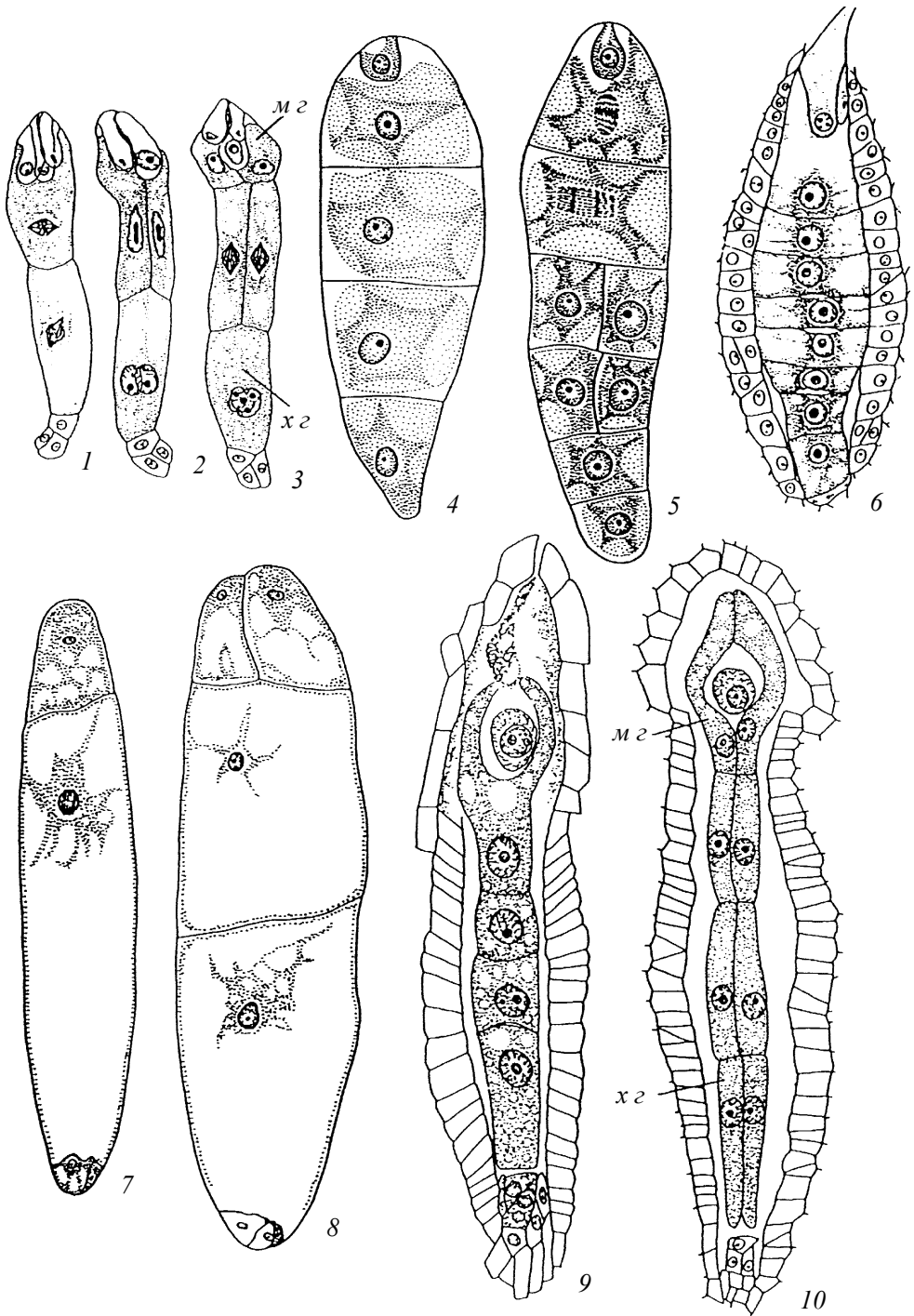
В микропилярном с халазальным гаусторием подтипе глобиального типа выделяются две вариации по числу ядер в халазальной клетке двуклеточного эндосперма:

Limnocharis¹ (А-форма — Swamy, Parameswaran, 1963, или унуклеарная — Шамров, 1997г) — одно ядро в халазальной клетке (рис. 8, 6а; 10, 1–3);

Dianella¹ (В–Е-формы — Swamy, Parameswaran, 1963, или полинуклеарная — Шамров, 1997г) — много ядер в халазальной клетке (рис. 8, 6б; 10, 4).

Рис. 9. Строение и развитие эндосперма по целлюлярному типу.

1–3 — *Prunella*-вариация у *Orobanche cumana* (по: Анисимова, 1983); 4–6 — *Annona*-вариация у *Bragantia wallichii* (4, 5 — по: Nair, Narayanan, 1961) и *Villarsia reniformis* (6 — по: Stolt, 1921); 7, 8 — *Phyteuma*-вариация у *Trochodendron arabioides* (по: Иоффе, 1962); 9, 10 — *Ericaceae*-вариация (= *Annona*-вариация) у *Rhododendron mucronulatum* (по: Якобсон, 1976); 11–14 — *Ceratophyllum*-вариация (= *Annona*-вариация) у *Ceratophyllum pentacanthum* (11, 12, 14) и *C. demersum* (13) (по: Шамров, Батыгина, 1984); 15–19 — *Azorigina*-вариация (= *Annona*-вариация) у *Azorigina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994); *и ш* — инициалы «шейки» эндосперма, *и ц т э* — инициалы центрального тела эндосперма, *м з* — микропилярный гаусторий, *пнд* — постаменто-подиум, *х з* — халазальный гаусторий.



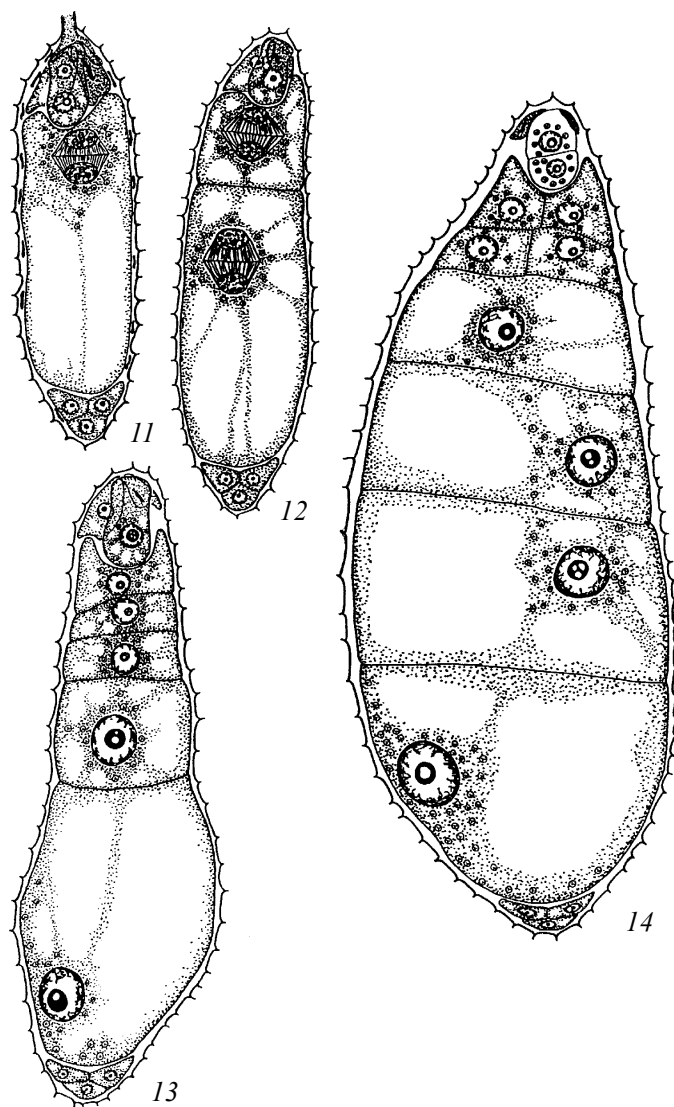


Рис. 9 (продолжение).

В микропилярном без гаусториев подтипе выделение вариаций затруднено, так как нет четких критериев для их разделения (рис. 8, 7; 10, 5–9). Некоторые авторы (Росин, 1927) в зависимости от способа перехода свободнойядерной стадии развития в клеточную различают у центросеменных несколько типов (вариаций) клеткообразования.

¹ Название предложено нами.

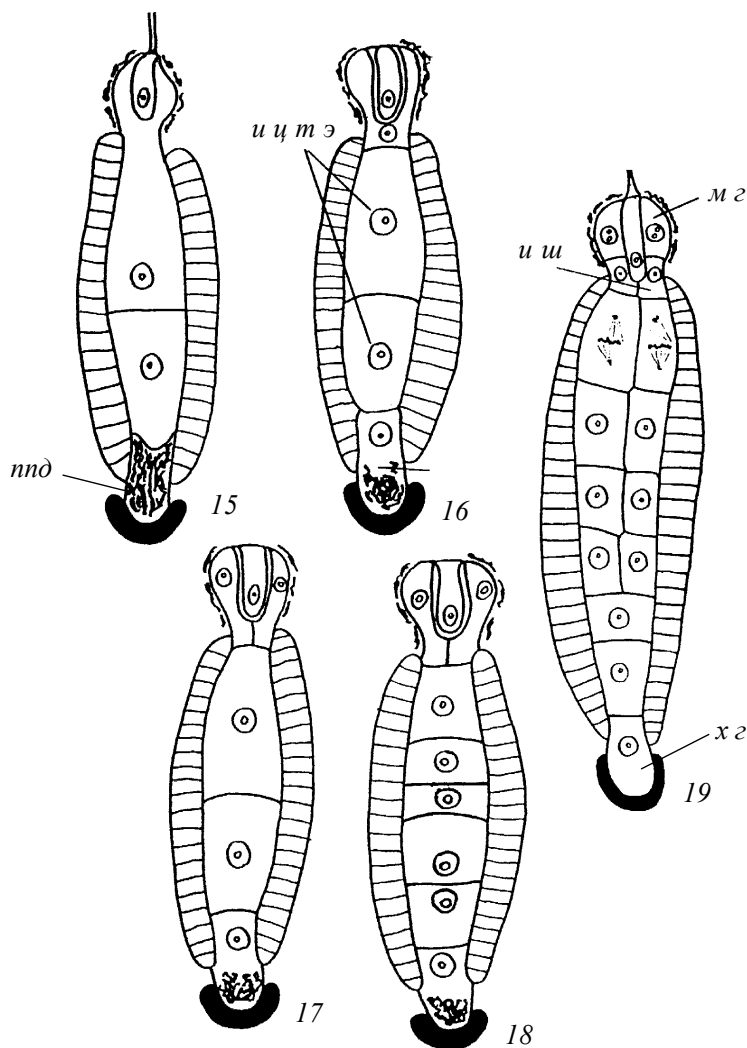


Рис. 9 (окончание).

Становление типов развития эндосперма происходило сопряженно с окружающими тканями семязачатка и семени. Наибольшее значение, вероятно, имели взаимосвязи эндосперма с зародышем, с одной стороны, и с антиподами, с другой, обусловленные спецификой транспорта питательных веществ в семязачатке и семени через систему последовательно функционирующих специализированных гаусториальных структур.

¹ Название предложено нами.

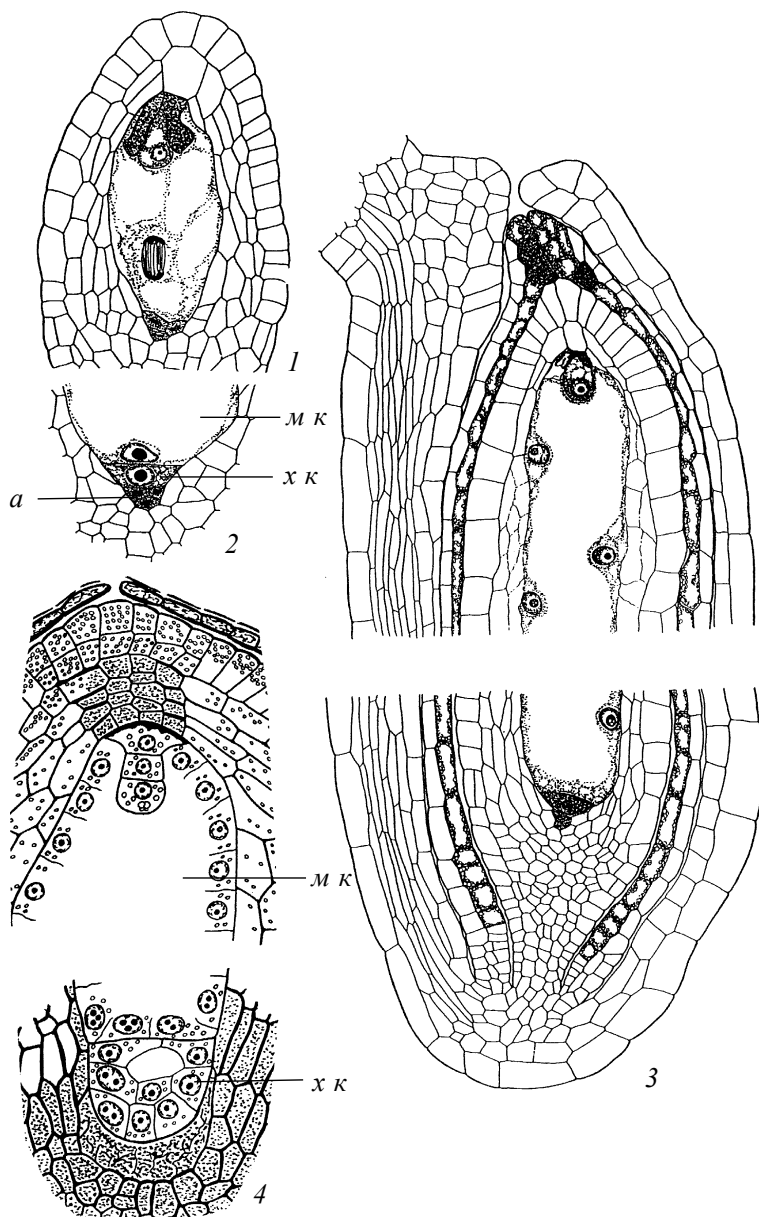


Рис. 10. Строение и развитие эндосперма по гелобияльному типу.

1–3 — *Limnocharis*-вариация у *Juncus filiformis* (по: Анисимова, 1990); 4 — *Dianella*-вариация у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в); 5, 6 — микропиллярный без гаусториев подтип (= нуклеарный эндосперм) у *Gentiana lutea* (по: Шамров, 1987); 7–9 — *Dianella*-вариация у *Polygonatum roseum* (по: Сатарова, 1990); а — антиподы, м к — микропиллярная клетка, х к — халазальная клетка.

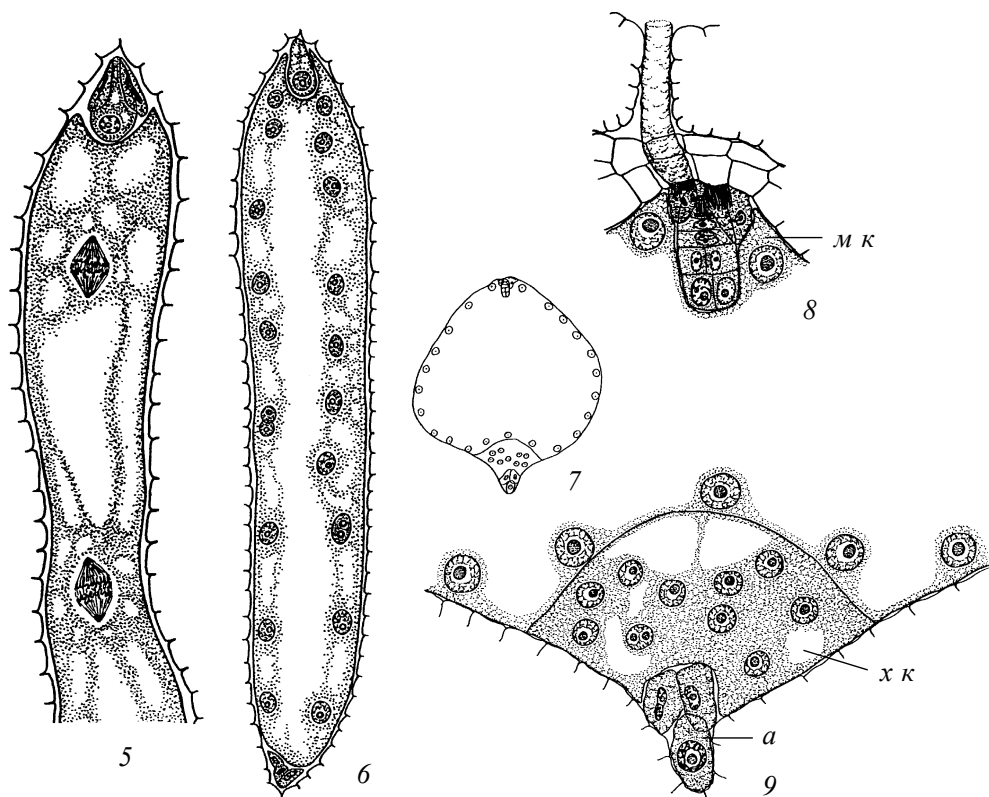


Рис. 10 (окончание).

Эволюция эндосперма двудольных и однодольных растений происходила, вероятно, параллельными путями. Об этом свидетельствует, прежде всего, распределение типов эндосперма. Для однодольных характерны гелобияльный (34 семейства) и нуклеарный (30 семейств), а для двудольных — нуклеарный (156 семейств) и целлюлярный (135 семейств) типы развития эндосперма (Камелина, 1991). При этом у примитивных однодольных эндосперм преимущественно гелобияльный, реже нуклеарный, а у продвинутых — только нуклеарный; у примитивных двудольных наряду с целлюлярным эндоспермом широко распространен нуклеарный, тогда как у продвинутых таксонов эндосперм либо нуклеарный, либо целлюлярный с гаусториями.

Вопросы эволюционного становления типов развития эндосперма цветковых растений дискутируются (P. Maheshwari, 1950; Терехин, 1996; Жукова, 1997; и др.). В качестве исходного типа одни авторы (Schnarf, 1929; Sporne, 1954; Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1976; Battaglia, 1980; Камелина, 1991) рассматривают нуклеарный, а другие (Coulter, Chamberlain, 1903; Swamy, Ganapathy, 1957;

Friedman, 1994, 1995) — целлюлярный. Существует точка зрения, что оба типа возникли одновременно (Palm, 1915; Кордюм, 1978).

По нашему мнению, эволюционно более молодым является эндосперм, развитие которого характеризуется признаками целлюлярного и гелобиального типов (несбалансированность кардио- и цитокинеза в микропилярной клетке двуклеточного эндосперма) (рис. 11, 1). Такое своеобразное развитие эндосперма отмечено у представителей ряда семейств. В сем. *Aquifoliaceae* (эндосперм целлюлярного типа) деления в первых двух клетках могут не сопровождаться цитокинезом (Herr, 1961), т.е. развитие эндосперма начинается по гелобиальному типу. Для представителей сем. *Saxifragaceae* характерен эндосперм гелобиального типа, однако в некоторых случаях он может быть целлюлярным или нуклеарным (Коробова-Семенченко, 1977). У ряда видов семейств *Balsaminaceae* и *Loganiaceae* (эндосперм целлюлярного типа) в результате деления микропилярной клетки образуется ряд из трех клеток, верхняя из которых преобразуется в микропилярный гаусторий, а в нижней и центральной клетках, дающих эндосперм, происходят свободноядерные деления (Dahlgren, 1934; Yamazaki, 1963). В сем. *Acanthaceae* эндосперм, образующийся на базе центральной клетки, может быть с самого начала либо клеточным, либо свободноядерным (Mohan Ram, 1962; Karlström, 1974a, b; Madhavan, Gupta, 1982). В сем. *Brassicaceae* (*Arabidopsis*), характеризующемся нуклеарным эндоспермом, на стадии двуядерного эндосперма одно ядро мигрирует в халазальный район; далее здесь образуются 2–8 ядер, которые отделяются плотной цитоплазмой от остальной части эндосперма, имитируя халазальную камеру гелобиального эндосперма как по строению, так и по роли в дальнейшем развитии (Herr, 1999). Сходное поведение нуклеарного эндосперма было описано ранее у *Hypericum acutum* (*Clusiaceae*), когда в период раннего эмбриогенеза группа ядер в халазальной части эндосперма образует подобие синцития (Stenar, 1938).

Разнообразие типов формирования описано в сем. *Nymphaeaceae*, располагающемся в основании большинства филогенетических систем и сочетающемся в своем строении признаки двудольных и однодольных. У представителей этого семейства обнаружено три типа развития эндосперма, при этом по наличию целлюлярного эндосперма (большинство видов — Батыгина, Шамров, 1985) оно тяготеет к двудольным, тогда как по склонности некоторых представителей к формированию гелобиального (*Nymphaea stellata* — Khanna, 1967) и нуклеарного (*Euryale ferox* — Khanna, 1964) эндосперма это семейство ближе к однодольным. Следует отметить, что гелобиальный тип развития эндосперма обнаружен и у представителей близкородственного сем. *Cabombaceae* (Батыгина, Шамров, 1985).

У двудольных наиболее близок к анцестральному целлюлярный эндосперм ряда таксонов (*Fouquieriaceae*, *Saururaceae*), у которых эндосперм образуется за счет делений микропилярной клетки, а халазальная клетка трансформируется в гаусторий (микропилярный с халазальным гаусторием подтип) (рис. 11, 2). Такой способ формирования эндосперма, характеризующийся высокой степенью специализации халазальной клетки с первых стадий развития, вероятно, оказался тупи-

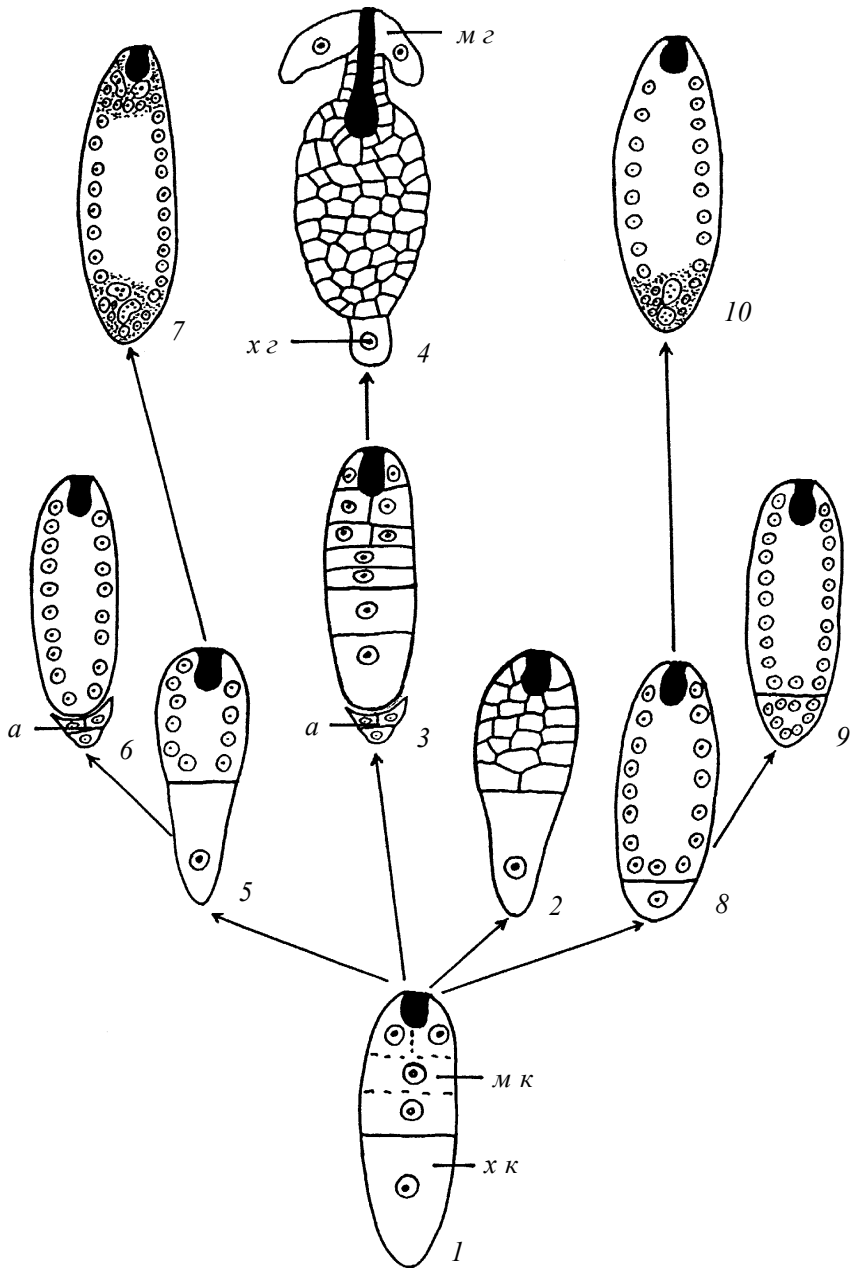


Рис. 11. Схема возможных направлений эволюции эндосперма у цветковых растений (объяснение в тексте) (по: Шамров, 1997г, с изменениями).

а — антиподы, мг — микропиларный гаусторий, мк — микропиларная клетка, хг — халазальный гаусторий, хк — халазальная клетка.

ковой линией. Значительно большее значение в эволюции имел эндосперм, формирующийся за счет делений обеих клеток (первичных микропилярной и халазальной). Он характеризовался меньшей степенью тканевой дифференциации, при этом отсутствовали такие специализированные структуры, как гаустории (микропилярно-халазальный без гаусториев подтип) (*Ceratophyllaceae*, *Monimiaceae*, *Nelumbonaceae*, *Winteraceae*). Отсутствие гаусториев в этом случае компенсируется формированием крупных, долго сохраняющихся антипод (иногда они увеличиваются в числе), которые участвуют в обеспечении питательными веществами растущего эндосперма на первых стадиях развития (рис. 11, 3). На основе этого в дальнейшем мог сформироваться эндосперм с терминальными гаусториями. Либо в гаустории трансформируются верхние производные обеих клеток (микропилярно-халазальный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип — *Campanulaceae*, *Lentibulariaceae*, *Lobeliaceae*), либо один из гаусториев, халазальный, является прямым продолжением одноименной клетки (микропилярный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип — *Gesneriaceae*, *Orobanchaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*) (рис. 11, 4). На базе эндосперма, относящегося к микропилярно-халазальному без гаусториев подтипу, мог возникнуть также эндосперм ряда продвинутых таксонов, характеризующийся продольным или варибельным заложением первой, а иногда и ряда последующих перегородок — от поперечного через наклонное до продольного (некоторые *Adoxaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chloranthaceae*, *Circaeasteraceae*, *Diapensiaceae*, *Dipsacaceae*, *Piperaceae*, *Valerianaceae*).

Нуклеарный эндосперм у двудольных предположительно возник в результате постепенной редукции халазальной клетки, функцию которой стали выполнять другие структуры (рис. 11, 5, 6). Сначала происходило формирование эндосперма без оформления специфических гаусториальных структур, что присуще, например, ряду таксонов в основании системы цветковых растений (*Casuarinaceae*, *Myricaceae*, *Myristicaceae*, *Ranunculaceae*, некоторые *Hamamelidaceae*, *Papaveraceae* и др.). Дальнейшая эволюция была связана с гетероморфностью и гетероплярностью эндосперма и функционированием его микропилярного и халазального районов как гаусториев (рис. 11, 7). Более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто гипертрофированных и полиплоидных, обнаруживаются либо только на халазальном (*Aizoaceae*, *Gentianaceae*, *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Sapindaceae* и др.), либо на обоих полюсах (*Brassicaceae*, *Caricaceae*, *Sterculiaceae* и др.), при этом на халазальном полюсе клеткообразования может не происходить, что приводит затем к формированию многоядерного халазального гаустория (*Amaranthaceae*, *Elaeagnaceae*, *Fabaceae*, *Nyctaginaceae*, *Rhamnaceae*). Прослеживается корреляция между наличием гаусториев в нуклеарном эндосперме и временем существования антипод. У растений с долго сохраняющимися антиподами эндосперм не образует гаусториев, тогда как в случае эфемерных антипод гаустории, и прежде всего халазальный, формируются.

У однодольных на базе исходного типа эндосперма в микропилярной, а иногда и халазальной клетке стали происходить преимущественно процессы кариокинеза. Таким образом, первоначально преимущественное развитие получил гелобильный тип эндосперма (рис. 11, 8, 9). Дальнейшая эволюция происходила, вероятно, в направлении постепенной редукции его халазальной клетки и становления нуклеарного эндосперма (рис. 11, 10). Об этом свидетельствует, например наличие обоих типов развития эндосперма в ряде семейств (*Alismataceae*, *Amaryllidaceae*, *Asparagaceae*, *Liliaceae*, *Melanthiaceae* и др.). Функцию халазальной клетки, выполняющей роль гаустория, стал осуществлять весь халазальный полюс нуклеарного эндосперма. В халазальной части эндосперма ряда таксонов (*Iridaceae*, *Juncaginaceae*, *Najadaceae*, *Zosteraceae* и др.) отмечены более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто неправильной формы, иногда формируется гаусторий (*Arecaceae*, *Commelinaceae* и др.). Возникновение нуклеарного эндосперма у однодольных коррелирует с общей редукцией семязачатка, становлением тenuity целляности и формированием двуслойных интегументов (Шамров, 1995, 1999б, 2003, 2006б; Shamrov, 1997, 1998, 2000в, 2004).

Глава 2. СТРУКТУРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕМЯЗАЧАТКА

Прежде чем рассматривать особенности дифференциации семязачатка, дадим краткую характеристику тем структурам, в окружении которых он развивается.

Важнейшим органом покрытосеменных растений, в котором происходят микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление и оплодотворение, развитие зародыша, эндосперма и в конечном счете — образование семян и плодов, является цветок (Меликян, Тихомиров, 1994). Цветки необычайно разнообразны по строению, окраске и размерам. Стерильную часть цветка образуют чашелистики (чашечка) и лепестки (венчик), составляющие вместе околоцветник. Ковнутри от околоцветника расположены тычинки, а в центре — плодолистки. Совокупность тычинок (микроспорофиллов) в цветке называют **андроецеом**, а плодолистиков, или карпелей (мегаспорофиллов) — **гинецеом** (рис. 12, 1).

Гинецей имеет различное строение и может содержать один или несколько плодолистиков. Они могут быть свободными, т.е. не сросшимися друг с другом, или объединенными в разной степени. Плодолистик состоит из трех частей: **завязи** (проксимальная фертильная часть, в которой возникают семязачатки), **рыльца** (дистальная часть, воспринимающая пыльцу) и **стилодия** (средняя часть, при полном срастании плодолистиков ее называют столбиком). Гинецей из свободных плодолистиков обозначают как **апокарпный** (при наличии нескольких плодолистиков — полимерно-апокарпный, а одного плодолистика — мономерно-апокарпный). Гинецей из сросшихся плодолистиков определяют как **ценокарпный** (Winkler, 1941; Тахтаджян, 1942, 1948, 1964, 1980а; Меликян, Тихомиров, 1994; Тимонин, 2005) или как **синкарпный** (Eames, 1961; Esau, 1965; Волгин, Тихомиров, 1980; Корчагина, 1994б). По мнению Тахтаджяна (1942, 1964, 1980), в процессе эволюции плодолистки постепенно срастались между собой и из апокарпного гинецея возник **ценокарпный** (греч. *kainos* — общий). Тахтаджян различает три типа ценокарпного гинецея: **синкарпный** (греч. *syn* — вместе) гинецей состоит из различного числа замкнутых плодолистиков (дву-, многогнездный гинецей), сросшихся между собой боковыми частями; **паракарпный** (греч. *para* — возле, рядом) гинецей характеризуется разомкнутостью отдельных плодолистиков при сохранении связи краевых участков соседних плодолистиков (одногнездный гинецей); **лизикарпный** (греч. *lysis* — освобождение, растворение) гинецей возникает в результате исчезновения перегородок (боковых стенок) синкарпной завязи (одногнездный гинецей) (рис. 12, 2). Кроме этих типов, выделяют еще **псевдомономерный** гинецей — вариант синкарпного гинецея, в котором фертильным является

лишь один плодолистик. В паракарпном гинецее внутренние края выростов плодолистиков в процессе развития могут соприкасаться и в дальнейшем срастаться, в результате чего возникает ложная перегородка, или септа, а завязь становится двугнездной (рис. 12, 3, 4).

Согласно представлениям ряда авторов (Eames, 1961), термины «ценокарпный» и «паракарпный» непригодны для описания морфологических типов гинецея. Их использование может оказаться полезным при характеристике частей гинецея, строение которого меняется от основания к верхушке. Сходная точка зрения на существование трудностей при интерпретации гинецея, завязь которого имеет неодинаковое строение на разной высоте, высказывалась еще ранее (Troll, 1928, 1939; Leinfellner, 1941, 1950, 1951).

В противовес теории кондупликационного плодолистика (плодолистик является органом листовой природы, края которого при складывании вдоль смыкаются, но не заворачиваются внутрь — Goebel, 1933; Тахтаджян, 1948; Eames, 1961; плодолистик подобного строения характерен, например, для *Paeonia lactiflora* — Шамров, 1997з) была предложена концепция пельтатного (щитовидного) плодолистика. Согласно этой концепции, плодолистик можно представить в виде кувшина (асцидия) с косо срезанным краем (Troll, 1928, 1939; Leinfellner, 1941, 1950). В таком плодолистике различают следующие зоны: проксимальную **асцидиатную** (не обнаруживается ни краев плодолистика, ни швов; краевые меристемы, соприкасаясь, образуют особую меристему — поперечную зону) и дистальную **пликатную**. В случае синкарпного гинецея (Leinfellner, 1941, 1950), в его нижней части находится **синасцидиатная** зона, состоящая из соединенных асцидиатных зон плодолистиков (в этом месте завязь подразделяется на определенное число гнезд). Выше находится **симпликатная** зона (плодолистики в этой части соединяются в центре, срастаясь только абаксиальными поверхностями, и в завязи на этом уровне имеется только одно общее гнездо). В некоторых случаях выделяют **гемисимпликатную** зону (соседние плодолистики разделены по краям и остаются соединенными только в небольшой части с абаксиальных сторон). Дистальные участки синкарпного гинецея остаются свободными, составляя **асимпликатную** (апокарпную) зону (она соответствует лопастям рыльца или стилодиям с рыльцами). В гинецее с неодинаковым строением различных частей была описана особая U-образная синплацента, которая как единая структура проходит по адаксиальной стороне в асцидиатной или в центре синасцидиатной зоны (базальная часть плаценты) и двумя ветвями продолжается по краям единственного плодолистика в пликатной или каждого плодолистика в симпликатной зоне (медианная часть плаценты) (Leinfellner, 1951). Следовательно, нижняя часть такого ценокарпного гинецея соответствует синкарпному, средняя часть — паракарпному, а верхняя часть — апокарпному гинецею. Эта точка зрения получила в дальнейшем широкое распространение, особенно в зарубежной литературе (Leinfellner, 1969; Frank, 1976; Taylor, 1991; Endress, 2001; Matthews, Endress, 2005a, b). Так, с использованием концепции пельтатного плодолистика гинецей ряда таксонов был охарактеризо-

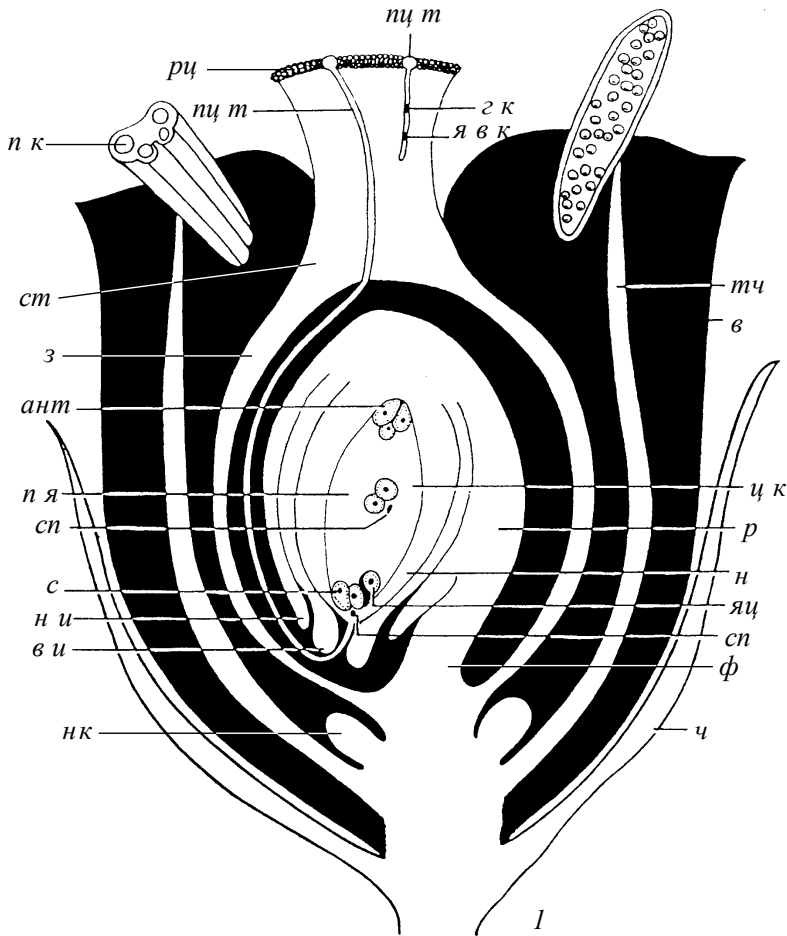


Рис. 12. Строение гинецея и плацентация.

1 — продольный срез цветка во время цветения и опыления (по: Hill et al., 1967); 2 — типы и эволюция гинецея, особенности плацентации (по: Тахтаджян, 1980а): I — апокарпный гинецей с ламинальной и угловой плацентацией, II — синкарпный гинецей с угловой плацентацией, III — паракарпный гинецей с париетальной плацентацией, IV — лизикарпный гинецей со свободной центральной плацентацией; 3, 4 — образование ложной септы в паракарпном гинецее *Capsella bursa-pastoris* (по: Шамров, 2002а); 5, 5а–в, 6, 6а–в — строение синкарпного гинецея в разных его частях: с синасцидиатной (5, 5б, 5в — базальная и средняя части завязи) и симпликатной (5, 5а — верхняя часть завязи) зонами у *Azorina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994); с синасцидиатной (6, 6в — нижняя часть завязи), симпликатной (6, 6б — средняя часть завязи) и асимпликатной (6, 6а — верхняя часть завязи на границе со столбиком) зонами у *Vaccinium myrtillus* (по: Анисимова и др., 2005); ант — антиподы, в — венчик, в пр п — вентральный проводящий пучок, в и — внутренний интегумент, г к — генеративная клетка, д пр п — дорсальный проводящий пучок, з — завязь, л с — ложная септа, н — нуцеллус, н и — наружный интегумент, н к — нектарник, п к — пыльник, п л пр п — плацентарный проводящий пучок, пр п з — проводящий

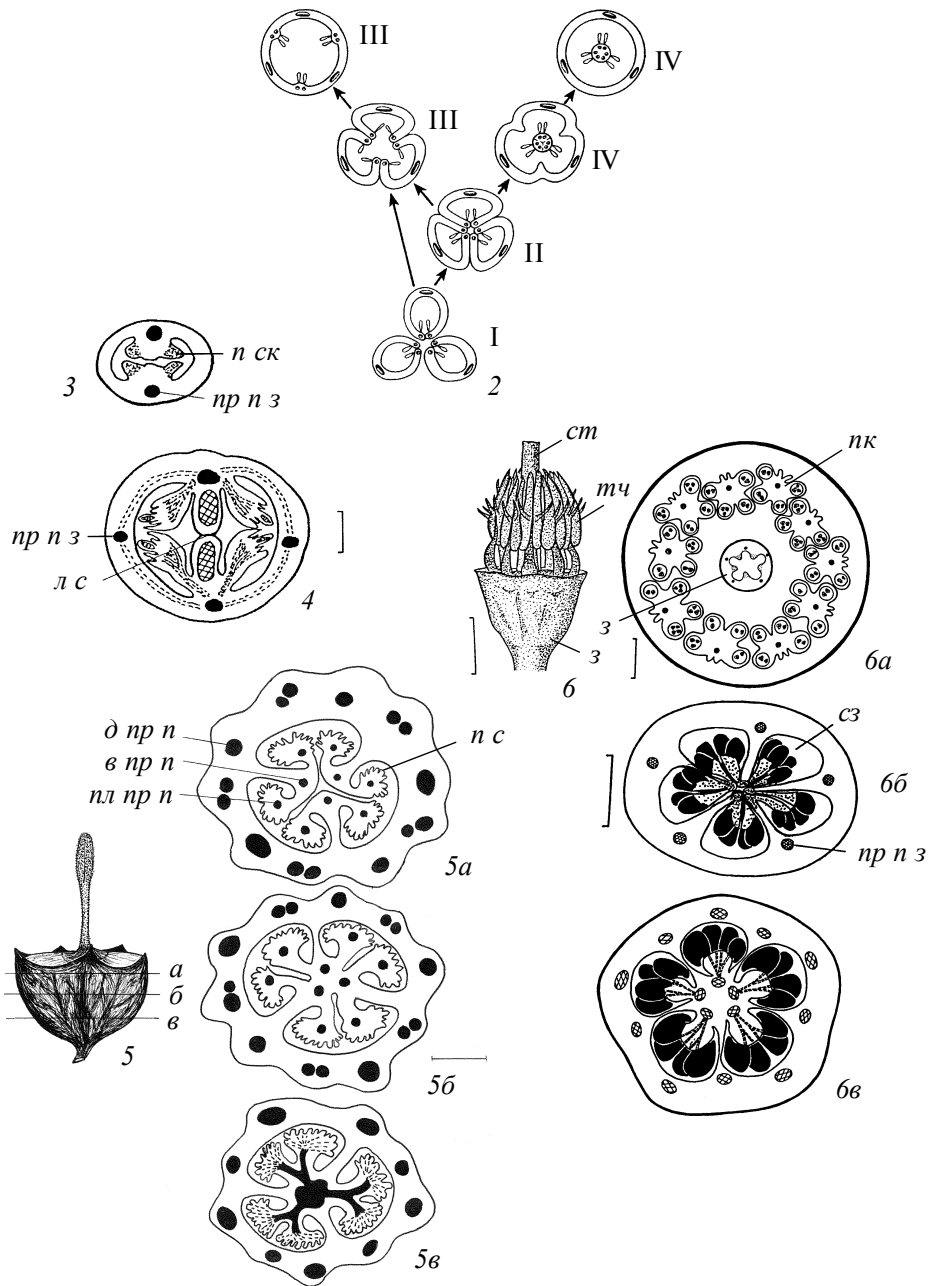


Рис. 12 (окончание).

пучок завязи, *п с* — примордий семязачатка, *пч т* — пыльцевая трубка, *п я* — полярные ядра, *р* — рафе, *рц* — рыльце, *с* — синергида, *сз* — семязачаток, *сп* — спермий, *ст* — столбик, *тч* — тычинка, *ф* — фуникулус, *ч* — чашечка, *ц к* — центральная клетка, *я в к* — ядро вегетативной клетки, *яц* — яйцеклетка. Масштабная линейка: 3, 4 — 50 мкм, 5, 5а-в, 6, 6а-в — 300 мкм.

ван следующим образом: как крайне асцидиатный у *Amborellaceae*, *Austrobaileyaaceae*, *Cabombaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Chloranthaceae*, *Illiciaceae*, *Nymphaeaceae*, *Schisandraceae*, *Trimeniaceae* (Endress, 1982, 1986, 2001); как синасцидиатный у *Celastraceae*, *Lepidobotryaceae*, *Parnassiaceae*, при этом прослеживается линия от почти синасцидиатных у *Euonymus* и *Lepidobotrys* до симпликатных завязей у *Perrottetia* (Matthews, Endress, 2005a).

Исходя из концепции пельтатного плодолистика, было предложено различать несколько вариантов синкарпии: 1 — с синасцидиатной и асимпликатной зонами, 2 — с синасцидиатной, симпликатной и асимпликатной зонами, 3 — с симпликатной и асимпликатной зонами, 4 — с синасцидиатной и симпликатной зонами, 5 — с синасцидиатной зоной, 6 — с симпликатной зоной (Волгин, Тихомиров, 1980). С этих позиций может быть описан гинецей и у изученных нами видов: *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994) и *Vaccinium myrtillus* из сем. *Ericaceae* (Анисимова и др., 2005) — 4-й и 2-й варианты, соответственно (рис. 12, 5, 5а–5в, 6, 6а–6в).

Большой интерес представляет механизм формирования «сросшихся гинецеев». В зависимости от времени объединения плодолистиков различают конгенитальное и постгенитальное срастание (см. Eames, 1961). При **конгенитальном** срастании синтетическое образование с самого начала развивается как слитное, тогда как при **постгенитальном** — в процессе развития наблюдается постепенное соединение и срастание исходно свободных элементов. В пределах этих типов срастания предложено различать несколько вариантов. Конгенитальное срастание может быть как *полным* (ни на каких стадиях не выражены обособленные верхушки сросшихся элементов), так и *неполным*, которое в свою очередь разделяется на позднее (элементы закладываются раздельно, но за счет интеркалярного роста ткани ниже примордиев и между ними формируется единая структура) и раннее (последовательность заложения частей объединенной структуры обратная — сначала появляется единый общий примордий слитной структуры). Постгенитальное срастание может быть *несовершенным* (по завершении процессов объединения элементов исходные клетки эпидермы каждого из них различимы) и *совершенным* (не видно признаков индивидуальной эпидермы сливающихся элементов) (Тимонин, 2005; Соколов и др., 2006). Для объяснения перехода плодолистиков из открытого состояния на ранней стадии развития в закрытое (Baum, 1948a, b; Nair, Kanate, 1961; Tucker, Kantz, 2001) были предложены четыре типа образования закрытого гинецея: 1 — за счет слипания с помощью секретируемых веществ, 2 — за счет слипания и частичного постгенитального срастания, 3 — за счет почти полного постгенитального срастания и частичного слипания, 4 — исключительно за счет постгенитального срастания (Endress, Igersheim, 1997b, 2000).

Из «особой» меристематической ткани стенки плодолистика, которая называется **плацентой**, формируются семязачатки. Выделяют (Тахтаджян, 1942, 1948, 1964, 1980a) несколько типов плацентации (рис. 12, 2):

А. Ламиальная:

- *ламинально-латеральная* — семязачатки на боковых частях адаксиальной поверхности плодолистика;
- *ламинально-медианная* — семязачатки вдоль спинки плодолистика;
- *латерально-медианная* — семязачатки по всей поверхности плодолистика (преимущественно апокарпный гинецей).

Б. Сутуральная:

- *угловая* — семязачатки вдоль швов плодолистика (апокарпный и синкарпный гинецей);
- *париетальная* — семязачатки вдоль «раскрытых» швов (паракарпный гинецей);
- *свободная центральная*, или колончатая — семязачатки вокруг центральной колонки (лизикарпный гинецей).

Выделяют также центрально-угловую, краевую, субмаргинальную, апикальную, базальную, подвешенную (Eames, 1961; Корчагина, 1994а; Тимонин, 2005) и, как уже отмечалось, U-образную (Leinfellner, 1951) плаценты. Для характеристики плацент некоторые авторы (Терехин, Никитичева, 1981) используют целый комплекс признаков: форму (бугорковидные, копьевидные, T-образные, двураздельные), степень дифференциации (сидячие и прикрепляющиеся к стенке завязи), руминации (неруминированные, слабо руминированные и пластинчато-руминированные) и интрузивности (слабо, средне и значительно интрузивные). Предлагается также различать простые (образованные краем одного плодолистика) и составные (сформированные краями двух смежных плодолистиков) плаценты.

Примордий семязачатка

Сформированный семязачаток представлен нуцеллусом, интегументом (или интегументами), халазой и фуникулусом, в которых на определенных стадиях развития образуются различные специализированные структуры. Семязачаток на ранней стадии развития, до начала дифференциации структур, называется **примордием семязачатка** (лат. *primordium* — зачаток, бугорок).

Впервые примордий семязачатка был описан как полушаровидный валик (Mirbel, 1829). В дальнейшем было установлено значительное многообразие в его строении у цветковых растений (Hofmeister, 1849, 1861; Schmitz, 1872; Strasburger, 1872, 1879; Warming, 1874, 1878; Vesque, 1878; Chatin, 1879; Jonsson, 1879–1880).

Первые исследования по генезису примордия семязачатка показали, что у некоторых растений его возникновение происходит за счет периклиналиных делений клеток субэпидермальных слоев плаценты (Schmitz, 1872; Strasburger, 1872). По вопросу инициации семязачатков на плаценте наиболее детальными считаются до сих пор работы, выполненные Warming (1874, 1878). Он установил три способа возникновения примордиев семязачатков: за счет периклиналиных делений клеток субэпидермы, либо клеток нижележащего слоя, либо одновременных делений кле-

ток субэпидермального и третьего слоев плаценты (промежуточный способ). Так как у ряда растений обнаруживаются различные комбинации этих способов, то, по мнению автора, не следует придавать решающего значения наличию периклинальных делений в том или ином слое плаценты при образовании примордия семязачатка.

Более сложным и требующим детального рассмотрения является вопрос о строении примордия семязачатка. Впервые гистогенез примордия семязачатка был прослежен у представителей сем. *Piperaceae* (Schmitz, 1872) на основе **теории гистогенов**, предложенной для характеристики апексов побега и корня (Hanstein, 1849). Однако это направление работ не получило дальнейшего развития, так как оказалось, что теория гистогенов не может объяснить всего многообразия строения примордиев семязачатков.

Ряд исследователей (Satina, 1945; Guttenberg, 1960; Fagerlind, 1961; Esau, 1965; Brunkener, 1977) рассматривали примордий семязачатка, как и апекс побега, с точки зрения **теории туники-корпуса** (Schmidt, 1924). На основании архитектоники апикальной меристемы побега и направления делений клеток выделяли слой туники, расположенный на поверхности апекса, клетки которого делятся только антиклинально, и корпус, находящийся глубже, клетки которого делятся в разных направлениях.

Исходя из основных положений теории туники-корпуса, Кордюм (1967, 1968, 1973, 1978) предложила различать две группы примордиев семязачатков (зачатков семяпочек, по автору) у цветковых растений. В группе А примордий семязачатка возникает на плаценте в результате преимущественно антиклинальных делений клеток двух поверхностных слоев плаценты и периклинальных и антиклинальных делений клеток глубже лежащих слоев и состоит из двуслойной туники и клеток корпуса. В группе Б примордий семязачатка возникает на плаценте в результате антиклинальных делений лишь наружного слоя и периклинальных клеток второго слоя плаценты, т.е. он образован однослойной туникой и клетками корпуса. Следовательно, различия между способами возникновения примордиев семязачатков заключаются в том, что в первом случае в тунику преобразуются два слоя, а во втором случае — только один слой плаценты.

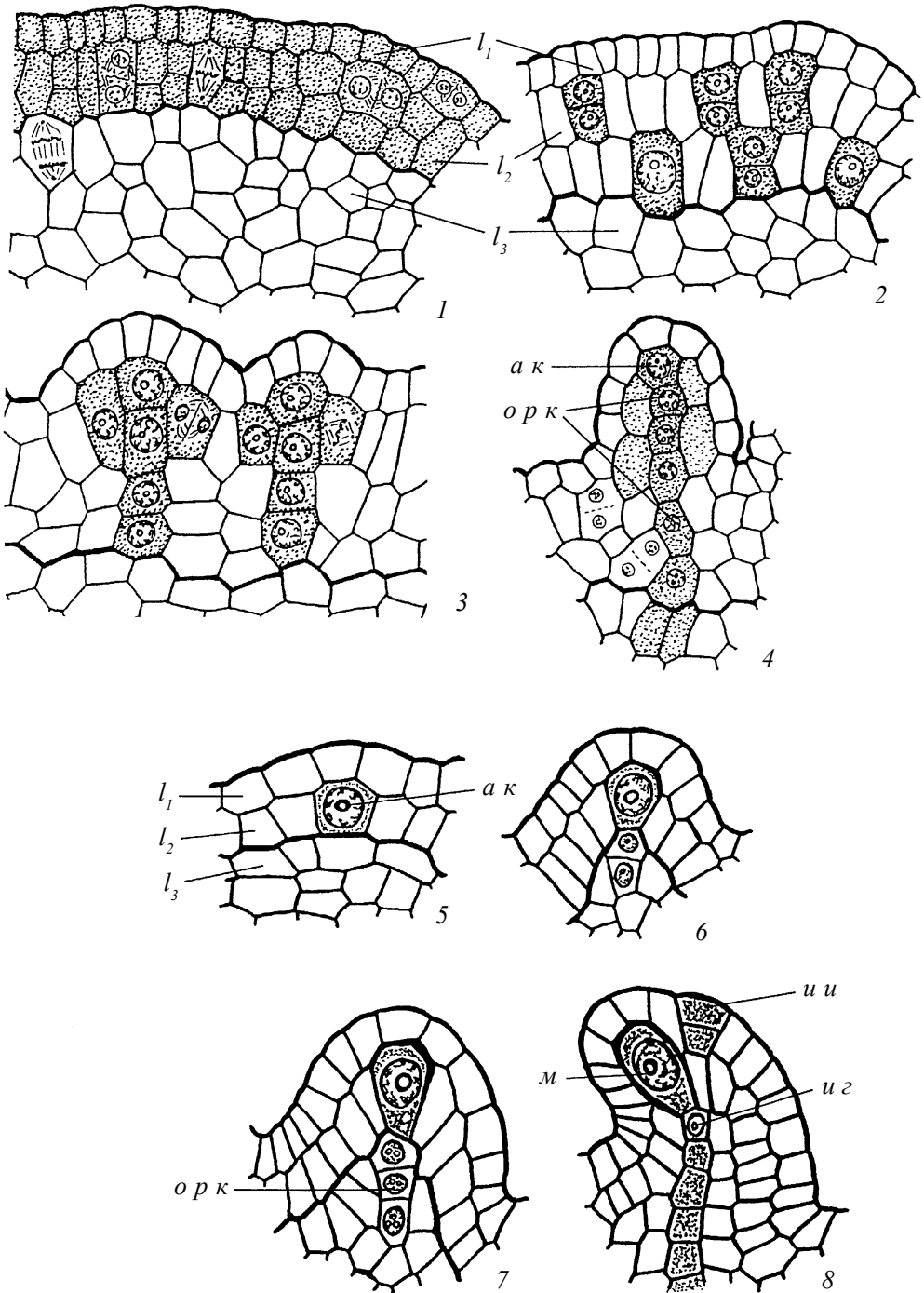
Примордии семязачатков было предложено подразделять на трех- и двухзонные (Bouman, 1974, 1984), что соответствует примордиям семязачатков групп А и Б по классификации Кордюм. В основе этого представления лежат результаты исследований Warming (1878) об инициации семязачатка на плаценте и данные Satina (1945) о наличии трех автономных зон (слоев) в примордии семязачатка у цитохимерных растений *Datura*. Предложив свою классификацию, Bouman считал, что использование основных положений теории туники-корпуса применительно к примордию семязачатка является нежелательным, так как трудно проследить судьбу слоев туники и корпуса при переходе от вегетативного апекса к зачатку цветка и возникновению затем плаценты и семязачатка. В связи с этим отметим, что понятия «туника» и «корпус» для обозначения слоев плаценты, а тем более формирующе-

гося примордия семязачатка не всегда отражают заключенный в них смысл. Так, в работе по кукурузе (Коробова, 1968) говорится о наличии двуслойной туники, при этом ее гиподермальный слой за счет периклиналиных делений образует органы цветка, в том числе и примордий семязачатка. Следует подчеркнуть, что в своих исследованиях Bouman (1975, 1978; Bor, Bouman, 1974; Venturelli, Bouman, 1986; Grootjen, Bouman, 1988), а позднее Boesewinkel (1977, 1978, 1980, 1981, 1984, 1990) допускают параллельное использование терминов «туника» («эпидермальный» и «субэпидермальный» слои примордия семязачатка) и «корпус» (его нижележащие слои).

Во многих работах по генезису семязачатка отмечаются лишь особенности делений клеток в различных слоях плаценты, предшествующих возникновению примордия семязачатка. По нашим данным, при формировании семязачатков, характеризующихся отсутствием халазальной зоны нуцеллуса, периклиналиные деления клеток происходят в третьем слое плаценты. Лишь в этом случае можно говорить, что эпидермальный и субэпидермальный слои являются едиными для плаценты и примордия семязачатка (рис. 13, 5–7; табл. I, 1, 2).

У значительного числа таксонов цветковых растений наиболее активная роль в формообразовательных процессах, вероятно, принадлежит периклиналиным делениям субэпидермального слоя плаценты (рис. 14, 1–15; табл. I, 3), за счет которых образуется основная часть семязачатка (нуцеллус, наружная область халазы и фуникулуса, иногда интегумент). За счет периклиналиных делений нижележащих слоев плаценты, независимо от того, каким будет семязачаток, образуется центральная область гипостазы и проводящий пучок, обеспечивающий контакт семязачатка с плацентой. Таким образом, в результате периклиналиных делений клеток субэпидермального и нижележащего слоев плаценты происходит «сдвиг» слоев примордия семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты. Наружные производные, возникающие при периклиналиных делениях субэпидермальных клеток плаценты, образуют археспорий, инициали латеральной области нуцеллуса и наружной области халазы и фуникулуса, а внутренние производные вместе с клетками третьего и нижележащих слоев плаценты формируют продольные клеточные ряды. Возникают примордии семязачатков, образованные у большинства цветковых растений эпидермальным и субэпидермальным слоями и одним-несколькими продольными рядами клеток (рис. 13, 7, 8; 14, 3, 12–15).

Необходимо отметить, что теория туники и корпуса применяется в топографии слоев апикальной меристемы примордиев различных органов. По нашему мнению, положения этой теории могут быть использованы лишь при характеристике слоев сформированного примордия семязачатка, а не при изучении последовательных стадий его развития. Закономерности дифференциации примордия семязачатка не могут быть объяснены с точки зрения теории туники-корпуса. Как было показано ранее для апекса побега, теория туники-корпуса способствует пониманию расположения и роста клеток в самой апикальной меристеме. Вклад меристемы в дифференциацию тканей и органов становится понятным с позиции концепции



цитогистологической зональности (Foster, 1938; Voke, 1941, 1951; Popham, Chan, 1952; Кондратьева, 1955; Василевская, Кондратьева-Мельвилль, 1958; Gifford, Corson, 1971; Vignotte et al., 1989; Rogers, Bonnett, 1989; Monteiro da Silva, Eldo, 1989). Ее вариантом является концепция инициального кольца (Plantefol, 1948; Buvat, 1955).

В соответствии с концепцией цито-гистологической зональности в апексе побега обычно выделяют четыре зоны: с поверхности — **мантия** (состоит из осевой и латеральной туники, по Vairathi, Nathawat, 1978), под ней **зона центральных материнских клеток** (субапикальная инициальная меристема, по Кондратьевой, 1955; инициальная зона корпуса, по Vairathi, Nathawat, 1978) с крупными клетками; с боков этой зоны образуется **периферическая зона**, а в центре апекса формируется **зона стержневой, или колончатой, меристемы**. Некоторые исследователи выделяют в апексе еще **зону камбиоподобных клеток** (по Popham, 1951), или переходную зону (по Esau, 1965) — узкий слой клеток таблитчатой формы, делящихся, в основном, в поперечном направлении (рис. 15, 1). В апексе побега цветковых растений мантия образует эпидерму. Зона центральных материнских клеток (апикальная осевая зона) является источником всех других зон апекса побега и таким образом опосредованно участвует в гисто- и органогенезе. Из периферической зоны возникают прокамбий, коровая паренхима и листовые примордии, а из зоны стержневой меристемы — сердцевина. Зоны апекса побега различаются не только размерами клеток и особенностями их делений, но и цито- и гистохимическими, автордиографическими и ультраструктурными характеристиками (Bernier, 1964; Bodson, 1975; Ростовцева, 1976; Данилова, Кашина, 1980; Азема, 1991).

Согласно вышерассмотренной гипотезе цито-гистологической зональности, в сформированном примордии семязачатка мы считаем возможным выделить следующие зоны: **периферическую** (эпидермальный слой), **апикальную** (дифференцирующиеся археспориальные клетки в субэпидермальном слое), **латеральную** (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток) и **базальную** (продольные ряды клеток под субэпидермой) (рис. 15, 2–4). В зависимости от типа семязачатка эти зоны, кроме периферической, обнаруживают структурные различия. В примордии тенуинуцеллятных семязачатков базальная зона представлена, как правило, одним, осевым рядом клеток (рис. 15, 4), тогда как в примор-

Рис. 13. Формирование примордия семязачатка у *Azorina vidalii* (1–4 — по: Шамров, Жинкина, 1994) и *Gentiana cruciata* (5–8 — по: Шамров, 1999б).

1–3, 5, 6 — начальные стадии развития семязачатка на плаценте: примордий семязачатка формируется за счет периклинальных делений клеток преимущественно субэпидермального (1–3) либо третьего (5, 6) слоев плаценты; 4, 7, 8 — строение примордия и начало дифференциации структур семязачатка; *а к* — археспориальная клетка, *и г* — инициали гипостазы, *и и* — инициали интегумента, *м* — мегаспороцит, *о р к* — осевой ряд клеток, *l₁, l₂, l₃* — эпидермальный, субэпидермальный и третий слой меристемы плаценты, соответственно.

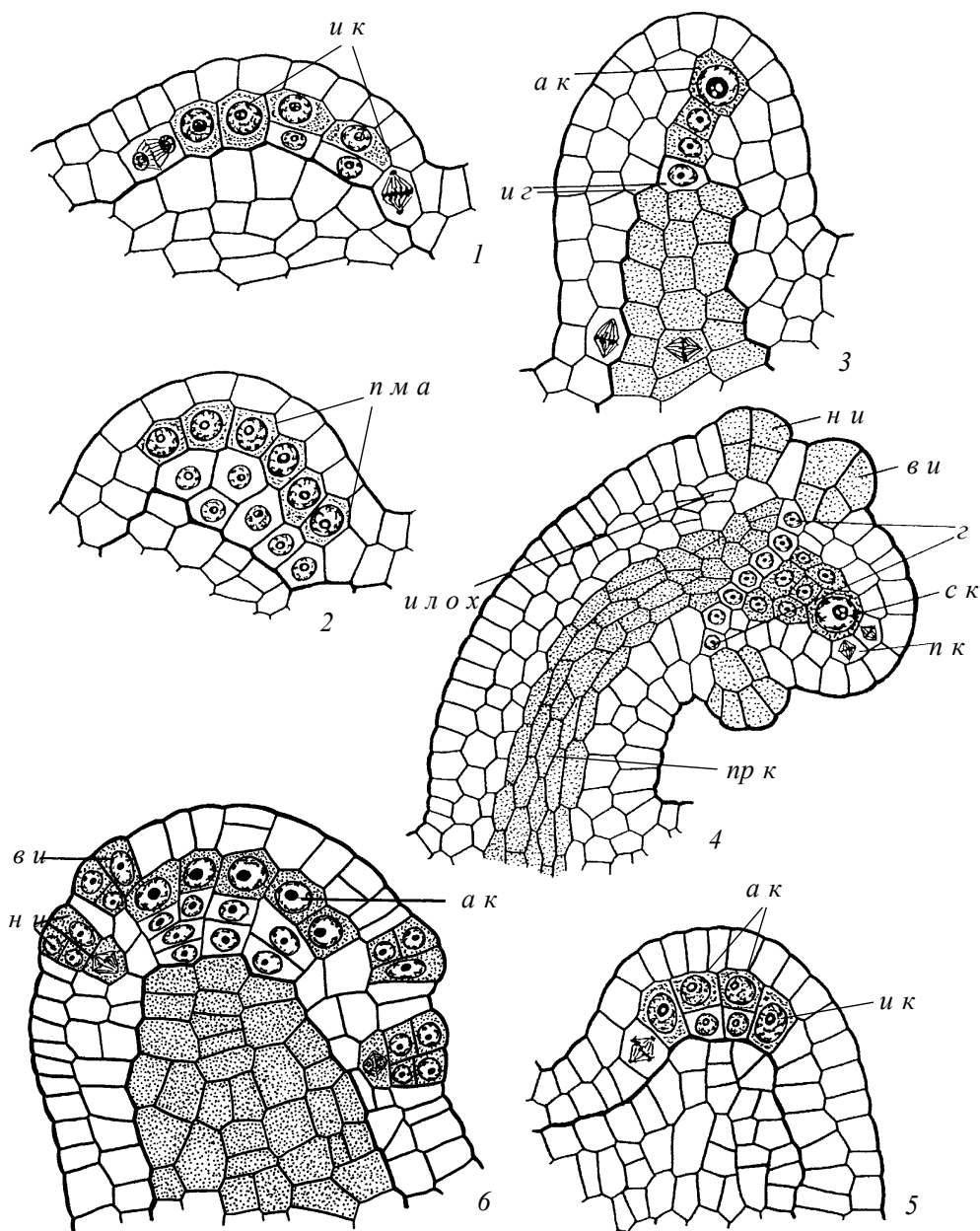


Рис. 14. Формирование примордия семязачатка у *Nymphaea gigantea* (1–4 — по: Шамров, 1999б), *Paeonia lactiflora* (5, 6 — по: Шамров, 1997з), *Vaccinium myrtillus* (7–9 — по: Anisimova, Shamrov, 2000) и *Capsella bursa-pastoris* (10–15 — по: Шамров, 2002а). 1, 2, 5, 7–10 — примордий семязачатка формируется за счет периклиальных делений клеток

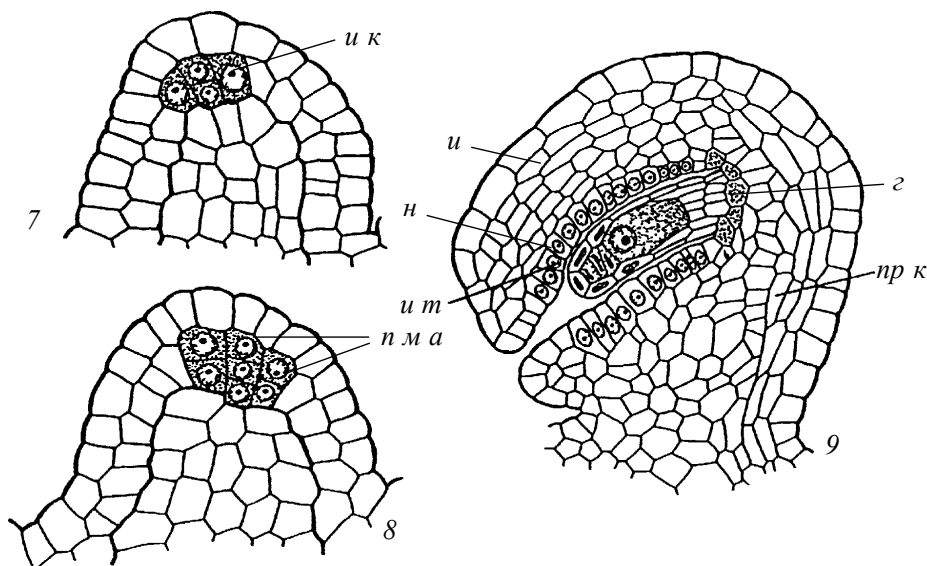


Рис. 14 (продолжение).

преимущественно субэпидермального слоя плаценты (2, 8 — потенциально многоклеточный археспорий); 3, 12–15 — строение примордия семязачатка; 4, 6, 9 — дифференциация структур семязачатка; *а к* — археспориальная клетка, *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *и г* — инициали гипостазы, *и к* — инициальные клетки, *и л о х* — инициали латеральной области халазы, *и т* — интегументальный тапетум, *н* — нуцеллус, *н и* — наружный интегумент, *о р к* — осевой ряд клеток, *п к* — париетальные клетки, *п м а* — потенциально многоклеточный археспорий, *п р к* — прокамбиальные клетки, *с к* — спорогенная клетка.

дии крассинуцеллятных семязачатков — несколькими продольными рядами клеток (рис. 15, 2, 3). В большинстве случаев апикальная зона образована одной или несколькими археспориальными клетками, а латеральная — одним слоем клеток. Однако у некоторых таксонов (*Ceratophyllaceae*) уже на ранних стадиях формирования примордия семязачатка археспориальные клетки делятся и апикальная зона представлена спорогенными и париетальными клетками. Париетальная ткань становится одно-двуслойной и вслед за этим латеральная зона тоже оказывается двуслойной (рис. 15, 2). Есть таксоны (*Orchidaceae*), в сформированном примордии семязачатка которых латеральная зона отсутствует (рис. 15, 5).

Дифференциация **переходной** зоны примордия семязачатка (рис. 15, 2–5), происходит в центробежном направлении. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение: одна часть (центральная) образована производными базальной зоны, а другая часть — производными латеральной зоны. Переходная зона дифференцируется либо непосредственно под археспориальной клеткой (рис. 15, 4) (в дальнейшем формируются, как правило, типичные тенуинуцеллятные семязачатки), либо несколько ниже (рис. 15, 2, 3) (как правило, типичные крассинуцеллятные семязачатки). Она

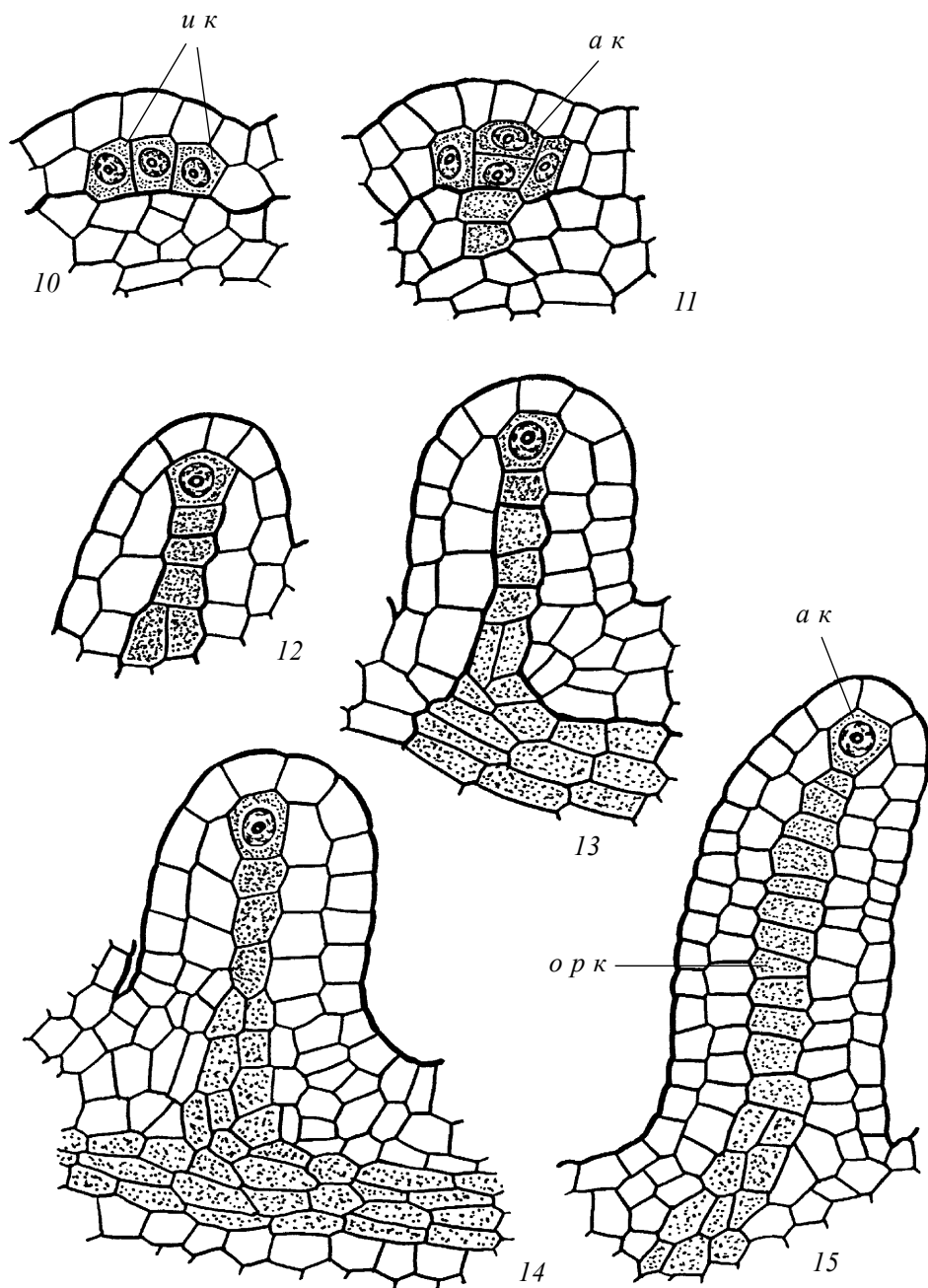


Рис. 14 (окончание).

представлена таблитчатыми клетками, делящимися сначала преимущественно в поперечном направлении, и в формирующемся примордии семязачатка как бы разделяет его на две части. Обычно на уровне переходной зоны одновременно с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня — нуцеллус, а ниже уровня — халаза и фуникулус. Как показали молекулярно-генетические исследования (Groß-Hardt et al., 2002), у *Arabidopsis thaliana* в верхней части примордия семязачатка экспрессируется ген *WUS*. Синтезируемый при этом специфический белок выступает в роли сигнала, детерминирующего положение будущего интегумента (согласно нашим представлениям, топографически это соответствует переходной зоне примордия семязачатка).

Каждая зона примордия семязачатка дает начало определенной области семязачатка, степень выраженности которой варьирует у разных таксонов, что приводит в конечном итоге к различным типам семязачатков. Из периферической зоны образуется эпидермис нуцеллуса, халазы, фуникулуса и часто формируются интегументы в целом. На базе апикальной зоны формируется мегаспороцит или мегаспороцит и париетальная ткань. Латеральная зона преобразуется в латеральную область нуцеллуса и наружную область халазы и фуникулуса, а базальная зона — в базальную (осевую) область нуцеллуса и прокамбиальные тяжи клеток халазы и фуникулуса. Переходная зона образует собственно гипостазу семязачатка (Шамров, 1994а; Shamrov, 2002b).

Вопрос об эволюционных направлениях в развитии примордиев семязачатков слабо изучен. По мнению Bouman (1984), трехзонные примордии семязачатков являются первичными, а двузонные — вторичными. Согласно нашим представлениям, в строении примордия семязачатка у большинства цветковых растений не наблюдается принципиальных различий. Сформированный примордий семязачатка может быть уподоблен трехзонному, поскольку состоит из эпидермального и субэпидермального слоев и одного или нескольких продольных рядов в основании археспориальной клетки. Различия заключаются в способах инициации семязачатка на плаценте. Исходным следует признать промежуточный способ образования примордиев семязачатков за счет периклиналиных делений клеток как субэпидермального (преимущественно), так и и нижележащих слоев плаценты. В процессе эволюции у высокоспециализированных таксонов, особенно с большим числом семязачатков в завязи, периклиналиные деления стали происходить лишь в третьем и нижележащих слоях плаценты (например, *Gentianaceae* — Шамров, 1990б; Shamrov, 1991; *Orobanchaceae* — Никитичева, Терехин, 1976) либо, наоборот, только в субэпидерме плаценты, которая к началу формирования примордиев семязачатков становится двуслойной (*Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 2001; *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; Zhinkina, Shamrov, 1997; возможно, *Gesneriaceae* — Arekal, 1961 и *Rafflesiaceae* — Терехин, Анисимова, 1981) (рис. 13, 1–4).

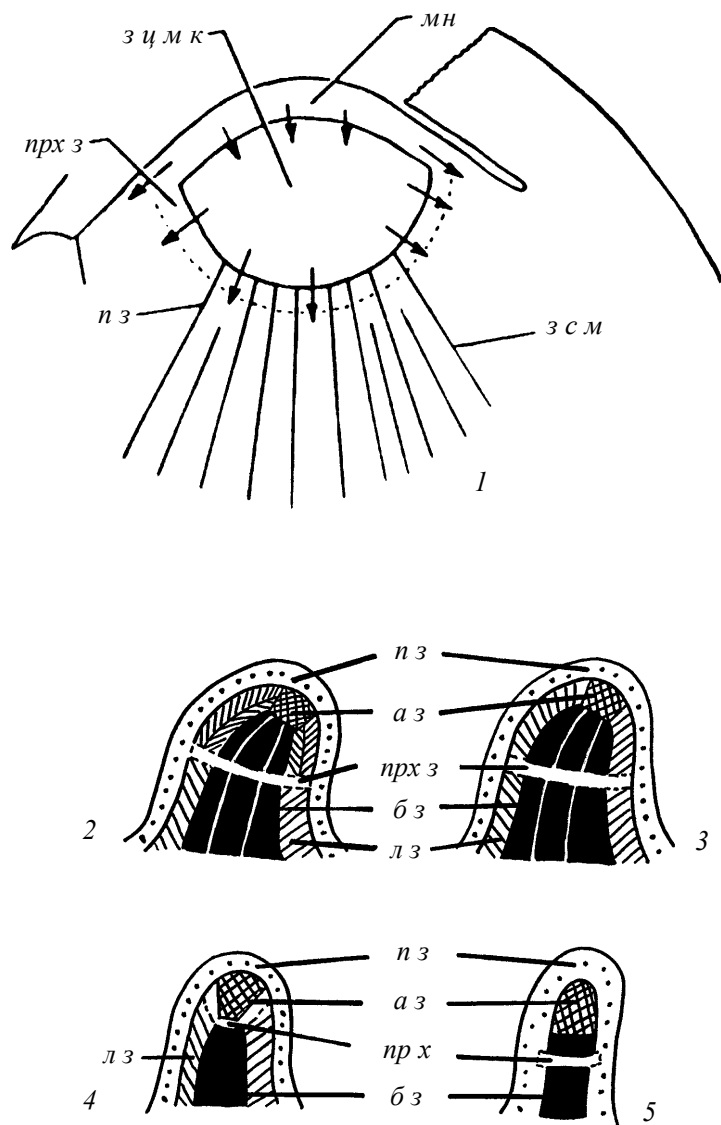


Рис. 15. Строение апекса побега и примордия семязачатка с позиций гипотезы цитогистологической зональности (1 — по: Foster, 1938; 2–5 — Шамров, 1999б).

1 — *Ginkgo biloba*, 2 — *Ceratophyllum demersum*, 3 — *Nymphaea gigantea*, 4 — *Gentiana cruciata*, 5 — *Gympadenia conopsea*; а з — апикальная зона, б з — базальная зона, з с м — зона стержневой меристемы, з ц м к — зона центральных материнских клеток, л з — латеральная зона, мн — мантия, п з — периферическая зона, прх з — переходная зона.

Нуцеллус

Основным структурным элементом семязачатка, выполняющим функцию воспроизведения, является **нуцеллус**. Синонимы: мегаспорангий, макроспорангий. В нуцеллусе происходят такие ключевые процессы, как мегаспорогенез, мегагаметогенез (формирование зародышевого мешка, или мегагаметофита) и оплодотворение, в результате которого образуются зародыш и эндосперм.

Центральная часть семязачатка была описана впервые под названием «ядро» (фр. *amande*, лат. *nucleus* — Brown, 1826). Термин «нуцеллус» предложил Mirbel (1829). Однако он не дал никаких пояснений о том, как произошла трансформация латинского понятия *nucleus* во французское *nucelle*. На основании описаний генезиса семязачатка можно предложить лишь одну из версий. Mirbel обнаружил, что нуцеллус (= третья оболочка семязачатка — *tercine*) появляется в процессе развития позже двух других оболочек (интегументов — *primine* и *secondine*), которые постепенно окружают его в виде валиков. В течение длительного времени *tercine*, или «центральное массивное (мясистое) тело» (фр. *corps pulpeux central*) остается не прикрытым наружными оболочками и хорошо отличается от них как структура, заполненная клеточной тканью (фр. *est plein de tissue cellulaire*). «Центральное массивное тело» получило название «нуцеллус» (его возможная семантика: фр. *nu* — обнаженный, непокрытый и *cellule* — клетка). Оба термина (*nucleus* и *nucelle*) использовались одновременно в ботанической литературе XIX века. Начиная с работы Van Tieghem (1898), официальный статус получил термин *nucelle* (лат. *nucellus*), который был включен в состав названий краси- и тенуинуцеллярных семязачатков.

Дифференциация нуцеллуса начинается уже в примордии семязачатка. Как указывалось выше, согласно гипотезе цито-гистологической зональности, из периферической зоны образуется эпидермис нуцеллуса (на его базе в дальнейшем возникает нуцеллярный колпачок) или весь нуцеллус в тенуинуцеллярном семязачатке. На основе апикальной зоны формируются мегаспороцит и париетальная ткань. Латеральная зона дает начало латеральной области нуцеллуса, а базальная зона — базальной (осевой) области нуцеллуса. Переходная зона образует собственную гипостазу.

Классификация семязачатков по развитию и строению нуцеллуса

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием развития и строения нуцеллуса. Вопросы их **типизации** являются предметом широкого обсуждения. При создании первых классификаций семязачатков по этой структуре учитывался сначала лишь один критерий: либо степень развития (массивный нуцеллус — красинуцеллярный семязачаток; слабо развитый нуцеллус, из одного слоя клеток и эпидермы — тенуинуцеллярный семязачаток; Van Tieghem, 1898), либо время существования (нуцеллус существует продолжительное время — перпариетный семязачаток, нуцеллус рано разрушается — транспариетный се-

мязачаток; Van Tieghem, 1901). В дальнейшем стали использовать комплекс признаков: степень развития нуцеллуса и характер преобразования археспориальной клетки в мегаспороцит (нуцеллус является многослойным, археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит с отделением париетальной клетки — крассинуцеллятный семязачаток; нуцеллус представлен эпидермальным слоем, археспориальная клетка непосредственно преобразуется в мегаспороцит — тениюцеллятный семязачаток; Asplund, 1920) либо степень развития нуцеллуса и время его существования (семязачатки с массивным и долго существующим нуцеллусом — крассинуцеллятные, семязачатки со слабо развитым и эфемерным нуцеллусом — тениюцеллятные; Schnarf, 1929).

Многие исследователи, хотя и подразумевают под крассинуцеллятными семязачатки с массивным нуцеллусом, а под тениюцеллятными — семязачатки с относительно тонким нуцеллусом, основным критерием при их разграничении считают наличие или отсутствие париетальной ткани (красси- и тениюцеллятные семязачатки, соответственно) (P. Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Young, Watson, 1970; R. Dahlgren, 1980; Bouman, 1984; Kapil, Bhatnagar, 1991).

Однако уже K. Dahlgren (1927) обнаружил, что массивность нуцеллуса не всегда совпадает с наличием кроющих клеток. Он выделил синдермальные семязачатки, в которых кроющие клетки отсутствуют, и аподермальные, где кроющие клетки имеются. В дальнейшем эта идея была поддержана рядом авторов (Герзийски, 1970; Батыгина, 1974; Norstog, 1974; Khaleel, Siemsen, 1989; Камелина, 1991; Веселова и др., 1994), предложивших различать семязачатки промежуточного типа (факультативно крассинуцеллятные, по Khaleel, Siemsen, 1989) наряду с красси- и тениюцеллятными семязачатками. Davis (1966) рассматривает в качестве самостоятельного типа псевдокрассинуцеллятный семязачаток, в котором париетальная ткань отсутствует, но формируется многослойный нуцеллярный колпачок. Такой тип семязачатка описан, например, у злаков (Bhanwra et al., 2001; Воронова и др., 2002). Ряд авторов (Bhatnagar, Johri, 1972) обозначают семязачатки как тениюцеллятные, если в них мегаспороцит окружен лишь эпидермальным слоем, а как крассинуцеллятные — семязачатки, которые характеризуются наличием над мегаспороцитом клеток различного происхождения, независимо от того, являются ли они производными париетальной клетки или нет. В таком случае, по их мнению, термин «псевдокрассинуцеллятный» семязачаток является неправомерным. Среди тениюцеллятных выделена группа неполностью тениюцеллятных, у которых кроме эпидермального слоя формируется субэпидерма или дополнительная ткань в основании нуцеллуса (Endress, 2003; Matthews, Endress, 2005a). Терехин (1996) считает необходимым выделить из категории крассинуцеллятных семязачатки с многослойной эпидермой нуцеллуса и многослойной париетальной тканью и назвать их эпикрассинуцеллятными. Им предложен термин «эпиарх», в который включаются нуцеллярный колпачок и париетальная ткань, поскольку, по его мнению, в сформированном нуцеллусе происхождение этих тканей различить практически невозможно. Понимая важность выделения этого термина для исследований,

когда характеристика нуцеллуса дается перед оплодотворением, считаем, что нуцеллярный колпачок и париетальная ткань обычно хорошо различаются, поскольку имеют свой генезис и характерное строение клеток (Шамров, 1998б). Существует также точка зрения, что в случае формирования над археспориальной клеткой одного слоя клеток семязачаток следует называть слабо крассинуцеллятным (Igersheim et al., 2001; Endress, 2003; Matthews, Endress, 2005a).

Особо следует остановиться на классификации типов мегаспорангия (нуцеллуса), предложенной Кордью (1978). Она решила отойти от традиционного разделения семязачатков на красси- и тенуинуцеллятные. Было выделено 8 типов, объединенных в две группы (А и Б), исходя из особенностей формирования примордия семязачатка. В основу разделения типов положены следующие критерии: 1 — число дифференцирующихся археспориальных клеток, 2 — способность археспориальных клеток к периклиналим делениям, 3 — возможность периклиналиных делений для соматических клеток второго слоя туники примордия семязачатка, 4 — уровень заложения интегументов в примордии семязачатка.

Остановимся на некоторых общих вопросах топографии и специфике генезиса нуцеллуса. Никитичева (1994б) считает некорректным использование применительно к нуцеллусу терминов «крассинуцеллятный» и «тенуинуцеллятный», которые могут относиться только к семязачатку, и различает два типа нуцеллуса: толстостенный, массивный (лат. *nucellus crassus*) и тонкостенный, слабо развитый (лат. *nucellus tenuis*). Предлагается также учитывать степень развития зон нуцеллуса, степень тканевой дифференциации и продолжительность существования нуцеллуса. Обобщив имеющиеся данные, этот автор пришел к выводу, что нуцеллус можно условно разделить на три зоны: микропилярную (над мегаспороцитом), латеральную (окружающую с боков мегаспороцит) и халазальную (ниже уровня мегаспороцита). Мы считаем целесообразным сохранить традиционные названия «**микропилярная**» и «**халазальная**» зоны, поскольку они ориентируют исследователей на топографию зон нуцеллуса относительно других структур семязачатка (микропиле, халаза). Промежуточную зону корректнее обозначать термином «**средняя**» зона, так как термин «латеральная» зона требует употребления в качестве альтернативного термина «центральная» зона (рис. 16, 1).

Более существенной характеристикой нуцеллуса является его происхождение, которое позволяет точнее судить о степени дифференциации нуцеллуса и структурных различиях между типами семязачатка. Исходя из зонального строения примордия семязачатка, предлагаем выделять в нуцеллусе три области: **апикальную** (над формирующимся мегаспороцитом — по происхождению это париетальная ткань), **базальную** (непосредственно под мегаспороцитом — по происхождению это верхняя часть продольных рядов клеток примордия семязачатка) и **латеральную** (возникает из латеральной зоны примордия семязачатка и окружает с боков не только развивающийся мегаспороцит, но и апикальную и базальную области, которые в этом случае представляют одну центральную область) (рис. 16, 2). Следует подчеркнуть, что эпидерма, являющаяся общим периферическим слоем всего

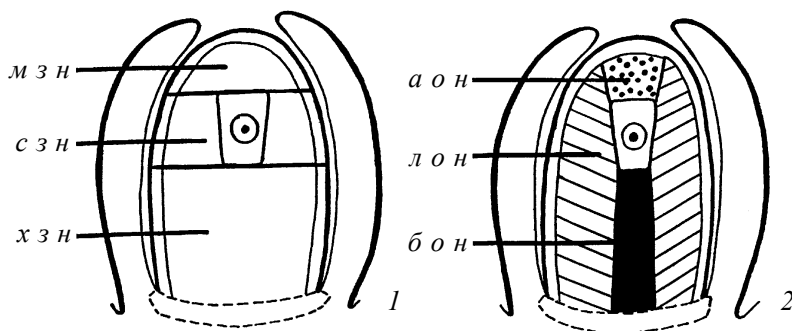


Рис. 16. Топография нуцеллуса (по: Шамров, 1999б).

1 — зоны нуцеллуса, 2 — области нуцеллуса; а о н — апикальная область нуцеллуса, б о н — базальная область нуцеллуса, л о н — латеральная область нуцеллуса, м з н — микропилярная зона нуцеллуса, с з н — средняя зона нуцеллуса, х з н — халазальная зона нуцеллуса.

нуцеллуса, при характеристике областей нуцеллуса не учитывается (Шамров, Аниимова, 1993а; Шамров, 1995, 1999б; Shamrov, 1997, 1998). Время существования нуцеллуса различается. Он может быть эфемерным и разрушаться до оплодотворения либо длительно функционировать в процессе развития семязачатка и семени.

В основу предложенной нами классификации семязачатков по развитию и строению нуцеллуса положен один из главных принципов типизации — *специфика развития и строения* (Шамров, 1995, 1999б, 2002б; Shamrov, 1997, 1998). По комплексу признаков, объединяемых в понятия «крассинуцеллярность» и «тенуинуцеллярность», выделены три типа семязачатков: крассинуцеллярный, тенуинуцеллярный и медионуцеллярный. Понятие «крассинуцеллярность» включает наличие четкой топографической выраженности всех областей нуцеллуса (апикальной, базальной и латеральной), представленных одним и более слоями, и дегенерацию нуцеллуса (особенно его основной области — латеральной) после оплодотворения. «Тенуинуцеллярность» проявляется в том, что области нуцеллуса топографически не выражены — присутствует только эпидермальный слой, который разрушается, как правило, до оплодотворения. Наличие или отсутствие интегументального тапетума в семязачатках служит дополнительной характеристикой соответственно тенуинуцеллярности и крассинуцеллярности.

Формирование стенки нуцеллуса (мегаспорангия) и стенки гнезда пыльника (микроспорангия) имеет ряд сходных черт. В связи с этим при создании классификации семязачатков по типу нуцеллуса нами были использованы некоторые подходы и термины, предложенные для классификации типов стенки микроспорангия (Терехин и др., 1993).

Как показал анализ литературных и оригинальных данных, генезис латеральной области нуцеллуса в семязачатках **крассинуцеллярного типа** несколько раз-

личается у разных таксонов. Специфика развития касается таких признаков, как 1) число инициальных слоев латеральной области нуцеллуса, дифференцирующихся в примордии семязачатка; 2) возможность периклиальных делений клеток в инициальных слоях. Исходя из этого, мы сочли возможным выделить в красси-нуцеллятном типе следующие вариации (рис. 17):

1) *компликатная* (англ. *complicated* — усложненный) вариация: формируются два инициальных слоя, за счет периклиальных делений клеток которых латеральная область нуцеллуса с самых ранних стадий развития дифференцирована на две части — наружную и внутреннюю; в сформированном семязачатке эта область нуцеллуса многослойная (*Ceratophyllaceae* и, возможно, *Nelumbonaceae*, *Trapaceae*);

2) *типовая* вариация: формируется один инициальный слой, клетки которого делятся периклиально; латеральная область нуцеллуса многослойная (большое число таксонов двудольных и однодольных растений — *Cabombaceae*, *Juncaceae*, *Lauraceae*, *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Winteraceae* и др.);

3) *редуцированная* (англ. *reduced* — сокращенный) вариация: формируется один инициальный слой, клетки которого периклиально не делятся; латеральная область однослойная (некоторые представители семейств *Alliaceae* — *Agapanthus umbellatus*, *Brodiaea coronaria*, *B. elegans*, *Hesperocallis undulata* и *Heimerocallidaceae* — *Leucocrinum montanum*).

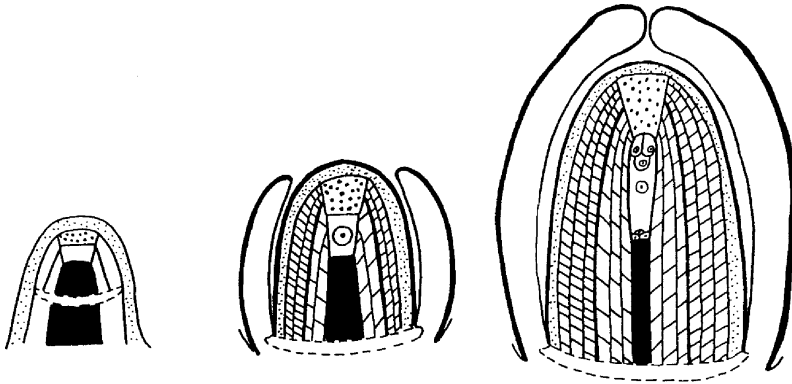
В семязачатках **тенуинуцеллятного типа** вариации выделены на основании специфики строения эпидермального слоя нуцеллуса (рис. 18):

1) *типовая*, или симпетальная, вариация: эпидермальный слой полностью окружает развивающийся мегаспороцит; разрушение клеток нуцеллуса до оплодотворения часто коррелирует с дифференциацией интегументального тапетума (преимущественно двудольные: *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Gesneriaceae*, *Lamiaceae* и др.);

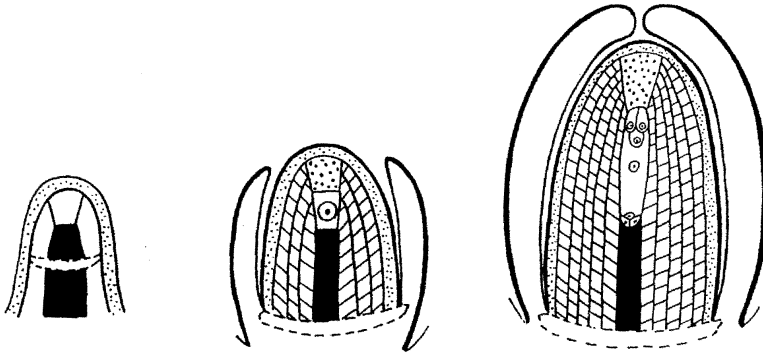
2) *редуцированная* вариация: над апикальной частью мегаспороцита формируется несколько эпидермальных клеток; интегументальный тапетум не дифференцируется (*Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Theligoniaceae*, некоторые *Olacaceae*, *Opiliaceae*, *Santalaceae*).

Медионуцеллятный тип (лат. *medius* — средний) характеризуется признаками обоих вышеназванных типов семязачатка. В зависимости от сочетания элементов «крассиуцеллятности» и «тенуинуцеллятности» в типе можно выделить три вариации (рис. 19):

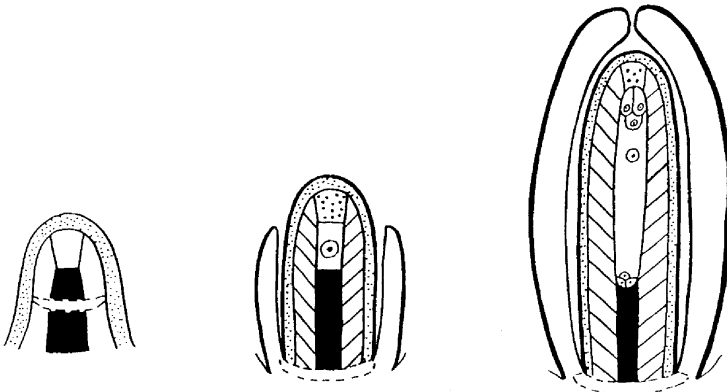
1) *аподермальная* (греч. *apo* — от, не и *derma* — кожа; термин предложил К. Dahlgren, 1927), или крассиуцеллятная, вариация: семязачатки преобразуются в процессе развития из крассиуцеллятных во вторично тенуинуцеллятные; в нуцеллусе топографически выявляются все области, представленные 2–3 слоями, при этом большая часть нуцеллуса разрушается до оплодотворения, что коррелирует с формированием интегументального тапетума (*Alangiaceae*; *Araliaceae* — *Aralia*, *Eleutherococcus*; *Arecaceae* — большинство видов; *Celastraceae* — *Celastrus*, *Elaeodendron*; *Davidiaceae*; *Rhizophoraceae* — *Carallia*);



Комплекатная вариация

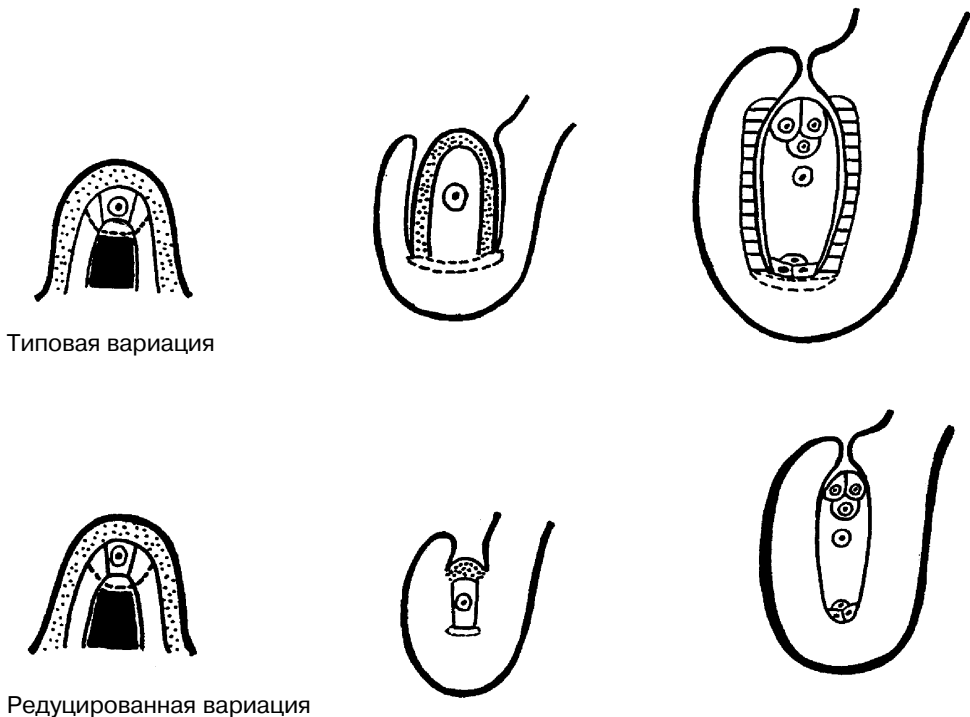


Типовая вариация



Редуцированная вариация

Рис. 17. Крассинуцеллятный тип семязачатка и его вариации (по: Шамров, 19996).



Типовая вариация

Редуцированная вариация

Рис. 18. Тенуинуцеллярный тип семязачатки и его вариации (по: Шамров, 1999б).

2) *синдермальная* (греч. *syn* — вместе и *derma* — кожа) вариация: семязачатки, в нуцеллусе которых топографически выражены латеральная и базальная области; париетальная ткань не формируется, вследствие чего мегаспороцит и зародышевый мешок располагаются непосредственно под эпидермой. На основании числа слоев в латеральной области нуцеллуса можно выделить две субвариации: *многослойную* — латеральная и базальная области состоят из двух и более слоев; интегументальный тапетум, как правило, не дифференцируется (преимущественно однодольные — *Liliaceae*, *Poaceae*, *Zosteraceae*, некоторые *Alliaceae*, *Hemerocallidaceae*) — и *однослойную* — латеральная и базальная области представлены одним слоем, при этом в латеральной области он часто асимметричный; интегументальный тапетум дифференцируется (*Arecaceae*, *Balsaminaceae*, *Campulaceae*, *Lecythidaceae*, *Velloziaceae*);

3) *перманентная* (лат. *permanens* — остающийся), или тенуинуцеллярная, вариация: в нуцеллусе, кроме эпидермального слоя, выделяется однослойная базальная либо латеральная область; большая часть нуцеллуса разрушается до оплодотворения; наличие интегументального тапетума не обязательно. В зависимости от того, какая область нуцеллуса присутствует в семязачатке, можно выделить две

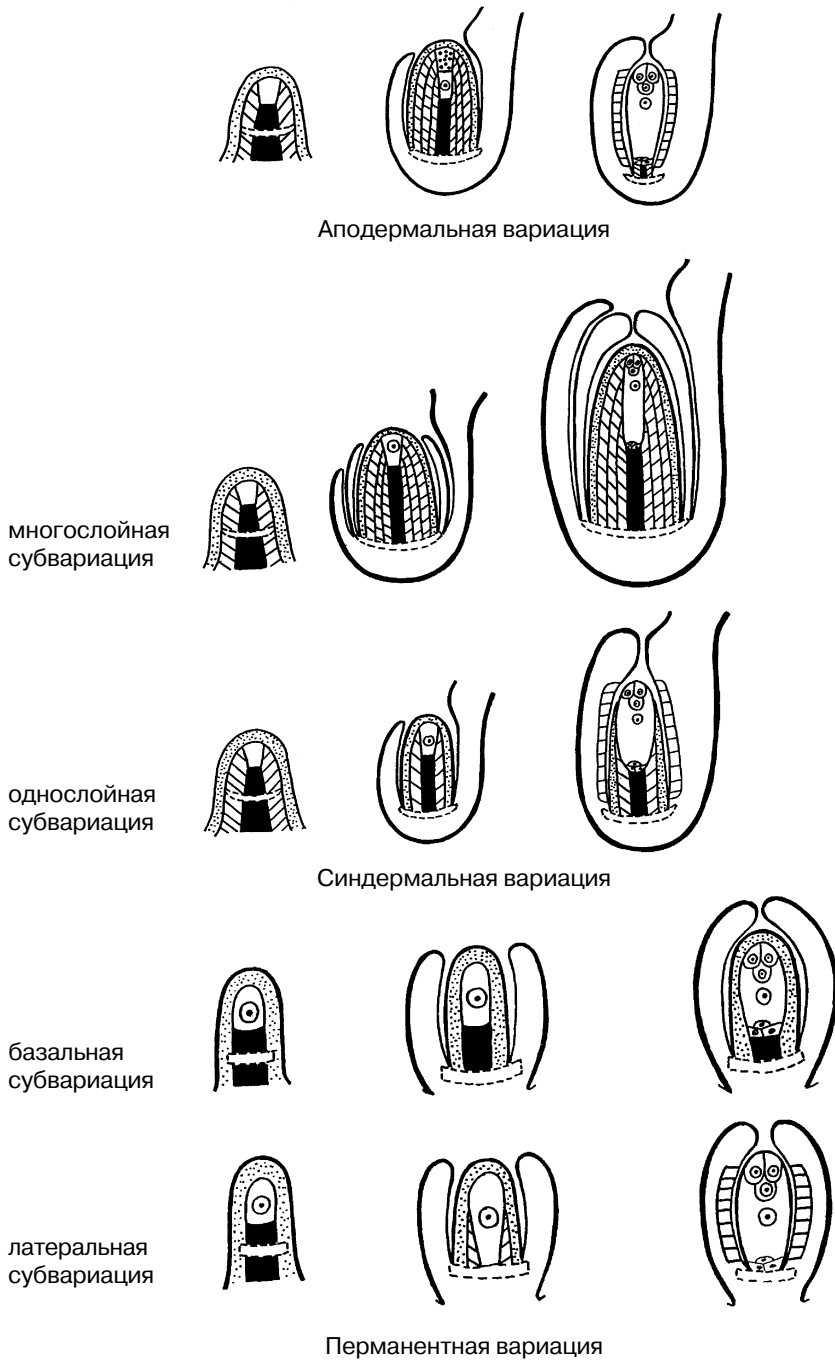


Рис. 19. Медионуцеллярный тип семязачатка и его вариации (по: Шамров, 1999б).

субвариации: базальную (*Burmaniaceae*, многие *Orchidaceae*, некоторые *Linaceae* — *Radiola*) и латеральную (*Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae*, некоторые *Orchidaceae* — *Listera*).

Следует отметить, что целесообразность выделения вариаций и субвариаций в пределах типов в предложенной нами классификации семязачатка по развитию и строению нуцеллуса (особенно это касается медионуцеллярного типа) нашла подтверждение при решении спорных вопросов систематики *Alliaceae* (род *Allium* — Ashurmetov, Yengalycheva, 1997; Ashurmetov et al., 2001), *Circaeasteraceae*, *Papaveraceae* (роды *Papaver* и *Platystemon* — Endress, Igersheim, 1999), *Lamiaceae* (виды рода *Stachys* — Камелина, Босманова, 1999).

Строение и специализация тканей нуцеллуса

Нуцеллус снаружи покрыт клетками эпидермы. Эпидерма нуцеллуса обычно однослойная, реже многослойная в апикальной части (рис. 20, 1–3). В результате периклинальных делений клеток поверхностного слоя нуцеллуса образуется **нуцеллярный колпачок**, состоящий из разного числа слоев: от 2, например у *Pseudowintera colorata* (*Winteraceae* — Bhandari, 1963, до 10–12 у *Calycanthus fertilis* (*Calycanthaceae* — Камелина, 1981). Клетки нуцеллярного колпачка могут сильно разрастаться, образуя своеобразную «клювовидную структуру», достигающую канала столбика (*Boerhaavia repanda*, *Nyctaginaceae* — Bhargava, 1932; *Melanthesa rhamnoides*, *Euphorbiaceae* — Singh, 1968; *Trapa natans*, *Trapaceae* — Батыгина, Колесова, 1985). В сем. *Nymphaeaceae* обнаружены различные модификации апикальной части эпидермы нуцеллуса: от многослойной с лигнифицированными оболочками (*Nuphar lutea* — Батыгина и др., 1980; Винтер, Шамров, 1991а) и неравномерно двуслойной (*Victoria amazonica* — Шамров, Винтер, 1991) до однослойной (*Nymphaea alba*, *N. gigantea* — Шамров, Винтер, 1991), но с характерными утолщениями оболочек полисахаридной природы (рис. 21).

У представителей сем. *Papaveraceae* клетки эпидермы нуцеллуса, прилегающие к интегументальному тапетуму, преобразуются в секреторную ткань (Ильина, 1981). Секреторную функцию могут выполнять и некоторые клетки эпидермы в апикальной части нуцеллуса (*Resedaceae* — Чабан, Яковлев, 1974) (рис. 20, 4) или весь нуцеллярный колпачок (*Malvaceae* — Плиско, 1980; *Liliaceae* — Tilton, Lersten, 1981; *Nelumbonaceae* — Чочиа, 1989).

В тенуинуцеллярных семязачатках клетки эпидермы нуцеллуса (фактически весь нуцеллус) разрушаются уже на ранних стадиях развития зародышевого мешка. В крассинуцеллярных семязачатках их дегенерация происходит обычно на ранних стадиях эмбриогенеза. У некоторых таксонов (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997и) весь эпидермальный слой сохраняется и выполняет функцию защиты семени, так как интегумент в зрелом семени облитерируется и представлен кутикулярной пленкой. Однако чаще всего сохраняется апикальная часть эпидермального слоя — нуцеллярный колпачок. В процессе развития его клеточные оболочки мо-

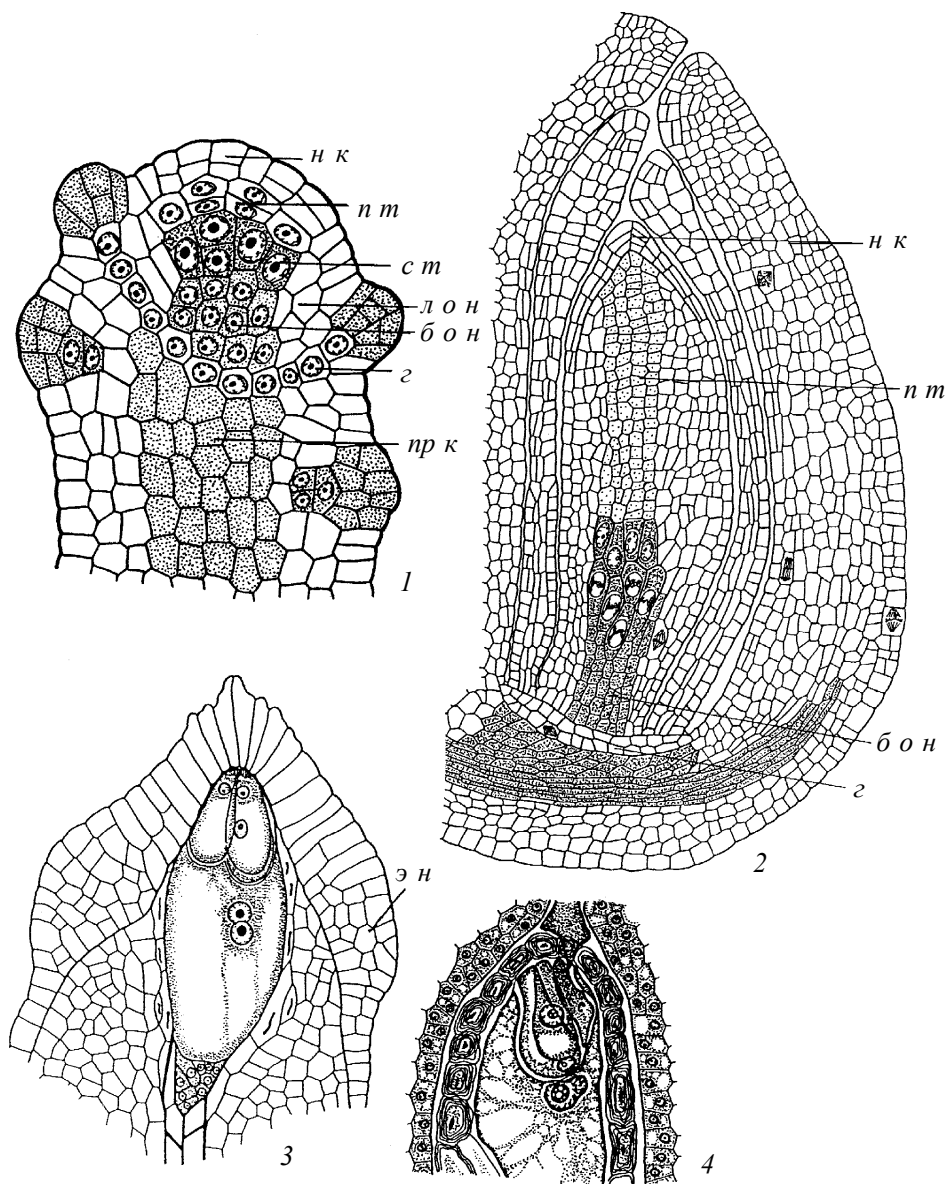


Рис. 20. Структуры микропиллярной зоны нуцеллуса семязачатка.

1, 2 — нуцеллярный колпачок, париетальная и спорогенная ткань в семязачатке *Paenonia lactiflora* (по: Шамров, 1997з); 3 — нерегулярно многослойная эпидерма нуцеллуса у *Calathea louisae* (по: Камелина, 1990а, б); 4 — отложение слизи в клетках эпидермы нуцеллуса у *Reseda lutea* (по: Чабан, Яковлев, 1974); б о н — базальная область нуцеллуса, г — гипостаза, л о н — латеральная область нуцеллуса, н к — нуцеллярный колпачок, пр к — прокамбиальные клетки, п т — париетальная ткань, с т — спорогенная ткань, э н — эпидерма нуцеллуса.

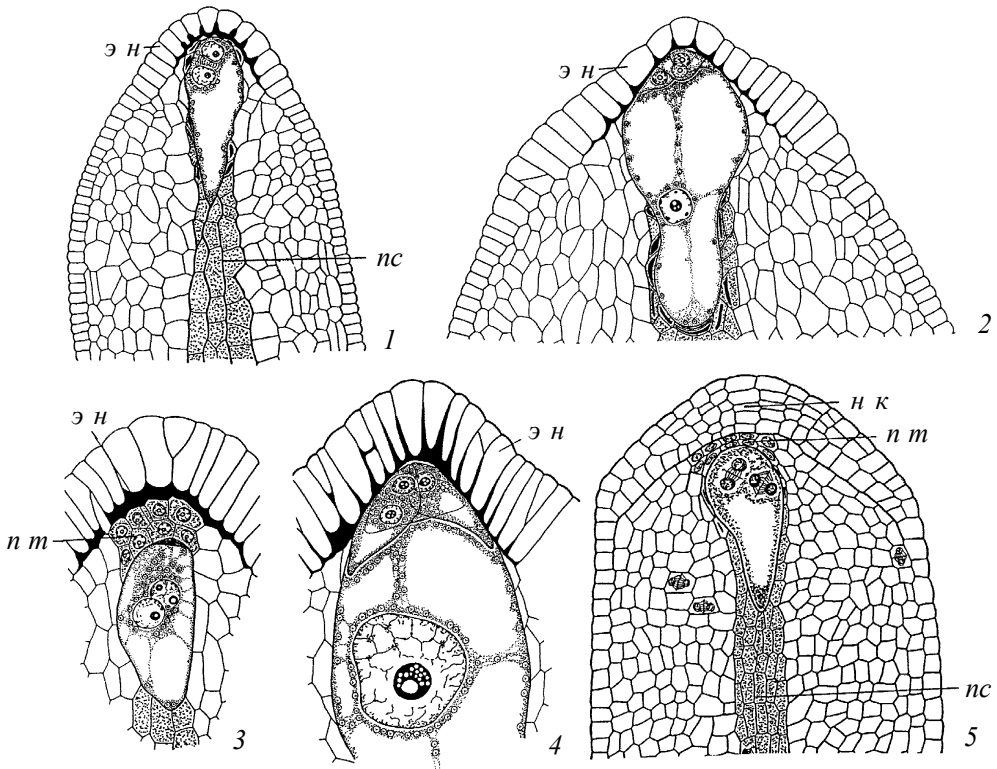


Рис. 21. Преобразования эпидермы нуцеллуса у представителей сем. *Nymphaeaceae*. 1 — *Nymphaea alba*, 2 — *N. gigantea*, 3, 4 — *Victoria cruciana* (по: Шамров, Винтер, 1991), 5 — *Niphar lutea* (по: Шамров, 1998а); н к — нуцеллярный колпачок, пс — постамент, п т — париетальная ткань, э н — эпидерма нуцеллуса.

гут приобретать вторичные утолщения, в результате чего формируется **эпистаза**. Этот термин предложил Van Tieghem (1901) для клеток нуцеллуса с утолщенными оболочками, функция которых заключается в остановке роста зародышевого мешка в сторону микропиле. Эпистаза обнаружена в семействах *Zingiberaceae* (Boehm, 1931), *Lemnaceae* (S. Maheshwari, 1954), *Marantaceae* (Камелина, 1990а, б), *Nymphaeaceae* (Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, 1998а), *Juncaceae* (Шамров, Анисимова, 1993в), *Ceratophyllaceae* (Шамров, 1997и).

В **субэпидермальном слое** нуцеллуса (точнее, в апикальной зоне примордия семязачатка) на ранних стадиях дифференцируются особые клетки, развитие которых может происходить двумя путями. В одном случае за счет периклиальных делений из этих клеток возникают спорогенные и париетальные (кроющие) клетки, в другом — они непосредственно трансформируются в спорогенные (мега-

спороциты), дающие начало мегаспорам. Такие репродуктивные клетки в семязачатке впервые описал Warming (1873, 1878) как «инициальные (материнские) клетки зародышевого мешка», а Goebel (1880) предложил их назвать «**археспорием**» (греч. *arche* — начало и *spore* — семя, спора).

Чтобы отразить специфику генезиса клеток археспория, обладающих двойной судьбой, К. Dahlgren (1928) различал **первичные** (располагающиеся в субэпидермальном слое примордия семязачатка и преобразующиеся сразу в материнские клетки зародышевого мешка) и **вторичные** (образующиеся после отделения кроющих клеток клетками субэпидермы) **археспориальные клетки**. Некоторые исследователи (Сладков, Гревцова, 1988, 1989) считают, что субэпидермальные клетки в апикальной части нуцеллуса и дистальной части стенки гнезда пыльника следует обозначать как «инициальные клетки стенки спорангия и археспория», а термин «археспорий» употреблять лишь для обозначения клеток, из которых возникают споры.

Неоднозначно трактуется вопрос о том, какие клетки субэпидермы и когда можно называть археспориальными. Schnarf (1929) полагал, что субэпидермальные клетки можно считать археспориальными, когда они выделяются среди окружающих клеток и становятся исходными клетками для развития зародышевого мешка. Дальнейшие исследования показали, что археспориальные клетки отличаются крупными размерами клеток и ядер, плотной цитоплазмой, специфическими гистохимическими и ультраструктурными характеристиками (Поддубная-Арнольди, 1959; Israel, Sagawa, 1964; Panchaksharappa, Syamasundar, 1975; Bhandari et al., 1980; Шамров, 1990б; Shamrov, 1991).

Классификацию типов археспория впервые предложил Schnarf (1929). В ее основу положены два признака: число археспориальных клеток и их способность периклиналино делиться с образованием парietальных и спорогенных клеток. Выделено 6 типов археспория. При формировании большого числа археспориальных клеток (I, II и VI типы) различия между типами заключаются в наличии дифференцирующих делений на спорогенные и парietальные клетки (I, II) или отсутствии таковых (VI). Единственная археспориальная клетка (III, IV, V типы) может отделять парietальную клетку (III, IV) или непосредственно трансформироваться в мегаспороцит (V). Во всех поздних классификациях (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Кордюм, 1978; Камелина, 1991) для выделения типов использованы признаки, сформулированные Schnarf. Существует оригинальная классификация, которая основывается не на стадии археспория, а на стадии спорогенных клеток перед их преобразованием в мегаспороциты (Сладков, Гревцова, 1989).

Таким образом, на сегодняшний день неоспоримым является тот факт, что по числу клеток, составляющих археспорий, выделяются два типа: многоклеточный (*Casuarinales*, *Myricales*, *Paeoniales* и др.) (рис. 14, 3–6) и одноклеточный (*Campanulales*, *Ericales*, *Gentianales*, *Orchidales*, *Scrophulariales* и др.) (рис. 13, 5–7). Как в случае многоклеточного, так и в случае одноклеточного археспория его основным свойством является способность к дифференцирующим делениям на парие-

тальные и спорогенные клетки. Исходя из этого, считаем целесообразным имеющееся в пределах каждого типа разнообразие женского археспория свести к двум вариациям: вариация I — археспориальная клетка делится на спорогенную и париетальную клетки, вариация II — археспориальная клетка непосредственно преобразуется в мегаспороцит (Никитичева, Шамров, 1994а; Nikiticheva, Shamrov, 2002а). Способность спорогенных и париетальных клеток к дальнейшим делениям, приводящим к увеличению их числа, не входит в характеристику археспория. Существует, вероятно, еще один тип археспория — промежуточный, или **потенциально многоклеточный** (такое состояние археспория отмечал еще Schnarf). В этом случае по типу археспория начинают дифференцироваться несколько субэпидермальных инициальных клеток, но в дальнейшем формируется только один мегаспороцит (рис. 14, 1, 2, 8, 9) и, таким образом, археспорий становится фактически одноклеточным (ложноодноклеточный тип археспория, по Сладкову, Гревцовой, 1989) (*Nymphaeaceae*, *Poaceae*, *Santalaceae* и др.)

За счет делений париетальной клетки, наружной производной периклинально делящейся археспориальной клетки, образуется особая **париетальная ткань**. Она формирует апикальную область нуцеллуса крассинуцеллярного семязачатка. Ее строение варьирует как у представителей разных семейств, так и в пределах одного семейства. Так, в сем. *Alliaceae* париетальная ткань однослойная у *Agapanthus umbellatus* (Stenar, 1933), *Brodiaea coronaria*, *B. elegans* (Berg, 1978) и 3–4-слойная у *Muilla maritima* (Berg, Maze, 1966); в сем. *Juncaceae* она однослойная у *Juncus filiformis* (Шамров, Анисимова, 1993б) и 3–4-слойная у *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993а, в). Более развитая париетальная ткань обнаружена у *Ceratophyllum demersum* (8–10 слоев) и очень массивная — у *Paeonia lactiflora* (20–25 слоев) (Шамров, 1997з, и) (рис. 20, 1, 2; см. также рис. 25, 7).

Париетальная ткань, как правило, разрушается в период раннего эмбриогенеза. Однако у некоторых таксонов (*Cabombaceae* — Батыгина и др., 1982; большинство *Nymphaeaceae* — Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991) она дегенерирует во время развития зародышевого мешка, что коррелирует с формированием униполярного зародышевого мешка *Oenothera*-типа (рис. 21, 1–4). Следует отметить, что у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) париетальная ткань разрушается до оплодотворения не полностью (Шамров, 1998а) (рис. 21, 5). У *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997з) клетки париетальной ткани в период формирования зародышевых мешков становятся удлинненными, густоплазменными и напоминают по строению прокамбиальные клетки. По ним происходит рост зародышевого мешка в направлении микропиле (рис. 20, 2). У некоторых видов из семейств *Caryophyllaceae* (Buell, 1952; Камелина, Яковлева, 1982), *Malvaceae* (*Gossypium hirsutum* — Jensen, 1965; *Alcea rosea* — Плиско, 1980, 1982), *Chenopodiaceae* (*Spinacia oleracea* — Wilms, 1980) в осевой части париетальной ткани клетки располагаются в виде колонки. У *A. rosea* такие же клетки дифференцируются в нуцеллярном колпачке. В конечном итоге формируется особая «проводниковая ткань» для прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. У *Beta vulgaris*

(*Chenopodiaceae* — Bruun, Olesen, 1989) клетки париетальной ткани также вовлечены в процесс продвижения пыльцевой трубки к зародышевому мешку. Перед оплодотворением ее клеточные оболочки становятся интенсивно ШИК-положительными, а в цитоплазме секретируются полисахариды, которые часто выходят в микропиллярный канал.

В случае длительного существования париетальной ткани, она, возможно, участвует в апикальном транспорте веществ из окружающих структур в развивающийся зародыш. В ее клетках обнаруживаются различные метаболиты в виде белков и декстринов. У *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993в) на стадии трехклеточного проэмбрио в тангентальных стенках клеток периферических рядов париетальной ткани (контактирующих непосредственно с клетками латеральной области нуцеллуса) откладываются полисахариды, возможно, каллоза. Тем самым создается канализированное поступление веществ в зародыш из окружающих тканей через клетки центральной части париетальной ткани.

Основную часть нуцеллуса красинуцеллятного семязачатка составляет **паренхима нуцеллуса**, которая располагается преимущественно в латеральной области. Число слоев паренхимы нуцеллуса варьирует от одного (некоторые виды *Alliaceae* — Stenar, 1933; Cave, 1948; Berg, 1978), 2 (*Limnocharitaceae* — Johri, 1938; *Liliaceae* — Петрова, 1977; Шамров, 1999а), 3–4 (*Poaceae* — Батыгина, 1974), 6–7 (*Costaceae* — Grootjen, Bouman, 1981) до 13–15 (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997и).

В семязачатках с однослойной латеральной областью нуцеллуса обнаружены различия в ее строении. У многих таксонов она представлена слоем, имеющим на поперечном срезе вид кольца. У представителей ряда семейств слой становится асимметричным (число клеток, образующих слой, на поперечном срезе может быть различным), что вызывает смещение осевого ряда клеток под археспориальной клеткой из центрального положения в латеральное (*Listera ovata*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 2001; *Azorina vidalii*, *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; *Cytinus ruber*, *Rafflesiaceae* — по препаратам, любезно предоставленным Э.С. Терехиным и Г.М. Анисимовой) (рис. 22). Подобное, вероятно, имеет место в семействах *Dipsacaceae* (Камелина, 1980), *Scrophulariaceae* (Никитичева, 1987б) и *Araceae* (Коробова, Жинкина, 1990).

При исследовании *Ceratophyllum demersum* нами была установлена гетерогенность клеток и наличие структурной дифференциации на внутренние и наружные слои в латеральной области нуцеллуса. Эта дифференциация наблюдается с самого раннего развития и обусловлена тем, что каждая часть латеральной области нуцеллуса образуется за счет самостоятельных инициалей. В сформированном семязачатке 5–6-слойная наружная часть образована изодиаметрическими или прямоугольными клетками. Внутренняя часть состоит из клеток, сильно вытянутых вдоль оси нуцеллуса. Такая же особенность, вероятно, характерна для *Nelumbo nucifera* (Батыгина и др., 1983). У ряда таксонов неодинаковое строение латеральной области нуцеллуса выявляется только в сформированном семязачатке (*Gossypium*

hirsutum, *Malvaceae* — Jensen, 1965; *Alcea rosea*, *Malvaceae* — Плиско, 1980; *Oenothera biennis*, *Onagraceae* — Noher de Halac, 1979; *Agave parryi*, *Agavaceae* — Tilton, Mogensen, 1979; *Spinacia oleracea*, *Chenopodiaceae* — Wilms, 1980).

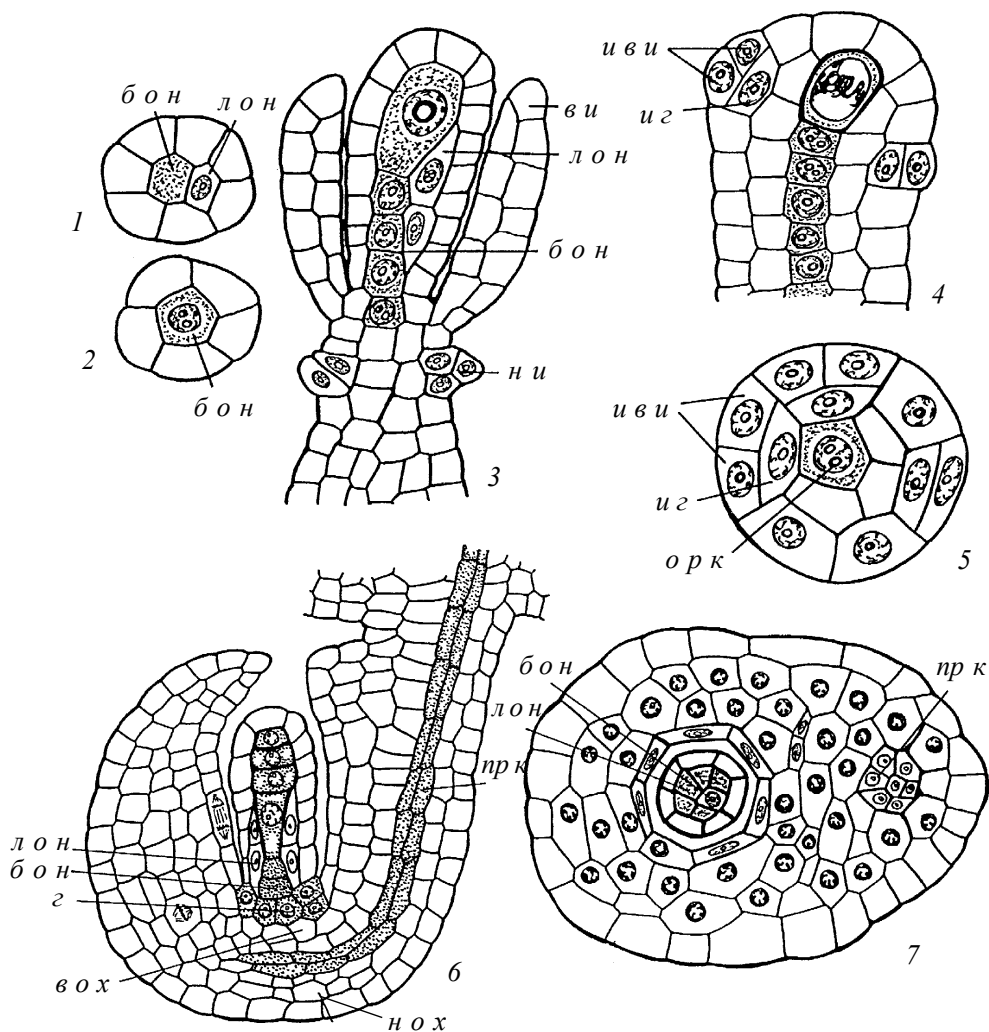


Рис. 22. Асимметричное строение субэпидермального слоя нуцеллуса.

1–3 — *Cytinus ruber* (по: Шамров, 1995); 4, 5 — *Listera ovata* (по: Шамров, 2001); 6, 7 — *Azorina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994); 1, 2, 5, 7 — поперечные и 3, 4, 6 — продольные срезы; бон — базальная область нуцеллуса, ви — внутренний интегумент, вох — внутренняя область халазы, иви — инициали внутреннего интегумента, иг — инициали гипостазы, г — гипостазы, лон — латеральная область нуцеллуса, ни — наружный интегумент, нох — наружная область халазы, орк — осевой ряд клеток, прк — прокамбиальные клетки.

Клетки паренхимы нуцеллуса в начальный период развития семязачатка имеют правильную форму; вакуоли мелкие, цитоплазма насыщена свободными рибосомами, хорошо развит ЭР и аппарат Гольджи. Стенки клеток пронизаны многочисленными плазмодесмами (Noher de Halac, 1979; Tilton, Mogensen, 1979; Плиско, 1980; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983; Fougire-Rifot, 1988; Полюшкина, 1993). В процессе развития происходит специализация клеток и в них накапливаются различные вещества.

Еще до оплодотворения клетки паренхимы нуцеллуса могут подвергаться дегенерации. Этот процесс охватывает сначала внутренние клетки, примыкающие к зародышевому мешку. Как показали ультраструктурные исследования, дегенерация клеток нуцеллуса происходит по типу локального автолиза, о чем свидетельствует наличие в них большого количества хорошо развитых лизосом и аккумуляция кислой фосфатазы на плазмалемме (Schulz, Jensen, 1966, 1971; D'Alascio-Deschamps, 1973; Norstog, 1974; Matile, 1975; Fougire-Rifot, 1988). На примере *Aquilegia vulgaris* показано, что лизис клеток нуцеллуса происходит в два этапа: сначала дегенерирует цитоплазма под действием внутривакуолярных гидролаз, а затем клеточные стенки — под действием экзогидролаз (Fougire-Rifot, 1988). Некоторые авторы (Чочиа, 1989) предполагают, что лизис нуцеллуса может происходить иначе — путем коагуляционного некроза. Содержимое клеток сжимается, разрушается пространственная организация органелл, возрастает плотность гиалоплазмы и нуклеоплазмы, вакуоль распадается на мелкие пузырьки, в пластидах появляются пластоглобулы. Клетки уплощаются и постепенно приобретают вид гомогенной пленки, настилающейся на оболочку зародышевого мешка. Существует также точка зрения, что дегенерация нуцеллуса представляет собой процесс запрограммированной гибели клеток: сначала наблюдается фрагментация ДНК в ядрах, затем происходит деструкция ядерной оболочки, органелл цитозоля и плазмалеммы, при этом больше всего сохраняются интактными и возможно функциональными элементы аппарата Гольджи (Dominguez et al., 2001).

Нуцеллус в красинуцеллярном семязачатке может разрушаться в процессе развития (*Annonaceae*, *Asparagaceae*, *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*, *Trilliaceae*, *Winteraceae*) либо полностью или частично сохраняться, трансформируясь в **перисперм** (греч. *peri* — вокруг, около, *sperma* — семя) — запасную ткань семени. Термин был введен Juel (1907), хотя сама ткань была описана первоначально Brown (1826) под названием «первичный белок» (лат. *albumen primum*). Наличие перисперма в семени большинство авторов рассматривает как примитивный признак.

Генезис нуцеллуса, преобразующегося после оплодотворения в перисперм, изучен недостаточно. Обычно констатируют лишь факт наличия в семени перисперма, возникающего из клеток так называемого «центрального тела» амфитропного и кампилотропного семязачатков — остатка нуцеллуса со стороны халазы, над которым располагается изогнутый в виде дуги или подковы зародыш (Gibbs, 1907; Kajale, 1954; Vosquet, 1959; Турсунов, 1986) (рис. 23, 1). Исследование нуцеллуса в

динамике показало, что у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) не во всех сохраняющихся клетках откладывается запасной крахмал, что предшествует образованию перисперма. Нуцеллус является гетерогенным по особенностям развития и строения отдельных зон. В нуцеллусе дифференцируются нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, постамент и подиум. В процессе развития семени постамент и клетки микропилярной зоны нуцеллуса вокруг развивающегося эндосперма, в том числе и клетки париетальной ткани, разрушаются (Шамров, 1997в, 1998а). Свободными от крахмала остаются подиум и идущие от него до зародыша 2–3 слоя узких субэпидермальных клеток (своеобразная «периферическая проводящая система») (Shamrov, 2000a) (рис. 23, 2–4). У *Hablitzia tamnoides* (*Chenopodiaceae*) в крассинуцеллятном семязачатке дифференцируются двухслойный нуцеллярный колпачок и 4–6-слойная париетальная ткань, клетки которых в процессе развития постепенно разрушаются. Асимметричная латеральная область нуцеллуса, более массивная с абаксиальной стороны семязачатка, сохраняется в центре семени. Она трансформируется в перисперм, в клетках которого накапливается крахмал (Камелина, 2001).

При анализе данных о наличии перисперма в семени выявляются определенные корреляции между степенью развития перисперма, с одной стороны, и эндосперма и зародыша, с другой стороны. Исходя из этого, выделены 4 группы семян с периспермом (Шамров, 1997в). **Первая группа** — перисперм составляет основную часть зрелого семени, эндосперма сравнительно мало, зародыш небольших размеров (*Barclayaceae*, *Cabombaceae*, *Cannaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae*, *Nymphaeaceae*, *Zingiberaceae*, некоторые *Saururaceae*, *Piperaceae*). **Вторая группа** — перисперм составляет половину объема зрелого семени и окружает крупный изогнутый зародыш только со стороны халазы, эндосперма относительно мало (*Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae* (подсем. *Chenopodioideae*), *Basellaceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Stegnospermataceae*). **Третья группа** — перисперм в виде тонкого слоя, зародыш небольших размеров, эндосперм занимает основную часть зрелого семени (*Heliconiaceae*, *Musaceae*). **Четвертая группа** — перисперм имеется только вокруг верхушек семядолей, зародыш крупный, занимает почти весь объем зрелого семени, и в нем накапливаются запасные вещества, эндосперм в виде тонкого слоя вокруг зародышевого корня (*Chenopodiaceae* — подсем. *Salsoloideae*).

Своеобразное преобразование халазальной зоны нуцеллуса еще во время развития семязачатка описано в сем. *Podostemaceae*. Уже на стадии двуядерного зародышевого мешка происходит дезинтеграция клеток этой зоны и постепенно возникает многоядерный протопласт. Предполагают, что он выполняет питательную функцию, замещая эндосперм. Это образование предложили называть «нуцеллярным плазмодиём» (Mukkada, 1962; Jdger-Zьrn, 1967).

Мы уже отмечали, что нуцеллус, особенно в крассинуцеллятном семязачатке, имеет дифференцированное строение. В его микропилярной зоне образуются нуцеллярный колпачок, археспорий, париетальная ткань. Еще более структурированными являются средняя и халазальная зоны нуцеллуса, в которых формируются

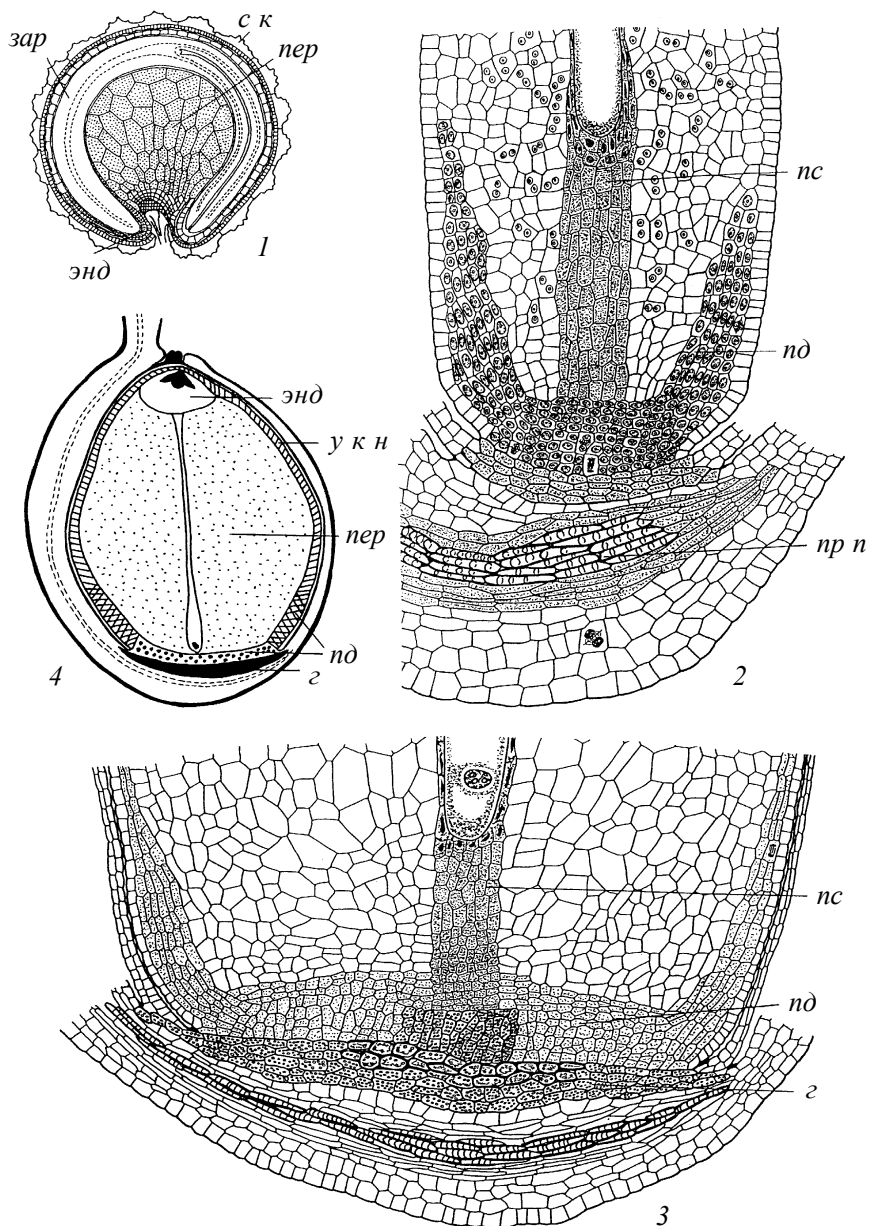


Рис. 23. Формирование перисперма.

1 — зрелое семя *Stellaria media* (по: Gibbs, 1907); 2–4 — преобразование нуцеллуса в перисперм у *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998а); з — гипостаза, зар — зародыш, пд — подиум, пер — перисперм, пр п — проводящий пучок, пс — постамент, с к — семенная кожура, у к н — узкие клетки нуцеллуса, энд — эндосперм.

постамент и подиум. Эти структуры, а также гипостаза, по мнению ряда исследователей, принципиально не различаются, а представляют лишь модификации одной и той же структуры (Johansen, 1928; Dahlgren, 1940; Maheshwari, 1950; Савченко, 1973; Поддубная-Арнольди, 1976; Szujky-Lacza, 1978; Tilton, Mogensen, 1979; Rudall, 1997).

Изучение рассматриваемых структур с самых ранних стадий показало, что они действительно развиваются как единое образование. Их дифференциация связана с активностью клеток, прежде всего базальной, латеральной и переходной зон примордия семязачатка. Как уже было указано выше, переходная зона примордия семязачатка образует собственно гипостазу. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что базальная зона, представленная продольными рядами таблитчатых или удлинённых клеток, связана с проводящей системой плаценты и завязи. В зависимости от типа формирующегося семязачатка и характера трансформации этой зоны могут возникать постамент, подиум и проводящий пучок (рис. 24). В красинуцеллятных семязачатках постамент и подиум (центральная часть) возникают из клеток проксимального (по отношению к археспориальной клетке) района, а проводящий пучок — из клеток дистального района меристемы базальной зоны, при этом подиум дифференцируется непосредственно под постаментом (*Ceratophyllum demersum*, *Ceratophyllaceae*; *Ribes aureum*, *Grossulariaceae*; *Nuphar lutea*, *Nymphaeaceae* — Шамров, 1997и, 1998а; *Ungnadia speciosa*, *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997). Латеральные части подиума образуются из клеток меристемы латеральной зоны примордия семязачатка. В tenuиуцеллятных семязачатках (*Gentianaceae* — Шамров, 1990б) формируется только проводящий пучок.

Пути дифференциации нуцеллуса в медионуцеллятных семязачатках оказались более разнообразными (Шамров, 2002б), чем считалось ранее (Батыгина, Шамров, 1994а). Если семязачатки довольно массивные и близки по строению к красинуцеллятным семязачаткам (как правило, синдермальная вариация), в них могут возникать подиум и постамент (*Zea mays*, *Poaceae* — Воронова и др., 2002; возможно, *Muilla maritima* — Berg, Maze, 1966 и виды *Allium*, *Alliaceae* — Ashurmetov, Yengalycheva, 1997; Ashurmetov et al., 2001; ряд представителей сем. *Ranunculaceae* — Vouman, Calis, 1977; Бутузова, 1999). Если организация медионуцеллятных семязачатков сходна с таковой tenuиуцеллятных, то в них дифференцируется только постамент (*Gymnadenia conopsea*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992) либо вся халазальная зона нуцеллуса трансформируется в постамент-подиум (*Azorina vidalii*, *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; *Gagea stipitata*, *Liliaceae*; *Capsella bursa-pastoris*, *Brassicaceae* — Шамров, 1999а, 2002а). Время инициации структур, продолжительность существования и особенности их строения варьируют у разных таксонов. Эти параметры тесно связаны с особенностями генезиса других сопряженно развивающихся структур семязачатка и семени, что в совокупности определяет специфику мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка, зародыша и эндосперма.

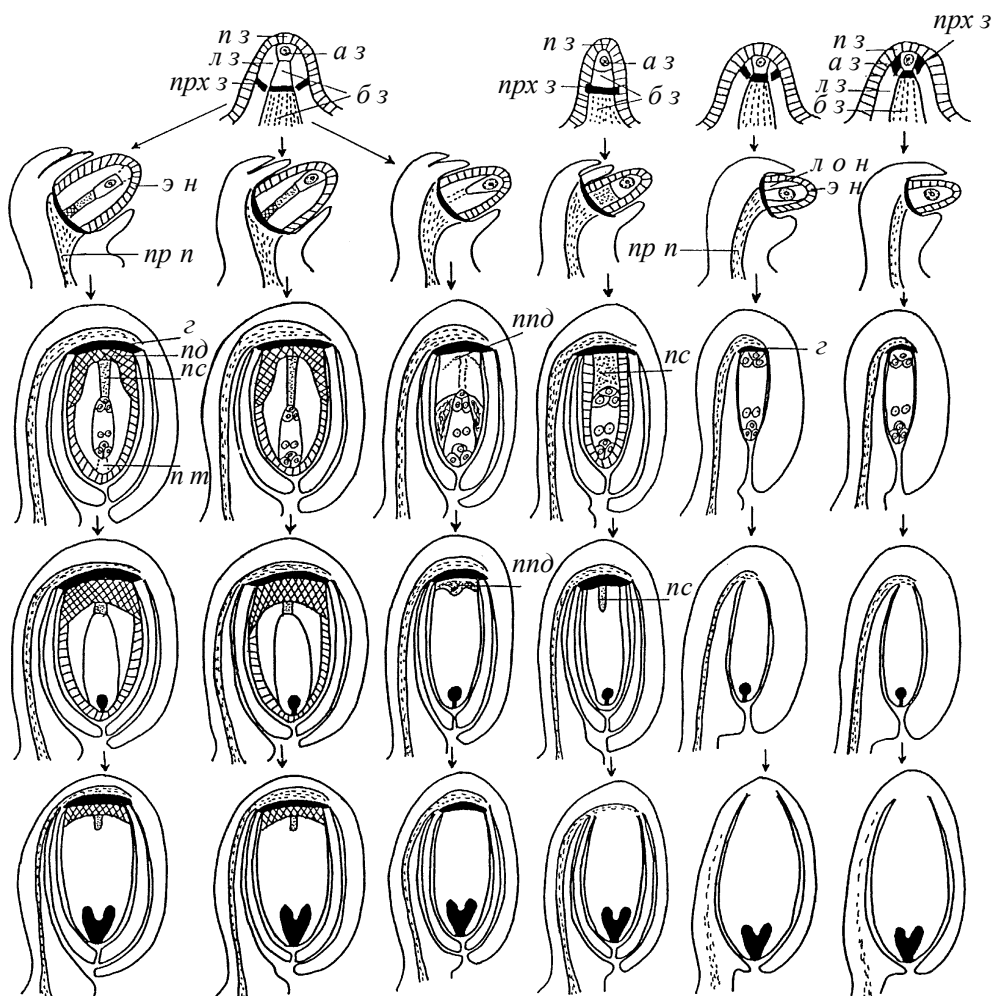


Рис. 24. Схема, иллюстрирующая преобразование базальной и латеральной зон примордия семязачатка в структуры халазальной части семязачатка (по: Шамров, 2002б).

Крайний левый столбец — крассинуцеллятный семязачаток, крайний правый столбец — tenuинуцеллятный семязачаток, четыре средних столбца — медионуцеллятные семязачатки; *аз* — апикальная зона, *бз* — базальная зона, *г* — гипостаза, *лз* — латеральная зона, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *пд* — подиум, *пз* — периферическая зона, *пнд* — постаменто-подиум, *прп* — проводящий пучок, *пхз* — переходная зона, *пс* — постамент, *пм* — парietальная ткань, *эп* — эпидерма нуцеллуса.

Таким образом, гипостаза, постамент и подиум различаются особенностями генезиса, хотя могут выполнять, как будет показано в дальнейшем, сходные функции (Шамров, Винтер, 1991; Shamrov, 1992; Батыгина, Шамров, 1994а, б; Шамров, 1995, 1999б, 2002б; Batygina, Shamrov, 1999, 2002а, б).

Осевая часть халазальной зоны нуцеллуса семязачатка представлена **постаментом** (лат. *postament* — колонка). Синонимы: колонка, пьедестал, подставка для антипод. Постамент располагается в виде колонки под спорогенными или гаметофитными структурами.

Колонка клеток в основании развивающегося зародышевого мешка была впервые обнаружена у *Butomus umbellatus* (Ward, 1880). Однако термин «постамент» первым употребил Westermaier (1890). Под постаментом понималась колонка из удлинённых клеток под антиподальным концом зародышевого мешка, причем они отличались от окружающих клеток более густой цитоплазмой и более интенсивно окрашивающимися оболочками. Считалось, что основная функция постаменты — трофическая.

К. Dahlgren (1939, 1940) расширил объем термина и полагал, что постамент присутствует как на стадии зародышевого мешка, так и на различных стадиях развития семени. Им было высказано предположение о двух способах возникновения постаменты: 1) «врастание» ткани под антиподами в полость зародышевого мешка, 2) преобразование гипостазы, располагающейся в виде колонки под зародышевым мешком и представленной клетками с утолщенными оболочками. Различные авторы поддерживают либо первое (Комар, 1965; Савченко, 1973), либо второе (Поддубная-Арнольди, 1976; Фрейберг, Камелина, 1981) положение.

Согласно нашим представлениям, в постамент трансформируются клетки продольных рядов меристемы базальной зоны примордия семязачатка, располагающиеся под археспориальной клеткой. Постамент представляет собой осевую часть халазальной зоны нуцеллуса семязачатка (Shamrov, 1992, 2002к; Шамров, 1994л). Сходная точка зрения на формирование постаменты высказывалась и ранее (Мьске, 1908). Как «своеобразная гипостаза» он был описан для злаков (Батыгина, 1974, 1987).

Постамент образован удлинёнными или таблитчатыми клетками в виде рядов, достигающих до гипостазы, часто напоминающих по строению прокаэмбиальные клетки (Мьске, 1908; Joshi, Venkateswarlu, 1935; Смирнов, 1982; Камелина, Проскурина, 1987; Алимова, 1990б; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1995, 1997з, и, 1998; Shamrov, 1998) (рис. 25, 2, 3, 5, 7; 26, 4). Клетки постаменты, например, у *Quercus gambelii* (*Fagaceae*), связаны между собой немногочисленными плазмодесмами и содержат ядра удлинённой формы, а также большое количество митохондрий, свободных рибосом и хорошо развитый ЭР. По периферии этих клеток плазмалемма формирует инвагинации различных размеров (Mogensen, 1973). Оболочки клеток постаменты могут иметь различное строение. Так, у *Glycine max* (*Fabaceae*) продольные стенки ровные, уплощенные, с плазмодесмами, а поперечные — сильно извилистые, с множеством протуберанцев (Полюшкина, 1993).

Продолжительность существования постамента варьирует у разных растений и коррелирована с особенностями развития и функционирования других структур нуцеллуса. Чаще всего он полностью разрушается вскоре после оплодотворения. У некоторых таксонов (*Taccaceae* — Неканссон, 1921; *Poaceae* — Батыгина, 1974; *Asparagaceae* — Сатарова, 1990) разрушение клеток колонки происходит еще до оплодотворения и сопровождается постепенным их замещением растущим зародышевым мешком, в результате чего обеспечивается более тесный контакт с проводящей системой семязачатка и завязи. У представителей сем. *Calycanthaceae* (Камелина, 1981) на месте разрушающихся клеток осевой части халазальной зоны нуцеллуса формируется лизигенная полость над гипостазой. При длительном существовании постамента происходит постепенное разрушение латеральных слоев, а затем и эпидермального слоя в халазальной зоне нуцеллуса. У одних таксонов (*Orchidaceae*, *Fagaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae*) постамент, представленный тонкостенными клетками, разрушается на средних стадиях эмбриогенеза, у других (*Araceae*, *Costaceae*, *Geissolomataceae*, *Grossulariaceae*, *Zingiberaceae*) он состоит из одревесневших клеток и сохраняется в зрелом семени (рис. 25, 4).

Исходя из строения клеток и расположения их в виде рядов, а также накопления в них белков, крахмала, декстринов и других веществ, можно полагать, что основная функция постамента связана с транспортом метаболитов, поступающих из гипостазы в спорогенные, а позже — в гаметофитные структуры. По мнению Eames (1961), в семязачатках с массивным нуцеллусом формируется «центральный пучок» (постамент, согласно нашему представлению), который может служить доказательством существования сосудистого снабжения нуцеллуса. Если постамент сохраняется в зрелом семени, он выполняет и защитную функцию.

Другой специализированной структурой халазальной зоны нуцеллуса является **подиум** (греч. *podion* — основание). Термин ввел К. Dahlgren (1939, 1940) для обозначения долго сохраняющегося в этой зоне остатка нуцеллуса чашевидной формы. Согласно этому автору, у *Zostera marina* халазальная зона нуцеллуса в сформированном семязачатке имеет вид колонки. После оплодотворения происходит постепенное ее разрушение, при этом верхняя часть (более узкая) становится, по мнению автора, постаментом, а более массивная нижняя часть — подиумом. Клетки последнего приобретают утолщенные оболочки и сохраняются в зрелом семени, что дало основание ряду последующих авторов (Maheshwari, 1950; Савич, 1968; Савченко, 1973) трактовать эту структуру как гипостазу.

Согласно нашим представлениям, подиум, как и постамент, — это не возрастные состояния нуцеллуса в халазальной зоне, а специализированные структуры, которые создаются в нуцеллусе для выполнения самых необходимых функций, связанных с переносом метаболитов в зародышевый мешок. При трактовке подиума, которую предложил Dahlgren (1939, 1940), упрощается целесообразность возникновения этой структуры в нуцеллусе и семязачатке в целом. По нашему мнению, подиум формируется в краси- и медионуцеллятных семязачатках с многослойной латеральной областью нуцеллуса, которая продолжительное время функционирует

после оплодотворения (Shamrov, 1992, 2002m; Шамров, 1994к). Подиум дифференцируется в форме бокала в халазальной зоне нуцеллуса на ранних стадиях развития семязачатка за счет периклинальных делений клеток, как правило, субэпидермы, реже и эпидермы (рис. 25, 1) (*Trapaceae* — Titova et al., 1997; *Zea mays*, *Poaceae* — Воронова и др., 2002) латеральной области нуцеллуса (латеральная часть подиума) и антиклинальных делений клеток нижних слоев базальной области нуцеллуса (центральная часть подиума). В сформированном состоянии его верхняя граница находится на уровне антипод зародышевого мешка (Shamrov, 1992, 1998; Шамров, Анисимова, 1993а–в, Шамров, 1995, 1997з, и, 1998а, 1999б).

Как показал анализ литературных данных, в семязачатке ряда растений дифференцируется структура, которую также можно рассматривать как подиум. Подобная структура в виде радиально расположенных тонкостенных клеток с плотной цитоплазмой в нижней части халазальной зоны нуцеллуса сформированного семязачатка была описана в сем. *Euphorbiaceae* (*Euphorbia milii* — Bog, Bouman, 1974; *E. geniculata* — Bog, Kapil, 1975). Несмотря на отсутствие данных по генезису подиума, его наличие можно предположить и для некоторых других таксонов (*Ribes missouriense*, *Grossulariaceae* — Mauritzon, 1933; *Cabomba caroliniana*, *Cabombaceae* — Ramji, Padmanabhan, 1965; *Hydrostemma* (= *Barclaya*) *longifolia*, *Barclayaceae* — Schneider, 1978).

Вариации в строении и времени дифференциации подиума скоррелированы со степенью массивности нуцеллуса семязачатка. Так, в очень массивном нуцеллусе крассинуцеллятного семязачатка *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) подиум начинает формироваться на стадии спорогенной клетки и состоит из 8–12 слоев клеток (Шамров, 1997и). В нуцеллусе из меньшего числа слоев инициация подиума происходит одновременно с началом мегаспорогенеза (*Luzula pedemontana*, *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а), на начальных стадиях (*Ungnadia speciosa*, *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997) либо на поздних стадиях (*Juncus filiformis*, *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993б) развития зародышевого мешка. В последнем случае подиум представлен 3–5 слоями (рис. 25, 1–9).

Обычно подиум состоит из нескольких слоев таблитчатых клеток с плотной цитоплазмой. Клетки сначала тонкостенные и могут частично дегенерировать в процессе развития семени. Чаще всего они становятся толстостенными. Полностью или частично подиум сохраняется в виде чаши в зрелом семени (*Ceratophyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Grossulariaceae*, *Juncaceae*, *Nymphaeaceae*, вероятно, *Syperaceae*, *Degeneriaceae*) (рис. 25, 4, 6, 8, 9).

В клетках подиума в процессе развития обнаружены белки, крахмал, декстрины, танины, при этом выявляется определенная пространственно-временная связь между накоплением различных веществ в цитоплазме и характером строения клеточных стенок. У *Nuphar lutea* (Шамров, 1998а) в клетках подиума первыми аккумулируются крахмальные зерна. В период зиготогенеза они появляются сначала в центральной части, а к стадии глобулярного зародыша и в остальных клетках. По мере созревания семени из большей части клеток подиума исчезает крах-

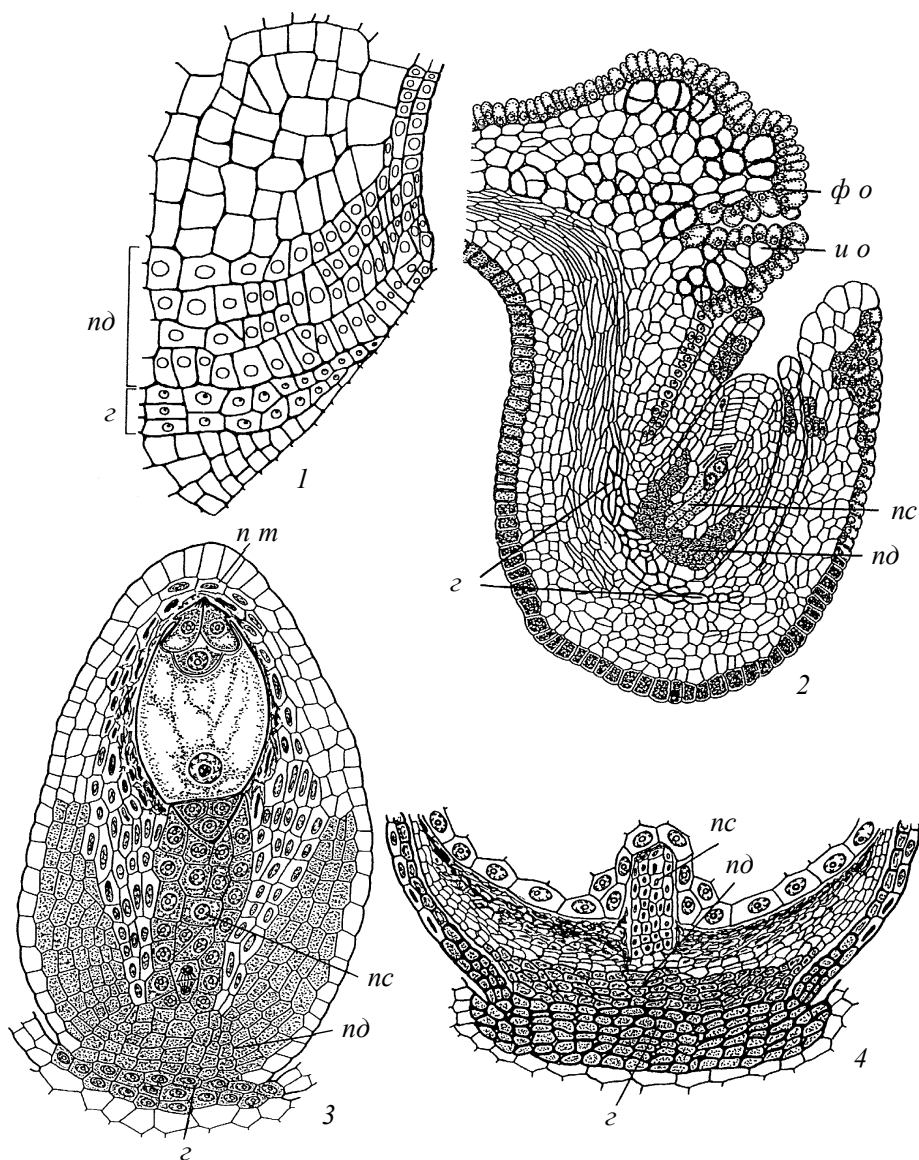


Рис. 25. Формирование постамента, подиума и гипостазы в семязачатке.

1 — *Zea mays* (по: Воронова и др., 2002); 2 — *Ungnadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997); 3, 4 — *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998а); 5, 6 — *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б); 7, 8 — *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997и); 9 — *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в); *vu* — внутренний интегумент, *z* — гипостаза, *uo* — интегументальный обтуратор, *mkэ* — микропилярная клетка эндосперма, *nu* — наружный интегумент, *op* — оперкулум, *nd* — подиум, *пло* — плацентарный обтуратор, *nc* — постамент, *nt* — париетальная ткань, *fo* — фуникулярный обтуратор, *хкэ* — халазальная клетка эндосперма.

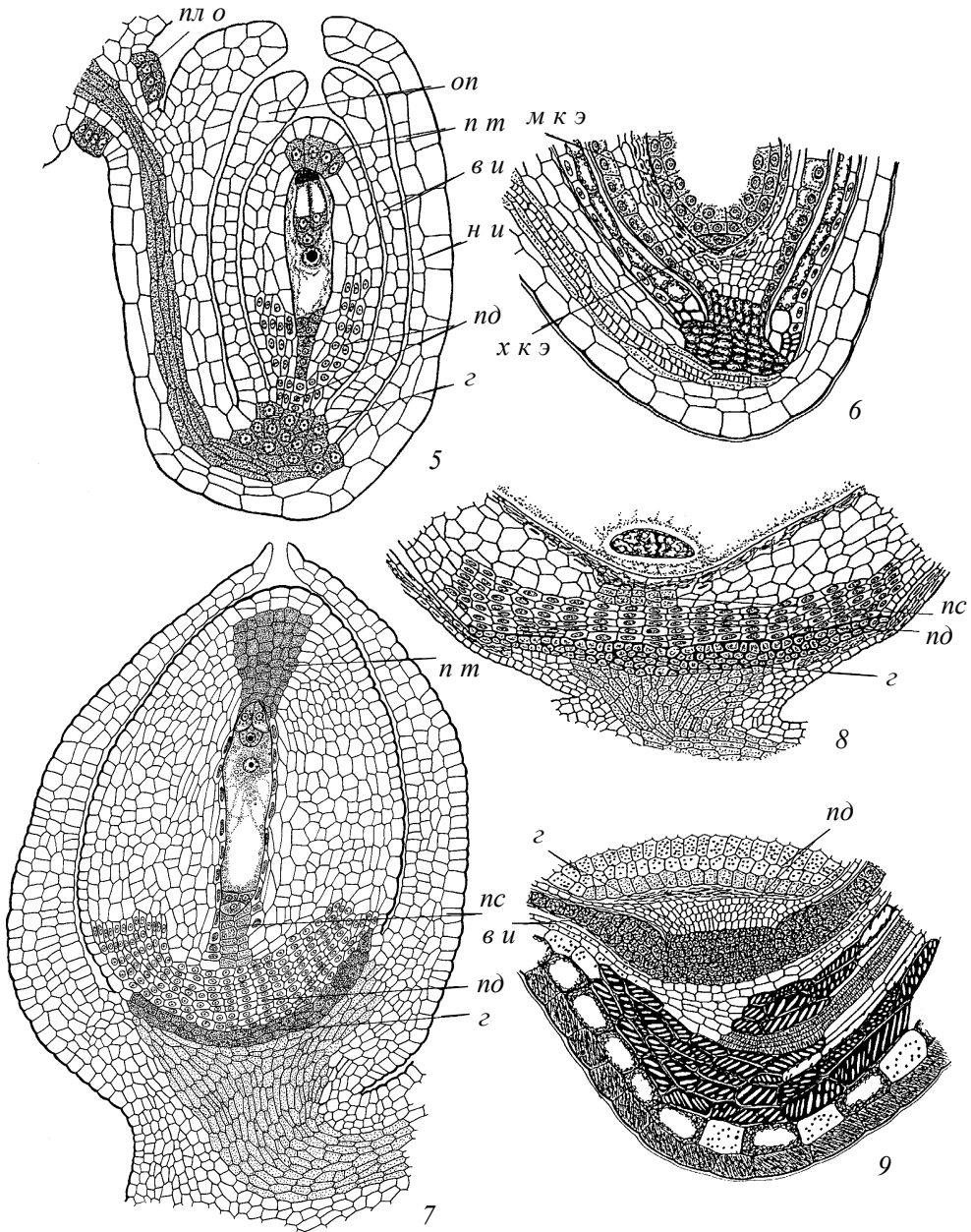


Рис. 25 (окончание).

мал, в вакуолях накапливаются танины, а в клеточных стенках откладывается лигнин. Однако клетки 3–4 слоев вблизи эндоспермального гаустория и 2–6 слоев в латеральной части подиума остаются тонкостенными, и танины в них не накапливаются.

На основании особенностей развития и динамики накопления веществ в клетках подиума можно полагать, что подиум выполняет функцию проведения метаболитов, поступающих в него из проводящего пучка через гипостазу. Его центральная часть обеспечивает (вместе с постаментом) питательными веществами зародышевый мешок, а более массивная латеральная часть — долго сохраняющуюся после оплодотворения латеральную область нуцеллуса. При сохранении в зрелом семени подиум, вероятно, играет и защитную роль.

В медионуцеллятных семязачатках представителей ряда семейств (*Alangiaceae*, *Asphodelaceae*, *Liliaceae*, *Zosteraceae*) была обнаружена специфическая структура. Ее формированию обычно предшествует разрушение клеток микропилярной и средней зон нуцеллуса еще до оплодотворения, при этом оставшаяся халазальная зона принимает вид колонки (К. Dahlgren, 1939, 1940; Савич, 1968; Петрова, 1977; Комар, 1982; Алимova, 1987а; Терехин, 1990). Такую структуру было предложено назвать «нуцеллярной колонкой» или «колонковидным подиумом» (Терехин, 1990). В литературе сохраняющуюся колонковидную халазальную зону нуцеллуса обозначают также терминами «нуцеллярная меристема» (Manant, 1958), «халазальная пролиферирующая ткань» (Schulz, Jensen, 1966, 1971; Pollock, Jensen, 1967), вероятно, из-за делений, происходящих в латеральной области нуцеллуса, в результате чего происходит увеличение слоев. Она была описана для многих видов сем. *Brassicaceae* (Prasad, 1974, 1979; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1981; Беляева, Родионова, 1983). Проведенное нами исследование показало, что эта зона не является структурой *de novo*, возникающей в результате интенсивных делений клеток нуцеллуса вблизи халазы. Она представляет результат специфического развития нуцеллуса и характерна для многих растений с медионуцеллятными семязачатками, у которых, в отличие от красинуцеллятных, дифференциация халазальной зоны нуцеллуса на подиум и постамент не произошла.

Исследование медионуцеллятных семязачатков, проведенное на различных видах растений (*Allium caspium*, *Azorina vidalii*, *Capsella bursa-pastoris*, *Gagea stipitata*, *Hemerocallis citrina*, *Ungnadia speciosa*, *Vaccinium myrtillus*), показало, что в халазальной зоне нуцеллуса выделяются ряды из удлиненных клеток (базальная область по происхождению), один-два слоя латеральной области и эпидермальный слой. В процессе развития происходит разрушение клеток в микропилярной и средней зонах нуцеллуса. Остающаяся халазальная зона нуцеллуса принимает вид колонки и трансформируется в структуру, которую мы определили как «**постамент-подиум**» (Shamrov, 1992, 1998, 2002а; Шамров, Жинкина, 1994; Шамров, 1995, 1999а, б, 2002а; Anisimova, Shamrov, 1997, 2000). Ее особенность заключается в наличии признаков постамента и подиума, а именно: периклинальных делений в латеральной области нуцеллуса (как на начальных стадиях формирования латераль-

ных частей подиума); морфологических различий среди клеток базальной области нуцеллуса — верхние клетки остаются удлинёнными (как при возникновении постаментов), а нижние становятся таблитчатыми (как при возникновении инициалей центральной части подиума). Как уже отмечалось, в красинуцеллятных семязачатках подиум и постамент морфологически хорошо отличимы от остальной паренхимной ткани нуцеллуса. Что касается медионуцеллятных семязачатков у вышеуказанных растений, то наметившиеся различия в дифференциации подиума и постаментов не получают дальнейшего развития, и вся халазальная зона нуцеллуса становится единой как по строению клеток, так и по накоплению в них различных веществ. И если в случае возникновения подиума и постаментов первыми разрушаются обычно клетки постаментов, а затем паренхимной ткани, то при формировании постаментов-подиума, особенно с началом функционирования халазального конца эндосперма в качестве гаустория, дегенерации подвергаются клетки всех слоев халазальной зоны нуцеллуса, начиная с апикальной части (рис. 26, 1–3, 5; 27, 1–3; табл. II, 1, 2).

Полная дегенерация клеток постаментов-подиума отмечена в разные периоды раннего онтогенеза: в формирующемся семязачатке (*Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев 1985), сразу после оплодотворения (*Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; *Ericaceae* — Anisimova, Shamrov, 2000; *Lecythidaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997; *Styracaceae* — Никитичева, 1983), на стадиях глобулярного (*Gagea stipitata*, *Liliaceae* — Шамров, 1999a), сердечковидного (*Lepidium sativum*, *Thlaspi arvense*, *Brassicaceae* — Prasad, 1979) или торпедовидного зародыша (*Brassica rapa*, *Brassicaceae* — Prasad, 1979). Однако эта структура может сохраняться в зрелом семени (*Capsella bursa-pastoris*, *Brassicaceae* — Prasad, 1979; Шамров, 2002a; Shamrov, 2002a) (табл. II, 3).

Постаментов-подиум обладает высокой физиологической активностью, о чем свидетельствуют ультраструктурные и гистохимические исследования. Его клетки у *C. bursa-pastoris* характеризуются большим числом активных диктиосом и хорошо развитым цистерноидным эндоплазматическим ретикуломом. Ядра крупные и часто лопатные (Schulz, Jensen, 1966, 1971). Находясь в непосредственном контакте с гипостазой и проводящим пучком семязачатка, постаментов-подиум участвует в транспорте веществ в развивающиеся эндосперм и зародыш. В его клетках обнаружены в большом количестве меченные тимидином и уридином предшественники нуклеиновых кислот (Pollock, Jensen, 1967), интенсивная реакция на цитоплазматическую и ядрышковую РНК, ядерную ДНК и белки (Schulz, Jensen, 1971; Prasad, 1979; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1981). Согласно нашему исследованию (Шамров, 2002a; Shamrov, 2002a), в процессе развития в клетках постаментов-подиума накапливаются белки и декстрины, которые постепенно утилизируются, при этом крахмал не выявляется.

Таким образом, в зависимости от типа и вариации в халазальной зоне нуцеллуса семязачатка дифференцируются различные специализированные структуры:

подиум — преимущественно красинуцеллятный (компликатная и типовая ва-

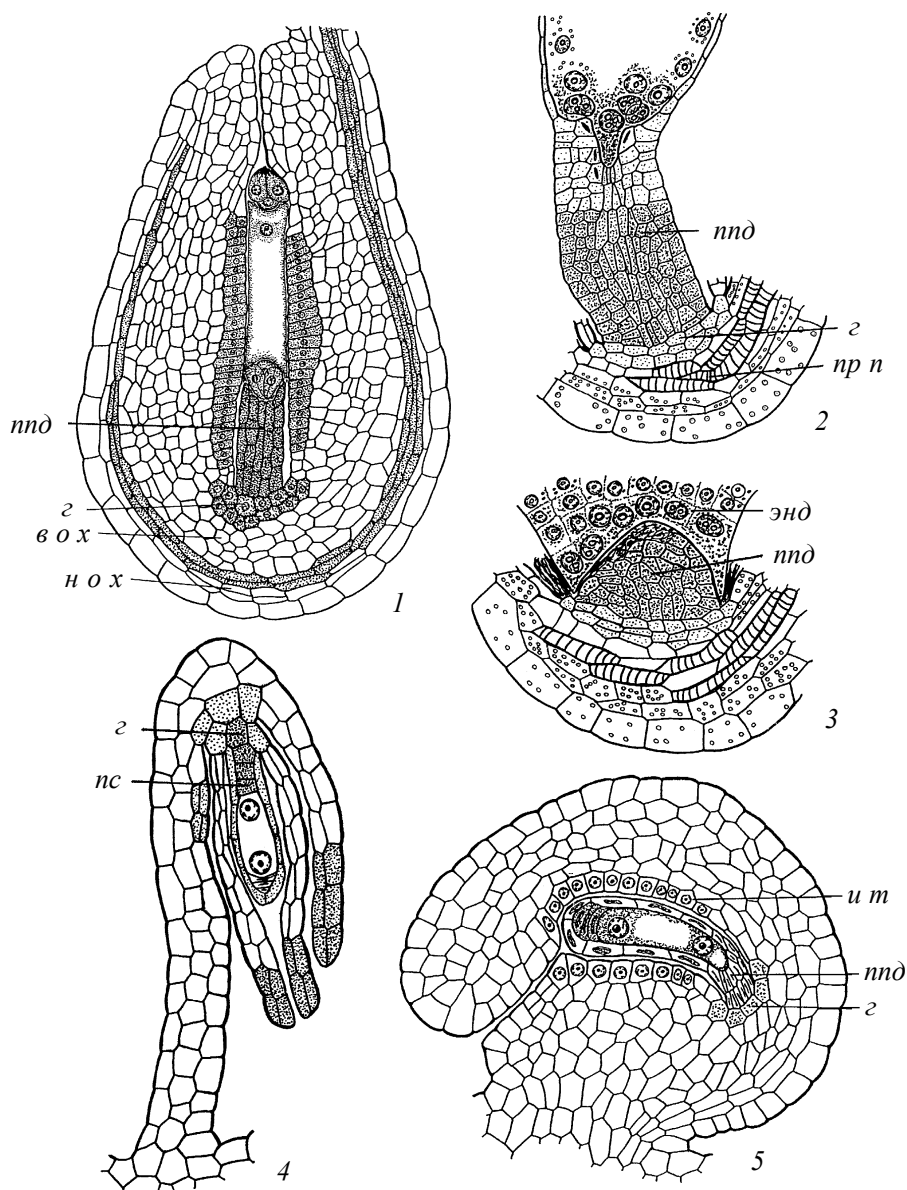


Рис. 26. Трансформация халазальной зоны нуцеллуса медионуцеллярных семязачатков в постаменто-подиум (1–3, 5) и постамент (4).

1 — *Azorina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994); 2, 3 — *Gagea stipitata* (по: Шамров, 1999а); 4 — *Gymnadenia conopsea* (по: Шамров, Никитичева, 1992); 5 — *Vaccinium myrtillus* (по: Anisimova, Shamrov, 2000); в о х — внутренняя область халазы, з — гипостаза, и т — интегументальный тапетум, н о х — наружная область халазы, nnd — постаменто-подиум, пр п — проводящий пучок, пс — постамент, энд — эпидерма нуцеллуса, энд — эндосперм.

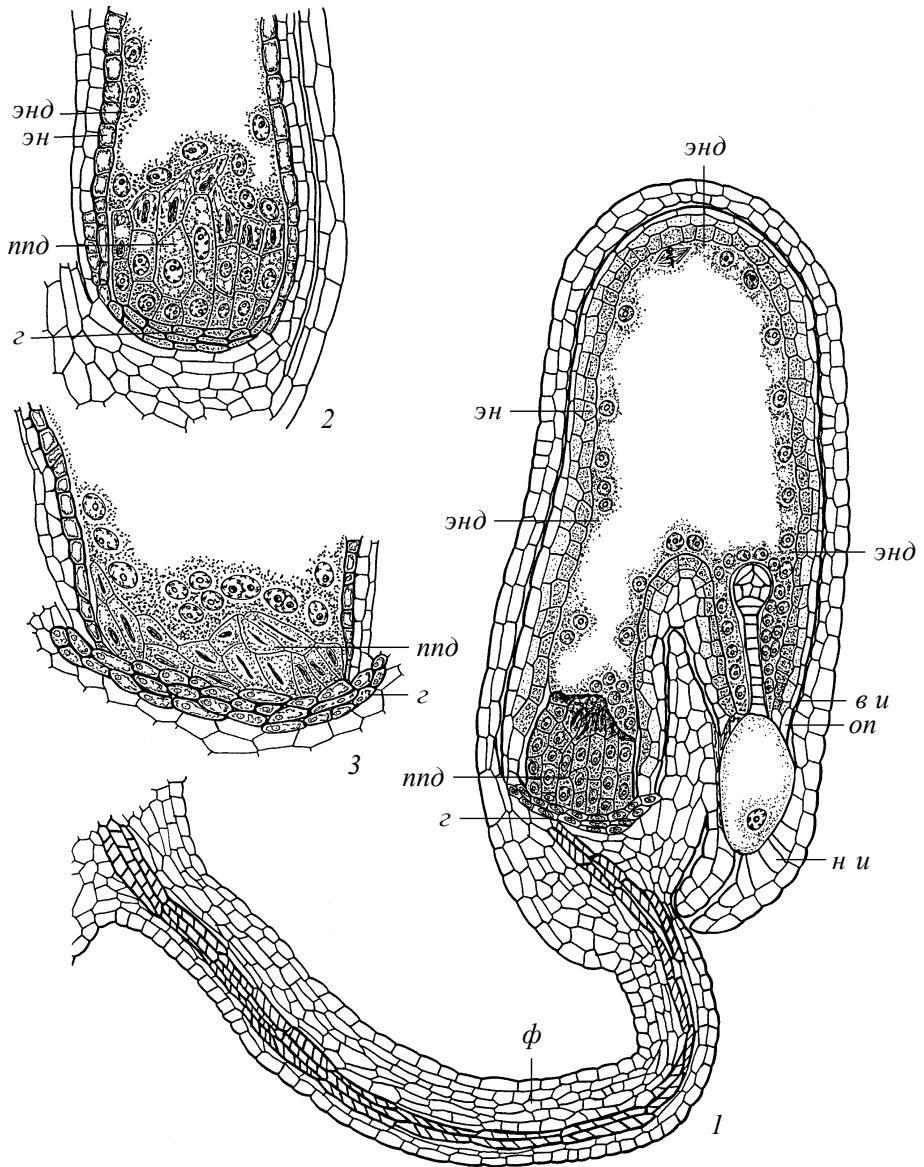


Рис. 27. Строение постаменто-подиума после оплодотворения у *Capsella bursa-pastoris* (по: Шамров, 2002а).

1 — общий вид развивающегося семени на стадии раннего глобулярного зародыша; 2, 3 — халазальная часть семени на стадии позднего глобулярного (2) и сердечковидного (3) зародыша; в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, н и — наружный интегумент, оп — оперкулум, пнд — постаменто-подиум, φ — фуникулус, эн — эндотелий, энд — эндосперм.

риации), а также медионуцеллятный (синдермальная вариация, многослойная субвариация) типы;

постаменто-подиум — преимущественно медионуцеллятный (аподермальная и синдермальная вариации; во второй вариации — однослойная субвариация), а также крассинуцеллятный (редуцированная вариация) типы;

постамент — преимущественно крассинуцеллятный (компликатная, типовая и редуцированная вариации), а также медионуцеллятный (синдермальная и перманентная вариации; во второй вариации — базальная субвариация) типы.

В тенуинуцеллятных семязачатках эти структуры не образуются.

В халазальной области семязачатка наряду с постаментом, подиумом и постаменто-подиумом с самых ранних стадий развития дифференцируется особая ткань, получившая название **гипостаза** (греч. *hypo* — под, *stasis* — остановка). Эта ткань сначала была описана в базальной части завязи у представителей сем. *Loranthaceae* под разными названиями: «халаза» (Hofmeister, 1859), «колленхимная трубка» (Treub, 1882) и «лигнифицированная чашечка» (Van Tieghem, 1893). Термин «гипостаза» предложил Van Tieghem (1901, 1902, 1903) для обозначения ткани, состоящей из клеток с лигнифицированными оболочками и служащей, по его мнению, барьером для роста зародышевого мешка в направлении основания семязачатка.

Как уже было отмечено, положение гипостазы в семязачатке, ее строение и функции до сих пор дискутируются в литературе. Это обусловлено, прежде всего, тем, что Van Tieghem вкладывал в содержание термина довольно широкий и неоднозначный смысл, ограничившись единственным морфологическим критерием — наличием клеток с лигнифицированными оболочками.

Результаты исследований генезиса гипостазы (формируется на базе переходной зоны примордия семязачатка) свидетельствуют о том, что она является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументами и халазой (Шамров, Винтер, 1991; Shamrov, 1992, 1998; Батыгина, Шамров, 1994б; Шамров, 1995, 1999а, б, 2002б). Вблизи гипостазы у многих растений оканчивается проводящий пучок семязачатка. Сходная точка зрения на положение гипостазы высказывалась и ранее, что нашло свое отражение в тех названиях, которые используются вместо термина «гипостаза»: «халазальная тканевая подушка» (*Chalazalgewebepolster* — Hanausek, 1888), «халазальная закрывающая ткань» (*chalazal closing tissue* — Berg, 1962), «отграничивающие клетки» между халазой и нуцеллусом (Петрова, 1977).

Гипостаза присуща семязачаткам большинства цветковых растений. Ее положение под клетками нуцеллуса (Landes, 1946; Joshi et al., 1967; Singh, 1968; Bor, Bouman, 1974) констатировано для многих семейств. В тенуинуцеллятных семязачатках (*Gentianaceae*, *Lamiaceae*) гипостаза располагается непосредственно под зародышевым мешком (табл. II, 5, 6). В крассинуцеллятных (*Ceratophyllaceae*, *Elaeagnaceae*, *Nymphaeaceae*, *Resedaceae*) (рис. 20, 1, 2; 23, 2, 3; 25, 1–9; табл. II, 4) и многих медионуцеллятных (*Alliaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*) (рис. 22, 6; 26, 1–5; табл. II, 1–3) семязачатках между гипостазой и зародышевым мешком формируются такие специализированные струк-

туры, как постамент, подиум и постаменто-подиум. Как уже было отмечено, постамент и постаменто-подиум могут разрушаться в процессе развития семени, в результате чего гипостаза оказывается под эндоспермом.

Подробные исследования семязачатка с самых ранних стадий развития показали, что гипостаза инициируется еще в примордии семязачатка почти одновременно и на одном уровне с формирующимся интегументом (внутренним в битегмальных семязачатках) (рис. 14, 4, 6; 20, 1). В редких случаях она начинает выделяться раньше других структур семязачатка (*Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а). Ее дифференциация происходит в центробежном направлении. Чаще всего гипостаза является многослойной и имеет форму чаши. У ряда таксонов (*Orchidaceae* и, вероятно, *Orobanchaceae*) она может быть образована одной клеткой или группой клеток, имеющей форму диска.

Строение клеток гипостазы изменяется в процессе развития. Сначала они изодиаметрические, тонкостенные, густоплазменные, с крупным ядром, содержащим несколько ядрышек. Затем клетки становятся таблитчатыми и вакуолизированными. У видов *Rhododendron* (*Ericaceae*) они характеризуются более плотной цитоплазмой и более интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками. Такой тип строения гипостазы было предложено называть «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971, 1985). Подобную структуру имеют и клетки гипостазы у *Vaccinium myrtillus* из этого же семейства (Anisimova, Shamrov, 2000).

В ходе развития клетки гипостазы могут стать двуядерными (*Campanulaceae*, *Liliaceae*, *Scrophulariaceae*). В них обнаружено большое число свободных рибосом, мелких вакуолей и гранулярный ЭР; клеточные оболочки характеризуются наличием протуберанцев (*Lycopersicon esculentum* и *Solanum nigrum*, *Solanaceae* — Ермаков, Горяева, 1982). Еще в период мегаспорогенеза в клеточных оболочках гипостазы можно наблюдать отложение каллозы (*Antirrhinum majus*, *Scrophulariaceae* — Rodkiewicz, 1967). Клеточные оболочки могут одревесневать или опробковевать (Netolitzky, 1926; Савченко, 1973), при этом часто содержимое клеток заполняется таниноподобными веществами, что обычно происходит в период раннего эмбриогенеза (*Cyperaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*). В клетках гипостазы обнаружены также белки, крахмал, декстрины, физиологически активные вещества (Цингер, 1958; Савченко, 1973; Петрова, 1977; Tilton, Mogensen, 1979; Tilton, 1980; Шамров, 1990б, 1999а; Shamrov, 1991; Шамров, Анисимова, 1993а–в; Воронова и др., 2002).

У некоторых растений клетки гипостазы гетерогенны. У *Melanthesa rhamnoides* (*Euphorbiaceae*) клетки нижней части гипостазы лигнифицированные, с небольшими порами в стенках, а в верхней части они тонкостенные и заполнены веществом коричневого цвета (Singh, 1968). У *Retzia capensis* (*Retziaceae*) утолщаются периферические клетки гипостазы, а центральные остаются тонкостенными (Engell, 1987).

Продолжительность существования гипостазы скоррелирована с особенностями развития нуцеллуса, интегументов и зародышевого мешка, при этом выявляется

тенденция к ее сокращению у таксонов, более продвинутых в эволюционном отношении. Так, у спайнолепестных с тенуинуцеллятными унитегмальными семязачатками тонкостенные клетки обычно однослойной гипостазы дегенерируют с началом эмбриогенеза. У таксонов, характеризующихся крассинуцеллятными семязачатками, гипостаза более массивная и ее клетки с утолщенными оболочками разрушаются на поздних стадиях развития (*Euphorbiaceae*) либо сохраняются в зрелом семени (*Cephalotaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Juncaceae*, *Malvaceae*, *Nymphaeaceae*, некоторые *Euphorbiaceae*).

Различные точки зрения относительно функции гипостазы в семязачатке обобщены в ряде работ (Masand, Kapil, 1966; Шамров, 1990б; Shamrov, 1991; Батыгина, Шамров, 1994б; Batygina, Shamrov, 1999, 2002b). Высказаны предположения, что гипостаза 1) служит барьером, ограничивающим рост зародышевого мешка (Van Tieghem, 1901, 1903; Venkateswarlu, Prakasa Rao, 1972; Engell, 1987); 2) обеспечивает связь проводящего пучка с зародышевым мешком (Venkata Rao, 1953; Батыгина, 1974; Tilton, 1980; Engell, 1987); 3) снабжает зародышевый мешок питательными физиологически активными веществами (Haberlandt, 1918; Цингер, 1958; Савченко, 1973); 4) обеспечивает водоснабжение в развивающихся (Goebel, 1933) либо покоящихся семенах (Masand, Kapil, 1966).

Очевидно, что гипостаза является полифункциональной структурой со сменой функций в процессе развития семязачатка. Местоположение гипостазы, граничащей с основными структурами семязачатка и проводящей системой, позволяет считать, что она участвует в распределении питательных веществ, поступающих в семязачаток. Первыми начинают функционировать центральные клетки гипостазы, которые в дифференцирующемся семязачатке облегчают проведение метаболитов из прокамбиальных клеток в археспориальную клетку; постепенно в этот процесс включаются ее латеральные клетки. В дальнейшем гипостаза обеспечивает поступление веществ не только в мегаспороцит, но и в формирующиеся нуцеллус и интегументы. Время и интенсивность деятельности гипостазы сопряжены с пространственно-временными характеристиками других структур семязачатка. В крассинуцеллятных семязачатках период активного функционирования гипостазы более продолжительный, чем в тенуинуцеллятных семязачатках: от стадии мегаспороцита, когда в семязачатке дифференцируются тяжи прокамбиальных клеток, до стадии глобулярного зародыша, когда происходит лигнификация клеточных стенок и накопление танинов в клетках гипостазы. В дальнейшем происходит смена функции гипостазы и она, возможно, способствует поддержанию баланса воды в развивающихся и покоящихся семенах, а входя в состав семенной кожуры, выполняет защитную функцию. В тенуинуцеллятных семязачатках активная деятельность гипостазы начинается с развитием зародышевого мешка, когда формируются интегументальный тапетум и тяжи прокамбиальных клеток, и заканчивается во время первых стадий эндоспермо- и эмбриогенеза, когда клетки гипостазы подвергаются деструкции.

Можно полагать, что основной функцией всех рассматриваемых специализированных структур семязачатка является участие в транспорте метаболитов. В се-

мязачатке создается система транспортных структур разного уровня: гипостаза является той первичной структурой, которая распределяет потоки веществ в нуцеллус и интегументы; далее в нуцеллусе через подиум, постамент и, возможно, париетальную ткань, метаболиты канализованно поступают в зародышевый мешок (через постамент и центральную часть подиума), латеральную (через латеральную часть подиума) и, возможно, апикальную (через париетальную ткань) области нуцеллуса. Несмотря на определенное сходство в функционировании, эти структуры имеют свои особенности развития.

Эволюционные аспекты развития нуцеллуса

Семязачатки цветковых растений характеризуются довольно значительным разнообразием генезиса и строения нуцеллуса. Анализ имеющихся данных показывает, что распределение типов семязачатков не приурочено строго к уровням системы цветковых растений, хотя примитивным таксонам наиболее свойственны красинуцеллятные семязачатки. Кроме того, обнаружено, что среди однодольных практически отсутствуют виды с тениюцеллятными семязачатками и им присущи преимущественно медионуцеллятные и красинуцеллятные семязачатки с небольшим числом клеточных слоев в нуцеллусе. В родственных группах таксонов, причем даже в пределах одного семейства, можно встретить различные типы семязачатков. Возможно, что эта особенность отражает параллелизм в развитии структур и свидетельствует о независимом появлении типов семязачатков в разных частях системы цветковых. С другой стороны, подтверждается известное положение о несовпадении темпов эволюции таксона и морфологической эволюции, что проявляется в явлении гетеробатмии, или гетерохронии.

Многочисленными исследованиями установлено, что наличие в семязачатке многослойного, долго существующего нуцеллуса является первичным, а возникновение семязачатка с однослойным эфемерным нуцеллусом — вторичным (Schnarf, 1931; Fagerlind, 1937; P. Maheshwari, 1950; Wunderlich, 1959; Sporne, 1969; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Bouman, 1984; Goldberg, 1986).

Эволюционные преобразования семязачатков от красинуцеллятных к тениюцеллятным осуществлялись, по-видимому, через серии медионуцеллятных семязачатков, сочетающих в себе признаки обоих типов. Двудольные растения в этом отношении, вероятно, имели самостоятельный путь развития. У них трансформация нуцеллуса происходила через медионуцеллятные семязачатки, которым присуще почти полное исчезновение нуцеллуса еще до оплодотворения, что коррелировало с формированием эндотелия (например, *Alangiaceae*, *Cornaceae*, *Davidiaceae* и др.). У однодольных эволюционные преобразования нуцеллуса осуществлялись через медионуцеллятные семязачатки, характеризующиеся многослойными латеральной и базальной областями и отсутствием апикальной области нуцеллуса (подробнее об этом см. главу 6).

Первичные эволюционные преобразования нуцеллуса сопровождалась постепенной его редукцией, вероятно, сначала апикальной, а затем латеральной и базальной областей. В последнем случае это приводило к укорочению пути поступления метаболитов в зародышевый мешок. Постепенно происходила потеря нуцеллусом функции основного источника запасных питательных веществ в виде перисперма в зрелом семени. Время функционирования нуцеллуса смещалось на более ранние стадии развития семязачатка, при этом появление тенуинуцеллярного семязачатка сопровождалось формированием одного массивного интегумента с эндотелием. При крайней степени редукции нуцеллуса, когда он сохранялся в виде нескольких эпидермальных клеток над апикальной частью мегаспороцита, вместо массивного интегумента в семязачатках могла формироваться пахихалаза. Наиболее показательным в этом отношении является сем. *Rubiaceae*, в котором обнаружены все переходы от типичных тенуинуцеллярных к редуцированно тенуинуцеллярным семязачаткам (Fagerlind, 1937; Андропова, 1977).

Интегумент

Структурный элемент семязачатка, окружающий нуцеллус семенных растений, называется **интегументом**. Синоним: покров.

Первые исследователи (Grew, 1672; Malpighi, 1675), обнаружившие большое сходство в строении семени растений и плода животных, различали в семени две оболочки (нем. *Hülle*, фр. *enveloppe*): наружную (хорион) и внутреннюю (амнион). По современным представлениям, наружная оболочка соответствует семенной кожуре, а внутренняя — нуцеллусу. Gaertner (1788) назвал жесткую часть семенной кожуры немецким словом *Topf* (буквально — горшок, кастрюля, скорлупа), которое было переведено на латинский язык как *testa*, а внутреннюю — *membrana interna*. В дальнейшем было обнаружено, что семенная кожура состоит из двух самостоятельных оболочек, которые Brown (1818, 1826) обозначил как «мембраны». Было высказано предположение, что истинной мембраной является только внутренняя (фр. *tégument*, лат. *membrana interna*). Наружная мембрана (он называл ее также тестой) в качестве дополнительной мембраны как бы «покрывает» развивающийся семязачаток; ей было дано название «интегумент» (фр. *in* — не и *tégument* — мембрана, оболочка).

Позже (Brown, 1934) было предложено различать «простой интегумент» (лат. *integumentum simplex*) и «двойной интегумент» (лат. *integumentum duplex*) для обеих мембран семязачатка и семени. После опубликования работы Schleiden (1837) наружную и внутреннюю мембраны семязачатка стали называть наружным и внутренним интегументами (лат. *integumentum exterius* и *i. interius*, соответственно). Однако в течение длительного времени наряду с термином «интегумент» использовался термин «мембрана» («оболочка»), что встречается еще у Netolitzky (1926). Следует отметить, что этот автор, трактуя термины «наружный и внутренний интегумент», обозначает их как *tegumentum exterius* и *t. interius*.

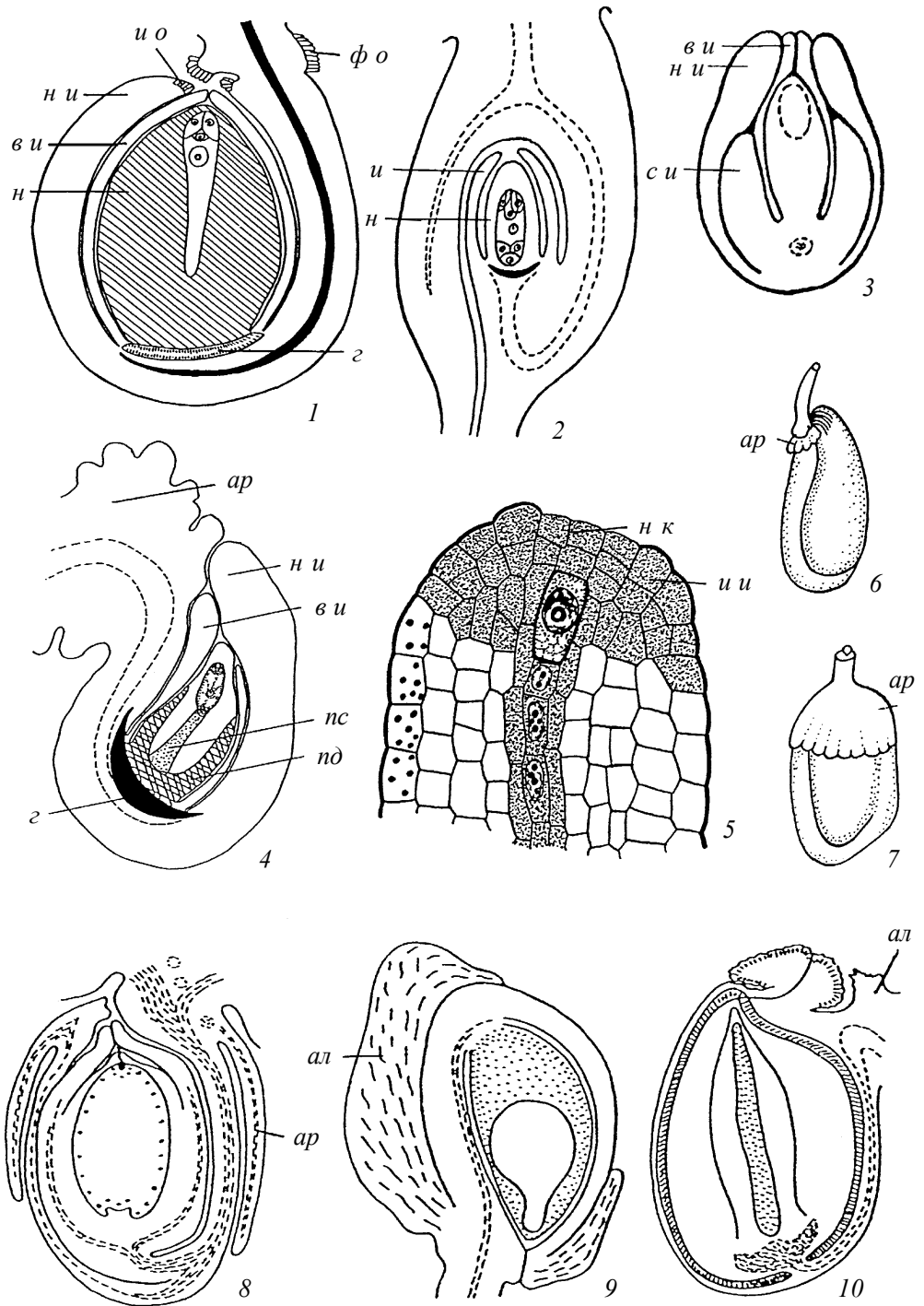
Mirbel (1829) называл мембраны семязачатка первой (*primine*) и второй (*secondine*) оболочками и считал их истинными (фр. *téguments propres*). Обе оболочки могут входить в состав тесты зрелого семени. Однако, по его мнению (Mirbel, 1830), когда теста образована только первой оболочкой (*primine*), то ее лучше обозначать как *lorique* (панцирь), а вторую оболочку семени — как *tegmen*. В том случае, когда *secondine* является частью тесты, функцию тегмена берет на себя сохраняющийся нуцеллус. В современной литературе термин «теста» используется в широком смысле слова — как вся семенная кожура, и узком (чаще) — как производное наружного интегумента. Тегмен — производное внутреннего интегумента (Cotner, 1976; Данилова, Кирпичников, 1985; Данилова, 1997).

Разнообразие семязачатков по числу интегументов

Уже в ряде ранних работ (Brown, 1818, 1826, 1834; Schleiden, 1837) семязачатки цветковых растений по числу интегументов разделяли на **битегмальные** (двупокровные) и **унитегмальные** (однопокровные) (рис. 28, 1, 2, 4). В дальнейшем (Hofmeister, 1858; Warming, 1878; Johow, 1885, 1889) была выделена еще одна категория семязачатков — **атегмальные**. Среди цветковых растений битегмальные семязачатки выявлены в 237 семействах, а унитегмальные — в 114 (Камелина, 1991). Битегмальные семязачатки обнаружены почти у всех однодольных и у многих двудольных. Унитегмальные семязачатки встречаются преимущественно у двудольных (спайнолепестные) и некоторых однодольных (*Gymnostachys* и *Montrichardia*, *Araceae* — Goebel, 1897; Buzgo, 1999; *Thalassia*, *Hydrocharitaceae* — Tomlinson, 1969). Атегмальные семязачатки отмечены у некоторых паразитных растений (*Loranthaceae*, *Misodendraceae*).

Интегументы (или интегумент) могут быть развиты в разной степени. Крайняя степень редукции до инициальных клеток характерна для ряда паразитных растений (например, *Santalaceae* — Ram, 1959; Шамров, 1995; Шамров и др., 2001; некоторые *Gentianaceae* — Vouman, Louis, 1989) (рис. 28, 5). Полное отсутствие интегумента наблюдается только в недифференцированном на структуры семязачатке (некоторые виды *Opiliaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae* — Fagerlind, 1948; Dixit, 1955; Agarwal, 1961).

Наружный интегумент — дистальный (отдаленный, периферический) по отношению к нуцеллусу покров в битегмальных семязачатках. Его толщина варьирует у разных таксонов от двух (*Saururaceae* — Никитичева, 1981; некоторые *Liliaceae* — Шамров, 1999а) до 4–8 (*Balanitaceae* — Nair, Jain, 1956) и даже 20–25 (*Paeniaceae* — Федотова, 1988) слоев. В обращенных (анатропных, кампилотропных и амфитропных) семязачатках может происходить конгенитальное срастание части интегумента и фуникулуса с образованием **рафе**. У представителей 80 семейств двудольных и однодольных растений (Кьhn, 1928; Vouman, 1984; Данилова, 1994) в наружном интегументе дифференцируется проводящий пучок: простой (*Heimerocallidaceae* — Савченко, Комар, 1965; *Magnoliaceae* — Фрейберг,



Камелина, 1981) или разветвленный (*Connaraceae*, *Meliaceae* — Boesewinkel, Voisard, 1984; *Euphorbiaceae* — Tokuko, Tobe, 2001), доходящий до микропиле. В процессе развития наружный интегумент преобразуется в тесту.

Внутренний интегумент — проксимальный (ближайший, непосредственный) по отношению к нуцеллусу покров в битегмальных семязачатках. Внутренний интегумент обычно менее массивный, чем наружный, например, у однодольных он является двух-трехслойным. Однако у ряда таксонов внутренний интегумент может состоять из 4–5 (*Burseraceae* — Wiger, 1935) или 7–10 (*Neuradaceae* — Murbeck, 1916) слоев. В процессе развития семени судьба внутреннего интегумента различна. У одних таксонов (*Polygonaceae* — Lonay, 1922; *Zingiberaceae* — Плиско, 1985) он разрушается полностью, у других (*Amaranthaceae* — Kowal, 1954; *Berberidaceae* — Тахтаджян, Меликян, 1972; *Liliaceae* — Петрова, 1977) образует тегмен.

Единственный интегумент, как правило, многослойный: 6–8 слоев в сем. *Valerianaceae* (Камелина, 1980), 15–20 — *Apiaceae* (Гревцова, 1987), 25–28 — *Alangiaceae* (Алимова, 1987а). Толщина интегумента может варьировать даже в пределах одного семейства, например в сем. *Gentianaceae*: 2–3 слоя у *Gentianopsis ciliata*, 4–5 — у *Swertia minor*, 5–7 — у *Gentianopsis barbata* и *Gentianella lingulata*, 8–10 — у *Gentiana cruciata* и 15–20 слоев — у *Gentiana lutea* и *Swertia iberica* (Guirin, 1903; Stolt, 1921; Шамров, 1988, 1990б; Shamrov, 1991, 1996). Примечательной особенностью унитегмального семязачатка многих таксонов (преимущественно спайнолепестных) является образование **интегументального тапетума**. В интегументе некоторых растений дифференцируется проводящий пучок (*Dipsacaceae*, *Valerianaceae* — Камелина, 1980; *Convolvulaceae* — Никитичева, Проскурина, 1989; *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994). В процессе развития большинство клеток интегумента разрушается, и в зрелом семени он сохраняется в виде эпидермального слоя, строение клеток которого различается у разных таксонов.

Рис. 28. Разнообразие семязачатков по строению интегументов, наличию ариллуса и ариллоида.

1 — битегмальный семязачаток с интегументальным и фуникулярным обтуратором у *Victoria amazonica* (по: Шамров, Винтер, 1991); 2 — унитегмальный семязачаток у *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997и); 3 — семязачаток с тремя интегументами у *Cananga odorata* (по: Corner, 1949); 4 — битегмальный семязачаток с ариллусом у *Ungnadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997); 5 — семязачаток с инициалами интегумента у *Santalum album* (по: Шамров и др., 2001); 6–8 — семязачаток с ариллусом у *Passiflora triloba* (6, 7 — по: Planchon, 1845) и *Myristica fragrans* (8 — по: Маметьева, Камелина, 1981); 9, 10 — семязачаток с ариллоидом у *Stachyurus praecox* (9) и *Euphorbia pilosa* (10) (по: Corner, 1976); ал — ариллоид, ар — ариллус, в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, и — интегумент, и и — инициалы интегумента, и о — интегументальный обтуратор, н — нуцеллус, н и — наружный интегумент, н к — нуцеллярный колпачок, пд — подиум, пс — постамент, с и — средний интегумент, ф о — фуникулярный обтуратор.

В процессе развития в клетках интегументов происходят различные структурные изменения, затрагивающие как протопласт, так и оболочки, в результате чего формируется семенная кожура разного генезиса и строения. По мере созревания семени в кожуре формируется защитный (механический) слой из склерифицированных клеток. В зависимости от того, в какой части наружного (единственного в унитегмальных семязачатках) или внутреннего интегумента дифференцируется механический слой, различают семена экзо-, мезо- и эндотестальные, а также экзо-, мезо- и эндотегминальные (Cotner, 1976; Данилова, Кирпичников, 1985). Так, у *Capsella bursa-pastoris* (Шамров, 2002a; Shamrov, 2002a) семя эндотестально-эндотегминальное. Семенная кожура у этого вида образована производными обоих интегументов: наружного интегумента — наружная эпидерма из слизевых клеток и внутренняя эпидерма из клеток с утолщениями (эндотеста); внутреннего интегумента — эндотелий (эндотегмен) и оперкулум с утолщенными клеточными стенками и остатки среднего слоя (рис. 29, 1–7; табл. III). Подобное строение имеет семенная кожура у *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993в). Она также формируется на базе обоих интегументов и состоит из 5–6 слоев. Клетки экзотесты характеризуются лигнифицированными наружными периклинальными стенками, покрытыми слоями кутикулы и воска, и секретируют слизь полисахаридной природы. Мезотеста (2–3 слоя) и эндотеста состоят из тонкостенных клеток. Тегмен представлен только клетками внутренней эпидермы, наружные и внутренние периклинальные стенки которых лигнифицированы. Между тегменом и эндотестой имеется кутикулярная пленка, а между тегменом и сохраняющейся эпидермой нуцеллуса — слои кутикулы и воска (см. рис. 61, 65, 67–70).

В отличие от двух предыдущих видов, у *Vaccinium myrtillus* (Анисимова и др., 2005) семязачаток унитегмальный. Семенная кожура представлена главным образом клетками наружной эпидермы интегумента (экзотестальные семена). Клетки интегументальной паренхимы, как правило, облитерируются во время развития зародыша и эндосперма (рис. 29, 8–12). При ультраструктурном исследовании хорошо различимы оболочки отдельных клеток, а в ряде случаев и сохранившиеся полости субэпидермальных клеток. Клеточные стенки экзотесты разной толщины (табл. IV, 1). Наружная периклиальная клеточная стенка относительно толстая, лишена кутикулы. В ней выделяются две зоны: светлая наружная и темная внутренняя (табл. IV, 4). Толщина стенок с учетом вторичных утолщений составляет в среднем: наружных периклиальных — 5.8 мкм, внутренних периклиальных — 10.2 мкм и антиклинальных — 11.7 мкм. Поскольку наружные периклиальные стенки тоньше других стенок, то в сухих семенах они обычно прогибаются в полость клетки. Утолщения разделены на 2 типа: плотные и рыхлые. Плотные вторичные утолщения однородные и образуются на антиклинальных и внутренних периклиальных клеточных стенках экзотесты (табл. IV, 1, 3, 5). В плотных утолщениях имеются поры. В этих же утолщениях обнаружены соединения кремния в виде отдельных частиц (гранул), которые расположены рядами параллельно первичной клеточной стенке (табл. IV, 6). Соединения кремния выявляются только

после обработки срезов плавиковой кислотой. Рыхлые утолщения развиваются только на наружных периклинальных клеточных стенках и могут покрывать тонким слоем плотные утолщения антиклинальных стенок. Эти утолщения слоистые и неоднородные по структуре (табл. IV, 1). Они состоят из фибриллярного вещества с включениями электроплотных гранул. Фибриллярное вещество вблизи клеточной стенки образует перекрестно-ламеллярную структуру, организованную в несколько рядов. Со стороны полости клетки фибриллярное вещество образует сетчатую структуру, в которую включены электроплотные гранулы. Эту часть утолщений клеточных стенок нередко принимают за слизь. Истинная полисахаридная слизь обнаруживается в полости клетки (табл. IV, 3). Ее можно охарактеризовать как сетчатую, мелкогранулярную и тонкофибриллярную.

Как уже было отмечено, в семязачатке цветковых растений формируются один или два интегумента. Для некоторых растений указывают три и даже четыре интегумента. Третьим интегументом некоторые исследователи (Gaertner, 1788; Warming, 1878; Corner, 1954) считают **ариллус**, а четвертым — **средний интегумент**, описанный у *Annonaceae* (Corner, 1949) (рис. 28, 3). Природа среднего интегумента неясна, тогда как **ариллусы** (лат. *arillus* — присемянник, кровелька), или семенные придатки, имеют различное происхождение, в том числе и интегументальное. Их развитие начинается в семязачатке и заканчивается после оплодотворения. В зрелом семени они часто представляют собой сочные, окрашенные образования, основной функцией которых является участие в процессе диссеминации (рис. 28, 6–10).

Термин «ариллус» был предложен Linnaeus (1751) для обозначения дополнительной оболочки семени. В таком понимании он используется до сих пор рядом исследователей (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; Corner, 1976). Этот термин первоначально употребляли лишь в узком смысле слова, как оболочку семени, возникающую из клеток фуникулуса (Gaertner, 1788; Richard, 1808). Затем ариллусы были разделены на истинные (фуникулярного происхождения) и ложные (иного происхождения) (Planchon, 1845).

Ариллусы характеризуются значительным разнообразием, что затрудняет их типизацию. Вслед за Planchon (1845) одни авторы (Комар, 1965а, б, 1973, 1994) считают, что следует различать истинный ариллус (из фуникулуса) и ариллоид (ложный ариллус, возникающий из наружного интегумента и входящий в состав семенной кожуры). Разновидностями ариллоида являются карункула (разрастания в области микропиле) и строфиоль (разрастания вдоль рафе). Однако признаки, положенные в основу разделения истинного ариллуса и ариллоида, недостаточно четки. По нашему мнению, отнесение строфиолей к ариллоидам вряд ли правомерно, так как они возникают за счет разрастания клеток фуникулярной области рафе, т.е. имеют фуникулярное происхождение, как и истинный ариллус. Кроме того, в настоящее время выделяются ариллоидии — образования, возникающие в области рубчика в результате комбинации микропиллярного ариллоида с ариллусом (Serrato-Vallenti et al., 1991). Истинную природу ариллусов можно выяснить только

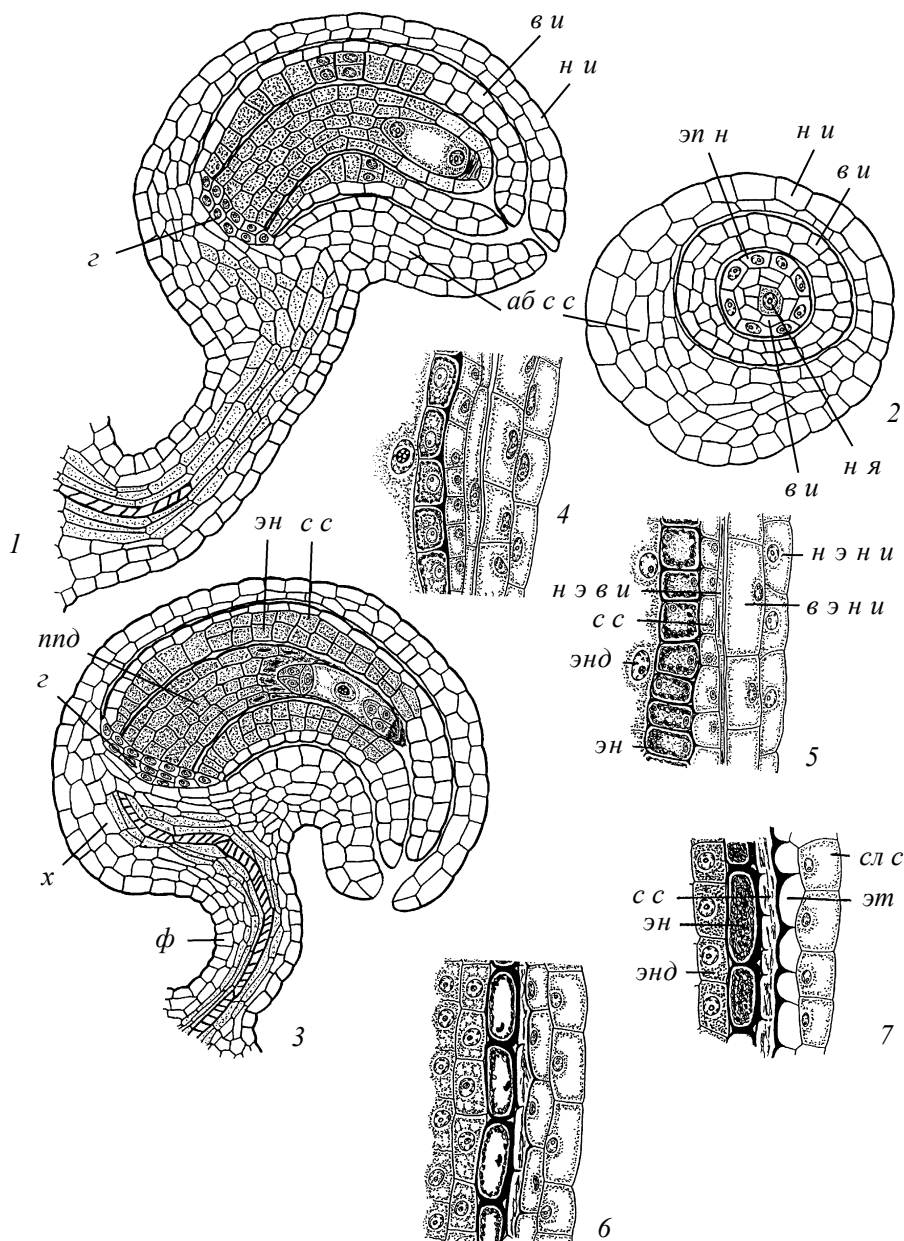


Рис. 29. Строение интегументов в процессе их трансформации в семенную кожуру.

1–7 — *Capsella bursa-pastoris* (по: Шамров, 2002а): 1 — семязачаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка, начало делений в клетках внутренней эпидермы внутреннего интегумента, 2 — тот же семязачаток на поперечном срезе в области нижнего ядра 2-ядерного зародышевого мешка

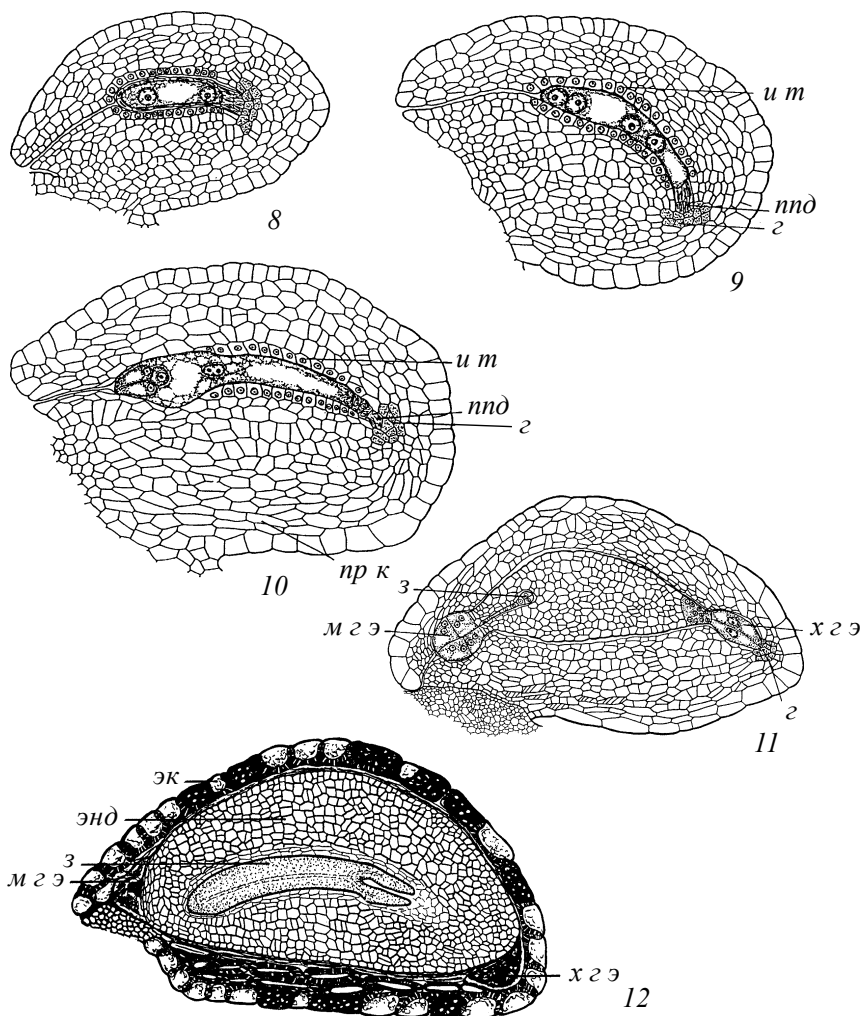


Рис. 29 (окончание).

ка, 3 — семязачаток перед оплодотворением, 4–7 — строение клеток интегументов на стадиях позднего глобулярного (4) и сердечковидного зародыша (5), зародыша с изогнутыми семядолями (6) и в зрелом семени (7); 8–12 — *Vaccinium myrtillus* (по: Анисимова и др., 2005): 8–10 — семязачаток на стадии 2-ядерного (8), 4-ядерного (9) и зрелого (10) зародышевого мешка, 11 — развивающееся семя на стадии раннего глобулярного зародыша, 12 — зрелое семя; абсс — абаксиальная сторона семязачатка, ви — внутренний интегумент, вэни — внутренняя эпидерма наружного интегумента, г — гипостаза, зар — зародыш, ут — интегументальный тапетум, лон — латеральная область нуцеллуса, мзэ — микропилярный гаусторий эндосперма, ну — наружный интегумент, нэви — наружная эпидерма внутреннего интегумента, нэни — наружная эпидерма наружного интегумента, ня — нижнее ядро 2-ядерного зародышевого мешка, nnd — постаментоподиум, прк — прокабиальные клетки, слс — слой слизевых клеток, сс — средний слой, ф — фуникулус, х — халаза, хзэ — халазальный гаусторий эндосперма, эк — экзотеста, эн — эндотелий, энд — эндосперм, энн — эпидерма нуцеллуса, эндт — эндотеста.

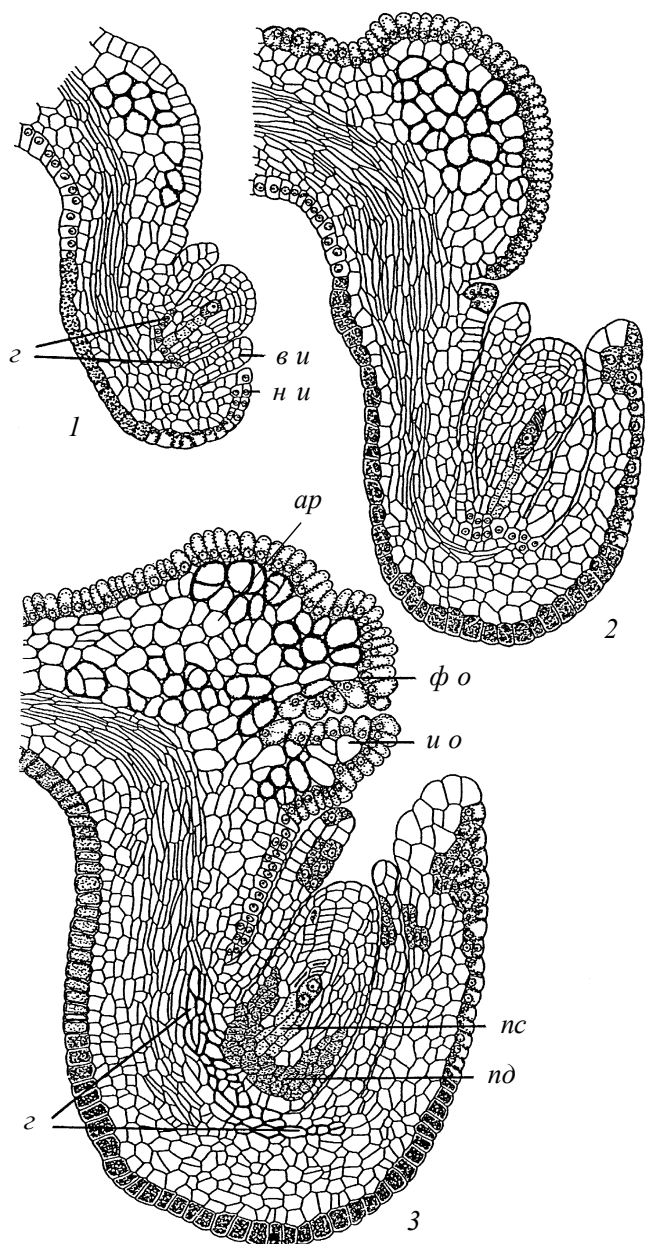


Рис. 30. Ранние стадии развития семязачатка с ариллусом у *Ungnadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997).

ар — ариллус, ви — внутренний интегумент, г — гипостаза, ио — интегументальный obturator, ни — наружный интегумент, пд — подиум, пс — постамент, фо — фуникулярный obturator.

при исследовании генезиса структур семязачатка и семени (рис. 30, 1–3). О необходимости детального изучения свидетельствуют взаимоисключающие представления различных авторов, определяющих одну и ту же структуру либо как ариллус, либо как ариллоид.

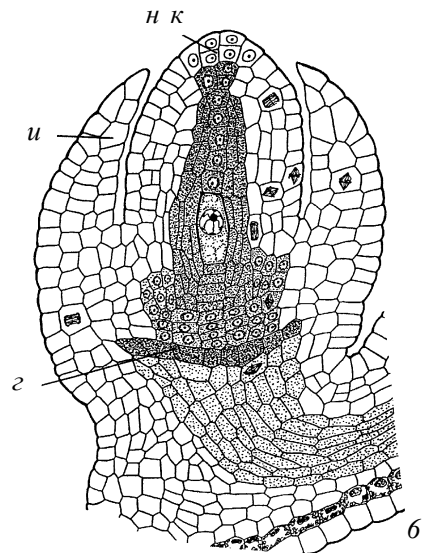
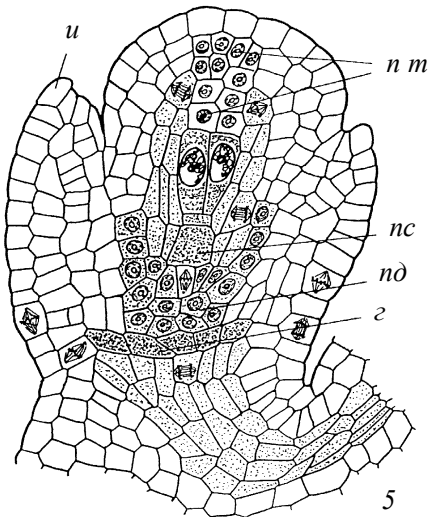
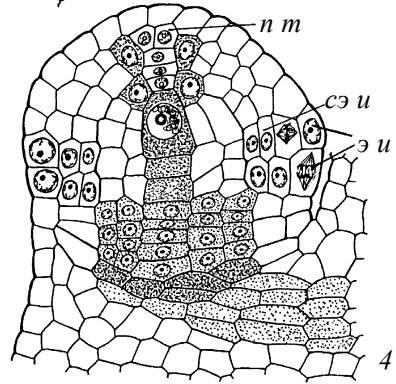
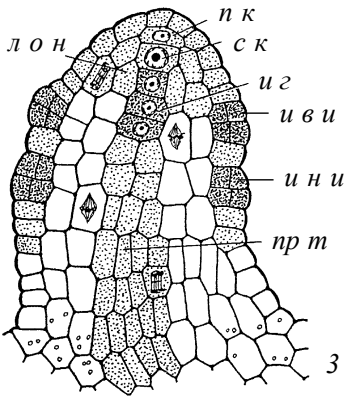
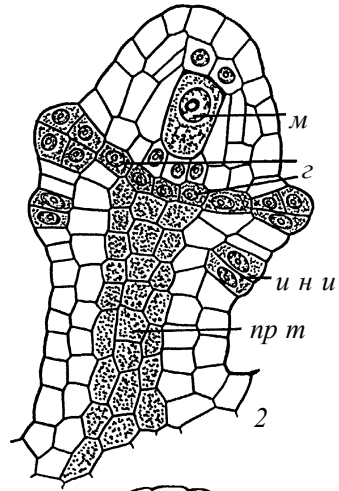
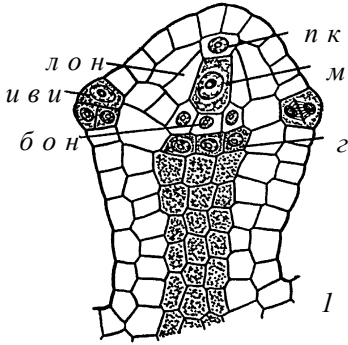
Еще Baillon (1876) предложил сохранить единый термин «ариллус», а разновидности ариллуса различать по их местоположению. Эта точка зрения поддерживается рядом современных исследователей (Pijl, 1982; Boesewinkel, Bouman, 1984; и др.). Эти авторы выделяют следующие разновидности ариллуса: фуникулярные (хиларные), экзостомальные (карункулы, выросты апикальной части наружного интегумента), выросты халазальной части наружного интегумента и рафальные выросты (строфиоли). По их мнению, широкое распространение ариллусов как среди примитивных, так и среди продвинутых семейств, большое их морфологическое разнообразие позволяют считать, что они являются результатом полифилетической эволюции и служат в качестве приспособлений для диссеминации.

Формирование интегумента

В битегмальных семязачатках первым, как правило, развивается внутренний интегумент (рис. 31, 1, 2). Однако у некоторых таксонов сначала возникает наружный интегумент (*Euphorbiaceae* — Bor, Bouman, 1974; некоторые *Magnoliaceae* — Yamada et al., 2003) либо оба интегумента одновременно (*Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а, б; *Paeoniaceae* — Шамров, 1997з; некоторые *Magnoliaceae* — Kapil, Bhandari, 1964) (рис. 31, 3).

Интегументы закладываются в виде кольцевидных валиков, что хорошо видно уже на первых иллюстрациях по генезису семязачатка (Mirbel, 1829). Еще Warming (1878) установил, что интегументы образуются в результате делений клеток эпидермы либо субэпидермы примордия семязачатка. В связи с этим принято различать интегументы эпидермального и субэпидермального происхождения (Bouman, 1971а, б, 1984). Внутренний интегумент почти всегда имеет эпидермальное происхождение, а наружный, так же как и единственный, либо эпидермальное, либо субэпидермальное. Существует ряд таксонов (*Begoniaceae*, *Datisceaeae*, *Lactoridaceae*, *Liliaceae*, *Mayacaceae*, *Orchidaceae*, *Oxalidaceae*, *Nympaeaceae*, *Tovariaceae*), у которых оба интегумента имеют эпидермальное происхождение (Bouman, 1971а, б; Tilton, Lersten, 1981; Boesewinkel, De Lange, 1983; Boesewinkel, 1984, 1985, 1990; Venturelli, Bouman, 1986; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1998а, 1999а, б, 2001, 2003).

Как уже было отмечено ранее, в апикальной части примордия семязачатка *Arabidopsis thaliana* еще до дифференциации структур выявляется экспрессия гена *WUS*, а синтезируемый белок локализуется там, где начинается процесс инициации интегумента (GroЯ-Hardt et al., 2002). Наши исследования, проведенные ранее на растениях с различными типами семязачатка (Шамров, 1990, 1997а, б, 1999а, 2002), согласуются с данными молекулярно-генетического анализа. Они



свидетельствуют о том, что подобному заложению интегумента предшествуют накопление различных метаболитов (РНК, белков, декстринов) и интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток с дорсальной стороны на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Возникают вытянутые в радиальном направлении клетки, часть из которых становятся инициалами, при этом их размеры, в том числе и ядер, увеличиваются. В случае эпидермального происхождения они делятся периклинально или наклонными перегородками, отделяя терминальные инициали (термин ввела Roth, 1957). В интегументах субэпидермального происхождения периклинальные деления отмечаются только в клетках субэпидермы, тогда как при смешанном происхождении (за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей одновременно) эти деления происходят в клетках обоих слоев (рис. 31, 1–6).

На первых стадиях развития рост интегумента у многих растений происходит главным образом за счет периклинальных делений клеток в апикальной части или наклонных делений терминальных инициалей и их производных (дермальные интегументы), либо периклинальных делений субэпидермальных инициалей и их производных (субдермальные интегументы). Одновременно отмечаются деления клеток по всей длине растущего интегумента. Постепенно они смещаются к его середине (в апикальной части деления наблюдаются лишь в случае формирования оперкулула), при этом в базальной части рост интегумента осуществляется преимущественно за счет растяжения клеток.

Положение инициалей интегумента в определенном слое примордия семязачатка легло в основу классификации способов формирования интегумента (Шамров, 1997ж, 1999б, 2003; Shamrov, 2000b). Она включает три типа (дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный) (рис. 32).

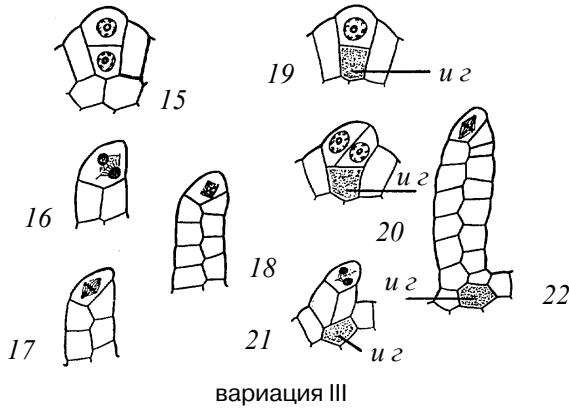
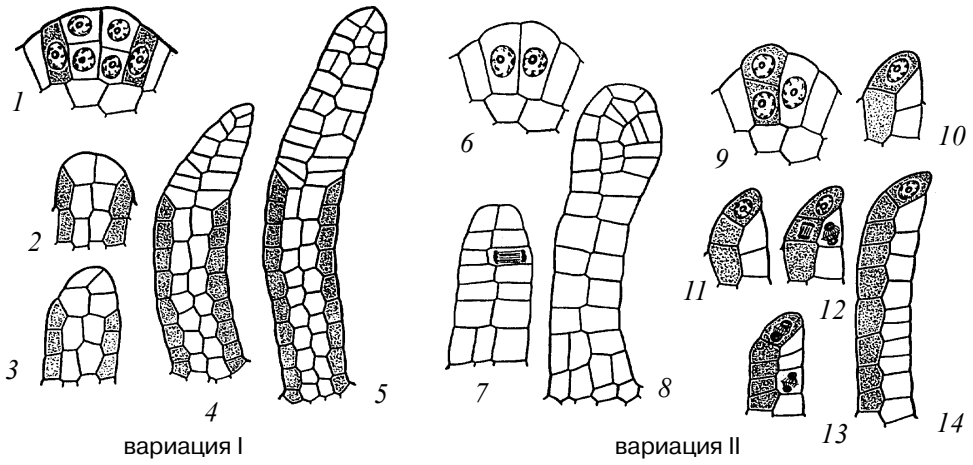
Дермальный тип характеризуется большим разнообразием способов формирования интегумента. В нем можно выделить вариации на основании комплекса критериев: 1 — числа эпидермальных инициалей, 2 — последовательности их делений и характера заложения клеточных перегородок на первых стадиях развития, 3 — доли участия инициалей в образовании различных слоев.

Вариация I — инициали в 4 слоя; первыми периклинально делятся клетки двух средних слоев, отделяя терминальные инициали. Производные клеток боко-

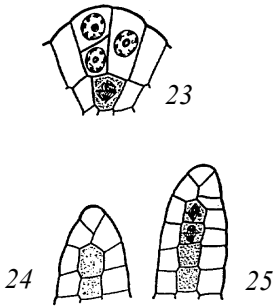
Рис. 31. Инициация интегументов у *Ribes aureum* (1, 2 — по: Шамров, 1998а), *Luzula pedemontana* (3 — по: Шамров, Анисимова, 1993а) и *Ceratophyllum demersum* (4–6 — по: Шамров, 1997и).

б о н — базальная область нуцеллуса, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *и в и* — инициали внутреннего интегумента, *и г* — инициали гипостазы, *и н и* — инициали наружного интегумента, *л о н* — латеральная область нуцеллуса, *м* — мегаспороцит, *н к* — нуцеллярный колпачок, *пд* — подиум, *п к* — париетальная клетка, *пр т* — прокамбиальный тяж, *пс* — постамент, *п т* — париетальная ткань, *с к* — спорогенная клетка, *сэ и* — субэпидермальные инициали, *э и* — эпидермальные инициали.

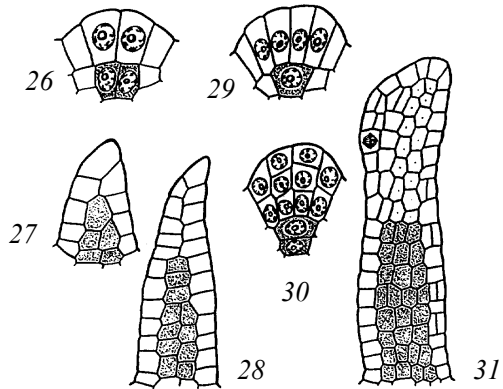
Дермальный тип



Субдермальный тип



Дермально-субдермальный тип



вых слоев образуют эпидермальные слои базальной части интегумента, а средних слоев — два центральных слоя в базальной части и эпидермальные слои в апикальной части. Такой способ формирования характерен для внутреннего интегумента *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997з — рис. 32, 1–5; табл. V, 1).

Вариация II — инициали в два слоя делятся периклинально, и затем путем многократных поперечных делений формируется двуслойный интегумент (*Datisceae*, *Menispermaceae*, *Polygalaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae* и др.). Увеличение числа слоев и образование многослойного интегумента может происходить за счет периклинальных делений клеток эпидермы (*Lactoridaceae* — Bouman, 1971b; *Gentianaceae*, *Nymphaeaceae*, некоторые *Juncaceae*, *Luzula pedemontana* — Шамров, 1990б, 1998а, Шамров, Анисимова, 1993а) (рис. 32, 6–8; табл. VI, 1–4). У другого представителя сем. *Juncaceae* — *Juncus filiformis* (Шамров, Анисимова, 1993б) обнаружены различия в поведении инициалей наружного и внутреннего слоев двуслойного интегумента: инициаль наружного слоя делится наклонной перегородкой и отделяет терминальную инициальную клетку, а инициаль внутреннего слоя — периклинально, после чего к наклонному делению приступает терминальная инициальная клетка; наружный слой оказывается длиннее внутреннего, а перегородки между клетками слоев образуют ступенчатый профиль (рис. 32, 9–14; 33, 1–8).

Вариация III — инициали в один слой; каждая клетка делится периклинально, отделяя терминальную инициаль; в нижней клетке происходит продольное деление, и интегумент становится двуслойным в основании; затем многократно наклонно делится терминальная инициаль (*Gagea stipitata* — Шамров, 1999а) (рис. 32, 15–18). У некоторых растений первые периклинальные деления инициалей являются дифференцирующими: наружные клетки становятся инициалами интегумента, а внутренние — латеральными инициалами гипостазы; каждая инициальная клетка интегумента наклонной перегородкой отделяет терминальную инициаль, которая многократно делится (*Lilium tigrinum*, *Liliaceae* — Bouman, 1971а; *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 2001) (рис. 32, 19–22).

Некоторая специфика развития интегументов в рамках дермального типа отмечена у *Capsella bursa-pastoris*. Как было показано Roth (1957), при наличии дву-

Рис. 32. Классификация типов и вариаций формирования интегументов (по: Шамров, 1999б, с изменениями).

1–22 — за счет эпидермальных инициалей: 1–5 — у *Paeonia lactiflora* (внутренний интегумент), 6–8 — *Nymphaea gigantea* (оба интегумента), 9–14 — *Juncus filiformis* (внутренний интегумент), 15–18 — *Gagea stipitata* (оба интегумента), 19–22 — *Gymnadenia conopsea* (оба интегумента); 23–25 — за счет субэпидермальных инициалей у *Juncus filiformis* (наружный интегумент); 26–31 — за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей: 26–28 — у *Ceratophyllum demersum*, 28–31 — *Paeonia lactiflora* (наружный интегумент); и з — инициали гипостазы.

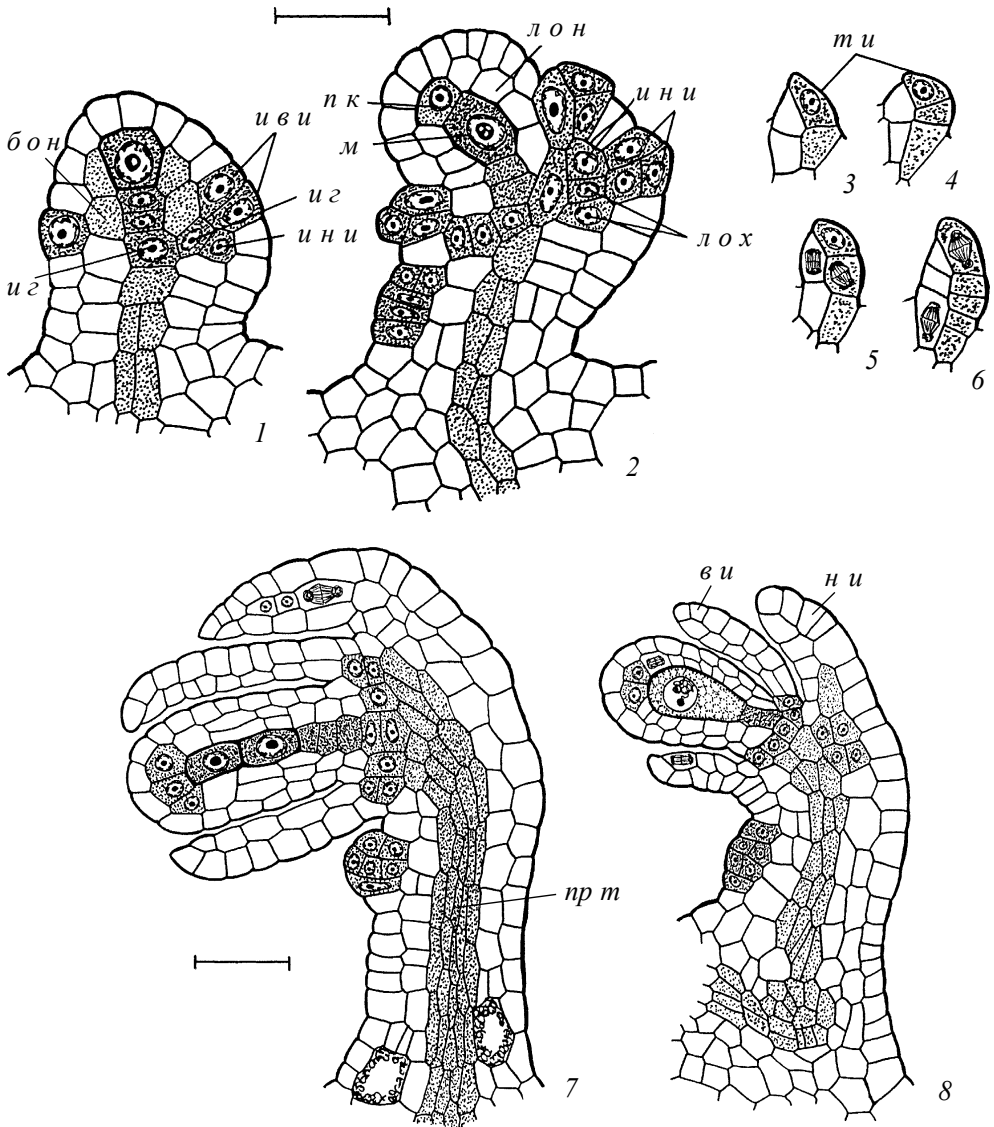


Рис. 33. Ранние стадии развития семязачатка у *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б).

1, 2, 7, 8 — инициация и начало дифференциации структур семязачатка; 3–6 — стадии формирования внутреннего интегумента; бон — базальная область нуцеллуса, ви — внутренний интегумент, г — гипостаза, иви — инициали внутреннего интегумента, иг — инициали гипостазы, ини — инициали наружного интегумента, лон — латеральная область нуцеллуса, лох — латеральная область халазы, м — мегаспороцит, ни — наружный интегумент, пк — парietальная клетка, прт — прокаmbиальный тяж, ти — терминальная инициаль. Масштабная линейка — 20 мкм.

слоистой инициальной зоны формирование исходно двуслойных интегументов происходит за счет бифациального ритма клеточных делений терминальной инициали, занимающей верхушку интегумента. Однако, по нашему мнению (Шамров, 2002а), специфику развития базальной части интегументов нельзя характеризовать как интеркалярный рост. Деления происходят по всей длине интегумента во время своеобразного «покоя», когда терминальная инициальная клетка не делится. Только в одних случаях рост осуществляется за счет делений клеток, производных терминальной инициали (средняя часть интегумента), а в других — за счет делений клеток, оставшихся в основании исходно двуслойной зоны (базальная часть интегумента). Таким образом, хотя у *C. bursa-pastoris* инициальная зона исходно двуслойная, весь генезис напоминает ход развития интегумента по схеме вариации III. Только в этом случае двуслойность в базальной части интегумента создается лишь после первого деления нижней инициальной клетки (рис. 34, 1–10).

При **субдермальном типе** инициали, располагающиеся в один-два слоя, делятся периклиналино, а клетки эпидермы — антиклиналино (единственный интегумент в унитегмальном и наружный интегумент в битегмальном семязачатке; рис. 32, 23, 24). Этот способ формирования характерен для *Cucurbitaceae*, *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, некоторых *Brassicaceae*, *Juncaceae*. Многослойность интегумента создается за счет периклиналиных делений клеток среднего слоя субдермального происхождения (рис. 32, 25; 33, 7, 8), реже клеток наружной (*Cucurbitaceae*) или внутренней (*Magnoliaceae*) эпидермы.

Дермально-субдермальный тип характеризуется двойственным происхождением интегумента, который формируется за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей. Инициали могут располагаться в 2 (*Ceratophyllum demersum*) или 3–4 (*Paeonia lactiflora*) слоя (рис. 31, 4–6; 32, 26–31; см также рис. 14, 6; табл. V, 2). В результате периклиналиных делений субэпидермальные инициали образуют паренхиму, а эпидермальные (с отделением терминальных инициальных клеток) — микропилярную зону и эпидермальные слои в средней и халазальной зонах интегумента (Шамров, 1997з, и). Подобным способом формируется, вероятно, единственный интегумент у *Phyllostylon rhamnoides* из сем. *Ulmaceae* (Dottori, 1991).

Строение и специализация тканей интегумента

Как известно, интегументы семязачатка состоят из двух и более слоев. Поверхностным слоем является **эпидерма интегумента**.

Клетки эпидермы на ранних стадиях развития, как правило, небольших размеров, изодиаметрические, тонкостенные, с ядром в центральном положении (Шамров, 1994в; Shamrov, 2002d). Согласно ультраструктурным исследованиям, у *Calendula officinalis* они характеризуются признаками меристематических клеток: наличием вакуолей, плотной гиалоплазмы с многочисленными рибосомами и слабым развитием ЭР (Васильев, Плиско, 1971; Плиско, 1971). К стадии образова-

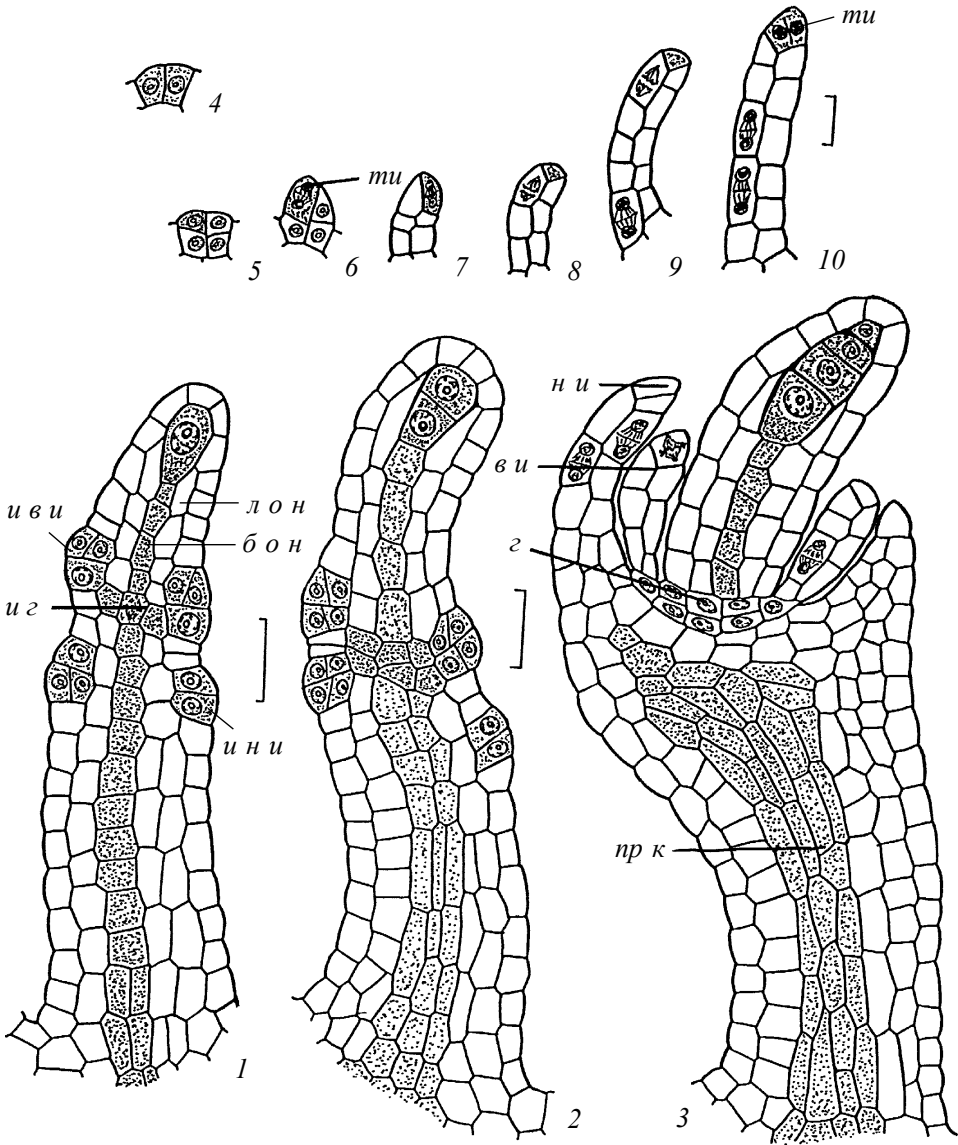


Рис. 34. Дифференциация структур семязачатка во время мегаспорогенеза у *Capsella bursa-pastoris* (по: Шамров, 2002а).

1–3 — инициация интегументов и гипостазы в семязачатке на стадии археспориальной клетки (1), диады клеток (2) и тетрады мегаспор (3); 4–10 — стадии формирования интегумента; бо н — базальная область нуцеллуса, в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, и в и — инициалы внутреннего интегумента, и г — инициалы гипостазы, и н и — инициалы наружного интегумента, ло н — латеральная область нуцеллуса, н и — наружный интегумент, пр к — прокамбиальные клетки, т и — терминальная инициаль. Масштабная линейка — 10 мкм.

ния зародышевого мешка клетки эпидермы увеличиваются в размерах, вакуолизируются, при этом ядро смещается к наружной тангентальной стенке. Специализация клеток эпидермы сопровождается исчезновением плазмодесм на внутренних тангентальных стенках. Плазмодесмы сохраняются на радиальных стенках и более многочисленны в клетках наружного интегумента (Mogensen, 1973; Tilton, Mogensen, 1979; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983).

Как было установлено, у *Glycine max* и *Nelumbo nucifera* клетки наружного и внутреннего интегументов в сформированном семязачатке имеют общие ультраструктурные черты, в частности, слабое развитие большинства органелл. Различия заключаются в том, что клетки внутреннего интегумента менее вакуолизованные и характеризуются у *N. nucifera* обилием свободных рибосом (Полюшкина, 1988, 1993; Чочиа, 1989). Однако у *Beta vulgaris* клетки двуслойных интегументов различаются ультраструктурными признаками. В клетках наружного интегумента хорошо развит ГЭР, много свободных рибосом, митохондрий и амилопластов, а в стенках выявляется интенсивная ШИК-положительная реакция. Различия выявляются и между слоями внутреннего интегумента — клетки внутренней эпидермы слабо вакуолизованные, в них много митохондрий, мало пластид и диктиосом, а в мелких вакуолях аккумулируются танины и/или полифенолы, тогда как клетки наружной эпидермы сильно вакуолизованы, в них мало митохондрий, и они первыми разрушаются после оплодотворения (Olesen, Bruun, 1990).

У ряда таксонов после оплодотворения наблюдается сильное увеличение размеров клеток эпидермы за счет утончения клеточных оболочек (в 60–80 раз у *Plantago ovata* — Hyde, 1970) либо выпрямления их наружных периклиальных и антиклиальных стенок (*Polemonium caeruleum* — Жукова, 1987). Это сопровождается увеличением размеров ядра и ядрышка и изменением в распределении органелл.

По мере развития клетки наружной эпидермы часто приобретают утолщения оболочек и могут вытягиваться в тангенциальном (*Begoniaceae*, *Datisceae*, *Gentianaceae*) (рис. 35, 3) либо радиальном (*Grossulariaceae*, *Solanaceae*) направлении, принимая вид столбчатой ткани. У большинства растений они сохраняются и входят в состав семенной кожуры. В наружном интегументе некоторых растений (*Amaryllidaceae*, *Liliaceae*) имеются устьица (Петрова, 1977).

Клетки эпидермы интегумента (или интегументов) покрыты кутикулярной пленкой. При тесном соприкосновении интегументов друг с другом или с нуцеллусом кутикулярные пленки могут сближаться, образуя неоднородную по строению кутикулу, сохраняющуюся в зрелом семени. В клетках эпидермы могут накапливаться различные вещества: крахмал, танины, кристаллы кремния и оксалата кальция.

Часть эпидермы интегумента со стороны зародышевого мешка дифференцируется в особую ткань — **интегументальный тапетум** (рис. 35, 1–5). Термин ввел Palm (1915). Эта структура была описана сначала как выстилающий слой (фр. *couche de revtement* — Warming, 1878; шведск. *Mantellager*, нем. *Mantelschicht* — Jonsson, 1879–1880), или тапетум (лат. *tapetum* — Goebel, 1898–1901). Существу-

ют и другие синонимы: эпителий (Goldfus, 1899), эндодермис (Magnus, 1913). Наибольшее распространение в современной литературе получил термин «эндотелий», введенный Schwere (1896).

Интегументальный тапетум формируется, как правило, в тенуинуцеллятных семязачатках: обычно унитегмальных (большинство спайнолепестных), реже битегмальных (из внутреннего интегумента, например *Balsaminaceae* — Такао, 1968; *Fouquieriaceae* — Mauritzon, 1936a; *Primulaceae* — Subramanyam, Narayana, 1968; *Scytopetalaceae* — Vijayaraghavan, Dhar, 1976). Он обнаружен также в крассинуцеллятных семязачатках с эфемерным нуцеллусом: унитегмальных (*Alangiaceae* — Алимова, 1987a; *Davidiaceae* — Шевченко, Камелина, 1987; *Griselinaceae* — Алимова, 1987b) и битегмальных (некоторые *Linaceae* — Никитичева, 1985).

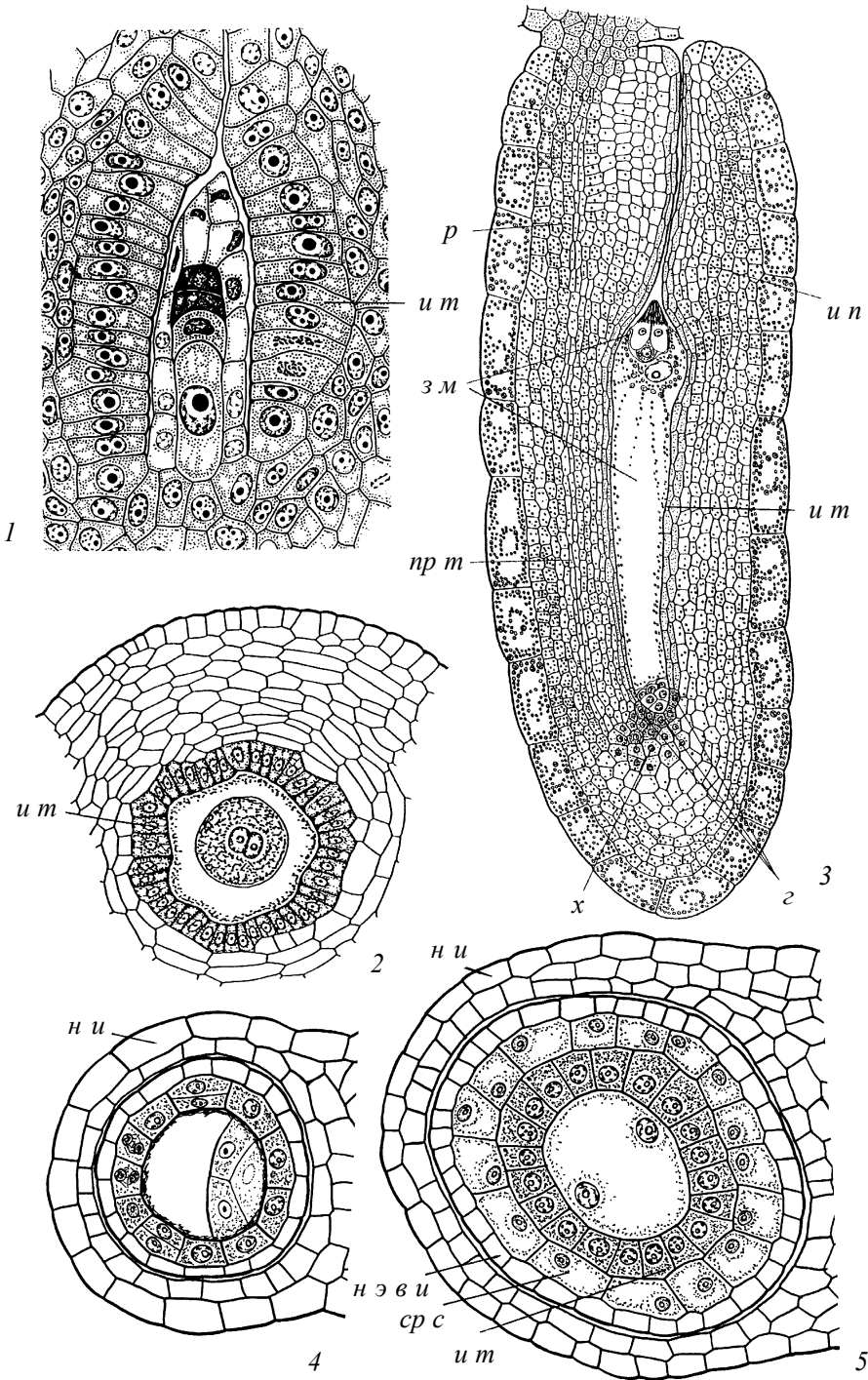
Формирование интегументального тапетума характерно главным образом для двудольных растений. Среди однодольных он был описан сначала в 7 семействах (*Alismataceae*, *Araceae*, *Arecaceae*, *Eriocaulaceae*, *Alstroemeriaceae*, *Liliaceae*, *Velloziaceae*). Анализ данных по этим семействам заставил усомниться в наличии интегументального тапетума у однодольных (Swamy, Krishnamurthy, 1970). Однако в дальнейшем его образование вновь было констатировано для *Iridaceae* (Шпильовий, 1980), *Alstroemeriaceae* (Алимова, 1990a), *Arecaceae* (Kulkarni, Mahabale, 1974), *Araceae* (Коробова, Жинкина, 1990) и *Velloziaceae* (Алимова, 1990b).

Эндотелий имеет ряд общих и специфических для каждого таксона черт (Kapil, Tiwari, 1978; Никитичева, Шамров, 1994b; Nikiticheva, Shamrov, 2002b; Шамров, 2003). Он формируется из клеток внутренней эпидермы интегумента (позднее контактирует с зародышевым мешком) и представляет собой ткань секреторного типа (рис. 35, 1, 2). В редких случаях, когда эпидерма интегумента разрушается, эндотелий может дифференцироваться из субэпидермального слоя (например, у *Melampyrum*, *Scrophulariaceae* — Arekal, 1963; Никитичева, 1979a).

Дифференциация эндотелия происходит в период интенсивного роста интегумента. Обычно в период мегаспорогенеза выявляется упорядоченность делений и однотипность строения его клеток. Сначала клетки изодиаметрические, в процессе развития их форма меняется: у большинства таксонов клетки вытягиваются перпендикулярно (рис. 35, 1, 2), у некоторых (*Bellis perennis* — Engell, Petersen, 1977; *Gentiana cruciata*, *Swertia iberica* — Шамров, 1990b; Shamrov, 1991, 1996) — параллельно (рис. 35, 3). Иногда клетки сохраняют изодиаметрическую форму (*Latraea*, *Scrophulariaceae* — Никитичева, 1979a). Следует подчеркнуть, что в тех

Рис. 35. Строение интегументального тапетума у *Calendula officinalis* (1 — по: Васильев, Плиско, 1971), *Halesia carolina* (2 — по: Никитичева, Шамров, 1994b), *Gentiana cruciata* (3 — по: Шамров, 1990b) и *Capsella bursa-pastoris* (4, 5 — по: Шамров, 2002a).

з м — зародышевый мешок, и п — интегументальная паренхима, и т — интегументальный тапетум, н и — наружный интегумент, н э в и — наружная эпидерма внутреннего интегумента, пр т — прокамбиальные тяжи, р — рафе, ср с — средний слой, х — халаза.



случаях, когда клетки эндотелия сохраняются и входят в состав семенной кожуры, после оплодотворения они обычно вытягиваются в тангенциальном направлении (например, *Volutarella ramosa* и *Helianthus annuus*, *Asteraceae* — Newcomb, 1973a, b). В связи с этим формирование необычного тапетума у некоторых растений (*Asteraceae*, *Gentianaceae*) можно объяснить выпадением в процессе развития стадии таблитчатых клеток. У некоторых видов сем. *Scrophulariaceae* однослойный интегументальный тапетум становится неоднородным: группа мелких клеток чередуется с более крупными (*Verbascum* — Schmid, 1906; Никитичева, 1979a), либо мелкие клетки находятся в халазальной и микропилярной частях, а крупные клетки — в центральной части (*Torenia* — Iyengar, 1947). Подобная картина наблюдалась у *Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* (Шамров, Жинкина, 1994; Zhinkina, Shamrov, 1997).

Необычный способ формирования интегументального тапетума обнаружен у *Capsella bursa-pastoris* (Шамров, 2002a; Shamrov, 2002a). Во время развития зародышевого мешка клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента начинают делиться периклинально (рис. 35, 4), причем эти деления являются дифференцирующими: внутрь отделяются клетки больших размеров и с более крупным ядром (на поперечном срезе). Возникают эндотелий и средний слой, в результате чего внутренний интегумент почти на всем протяжении становится трехслойным. Клетки эндотелия и среднего слоя, особенно на поперечном срезе, сильно различаются по строению: клетки эндотелия вытянуты преимущественно в радиальном направлении и имеют плотную цитоплазму, тогда как клетки среднего слоя — в тангенциальном направлении и сильно вакуолизированы (рис. 35, 5). Структурные различия видны и на продольных срезах: более крупными выглядят клетки эндотелия, вытянутые тангенциально, а клетки среднего слоя характеризуются меньшими размерами и часто таблитчатой формой, кроме дорсального изгиба семязачатка, где они удлиненные и узкие. Эти факты напоминают поведение клеток париетальных слоев формирующейся стенки микроспорангия, когда заключительные деления приводят к образованию тапетума и среднего слоя (центростремительный, или тип однодольных), при этом судьба этих слоев поразительно схожа с таковой у *C. bursa-pastoris*.

На основании ультраструктурных признаков выделены три стадии развития интегументального тапетума (на примере *Calendula officinalis* — Васильев, Плиско, 1971). В период развития зародышевого мешка (1-я стадия) клетки эндотелия имеют палисадную форму, содержат мелкие вакуоли и обладают признаками меристематических клеток (слабое развитие ЭР, высокая плотность гиалоплазмы, обилие свободных рибосом). В период созревания зародышевого мешка (2-я стадия) клетки эндотелия несколько уплощаются вдоль его поверхности и характеризуются признаками дифференцирующихся клеток (исчезновение типичных вакуолей, уплотнение гиалоплазмы, развитие обильного ГЭР, активного аппарата Гольджи и множество рибосом). Во время эмбриогенеза (3-я стадия) происходит растяжение клеток эндотелия в тангенциальном направлении, что сопровождается сильной ва-

куолизацией и приобретением черт строения, присущих дифференцированным паренхимным клеткам. Сходные ультраструктурные изменения в клетках эндотелия в ходе развития семязачатка описаны и для других видов (Newcomb, 1973a, b; Жукова, 1987; Van Went, 1989).

Обычно эндотелий однослойный, но у некоторых таксонов (*Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Conopholis* из сем. *Orobanchaceae*) обнаружено его многослойное строение (Schnarf, 1929; Tiagi, 1965; Шамров, 1990б) (рис. 35, 3).

Наблюдаются вариации в протяженности интегументального тапетума вдоль зародышевого мешка у представителей разных семейств и в пределах одного семейства (*Asteraceae*, *Ericaceae*, *Gesneriaceae*, *Scrophulariaceae*). Эти особенности эндотелия, вероятно, формировались в тесной связи со строением эндосперма и его гаусториев (Никитичева, 1979б). Обычно эндотелий развит по всей длине зародышевого мешка, но может окружать только центральную (*Linaria*, *Scrophulariaceae* — Arekal, Raju, 1964) или центральную и халазальную (некоторые *Ericaceae* — Якобсон, 1976; Anisimova, Shamrov, 2000; Анисимова и др., 2005), реже микропилярную часть (*Melampyrum*, *Scrophulariaceae* — Tiagi, 1965; Никитичева, 1979а). У *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) эндотелий простирается вдоль почти всего постаментно-подиума и окружает примерно $\frac{2}{3}$ зародышевого мешка — его верхняя граница находится на уровне вторичного ядра центральной клетки (Шамров, Жинкина, 1994; Zhinkina, Shamrov, 1997).

Клетки эндотелия, как правило, одноядерные, и лишь у отдельных таксонов они двуядерные (*Solanum melongena*, *Solanaceae* — Souiges, 1907; *Ainsliaea aptera*, *Asteraceae* — Kapil, Sethi, 1962) или многоядерные (*Balanites roxburghii*, *Balanitaceae* — Nair, Jain, 1956), а иногда и полиплоидные (*Pedicularis palustris*, *Scrophulariaceae* — Steffen, 1955; *Geranium phaeum*, *Geraniaceae* — Nagl, 1962).

Клетки интегументального тапетума связаны между собой многочисленными плазмодесмами, пронизывающими радиальные стенки, и, таким образом, вся эта ткань представляет собой единый симпласт (Vazart B., Vazart J., 1965; Васильев, Плиско, 1971; Van Went, 1989). На внутренних тангентальных стенках (со стороны интегументальной паренхимы) плазмодесм меньше, а на наружных (со стороны зародышевого мешка) они не обнаружены.

На поверхности наружных тангентальных стенок клеток эндотелия образуется слой кутикулы, первоначально сплошной, а ко времени созревания зародышевого мешка — прерывистый. В процессе развития семени тангентальные и радиальные стенки клеток эндотелия могут приобретать вторичные утолщения разного состава. Обычно наиболее утолщены тангентальные стенки, граничащие с зародышевым мешком. Они могут быть пропитаны электроноплотным веществом, возможно, спорополленином (*Impatiens walleriana* — Van Went, 1989). В некоторых случаях отмечено наличие выростов тангентальных клеточных стенок, что является признаком передаточных клеток (*Vicia* и *Lathyrus*, *Fabaceae* — Gunning, Pate, 1974). Опыление может стимулировать отложение в оболочках клеток интегументального тапетума каллозы, которая исчезает после оплодотворения (*Petunia hybrida* — Esser,

1963). У *Impatiens* каллоза в виде слоя, покрывающего эндосперм, сопровождает процесс дегенерации клеток эндотелия (Van Went, 1989).

При несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, которая приводит в дальнейшем к гибели гибридных зародышей (сомато-пластическая стерильность) и абортированию семян (*Datura, Solanaceae* — Rappaport et al., 1950; Satina et al., 1950; Батыгина, 1974; Kapil, Tiwari, 1977). При этом в разросшихся клетках эндотелия были обнаружены вещества, являющиеся ингибиторами роста (Rietsema et al., 1954).

Гистохимические исследования выявили в клетках эндотелия углеводы (час-то в виде крахмала), липиды, а также физиологически активные вещества — аскорбиновую кислоту и некоторые ферменты (эстеразу, пероксидазу) (Цингер, 1958; Van Went, 1989; Шамров, 1990б).

Ткань интегументального тапетума имеет высокую физиологическую активность, что было установлено многочисленными исследованиями ее морфологии, ультраструктуры и гистохимии. Обычно формирование интегументального тапетума начинается на заключительных стадиях мегаспорогенеза, а период активного функционирования совпадает с завершением развития зародышевого мешка. Однако у *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997з) эндотелий возникает в период созревания зародышевого мешка и характеризуется непродолжительным периодом существования. Максимум его функциональной активности приходится на период зиготогенеза, когда в семязачатке происходят интенсивные процессы деструкции клеток в микропилярной зоне нуцеллуса. В дальнейшем клетки эндотелия сильно вытягиваются в продольном направлении и практически перестают отличаться от других клеток внутреннего интегумента. Следует отметить, что у ряда видов *Paeonia* ранее было также отмечено преобразование внутреннего слоя внутреннего интегумента в «Mantelgewebe» («покровную ткань»), которую можно рассматривать как эндотелий (Kumazawa, 1938). Наличие эндотелия можно предположить, анализируя иллюстрации, приведенные в работах по *P. anomala* и *P. wittmanniana* (Яковлев, Иоффе, 1957; Yakovlev, Yoffe, 1957).

Высказано несколько гипотез о функциях интегументального тапетума. Согласно гипотезе о секреторной функции, клетки эндотелия вырабатывают гидролитические ферменты, которые разрушают и «переваривают» клетки паренхимы интегумента, а продукты гидролиза непосредственно поступают в зародышевый мешок (Guignard, 1893; Goebel, 1933; Цингер, 1958). В соответствии с барьерной функцией, эндотелий из-за наличия кутикулы препятствует передвижению веществ между зародышевым мешком (или эндоспермом) и интегументом (Плиско, 1971; Никитичева, 1979а). Исходя из данных структурно-гистохимического анализа, мы считаем возможным возникновение иного пути передвижения веществ: секретлируемые вещества белковой природы, а также продукты неполного гидролиза различных полисахаридов поступают из клеток интегументальной паренхимы в эндотелий и далее через гипостазу в зародышевый мешок (Шамров, 1990б; Shamrov, 1991, 2000а). У некоторых растений, например у *Calendula officinalis*, секретор-

ными являются клетки внутренней зоны паренхимы интегумента. Однако считается, что при этом синтез и секреция слизи могут индуцироваться веществами, выделяемыми клетками эндотелия (Плиско, Комар, 1980).

Высказано также мнение, что эндотелий координирует аллометрический рост зародышевого мешка и интегумента (Svensson, 1925, 1926; Васильев, Плиско, 1971; Kapil, Tiwari, 1978). Но это, вероятно, его неспецифическая функция, так как такой рост происходит и в семязачатках, где эндотелий отсутствует. Кроме того, на примере *Impatiens* было показано независимое развитие эндотелия и зародышевого мешка (Van Went, 1989).

В тех случаях, когда эндотелий или его остатки в виде клеточных стенок сохраняются в созревающем семени (некоторые виды *Asteraceae*, *Linaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae* и др.), он, возможно, выполняет защитную функцию по отношению к эндосперму и зародышу. В целом же интегументальный тапетум, по видимому, является полифункциональной структурой, и его деятельность изменяется в разные периоды развития семязачатка и семени. Подобное суждение высказывалось и ранее в литературе (Iyengar, 1947; Kapil, Tiwari, 1978; Плиско, Комар, 1980; Шамров, 2003).

Эволюционные преобразования эндотелия тесно связаны с преобразованием всего семязачатка, например с редукцией нуцеллуса. Поскольку он дифференцируется главным образом в тенуинуцеллятных, унитегмальных семязачатках, его специализация в интегументе отражает более высокий уровень их организации.

Основной тканью многослойного **интегумента** является **паренхима** (греч. *par* — равный; *enchyma* — налитое) (Шамров, 1994г; Shamrov, 2002е).

В зависимости от степени развития интегумента паренхима может иметь в своем составе от одного до 20 и более слоев. 1–2 слоя обнаружены у представителей сем. *Gesneriaceae* (Алимова, Яковлев, 1982), 4–7 — *Linaceae* (Никитичева, 1985), 10 и более слоев — *Bignoniaceae* (Фрейберг, 1987). У многих таксонов в процессе развития семени клетки паренхимы частично или полностью разрушаются.

Согласно ультраструктурным исследованиям, клеткам паренхимы интегумента, как и эпидермального слоя, на ранних стадиях развития присущи признаки меристематических клеток. В период формирования зародышевого мешка происходит их специализация. В них могут накапливаться полисахариды, белки и липиды (Цингер, 1958; Mogensen, 1973; Newcomb, 1973a, b; Wilms, 1980; Van Went, 1989; Шамров, 1990б). В паренхиме интегумента у некоторых таксонов (*Asteraceae*, *Valerianaceae*) клетки внутренних слоев, примыкающих к эндотелию, синтезируют и секретируют слизистые вещества. Это сопровождается активизацией аппарата Гольджи, вакуолизацией цитоплазмы, исчезновением крахмала и постепенной дегенерацией протопласта (Васильев, Плиско, 1971; Камелина, Жукова, 1987). Клетки паренхимы могут отличаться по ультраструктуре от клеток эпидермы. Например, у представителей сем. *Polemoniaceae* их хлоропласты в 2–3 раза крупнее, имеют более развитую систему тилакоидов и содержат крахмал (Жукова, 1987).

Уникальное явление — образование в паренхиме интегумента крупных многоядерных клеток, выполняющих, вероятно, трофическую функцию, — было отмечено у *Heliophila amplexicaulus* из сем. *Brassicaceae* (Родионова, 1972, 1983, 1992).

Одной из специализированных структур интегумента является **микропиле** (греч. *micros* — маленький; *pyle* — ворота) — канал, образованный на верхушке семязачатка одним или обоими интегументами, для прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Синоним: пыльцевход. Термин предложил Turpin (1806), хотя первое описание было сделано еще Grew (1672), который установил, что в семязачатке большинства цветковых растений в каждой мембране (интегументе) имеется свое собственное отверстие для прохождения «оплодотворяющей жидкости». Эти отверстия в дальнейшем получили названия «экзостом» (греч. *exo* — снаружи; *stoma* — устье, рот) и «эндостом» (греч. *endon* — внутри) (Mirbel, 1829).

В битегмальных семязачатках микропиле может быть образовано только одним интегументом (обычно внутренним — эндостомом; например, у *Didiera madagascariensis*, *Didieraceae* — Rauh, Scholch, 1965) или обоими (экзо- и эндостомом; например, у *Arechavaletia uruguayensis*, *Flacourtiaceae* — Ventura, 1938). В зависимости от строения интегументов в апикальной части, микропиле может быть коротким или длинным, прямым или зигзагообразным, иметь U-образную форму (рис. 36, 1–3).

Клетки, выстилающие микропилярный канал, имеют вид волосков (*Calycanthus occidentalis* — Камелина, 1981) или сосочков (*Canna tuerckkheimii* — Grootjen, Bouman, 1988). Они имеют признаки передаточных клеток, что связано с их функцией проведения пыльцевой трубки к зародышевому мешку. В дальнейшем через микропиле часто выходит зародышевый корень при прорастании семени.

У некоторых растений (виды *Magnolia* — Corner, 1976) массивная эндотеста формирует вокруг халазы трубку, ткани которой засыхают и образуют **гетеропиле**, или ложное микропиле.

Иногда перед оплодотворением в апикальной части наружного интегумента происходят периклиальные деления клеток и локальное увеличение числа слоев паренхимы, в результате чего образуется кольцевидная структура, определяющая своеобразную форму микропилярного конца семязачатка и семени (Шамров, 1994e; Shamrov, 2002g). Эта структура получила название **микропилярный воротничок** (лат. *collare micropylare*). Термин ввел Humphrey (1896). Микропилярный воротничок обнаружен только у однодольных растений, относящихся к порядкам *Commelinales* и *Zingiberales*. В области микропилярного воротничка внутренний интегумент и нуцеллус формируют складки (рис. 36, 1) (Mauritzon, 1936; Maheshwari, Baldev, 1958; Chikkannaiah, 1962; Grootjen, Bouman, 1981; Grootjen, 1983; Камелина, 1990а, б). Микропилярный воротничок сохраняется в зрелом семени, при этом его внутренний слой может кремневать. Развиваясь часто вместе с оперкулумом, он образует массивную механическую ткань семенной кожуры, обеспечивая дополнительную защиту микропилярного района семени и облегчая процесс прорастания (Boesewinkel, Bouman, 1984).

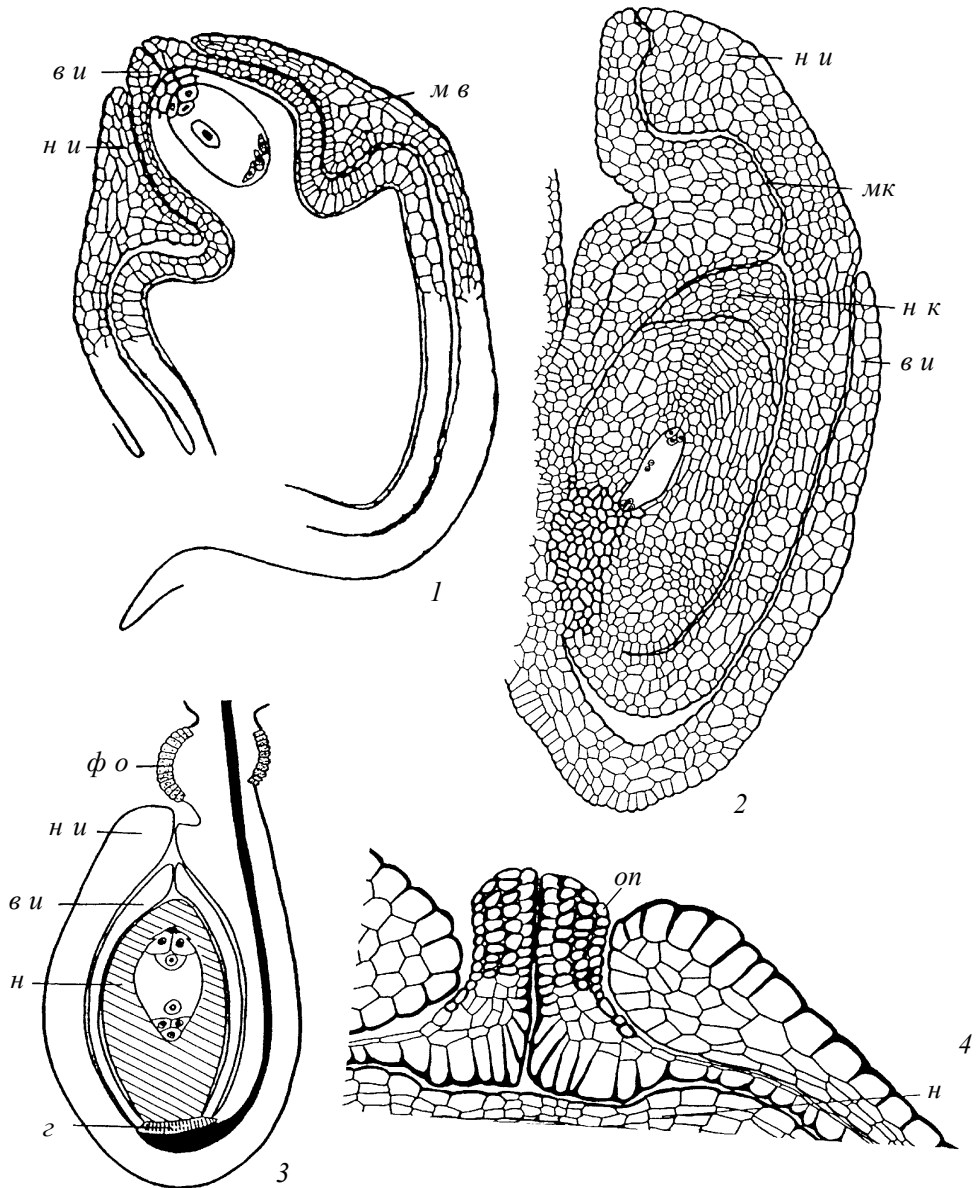


Рис. 36. Специфические структуры семязачатка.

1 — микропиларный воротничок у *Triantia fugas* (по: Chikkannaiah, 1962); 2 — семязачаток с зигзагообразным эндостомом у *Brucea amarissima* (по: Nair, Sukumaran, 1960); 3 — семязачаток с прямым микропиле, образованным экзо- и эндостомом у *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998а); 4 — оперкулум у *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998а); *vu* — внутренний интегумент, *z* — гипостаза, *mv* — микропиларный воротничок, *mk* — микропиле, *on* — оперкулум, *n* — нуцеллус, *nu* — наружный интегумент, *фо* — фуникулярный обтуратор.

В апикальной части интегумента могут возникать и другие структуры. Одной из них является **оперкулум** (лат. *operculum*). Термин предложил Hegelmaier (1868), хотя описание оперкулула было сделано ранее (Gaertner, 1788).

Вопросы генезиса оперкулула долго обсуждались в литературе. Было высказано предположение, что он образуется частично внутренним, а частично наружным интегументами (Caldwell, 1899). Детальные исследования, проведенные по изучению оперкулула у представителей сем. *Lemnaceae* (S. Maheshwari, 1954, 1956), подтвердили точку зрения Hegelmaier о том, что оперкулум является специализированной тканью внутреннего интегумента. Именно в таком понимании термин «оперкулум» был использован в издании «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (Яковлев, 1981). Однако в литературе по анатомии семян структуры различного происхождения, расположенные в виде крышечки над корневым полюсом зародыша, называют «зародышевой», или «семенной крышечкой» (эмбриотега, эмбриостега, эмбриотегий, эмбриостегий) (Boesewinkel, Bouman, 1984; Данилова, Кирпичников, 1985). Вероятно, следует отказаться от широкого толкования термина «оперкулум» и понимать под ним только структуру в виде крышечки, образующуюся из клеток внутреннего интегумента (Шамров, 1994д; Shamrov, 2002f).

Оперкулум обнаружен как у однодольных (*Costaceae*, *Lemnaceae*, *Liliaceae*, *Marantaceae*, *Zosteraceae* и др.), так и у двудольных (*Grossulariaceae*, *Haloragaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*, *Pentaceae* и др.), причем у однодольных (например, в пор. *Zingiberales*) он часто формируется одновременно с микропиллярным воротничком.

Оперкулум начинает формироваться во время развития зародышевого мешка, и его образованию предшествует, как правило, увеличение числа слоев клеток в апикальной части внутреннего интегумента. В дальнейшем клетки эпидермы с наружной (*Costaceae* — Panchaksharappa, 1962; *Lemnaceae* — Kapil, Vasil, 1963; *Grossulariaceae* — Шамров, 1998а) либо с внутренней (*Cabombaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Nymphaeaceae* — Шамров, 1998а, 1999а; Yamada et al., 2001) стороны сильно увеличиваются в размерах, особенно в радиальном направлении. В оперкулум трансформируется вся апикальная часть внутреннего интегумента (*Lemnaceae* — Kapil, Vasil, 1963; *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae* — Шамров, 1998а) или только ее отдельные слои (*Zosteraceae* — Терехин, Шибаккина, 1985), при этом клеточные оболочки утолщаются, а нижележащие клетки интегумента постепенно сдавливаются и образуют кутикулярную пленку (рис. 36, 4). Максимального развития оперкулум достигает в зрелом семени, выполняя функцию защиты микропиллярного района семени и зародышевого корня и способствуя прорастанию.

Эволюционные аспекты развития интегумента

Вопросы эволюции интегумента широко обсуждаются в литературе. Интегумент гомологизировали с листовыми органами вегетативной почки, видоизмененными

частями листа, с индузиями папортников (см. Worsdel, 1904), даже рассматривали как структуру, возникшую *de novo* (Meeuse, 1964a). К настоящему времени существует несколько гипотез (теорий), объясняющих происхождение семязачатка, в том числе и интегумента (подробнее об этом см. главу 6).

Наличие в семязачатке двух интегументов считается примитивным признаком. Эволюционный переход от би- к унитегмальности происходил, вероятно, многократно в самых разных ветвях покрытосеменных растений (Тахтаджян, 1948, 1964; Eames, 1961; Bouman, 1984). Этот процесс характерен в основном для двудольных. У однодольных, семязачатки которых преимущественно битегмальные, переход к унитегмальности отмечен только в семействах *Aponogetonaceae* у *Aponogeton* и *Tofieldiaceae* у *Tofieldia* (см. Igersheim et al., 2001). Возникновение унитегмальных семязачатков среди двудольных происходило разными путями в виде нескольких независимых эволюционных линий (R. Dahlgren, 1975, 1980). Существуют по меньшей мере две главные линии эволюции унитегмальных семязачатков: одна касается комплекса *Celastrales* — *Ericales* — *Cornales* — *Escalloniales* — *Araliales*, а другая — комплекса *Dilleniales* — *Theales* (Philipson, 1974, 1977).

В течение длительного времени считалось, что единственный интегумент мог возникнуть в результате задержки или полного подавления развития одного из интегументов (рис. 37, 1, 2; 38, 1) (некоторые *Hydnoraceae*, *Piperaceae*, *Rafflesiaceae*, *Rutaceae*) либо за счет конгенитального срастания зачатков двух интегументов в одну общую структуру (Coulter, Chamberlain, 1903; Тахтаджян, 1948, 1964; Maheshwari, 1950; Имс, 1964) (рис. 37, 3).

Детальные исследования, проведенные рядом авторов (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1971a, b, 1974, 1975, 1978, 1984; Bouman, Calis, 1977; Boesewinkel, Bouman, 1978; Bouman, Schrier, 1979), позволили не только расширить список видов, у которых наблюдается переход от би- к унитегмальности, но и объяснить природу конгенитального срастания. Оно осуществляется в том случае, если оба интегумента имеют одинаковое (эпидермальное или субэпидермальное; *Anacardiaceae*, некоторые *Balsaminaceae*) происхождение (рис. 37, 3). Кроме того, был предложен еще один путь становления единственного интегумента — смещение инициалей интегументов в процессе развития (англ. *integumentary shifting*). При этом смещению и постепенной элиминации подвергается либо зачаток внутреннего интегумента дермального происхождения в тех семязачатках, где наружный интегумент имеет субдермальное происхождение (Bouman, Calis, 1977) (рис. 37, 4) (некоторые *Juglandaceae*, *Ranunculaceae*, *Rutaceae*, *Ulmaceae*), либо зачаток наружного интегумента, когда оба интегумента имеют эпидермальное происхождение (виды *Impatiens*, *Balsaminaceae* — Boesewinkel, Bouman, 1991; Boesewinkel, 1992; возможно, некоторые *Menispermaceae* — Soejima, 1990).

Особый способ возникновения единственного интегумента за счет объединения инициалей двух интегументов эпидермального происхождения обнаружен у *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* из сем. *Gentianaceae* (Шамров, 1990б; Shamrov, 1991). У обоих видов инициальная зона интегумента сначала однослойная, в даль-

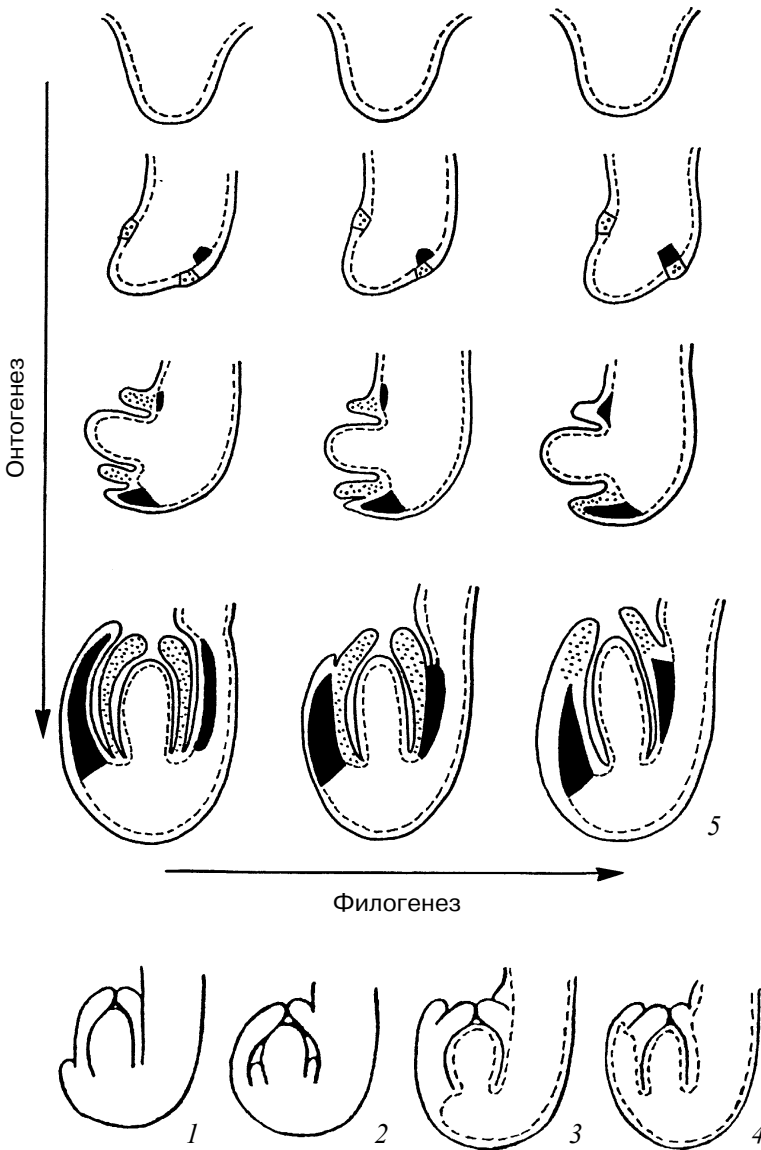


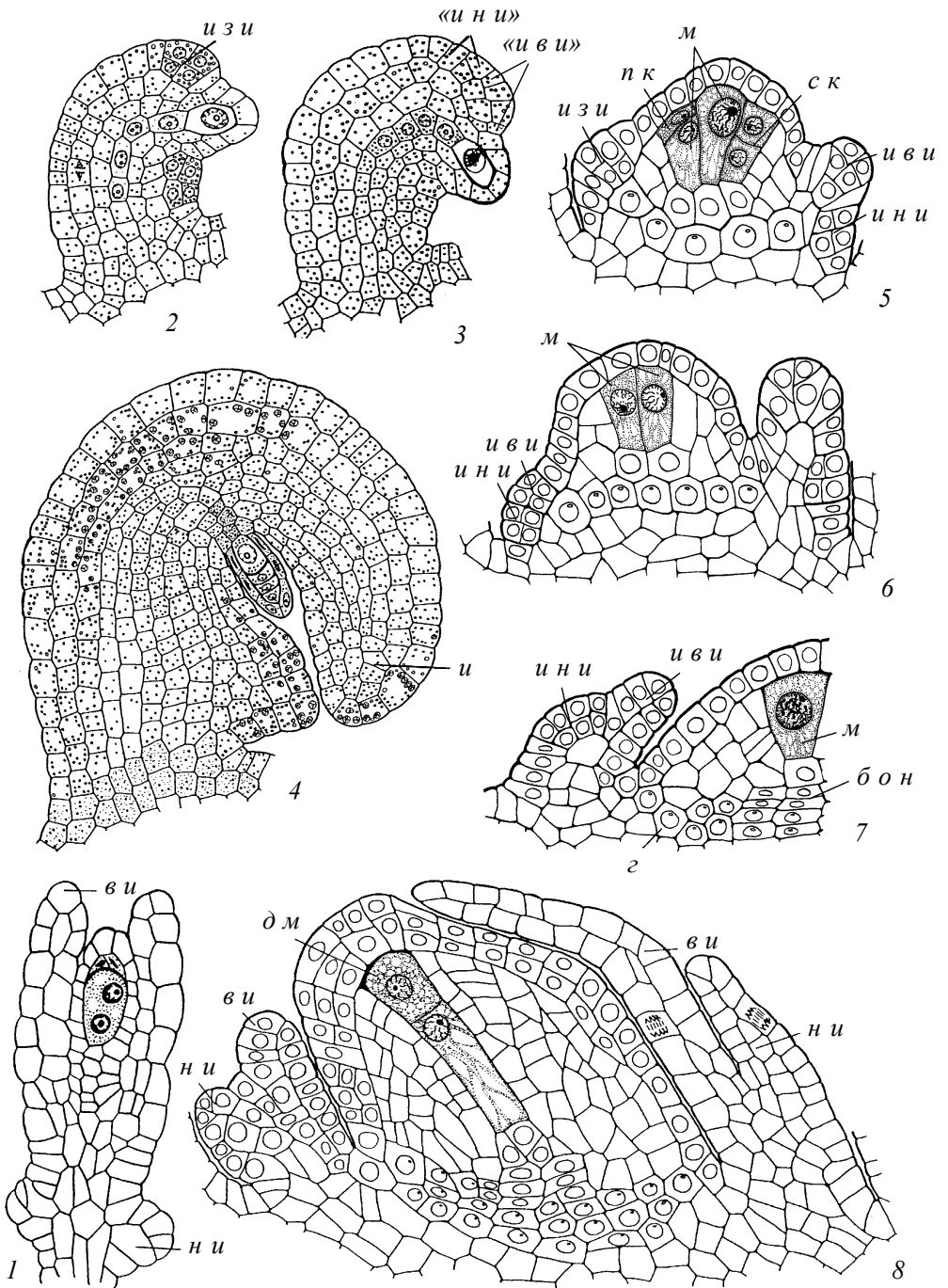
Рис. 37. Возможные пути перехода от би- к uniteгмальности.

1, 2 — редукция наружного (1) или внутреннего (2) интегумента в битегмальном семязачатке, 3 — конгенитальное срастание зачатков двух интегументов эпидермального происхождения в одну структуру, 4 — смещение инициалей и элиминация зачатка внутреннего интегумента эпидермального происхождения в семязачатке, наружный интегумент которого возникает за счет субэпидермальных инициалей (1–4 — по: Вошман, 1984); 5 — сближение инициалей двух интегументов различного происхождения с образованием единственного интегумента (по: Шамров, 1999б).

нейшем инициали располагаются в два слоя (рис. 38, 2; табл. VII, 1, 2). У *G. cruciata* интегумент развивается сначала как двуслойный, а затем в результате периклиналиных делений клеток обоих слоев он становится многослойным. У этого же вида ранее были описаны периклиналиные деления субэпидермальных клеток на дорсальной стороне семязачатка, которые интерпретировались как начальные стадии формирования второго интегумента субдермального происхождения при постепенной элиминации последнего в ходе эволюции (Bouman, Schrier, 1979). Однако подобные деления происходят в семязачатке уже в начале мейоза, и их интенсивность возрастает к стадии 4-ядерного зародышевого мешка, когда интегумент почти уже сформирован. Эти деления не имеют никакого отношения к образованию интегумента, а инициируют возникновение наружной области халазы (Shamrov, 1996). Подобные картины наблюдались нами и у других видов цветковых растений как с одним, так и с двумя интегументами. Следует отметить, что еще Warming (1878) обратил внимание на эти деления на дорсальной стороне семязачатка и считал, что они связаны с его поворотом в анатропное положение.

У *S. iberica* в результате периклиналиных делений эпидермальных инициалей, располагающихся сначала в один слой, а затем в два слоя, образуется комплекс клеток в апикальной части дифференцирующегося примордия семязачатка (рис. 38, 2; табл. VII, 2). Затем таким же образом начинают делиться эпидермальные клетки двух прилегающих нижележащих слоев, которые следует рассматривать также как инициали (рис. 8, 3; табл. VII, 3, 4). Таким образом, асинхронное развитие эпидермальных инициалей у *S. iberica* происходит подобно тому, как формируются внутренний и наружный интегументы в битегмальном семязачатке. Однако вследствие их объединения на самых ранних стадиях возникает единственный многослойный интегумент на базе общих инициалей двух интегументов, при этом выявляется дифференциация интегументальной паренхимы на внутреннюю и наружную области (рис. 38, 4; табл. VII, 5, 6) (Shamrov, 2000b; Шамров, 2003). Таким образом, в этом случае никакой элиминации одного из интегументов не наблюдается. Необходимо подчеркнуть, что полного объединения обоих интегументов в одну структуру может и не происходить, если общими оказываются лишь нижние производные инициальных клеток, тогда как верхние дериваты образуют свободные интегументы, при этом последние имеют общее основание (рис. 38, 5–8) (*Zea mays*, *Poaceae* — Воронова и др., 2002).

Мы полагаем, что существует еще один путь перехода от би- к унитегмальности (рис. 37, 5). Переход происходил, вероятно, за счет длительного и постепенного сближения инициалей двух интегументов различного происхождения, в результате чего апикальная часть единственного интегумента соответствует внутреннему интегументу и формируется за счет эпидермальных инициалей, а его средняя и базальная части соответствуют наружному интегументу и образуются за счет субэпидермальных инициалей (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1995, 1997г). Таким образом, и в этом случае становление единственного интегумента не связано с полной элиминацией одного из двух интегументов.



Анализ имеющихся данных позволяет сделать заключение, что эволюционные преобразования интегумента происходили в нескольких направлениях: от би- к унитегмальности; от интегументов, имеющих дермальное-субдермальное происхождение, к интегументам субдермального или дермального происхождения (в зависимости от того, какие инициалы получали преимущественное развитие), а также от многослойных интегументов к двуслойным (рис. 39).

Характер заложения наружного интегумента может служить таксономическим признаком и использоваться в филогенетических построениях (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1971b, 1974, 1984). Наличие наружного интегумента субдермального происхождения присуще видам ряда семейств в основании филогенетической системы (*Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*). Этот признак (один или в совокупности с другими) был использован при выяснении родственных связей в группе порядков *Rutales* и *Geraniales* (Boesewinkel, 1977, 1978, 1980, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1978, 1980; Boesewinkel, Been, 1979; Boesewinkel, Geenen, 1980), а также в сем. *Polygalaceae*.

Возникновение наружного интегумента дермального происхождения происходило, по-видимому, неоднократно в процессе филогенеза покрытосеменных растений (Bouman, 1984). В семязачатках ряда семейств (*Brassicaceae*, *Malvaceae*, *Onagraceae*, *Rutaceae* и др.) наблюдаются наружные интегументы как дермального, так и субдермального происхождения. Так, в сем. *Brassicaceae* у видов *Brassica* и *Sinapis* наружный интегумент возникает за счет субдермальных инициалей, у *Capsella* — за счет дермальных инициалей, а у *Lunaria* — за счет дермальных инициалей с дорсальной стороны и субдермальных инициалей с латеральной и вентральной сторон (Bouman, 1975). В сем. *Onagraceae* способ заложения наружного интегумента является специфическим для триб: он имеет субдермальное происхождение у *Lopezieae*, *Fuchsieae*, *Circaeae*, дермальное и субдермальное происхождение у *Onagreae* и дермальное происхождение у *Jussiaeae*, *Epilobieae* (Tobe, Raven, 1985).

Рис. 38. Своеобразные черты строения и развития интегументов.

1 — наружный интегумент в зачаточном состоянии в битегмальном семязачатке *Cytinus ruber* (по: Терехин, Анисимова, 1981); 2–4 — формирование единственного интегумента у *Swertia iberica* за счет общих инициалей, развитие условно «внутреннего» и «наружного» интегументов осуществляется асинхронно, подобно возникновению интегументов в битегмальном семязачатке (по: Shamrov, 1991); 5–8 — формирование двух интегументов у *Zea mays* за счет асинхронного развития общих инициалей, интегументы имеют общее основание в результате объединения нижних производных, а средняя и апикальная части интегументов оказываются «свободными» и образованы верхними производными инициалей (по: Воронова и др., 2002); *б о н* — базальная область нуцеллуса, *в и* — внутренний интегумент, *д м* — диада мегаспор, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *и в и* — инициалы внутреннего интегумента, «*и в и*» — инициалы условно внутреннего интегумента, *и з и* — инициальная зона интегумента, *и н и* — инициалы наружного интегумента, «*и н и*» — инициалы условно наружного интегумента, *м* — мегаспорозит, *н и* — наружный интегумент, *п к* — париетальная клетка, *с к* — спорогенная клетка.

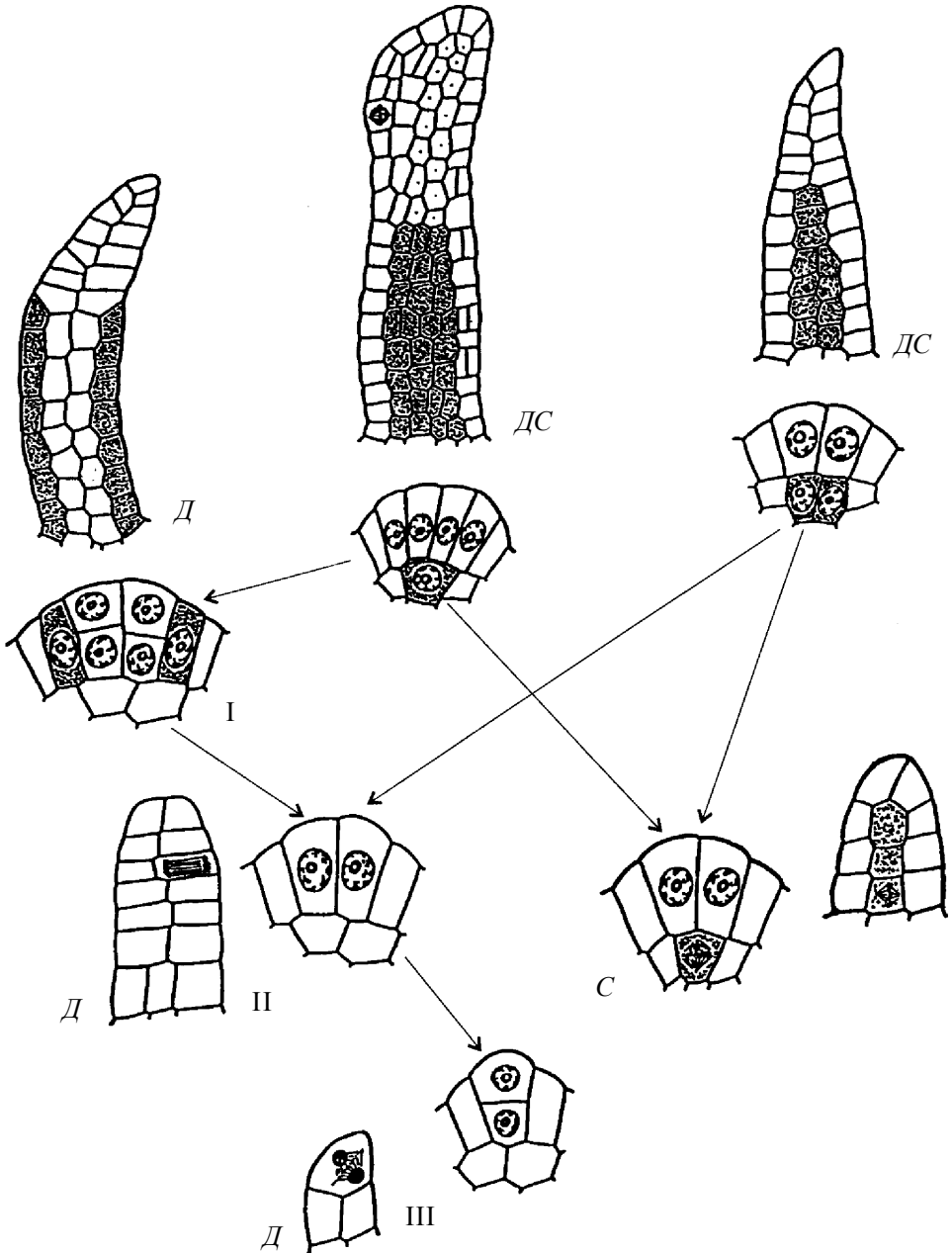


Рис. 39. Типы формирования и возможные направления эволюции интегумента различного происхождения (по: Шамров, 2003).

Д — дермальный, С — субдермальный и ДС — дермально-субдермальный типы; I, II, III — вариации дермального типа.

Еще Р. Maheshwari (1950) отмечал, что одним из важных признаков семязачатка является место инициации интегумента. Согласно представлениям Кордюм (1978), в ходе эволюции семязачатка интегумент постепенно стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что сопровождалось редукцией нуцеллуса.

Проведенный нами анализ показал, что у ряда высокоспециализированных таксонов смещение места инициации интегумента в апикальную часть примордия семязачатка сопряжено не только с редукцией нуцеллуса, но и с разрастанием халазы и становлением пахихалазального семязачатка. К таким таксонам относятся *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Theligonaceae*, *Tropaeolaceae*. Наиболее ярко этот процесс проявился в пор. *Santalales*, у ряда представителей которого интегумент достигает крайней степени своего развития и образован лишь инициальными клетками (Fagerlind, 1947, 1948; Ghosh, 1955; Ram, 1959; Raj, 1970, 1972; Шамров и др., 2001). По мнению Corner (1976), становление унитегмального семязачатка коррелировало с возрастанием степени его пахихалазии.

Семязачатки с многослойными интегументами обнаружены как у примитивных, так и у продвинутых таксонов. Многим примитивным таксонам (*Calycanthaceae*, *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*) присущи многослойные, а более продвинутым (*Didieraceae*, *Caryophyllaceae*) — 2–3-слойные интегументы. С другой стороны, ряд таксонов в основании системы цветковых растений (*Aristolochiaceae*, *Papaveraceae*, *Saururaceae*) характеризуется 2–3-слойными интегументами, а таксоны более высокого уровня системы (*Elaeagnaceae*, *Rhamnaceae*, группа спайнолепестных растений) имеют многослойные интегументы. Единственный интегумент, как правило, более массивный, чем интегументы в битегмальных семязачатках. Вопрос о филогенетической значимости многослойности интегумента остается нерешенным. Этот признак одними авторами рассматривается как исходный (Bouman, 1974; Boesewinkel, 1981; Goldberg, 1986), а другими как вторичный (Netolitzky, 1926; Савченко, 1973). Эволюционное становление интегумента, вероятно, следует рассматривать в комплексе всех структурных элементов семязачатка как системы, а также учитывать особенности строения семенной кожуры, способы диссеминации и прорастания.

Халаза

Одним из основных структурных элементов семязачатка является **халаза** (греч. *chalaza* — узелок) — базальная область семязачатка, в которой объединяются в одну структуру основания нуцеллуса, интегументов и фуникулуса. Термин предложил Treviranus (1805).

Халаза относится к наименее изученным структурам, и при описании семязачатка не всегда дается ее характеристика. Одна из возможных причин подобного отношения к этой структуре кроется в отсутствии резкой отграниченности халазы

от других частей семязачатка. В качестве ее условной границы рассматривают место окончания кутикулы (Netolitzky, 1926) либо уровень объединения эпидермальных слоев (Цингер, 1958). Полагаем, что в качестве одного из критериев можно использовать положение гипостазы в семязачатке (Шамров, 1994з, 1995; Shamrov, 2002i).

Строение и развитие халазы варьирует в зависимости от морфологического типа семязачатка. Хотя некоторые типы халазы, например перихалазы, описал еще Corner (1949), первая классификация была создана позднее (Periasamy, 1962b). Исходя из соотношения халазы и других структур семязачатка и доли ее участия в построении семени, главным образом семенной кожуры, было предложено различать следующие типы халазы: 1) нормальная халаза — составляет сравнительно небольшую часть семязачатка и семени и принимает незначительное участие в построении семенной кожуры, 2) массивная халаза — составляет основную часть семени и возникает после оплодотворения за счет интеркалярного роста по всем направлениям; образует большую часть семенной кожуры, 3) перихалаза — составляет значительную часть семени и образуется за счет интеркалярного роста в рафальной и антирафальной областях; формирует значительную часть семенной кожуры.

На основании анализа литературных и оригинальных данных о генезисе и строении халазы была разработана более детальная классификация с выделением одного нового типа (Шамров, 1994з, 1997и, 1999б, 2004; Shamrov, 1998, 2002i). При ее разработке мы учитывали не только *степень развития структуры*, но и другой ведущий принцип типизации — *взаимоположение различных структур в процессе развития*. Таким образом, основу предлагаемой классификации составляют три критерия: 1 — положение в дифференцирующемся примордии семязачатка и относительные размеры халазы по сравнению с другими структурами сформированного семязачатка, 2 — особенности ее васкуляризации, 3 — степень участия халазы в построении семенной кожуры.

Классификация включает четыре типа халазы: 1) пахихалаза (греч. *pachys* — массивный; термин ввел Corner, 1976); 2) мезохалаза (греч. *mesos* — средний; синонимы: нормальная халаза — Periasamy, 1962b; необширная (англ. *unextended*) халаза — Endress, Igersheim, 1999; Igersheim et al., 2001); 3) перихалаза (греч. *peru* — вокруг; термин ввел Corner, 1949); 4) лептохалаза (греч. *leptos* — тонкий) (рис. 40; 41).

Пахихалаза обнаружена в семязачатках лишь небольшого числа таксонов, занимающих различные уровни в системе цветковых растений. Она занимает большую часть семязачатка или семени по сравнению с нуцеллусом и интегументами (Periasamy, 1962a; Corner, 1976; Tokuoka, Tobe, 2003). Существуют две точки зрения о том, на какой стадии развития семязачатка обнаруживается специфика пахихалазы — до оплодотворения или в процессе формирования семени. Вероятнее всего, можно говорить о некоторых особенностях строения халазы, которые могут быть идентифицированы только в семязачатке либо в семени, либо начина-

ют обнаруживаться в семязачатке, а окончательно выявляются после оплодотворения. Исходя из этого, на основании принципа пространственно-временной координации в развитии структур семязачатка можно различать три вариации пахихалазы: 1 — типовая, 2 — ювенильная (лат. *juvenilius* — молодой), 3 — матурная (лат. *maturus* — зрелый) (рис. 40).

В семязачатках с *типовой вариацией* заложение интегументов приурочено к самой апикальной части дифференцирующегося примордия семязачатка. Это приводит к тому, что халаза с самого начала занимает большую часть семязачатка по сравнению с нуцеллусом и интегументами. Окончательно пахихалаза формируется в зрелом семени (*Tropaeolaceae* — Tiwari et al., 1977; *Meliaceae* — Boesewinkel, 1981; *Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев, 1985; *Cannaceae* — Grootjen, Bouman, 1988). Подобное можно предположить и для семейств *Apocynaceae* (Andersson, 1931), *Rubiaceae* (Fagerlind, 1937; Андропова, 1977, 1982), *Asclepiadaceae* (Кордюм, 1961; Наумова, 1987), *Theligoniaceae* (Солнцева, 1987). У представителей сем. *Rutaceae* (Boeswinkel, Bouman, 1978; Zavaleta-Mancera, Engleman, 1991) интегументальная и халазальная части семязачатка до оплодотворения примерно равны по величине, и массивность халазы увеличивается лишь в процессе развития семени.

В рамках типовой вариации наблюдаются различия в образовании пахихалазы в зависимости от участия в этом процессе нуцеллуса и интегумента (рис. 40; 42, 1–8). У одних таксонов (некоторые *Myristicaceae* — Van Heel, 1982; Corner, 1983; *Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев, 1985) образование халазы происходит за счет объединения оснований нуцеллуса и внутреннего интегумента (тегминальная пахихалаза — Corner, 1976, или эндопахихалаза — Boesewinkel, Bouman, 1984) (рис. 42, 6–8), у других (*Nelumbonaceae* — Батыгина и др., 1983; *Poaceae* — Воронова и др., 2002; возможно, некоторые виды *Coriaria* — Mauritzon, 1936b) — за счет внутреннего и наружного интегументов (экзопахихалаза — Шамров, 1994з) (рис. 42, 5). Необходимо отметить, что для представителей сем. *Nelumbonaceae* ранее был описан массивный рост халазы, на основании чего семязачаток был охарактеризован в дальнейшем как слабо пахихалазальный (Sastri, 1969), так же как семязачаток видов *Euryale*, *Victoria* (Igersheim, Endress, 1998). У многих видов в образовании халазы наряду с нуцеллусом принимают участие оба интегумента (экзо-эндопахихалаза — Shamrov, 2002i; Шамров, 2004) (рис. 40; 42, 1–4).

В семязачатках с *ювенильной вариацией* пахихалаза сначала развивается в соответствии с типовой вариацией. Однако перед оплодотворением (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997и) или сразу же после него (*Scheuchzeriaceae* — Никитичева, Проскурина, 1992) более массивной становится микропилярная часть семени и относительные размеры халазы уменьшаются (рис. 40; 42, 9, 10). Такая специфика развития халазы была обнаружена у *Santalum album* (Шамров и др., 2001) и, вероятно, присуща многим видам пор. *Santalales* с дифференцированными семязачатками (Fagerlind, 1946, 1947, 1948; Shamanna, 1954, 1955; Johri, Bhatnagar,

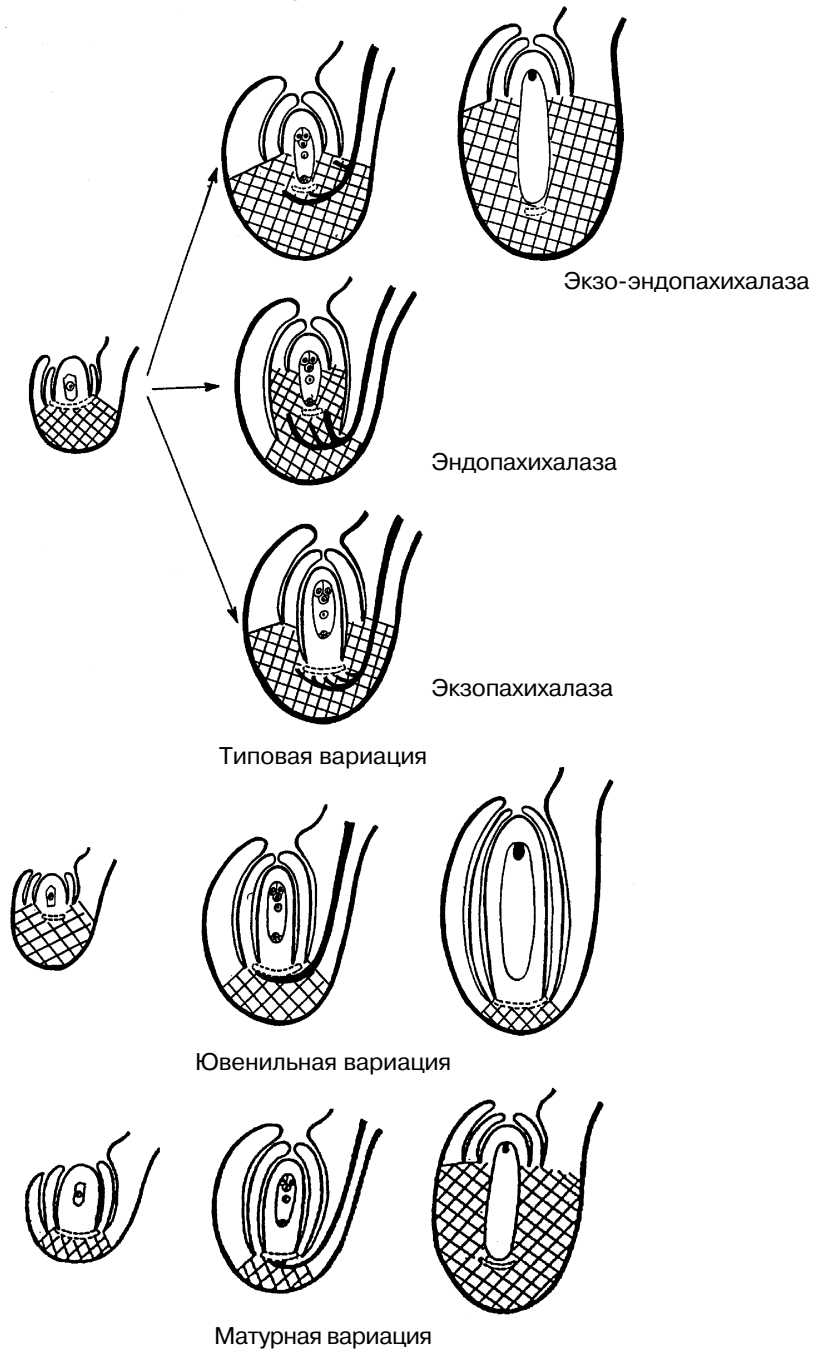


Рис. 40. Пахихалаза семязачатка и ее вариации (по: Шамров, 2004).

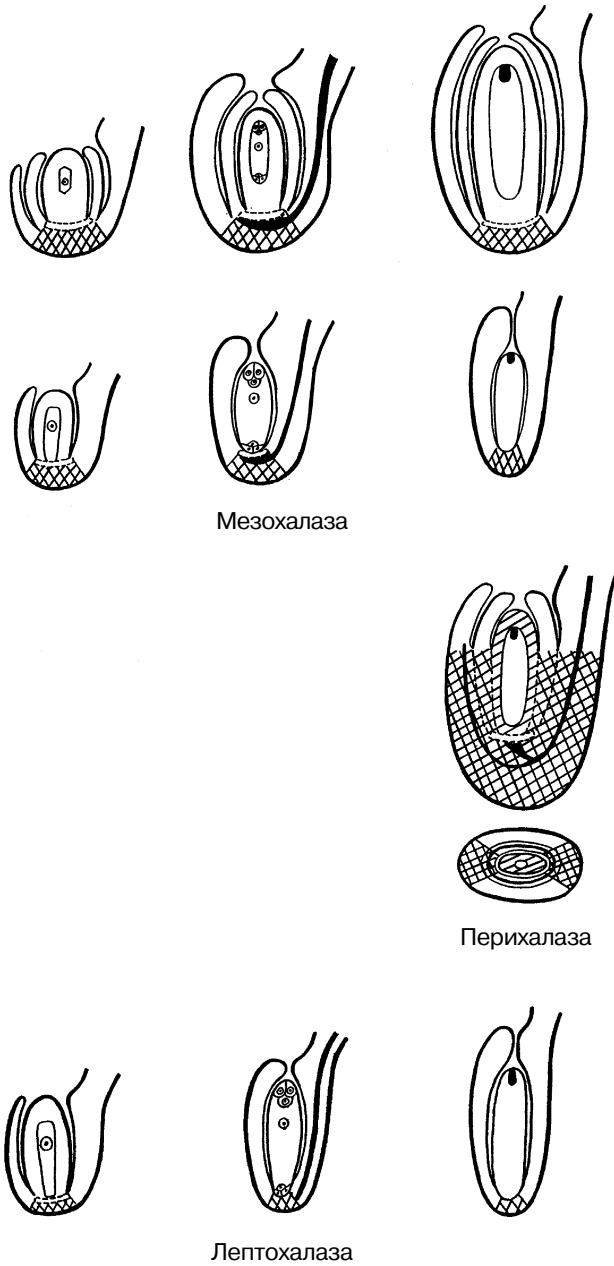


Рис. 41. Мезо-, пери- и лептохалаза семязачатка (по: Шамров, 2004).

В случае мезохалазы верхний ряд относится к крассиунцеллятным семязачаткам, а нижний — к tenuиунцеллятным. Для перихалазы строение семязачатка показано на продольном (вверху) и поперечном (внизу) срезах.

1960; Swamy, 1960; Agarwal, 1963a, b; Raj, 1970, 1972). Следует отметить, что у видов сем. *Ceratophyllaceae* семязачаток был описан как слабо пахихалазальный (Igersheim, Endress, 1998), поскольку, вероятно, его характеристика была дана не на ранних стадиях, а к моменту оплодотворения.

В случае *мatureй вариации* массивность халазы создается после оплодотворения за счет интеркалярного роста ниже места прикрепления интегументов (некоторые *Myristicaceae* — Periasamy, 1962a; Nair, 1972; Van Heel, 1982; *Lauraceae* — Corner, 1976; Kimoto et al., 2006) (рис. 40).

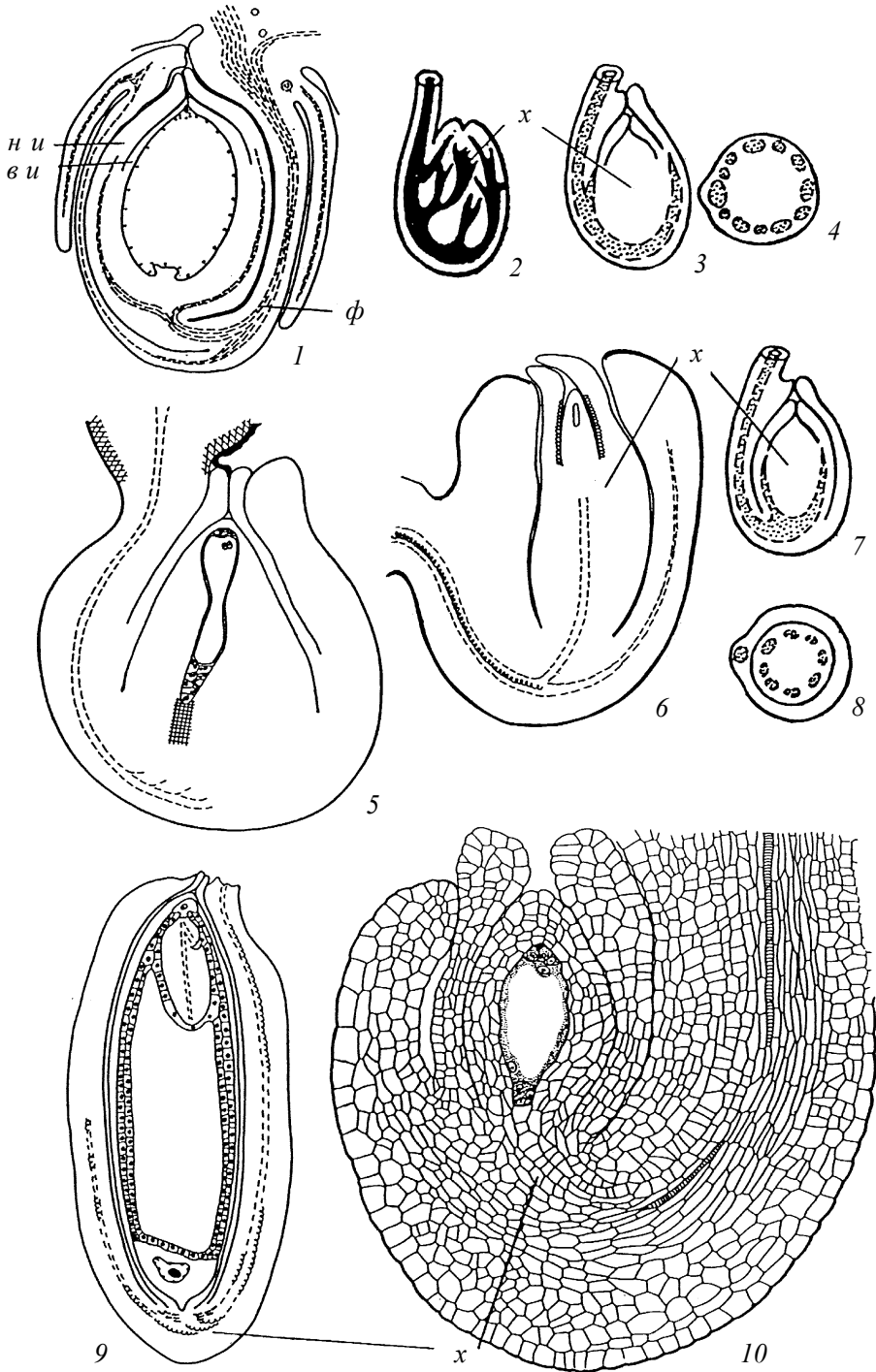
В пахихалазальных семязачатках зародышевый мешок начинает развиваться в окружении тканей нуцеллуса, а возникающий затем зародыш продолжает свое развитие в окружении тканей халазы. Фуникулярный проводящий пучок, как правило, образует сеть постхалазальных пучков, часть из которых продолжается в интегументы (Werker, 1977; Маметьева, Камелина, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1984; Endress, Igersheim, 1997a; Igersheim, Endress, 1997) (рис. 40). В зрелом семени производные пахихалазы составляют основную часть семенной кожуры.

Мезохалаза выявлена в семязачатках большинства цветковых растений. Положение интегумента, позволяющее судить о топографии нуцеллуса и халазы в дифференцирующемся примордии семязачатка, варьирует: в формирующихся тенинуцеллятных семязачатках (*Bignoniaceae*, *Gentianaceae*, *Scrophulariaceae*) интегумент возникает в почти апикальной части примордия на уровне археспориальной клетки, тогда как в крассинуцеллятных семязачатках (*Grossulariaceae*, *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*) — значительно ниже этого уровня. Однако всегда большую часть сформированного семязачатка и развивающегося семени занимает не халаза, а нуцеллус и интегумент (крассинуцеллятные семязачатки) или только интегумент (тенинуцеллятные семязачатки) (рис. 41; 43, 1). В мезохалазе, как правило, заканчиваются элементы ксилемы и флоэмы фуникулярного проводящего пучка, образуя воронку (Boesewinkel, Bouman, 1984). Производные мезохалазы принимают незначительное участие в образовании семенной кожуры.

В случае **перихалазы** происходит однонаправленный рост халазы в области рафе и антирафе, в результате чего радиальная симметрия семязачатка и семени сменяется билатеральной симметрией (*Annonaceae*, *Monimiaceae* — Corner, 1949, 1976; Periasamy, Swamy, 1961; Mohana Rao, 1975; Van der Heiden, Bouman, 1988; Carwood, 1995; Svoma, 1998a, b; *Vitaceae* и некоторые *Lauraceae* — Periasamy, 1962a, b). Для

Рис. 42. Строение пахихалазальных семязачатков.

1–4 — экзо-эндопахихалазальные семязачатки: 1 — у *Myristica montana* (по: Маметьева, Камелина, 1981), 2–4 — на схемах (по: Boesewinkel, Bouman, 1984); 5 — экзопахихалазальный семязачаток у *Nelumbo nucifera* (по: Шамров, 2004; см. Батыгина и др., 1983); 6–8 — эндопахихалазальные семязачатки: 6 — у *Bruguiera sexangula* (по: Никитичева, Яковлев, 1985), 7, 8 — на схемах (по: Boesewinkel, Bouman, 1984); 9, 10 — пахихалазальный семязачаток (ювенильная вариация) у *Scheuchzeria palustris* (по: Шамров, 2004; см. Никитичева, Проскурина, 1992); в и — внутренний интегумент, н и — наружный интегумент, х — халаза.



семязачатков с перихалазой характерно ответвление постхалазального пучка в интегумент от фуникулярного проводящего пучка (Войман, 1984) (рис. 41; 43, 3–6). Однако такая особенность строения проводящей системы присуща и ряду таксонов с мезохалазой (*Campanulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Raeoniaceae*). Хотя степень участия перихалазы в образовании семенной кожуры увеличивается по сравнению с мезохалазой (главным образом в области ребра семени), все же на большом своем протяжении семенная кожура формируется за счет клеток интегумента.

Лептохалаза характерна для тенуинуцеллярных семязачатков ряда таксонов верхнего уровня системы цветковых растений (*Begoniaceae*, *Gesneriaceae*, *Orchidaceae* и др.). Она представлена небольшой группой клеток (рис. 41; 43, 2), разрушающихся в процессе развития семени. Производные лептохалазы практически не участвуют в построении семенной кожуры. Прокамбиальные клетки, обычно формирующиеся в фуникулусе, в халазе отсутствуют.

Первые стадии развития халазы изучены еще недостаточно. По нашим данным, инициальные слои, участвующие в образовании ее областей, можно выявить на самых ранних стадиях развития семязачатка. В субэпидермальном слое семязачатка с мезохалазой под формирующимся интегументом (наружным интегументом в битегмальных семязачатках) происходят периклиналильные деления клеток, за счет которых образуется наружная область халазы. В анатропных семязачатках (*Campanulaceae*, *Gentianaceae*, *Nymphaeaceae*) периклиналильные деления обнаруживаются только с дорсальной стороны, а в ортотропных (*Barclayaceae* — Винтер, 1987) — с обеих сторон семязачатка. Клетки осевого ряда примордия семязачатка ниже формирующейся гипостазы трансформируются во внутреннюю область халазы, в которой дифференцируется проводящий пучок.

Положение халазы в семязачатке и одна из характерных особенностей ее строения (в ней обычно оканчивается проводящий пучок) позволяют предположить, что эта ткань является своеобразным «депо» метаболитов, поступающих как из проводящего пучка, так и из смежных областей семязачатка. Другая ее функция — защитная — наиболее характерна для пахихалазальных семян, у которых семенная кожура образована преимущественно производными халазы.

Фуникулус

Семязачаток снабжен специализированной структурой, с помощью которой осуществляется связь с плацентой. Эта структура получила название **фуникулус** (лат. *funiculus* — канатик). Термин был предложен Mirbel (1829). Синоним: семяножка.

В фуникулусе дифференцируется проводящая система, обеспечивающая поступление органических и минеральных веществ из завязи в ткани семязачатка и развивающегося семени. На фуникулусе могут развиваться различного рода волоски. Из его тканей формируются обтуратор и ариллус.

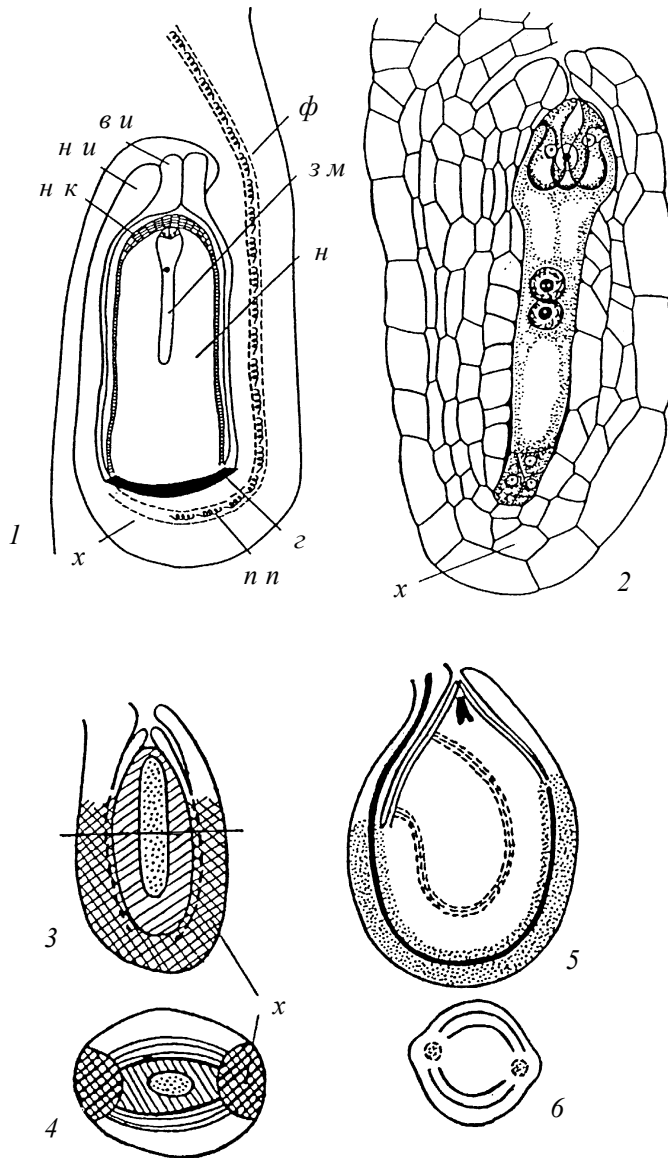


Рис. 43. Строение мезо-, лепто- и перихалазальных семязачатков.

1 — мезохалазальный семязачаток у *Nuphar lutea* (по: Винтер, Шамров, 1991а); 2 — лептохалазальный семязачаток у *Orobanche cymana* (по: Анисимова, 1983); 3–6 — перихалазальные семязачатки: 3, 4, 6 — на схемах (3, 4 — по: Periasamy, 1962b; 6 — по: Boesewinkel, Bouman, 1984), 5 — у *Cissus witiginea* (по: Periasamy, 1962a); 4, 6 — строение семязачатков на поперечных срезах; в и — внутренний интегумент, з — гипостаза, з м — зародышевый мешок, н — нуцеллус, н и — наружный интегумент, н к — нуцеллярный колпачок, н н — проводящий пучок, ф — фуникулус, х — халаза.

В процессе созревания между собственно семенем и фуникулулом или рафе и плацентой образуется отделительный слой, а в дальнейшем возникает след, который получил название **хилум**, или рубчик. Размер, форма (точковидный, линейный, овальный, округлый и т.д.) и цвет хилума варьируют у разных растений (Данилова, Кирпичников, 1985; Werker, 1997).

Классификация семязачатков в зависимости от наличия или отсутствия семяножки была предложена Корчагиной (1969). Она выделила два типа семязачатков: семяножковый и бессемяножковый, или сидячий (семязачаток имеет широкое основание, ткань которого непосредственно переходит в ткань плаценты, образуя плацентохалазу). Семяножковые семязачатки могут быть прямосемяножковыми и согнутосемяножковыми.

Нами была предложена оригинальная классификация семязачатков, основанная на одном из ведущих принципов типизации — *специфике развития и строения*, позволяющем дать иную трактовку сидячих семязачатков (Шамров, 1994и; Shamrov, 2002j). Поскольку в литературе наибольшее распространение получил термин «фуникулул», считаем необходимым включить его в названия типов семязачатков. В зависимости от особенностей строения и степени развития фуникулула, семязачатки можно подразделить на три типа: фуникулярные (семязачаток с фуникулулом), афуникулярные (фуникулул как структура отсутствует) и сессильные (лат. *sessilis* — сидячий, или прикрепленный основанием к чему-либо; фуникулул морфологически не выражен и семязачаток прикрепляется к плаценте базальной частью рафе) (Шамров, 1994и; Shamrov, 2002j).

В **фуникулярных** семязачатках фуникулул может быть длинным или коротким, прямым или изогнутым, закрученным или складчатым (рис. 44, 1–3, 5). Эти особенности строения фуникулула не приводят к принципиально различным морфологическим типам семязачатка, но в значительной степени определяют его положение в завязи (Maheshwari, 1950; Корчагина, 1969, 1994в; Савченко, 1973; Данилова, Кирпичников, 1985; Werker, 1997). Фуникулул хорошо выражен в семязачатках, занимающих боковое положение в завязи (например, в сем. *Nymphaeaceae* — Батыгина, 1981; Винтер, Шамров, 1991а, б; особенно у *Nuphar lutea*, где семязачаток является гипертрופןым — Винтер, 1987; Винтер, Шамров, 1991а). Длинным фуникулулом часто обладают висячие семязачатки (*Amaranthaceae* — Kajale, 1937; *Brassicaceae* — Родионова, 1972, 1983; Шамров, 2002а). В цирцинтропных семязачатках длинный фуникулул сильно закручен (*Cactaceae* — Archibald, 1939; *Plumbaginaceae* — Коробова, 1983) (рис. 44, 5).

В **сессильных** семязачатках, как правило, обращенных (анатропных, кампилотропных и амфитропных), в процессе развития происходит полное конгенитальное срастание фуникулула с интегументом и образуется рафа (рис. 44, б). В этом случае собственно фуникулул морфологически не выражен и семязачатки прикрепляются базальной частью рафе к сильно разросшемуся плацентарному выросту (*Campanulaceae*, *Juncaceae*, *Raeoniaceae*). У некоторых таксонов (*Cactaceae*) описано разветвление фуникулула (Vuxbaum, 1953; Kapil, Vasil, 1963), что, веро-

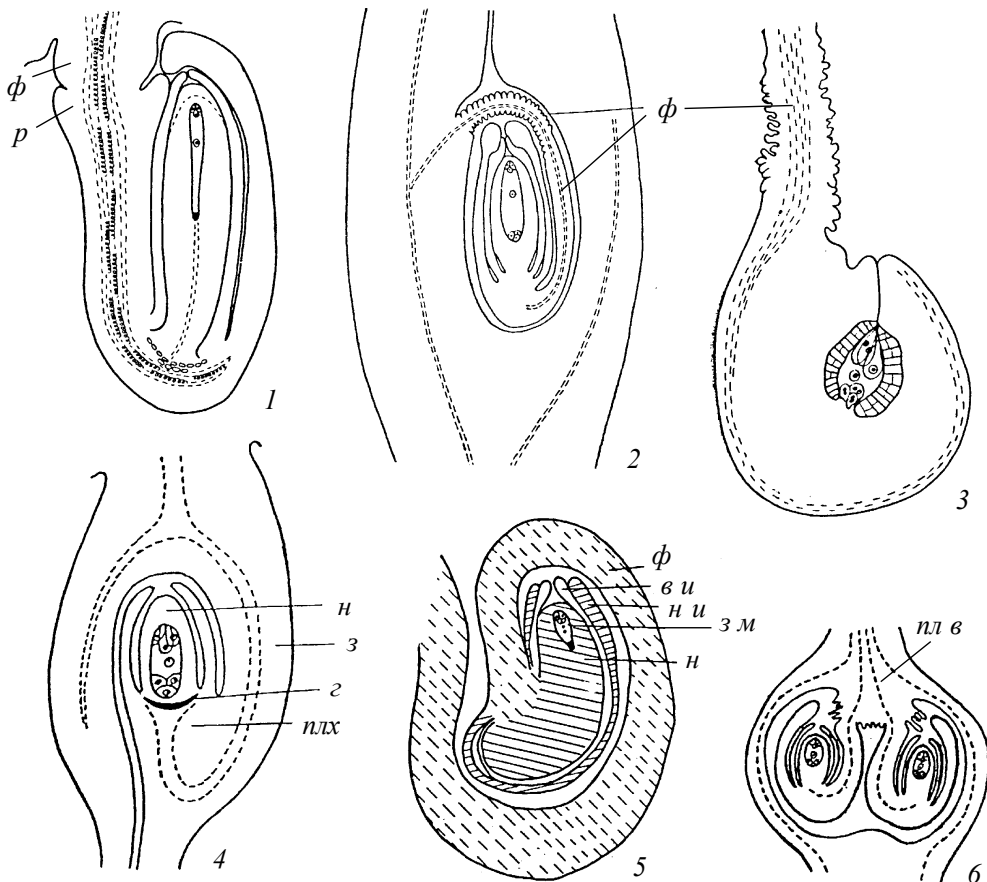


Рис. 44. Типы семязачатков по строению фуникулуса.

1 — анатропный семязачаток с расширенным в основании фуникулусом у *Elaeagnus argentea* (по: Камелина, Проскурина, 1987); 2 — гипертропный семязачаток с длинным закрученным фуникулусом у *Sparganium neglectum* (по: Савченко, Комар, 1965); 3 — анатропный семязачаток с длинным складчатым фуникулусом у *Centranthus ruber* (по: Камелина, Жукова, 1987); 4 — афуникулярный семязачаток с плацентохалазой у *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997г); 5 — цирцинотропный семязачаток с многократно закрученным фуникулусом у *Opuntia elata* (по: Наумова, 1978); 6 — sessильные семязачатки на плацентарных выростах у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а); *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаз, *з* — завязь, *з м* — зародышевый мешок, *н* — нуцеллус, *н и* — наружный интегумент, *пл в* — плацентарный вырост, *плх* — плацентохалаза, *р* — рафе, *ф* — фуникулус.

ятно, является своеобразным плацентарным выростом, а не базальной ветвящейся частью фуникулуса.

В **афуникулярных** семязачатках фуникулус редуцирован полностью, а плацента с халазой формируют единую структуру — плацентохалазу (*Poaceae* — Александров и др., 1944; Батыгина, 1974; Воронова и др., 2002; *Melanthesa rhamnoides*, *Euphorbiaceae* — Singh, 1968; *Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997г; *Santalum album*, *Santalaceae* — Шамров и др., 2001) (рис. 44, 4).

Обтуратор

В ходе развития семязачатка и завязи для обеспечения прохождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок возникают специализированные ткани секреторного типа. Они локализованы в различных частях завязи и семязачатка и представлены эпидермальными удлинёнными клетками, которые растут в направлении микропиле и часто закрывают вход в него. Им было дано название **обтураторы** (лат. *obturator* — затычка, пробка). Термин предложил Vaillon (1858), но описание обтуратора под названием «проводниковая ткань» было дано ранее (Brongniart, 1827).

Первая классификация типов обтуратора была предложена Савченко (1973). Автор выделила несколько типов в зависимости от положения обтуратора в семязачатке и плодолистике: фуникулярный, интегументальный, плацентарный и плодолистиковый. Затем было предложено различать еще нуцеллярный и септальный обтураторы (Веселова, 1989, 1991). По нашему мнению, термин «плодолистиковый обтуратор» не совсем точно отражает его происхождение. Поскольку в этом случае обтуратор возникает из эпидермальных клеток стенки завязи, то его корректнее называть париетальным (лат. *parietis* — стенка).

Анализ имеющихся данных позволил нам прийти к заключению, что в зависимости от происхождения (из клеток семязачатка или завязи) следует различать два основных типа обтураторов: 1) овулярные (лат. *ovulum* — семязачаток) — обтураторы, формирующиеся из клеток семязачатка; 2) овариумные (лат. *ovarium* — завязь) — формирующиеся из клеток завязи. Учитывая положение обтураторов в семязачатке или завязи, в каждом типе можно выделить варианты: в овулярном типе — интегументальный, фуникулярный и нуцеллярный, в овариумном типе — плацентарный, париетальный и септальный обтураторы (рис. 45, 1–6). Существуют также обтураторы промежуточного, овулярно-овариумного типа, которые формируются из клеток как семязачатка, так и завязи (рис. 45, 4, 6) (Шамров, 1994ж, 1999б; Shamrov, 2002h).

Из **овулярных** обтураторов наиболее распространен *фуникулярный* обтуратор (рис. 6, 1, 2), который формируется в основании фуникулуса преимущественно анатропных семязачатков (*Liliaceae* — Савченко, Комар, 1965; *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997; *Grossulariaceae* — Шамров, 1998а). *Интегументальный* обтуратор (рис. 45, 2, 5) образуется в результате разрастания верхнего края

обычно внутреннего интегумента, который может врастать в канал столбика (*Urticaceae* — Fagerlind, 1944; *Poaceae* — Савченко, Петрова, 1963), реже — наружного интегумента (*Nymphaeaceae* — Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991; *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997). Нуцеллярный obturator (рис. 45, 4) формируется из апикальных клеток эпидермы нуцеллуса и в виде многослойной клювовидной структуры может выходить за пределы микропиле, контактируя с obturаторами овариумного типа (*Nyctaginaceae* — Bhargava, 1932; *Rosaceae* — Савченко, 1959; *Euphorbiaceae* — Bor, Kapil, 1976; *Polygonaceae* — Солнцева, 1983; *Trapaceae* — Батыгина, Колесова, 1985; *Caryophyllaceae* — Веселова, 1989).

Овариумные obturаторы обнаружены у сравнительно небольшого числа таксонов. *Париетальный* obturатор (рис. 45, 6) образуется чаще всего у основания столбика (*Rosaceae* — Arbeola, Herrero, 1987; такой obturатор у *Daphne laureola* из сем. *Thymelaeaceae* предложено назвать «столбиковым» obturатором — Терехин, 1996), но иногда и в базальной части завязи (*Passerina pectinata*, *Thymelaeaceae* — Fuchs, 1938). *Плацентарный* obturатор (рис. 45, 4, 6) возникает из клеток плаценты, граничащих с клетками семязачатка (*Liliaceae* — Berg, 1962; *Alliaceae* — Шамров, 1999а). *Септальный* obturатор (рис. 6, 3) формируется из клеток перегородок завязи синкарпного гинецея (*Caryophyllaceae* — Веселова, 1991).

Obturаторы имеют эпидермальное происхождение и состоят из сравнительно крупных клеток с утолщенными наружными стенками, плотной цитоплазмой и большим ядром с несколькими ядрышками. Они имеют признаки передаточных клеток (Johnson et al., 1975; Peterson et al., 1979; Singh, Walles, 1992; Walles, 1992) и являются, подобно клеткам рыльца и канала столбика, разновидностью проводниковой ткани (Tilton, Horner, 1980; Tilton et al., 1984; Clifford, Owens, 1990). В них синтезируются и могут выделяться на поверхность в виде капель жиры, сахара и слизистые вещества (Schweiger, 1905; Савченко, 1973; Arbeola, Herrero, 1987; Шамров, Анисимова, 1993а; Шамров, 1997з).

Интегументальные, нуцеллярные, фуникулярные и париетальные obturаторы обычно возникают в период формирования зародышевого мешка и достигают полного развития к моменту проникновения пыльцевой трубки в полость завязи (Bhargava, 1932; Савченко, Комар, 1965; Савченко, 1973; Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991). Время дифференциации плацентарных obturаторов варьирует. У одних таксонов (*Liliaceae* — Шамров, 1999а) они начинают выделяться на стадии примордия семязачатка, у других (*Euphorbiaceae* — Maheshwari, Johri, 1941; *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а–в; *Alliaceae* — Шамров, 1999а) — на стадии двуядерного зародышевого мешка. Считается, что рост пыльцевой трубки происходит по поверхности obturатора, клетки которого выделяют секрет, однако пусковые механизмы этого процесса мало изучены. Для *Prunus persica* из сем. *Rosaceae* установлено, что на продуцирование секрета не влияет опыление, а рост пыльцевой трубки начинается после исчезновения из клеток париетального obturатора запасного крахмала (Arbeola, Herrero, 1987). Накопление различных плас-

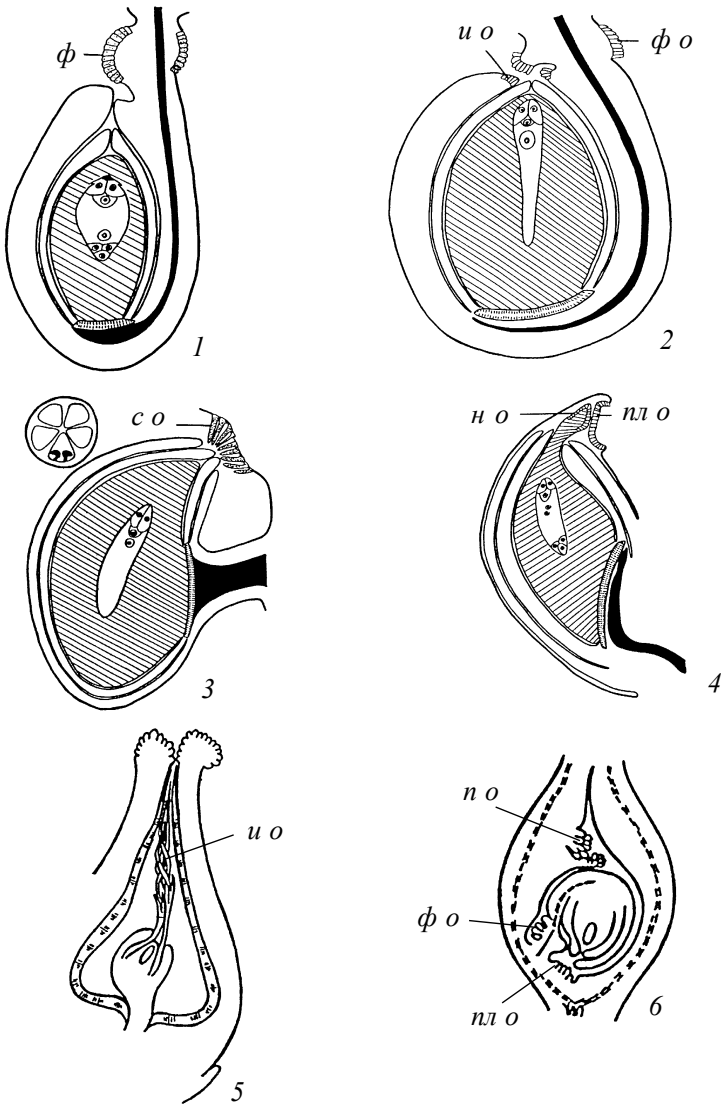


Рис. 45. Типы обтуратора.

1 — фуникулярный обтуратор у *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998а, с изменениями); 2 — фуникулярный и интегументальный обтураторы у *Victoria amazonica* (по: Шамров, Винтер, 1991, с изменениями); 3 — септальный обтуратор у *Lychnis coronaria* (по: Веселова, 1991, с изменениями); 4 — нуцеллярный и плацентарный обтураторы у *Melanthesa rhamnoides* (по: Singh, 1968, с изменениями); 5 — интегументальный обтуратор у *Leucosyke capitellata* (по: Fagerlind, 1944); 6 — парietальный, плацентарный и фуникулярный обтураторы у *Ruscus hypophyllum* (по: Савченко, Комар, 1965); и о — интегументальный обтуратор, н о — нуцеллярный обтуратор, пл о — плацентарный обтуратор, п о — парietальный обтуратор, с о — септальный обтуратор, ф о — фуникулярный обтуратор.

тических веществ в клетках обтуратора, характеризующихся признаками передаточных клеток, а также их своеобразный рост в направлении микропиле свидетельствуют о функции обтуратора как секреторного образования, обеспечивающего питание, рост и проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок (Maheshwari, 1950; Савченко, 1973; Johnson et al., 1975; Tilton, Horner, 1980; Tilton et al., 1984).

Эволюционные аспекты развития халазы, фуникулуса и обтуратора

Как уже было отмечено, вопросы эволюции и морфологической природы семязачатка и его структур до настоящего времени составляют предмет широкой дискуссии (подробнее об этом см. главу 6). Можно лишь предположить, что у анцестральных семязачатков собственно нуцеллус соединялся с интегументом (интегументами) с помощью своеобразной ножки, а халаза была неразвитой и состояла лишь из производных интегумента (Shamrov, 1998; Шамров, 1999б). Подобное строение имеют ортотропные семязачатки некоторых современных цветковых растений: *Juglandaceae*, *Myricaceae* (Kershaw, 1909; Boesewinkel, Bouman, 1967; Van Heel, 1970), *Betulaceae*, *Fagaceae* (Корчагина, 1981, 1994).

Постепенное объединение оснований нуцеллуса и интегумента приводило к возникновению мезохалазальных семязачатков. Исходя из представлений Тахтаджяна (1964, 1980) и Терехина (1977, 1991) о модусах эволюционных преобразований органов и тканей, возникновение лептохалазы можно рассматривать в связи с общей редукцией семязачатка как отражение одного из основных направлений эволюции структур — от крупных массивных до мелких немногослойных семязачатков. Однако у ряда высокоспециализированных таксонов (*Aposynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Santalaceae*, *Theligonaceae*) редукция семязачатка, обусловленная главным образом уменьшением размеров нуцеллуса и интегумента, приводила к возникновению не лепто-, а пахихалазальных семязачатков. Появление последних, отмеченное как среди примитивных, так и среди продвинутых таксонов, происходило, вероятно, многократно различными путями. Оно сопровождалось не только уменьшением размеров нуцеллуса и интегумента и, соответственно, возрастанием доли халазы в семязачатке, но и маргинальным срастанием интегументов между собой (возникновение экзопахихалазы), интегументов и нуцеллуса (возникновение перихалазы) и постепенным объединением не только краев, но и оснований нуцеллуса и внутреннего интегумента (возникновение эндопахихалазы) либо обоих интегументов (возникновение экзо-эндопахихалазы). Становление различных типов и вариаций халазы явилось результатом адаптивной эволюции, связанной с особенностями диссеминации (специфика развития и строения семенной кожуры) и прорастания.

Процесс эволюции семязачатка сопровождался появлением ряда специфических структур. Как считает большинство исследователей, формирование и морфологическое разнообразие фуникулуса и obturatora обусловлено, вероятно, особенностями экологии опыления. Следует отметить, что, предназначенные для выполнения определенной функции в завязи и семязачатке, они могли в случае сохранения выполнять иные функции в зрелом плоде и семени. Так, в фуникулярных семязачатках разнообразие строения фуникулуса связано с положением семязачатка в завязи (особенно если в завязи развивается более одного семязачатка). Таким образом фуникулус обеспечивает ориентацию микропиле относительно растущих пыльцевых трубок. У некоторых растений, характеризующихся цирцинотропными семязачатками, фуникулус играет активную роль при диссеминации, способствуя, подобно пружине, выбрасыванию семян из плода (*Fabaceae* — La Rue, 1954; *Magnoliaceae* — Earle, 1938).

Подобные примеры можно привести и для obturatora. Эволюционно obturator возник как структура, адаптированная к выполнению одной функции — обеспечению роста пыльцевых трубок в направлении микропиле. Обычно obturatory после оплодотворения разрушаются, но иногда сохраняются в зрелом семени (плацентарный obturator у *Luzula pedemontana*, *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а, в). В этом случае функция obturatora в семени неясна. Возможно, он выполняет роль элайосом во время диссеминации.

Важно подчеркнуть, что возникновение морфологического разнообразия фуникулуса и obturatora, как результат полифилетической эволюции, следует рассматривать сопряженно с другими развивающимися структурами и с учетом общих направлений эволюции семязачатка и плодолистика в целом. Так, выявляется связь между типом obturatora и особенностями строения фуникулуса. В фуникулярных семязачатках obturator обычно развивается из клеток фуникулуса, реже фуникулуса и интегумента (*Victoria amazonica*, *Nymphaeaceae* — Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991). В афуникулярных, sessильных и фуникулярных семязачатках со слабо выраженным фуникулусом obturatory являются производными плаценты (*Juncaceae*, *Paeoniaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а–в; Шамров, 1997з) либо плаценты и фуникулуса (*Gagea stipitata*, *Liliaceae* — Шамров, 1999а).

В заключение хотелось бы отметить, что анализ критериев, положенных в основу существующих классификаций, позволяет типизировать семязачатки, исходя в основном из признаков, присущих какой-либо одной структуре (например, нуцеллусу — крассинуцеллятный, халазе — пахихалазальный, фуникулусу — фуникулярный, интегументу — битегмальный). Создание единой морфогенетической классификации семязачатка, в которой нашли бы отражение признаки всех или хотя бы нескольких структур, остается на сегодняшний день лишь пожеланием для будущих исследователей.

Глава 3. КРИТИЧЕСКИЕ СТАДИИ В РАЗВИТИИ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ

Периодизация развития семязачатка и семени

В настоящее время возникновение и поддержание целостности организма можно считать не только общебиологической, но и наиболее важной комплексной проблемой эволюционной морфологии и эмбриологии. Центральной проблемой современной эмбриологии растений остается изучение закономерностей дифференциации структур, обеспечивающих нормальное развитие зародыша. Одним из наименее исследованных аспектов этой проблемы является выявление морфогенетических и морфофизиологических корреляций. Сложная система связей, как было установлено Шмальгаузен (1982), обуславливает развитие организма как целого. При этом прогрессивное усложнение (как в фило-, так и в онтогенезе) означает дифференциацию целого и специфику частей, приобретающих самостоятельные функции.

Как было отмечено ранее, семязачаток и семя являются интегрированными динамическими системами, основные элементы которых определяют специфику развития зародыша и, в конечном счете, семенную репродукцию. Кроме того, характер взаимодействий между ними не только имеет большое значение для познания процессов развития семязачатка и семени, но, несомненно, должен учитываться при решении вопросов классификации эмбриональных структур и эволюции онтогенеза цветковых растений.

Используя системный подход, попытаемся выявить некоторые структурно-функциональные взаимосвязи между нуцеллусом, интегументами, халазой и фуникулусом, с одной стороны, и археспориальной и спорогенной клетками, мегаспороцитом, тетрадой мегаспор, зародышевым мешком, зародышем и эндоспермом, с другой.

В ботанической литературе для характеристики процессов индивидуального развития и оценки их длительности используются различные понятия: этапы, фазы, периоды, стадии, содержание которых и их взаимосвязи в иерархической системе изучены до сих пор недостаточно (Исаева, 1974; Куперман, 1977; Скрипчинский, 1977). Развитие семязачатка представляет собой непрерывный процесс. Однако, чтобы показать специфику строения семязачатка в отдельные моменты, условно выделяют стадии (фазы или этапы) развития, соответствующие образованию той или иной эмбриональной структуры (археспориальная клетка, мегаспороцит, зародышевый мешок и т.д.).

В генезисе семязачатка *Crepis tectorum* выделены четыре фазы: 1 — семязачаток во время мегаспорогенеза (образование нуцеллуса и интегумента); 2 — семязачаток во время роста мегаспор и развития зародышевого мешка (образование проваскулярного тяжа от фуникулуса к халазе); 3 — семязачаток на стадии созревания зародышевого мешка (проводящий пучок продолжается в интегумент); 4 — семязачаток во время развития зародыша (в проводящем пучке дифференцируются сосуды) (Герасимова-Навашина, 1957).

В развитии семязачатка *Phalaroides arundinacea* отмечены три этапа: 1 — формирование семязачатка (от дифференциации археспория до начала клеткообразования в зародышевом мешке); 2 — сформированный семязачаток (клеткообразование в зародышевом мешке); 3 — созревание семязачатка (образование зрелого зародышевого мешка) (Круглова, 1985).

На основании изменения темпов роста интегументов, нуцеллуса, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма формирование семязачатка и семени у *Vitomis umbellatus* было подразделено на 3 периода: 1 — развитие семязачатка до оплодотворения; 2 — период преимущественного роста эндосперма; 3 — период преимущественного роста зародыша (Красников, 1989).

Сравнительный анализ данных о развитии структур семязачатка и семени у различных видов цветковых растений позволил выделить 6 стадий: 1 — семязачаток с мегаспороцитом; 2 — семязачаток со зрелым зародышевым мешком; 3 — оплодотворенный семязачаток во время первых делений зиготы и эндосперма; 4 — семя с глобулярным зародышем; 5 — семя с зародышем в начале органогенеза; 6 — зрелое семя (Nikiticheva, 1992).

Таким образом, морфогенезу семязачатка и семени, как и онтогенезу в целом, свойственна определенная периодичность. В нем имеется ряд стадий (фаз, периодов), различающихся по структурно-функциональным характеристикам и продолжительности. Каждому этапу развития семязачатка и семени свойственны определенные взаимосвязи между их основными элементами. Как считает Коробова (1984), по-видимому, существует система последовательного включения активности различных тканей семязачатка, что обеспечивает качественное прохождение различных этапов развития женских генеративных структур.

Критические стадии в развитии семязачатка и семени

Для обозначения периодов в онтогенезе растений, наиболее чувствительных к неблагоприятным условиям окружающей среды (температура, влажность) был введен термин «критические периоды» (Броунов, 1897). Наибольшее применение он получил в эмбриологии животных при описании периодов в развитии зародыша, характеризующихся максимальной скоростью роста (Stockard, 1921), наличием «узловых точек» пересечения кривых скоростей различных реакций (Goldschmidt, 1938). Светлов (1960, 1978) сформулировал основные положения теории крити-

ческих периодов: 1) развитие зародыша и его составных частей состоит из небольшого числа этапов, каждый из которых начинается относительно коротким критическим периодом, после чего происходят видимые процессы развития (рост и дифференциация); 2) главным признаком, характеризующим критические периоды, является высокая чувствительность клеток зародышей к действию внешних факторов, обусловленная пониженной регулятивной деятельностью в эти периоды (особым состоянием белков цитоплазмы и ядра, при котором они повреждаются — Трифонова, 1949); 3) эмбриологический смысл критических периодов заключается в том, что в эти периоды совершаются акты детерминации процессов развития. Отмечая в качестве наиболее важного критерия выделения критических периодов чувствительность клеток зародышей к воздействию окружающей среды, Светлов предлагал различать среду I порядка (внутреннюю среду организма — взаимоотношение его частей) и среду II порядка (наружную среду) и рассматривать их в комплексе как любое воздействие среды на онтогенез.

С этими представлениями созвучна точка зрения Назаретяна (2004) о «кризисе», который сопровождает любые биологические системы и разные сферы деятельности человека. По его мнению, устойчивое неравновесие представляет собой состояние системы, которое требует непрерывного противодействия уравнивающему давлению среды. В существовании неравновесной системы наступает фаза опасного снижения устойчивости, когда, в силу изменившихся внешних и внутренних условий, наработанные ранее форматы жизнедеятельности способны привести к разрушению. Им были выделены три типа кризисов по соотношению внешних и внутренних причин: экзогенные (происходят из-за относительно случайных событий в среде — колебания солнечной и геологической активности, изменения климата и др.), эндогенные (обусловлены сменой генетической программы или исчерпанием программы в целом) и эндо-экзогенные (вызваны изменениями среды, спровоцированными собственной активностью системы).

Необходимо также подчеркнуть, что в эмбриологии животных наряду с термином «критические периоды» используется термин «периоды детерминации» (термин подчеркивает ступенчатый характер детерминации). По мнению Светлова, периоды детерминации являются в то же время критическими, однако периоды с повышенной чувствительностью не обязательно являются периодами детерминации. Существует точка зрения (Wareing, Phillips, 1978), что последовательные стадии развития следует рассматривать как процесс, при котором в различных критических точках времени и пространства происходит переключение на альтернативные пути, а те или иные части организма становятся «детерминированными» в отношении их дальнейшей дифференциации.

Токин (1989) отмечал, что споры о критических периодах — это споры не о существе явлений, а скорее терминологического характера. Все существующие гипотезы свидетельствуют о том, что в ходе онтогенеза наступают периоды, характеризующиеся большим своеобразием. Он полагал, что в аспекте теории критических периодов отдельные моменты развития оказываются связанными с пере-

стройкой интеграционных механизмов, происходящей в определенные периоды в зародыше в целом и в отдельных его частях.

Что касается эмбриологии растений, то анализ морфогенетических корреляций и динамики крахмала, танинов и общих белков в развитии семязачатка и семени ряда видов (*Ceratophyllum demersum*, *Gentiana cruciata*, *Nelumbo nucifera*, *Nuphar lutea*, *Triticum aestivum*) позволил выделить общие и таксоноспецифические критические стадии (периоды) (Batygina et al., 1992). Общие критические стадии для крассинуцеллятных семязачатков: мегаспороцит перед мейозом, зрелый зародышевый мешок, зигота, глобулярный зародыш с дерматогеном (эмбриодермой), ранний органоогенез, поздний органоогенез, зрелое семя; для tenuинуцеллятных — примордий семязачатка с археспориальной клеткой, профазы I мейоза, функционирующая мегаспора, зрелый зародышевый мешок, зигота, ранний глобулярный зародыш, начало органоогенеза в зародыше и зрелое семя.

При формировании семени *Nelumbo nucifera* на основании морфогенетических и морфофизиологических корреляций в развитии зародыша, семенной кожуры, перикарпа и цветоложа установлено несколько критических стадий: формирование зиготы; бластомеризация (= проэмбриональная фаза) — от деления зиготы до выделения эмбриодермы в проэмбрио; инициация семядолей и апекса побега; формирование первого листового примордия плюмулы, проводящей системы в семядолях и апекса корня; формирование второго листового примордия плюмулы; формирование пластинки первого листа плюмулы; формирование третьего листового примордия плюмулы; формирование пластинки второго листа плюмулы (Vasilyeva et al., 1987).

Для *Butomus umbellatus* было показано, что скорости роста зародыша, эндосперма и нуцеллуса скоррелированы со структурно-функциональной перестройкой в их тканях и могут быть использованы для характеристики критических стадий в эмбриогенезе: первая стадия — начало развития зародыша и эндосперма и дифференциация латеральной зоны нуцеллуса; вторая — выделение эмбриодермы в зародыше; третья — инициация семядоли, переход зародыша к интенсивному росту, появление крахмала в базальной клетке подвеска, начало клеткообразования в эндосперме; четвертая — формирование апекса побега, заложение примордия первого листа плюмулы, дифференциация прокамбиальных тяжей в семядоле, появление крахмала в клетках зародыша и начало интенсивного разрушения клеток эндосперма и нуцеллуса (Красников, 1989).

На основании литературных данных можно указать еще на ряд стадий в развитии зародыша, которые характеризуются сменой структурных и функциональных характеристик. Одной из них является стадия двуклеточного зародыша, размеры клеток которого детерминированы. Так, мутация *gnom* у *Arabidopsis thaliana* связана с заменой асимметричного деления зиготы на равное (Mayer et al., 1991, 1993). Подобное нередко наблюдается при развитии соматических зародышей *Triticum aestivum* в культуре *in vitro* (Batygina et al., 1993; Батыгина, 1997б). Очень длительной стадией эмбриогенеза является глобулярная, во время которой проис-

ходит гистогенез и подготовка к органогенезу. Поэтому внутри этой стадии выделяют несколько промежуточных стадий, каждая из которых может быть переломной. Первая стадия — ранний глобулярный зародыш, в котором происходит дифференциация протодермы (эмбриодермы) (Батыгина, 1974; Яковлев, 1981; Mansfield, Briarty, 1991). Это связано с началом экспоненциального роста и накопления меченого уридина (Nagato, 1979) и достижением клетками зародыша минимального объема (Vallade, 1989). Вторая стадия (среднеглобулярный зародыш) охватывает глобулярный зародыш во время гистогенеза, а третья (поздний глобулярный зародыш) — зародыш перед началом органогенеза (Mansfield, Briarty, 1991; Marilyn et al., 1993; Laux, Jürgens, 1994). Переломной стадией эмбриогенеза является также сердцевидная стадия, которая связана с установлением билатеральной симметрии, формированием семядолей и проваскулярной ткани в зародыше (Natesh, Rau, 1984; Laux, Jürgens, 1994). Экспериментально подтверждено, что переход от радиальной к билатеральной симметрии обусловлен полярным транспортом ауксинов, блокировка которого ингибиторами может привести к образованию аберрантных зародышей (Liu et al., 1993a). Одной из важнейших является стадия автономности зародыша, начиная с которой происходит переход зародыша на самостоятельный путь развития, что проявляется в приобретении им независимости от экзогенных гормонов и способности к прорастанию. Это свойство обнаруживается у разных видов растений на различных этапах эмбриогенеза (Vasilyeva et al., 1987; Васильева, Батыгина, 1997).

К настоящему времени разработаны основные положения теории критических периодов в онтогенезе растений и рассмотрены ключевые факторы при их определении: критическая масса клеток, морфогенетические поля, морфофизиологические корреляции и др. (Batygina, 2002; Batygina, Vasilyeva, 2003). Установлены общие закономерности в развитии пыльников и семязачатков — наличие трех критических периодов (премейотический, мейотический и постмейотический) и семи критических стадий (дифференциация археспория, деление археспориальных клеток на спорогенные и париетальные, детерминация способа формирования стенки спорангия, мейоз и образование тетрад микро- и мегаспор, деление микро- и мегаспор, гаметогенез).

Развитие яйцеклетки-зиготы характеризуется наличием трех критических периодов (клеткообразование и организация клеток яйцевого аппарата, процесс оплодотворения и зиготогенез, переход зиготы к делению) и семи критических стадий (ядро будущей яйцеклетки, инициаль яйцеклетки, незрелая яйцеклетка, зрелая яйцеклетка, инициаль зиготы, незрелая зигота, зрелая зигота). В эмбриогенезе выделены две общие фазы (проэмбриональная, или бластомеризация, и эмбриональная, или органогенез) и пять критических периодов (зигота и проэмбрио, глобулярный, сердцевидный, торпедовидный, зрелый зародыш) (Batygina, 2002; Batygina, Vasilyeva, 2003).

Содержание термина «критические периоды» составляют прежде всего взаимосвязи структур семязачатка на разных этапах его развития (от археспориальной

клетки до зрелого зародыша), проявляющиеся в различного рода структурно-функциональных перестройках. Весь комплекс имеющихся корреляций обуславливает существование семязачатка как сложной координированной системы.

Отрезки времени, характеризующиеся своеобразным развитием семязачатка и семени, мы, как и другие авторы (Vasilyeva et al., 1987), называем «критическими стадиями» (Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Анисимова, 1993в; Шамров, 1995б, 1997д; Shamrov, 1996; Shamrov, Anisimova, 2003a), поскольку генезис эмбриональных структур чаще всего соотносится с понятием «стадия развития». При их анализе мы исходим из морфогенетических и морфофизиологических корреляций в развитии репродуктивных структур, так как не всегда можно провести эксперимент, подтверждающий чувствительность изучаемых структур к определенным факторам среды. Стадии, на которых выявляются изменения в организации и функционировании структур семязачатка или семени, произошедшие под влиянием эндогенных факторов (в книге речь будет идти в основном о них), и стадии, чувствительные к неблагоприятным внешним воздействиям, могут не совпадать. «Критические стадии» («стадии структурно-функциональной перестройки», или «переломные стадии») — относительно короткие отрезки времени в процессе развития. Более продолжительные интервалы времени с относительно постоянным характером развития структур предлагаем называть периодами (но не критическими) (Shamrov, Anisimova, 2003b).

При выделении критических стадий немаловажное значение имеет рассмотрение гистохимических аспектов: динамики накопления белков, углеводов (включая крахмал, декстрины и лигнин), танинов в отдельных тканях. Сопоставление гистохимических реакций с морфологическими изменениями позволило оценить темпы дифференциации и функциональную активность разных типов тканей, уточнить последовательность стадий развития семязачатка и семени. Подобный структурно-функциональный анализ, проведенный для злаков, выявил изменения содержания гетероауксина, основных белков и нуклеиновых кислот во время критических периодов (Батыгин, 1986).

Анализ взаимосвязей между характером аккумуляции веществ и строением тканей семязачатка во время критических стадий был проведен на четырех модельных объектах: *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* (*Gentianaceae*), *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*) и *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*)¹. Эти растения, имеющие

¹ Обработка материала производилась по общепринятой цитозембриологической методике (Паушева, 1974). Были использованы различные гистохимические методики: 1) ШИК-реакция (Дженсен, 1965) на полисахариды клеточных оболочек, а также на крахмал (параллельно реакция с раствором йода в йодистом калии) и продукты его неполного распада — декстрины (Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959; Березов, Коровкин, 1983), или мальтосахариды (Manners, 1974); число крахмальных зерен подсчитывали на центральных срезах клеток; 2) окраска проционовыми красителями для одновременного выявления белков (ярко-синий RS) и нерастворимых углеводов (ярко-красный 2BS) (Иванов, Литинская, 1967); окраска метиловым зеленым-пиронином по Браше для совместного выявления ДНК и РНК (контроль на РНК — 1N раствор

паракарпный гинецей и анатропный семязачаток, различаются по строению семязачатка, динамике распределения некоторых пластических веществ, а также по числу и характеристике критических стадий. Ниже для каждого вида приведены перечень основных структур семязачатка, время их инициации, исчезновения и наличие в зрелом семени.

***Gentiana cruciata*.** Гинецей состоит из двух плодолистиков. Завязь верхняя и одногнездная. В ее стенке формируются 6 проводящих пучков. От них в плаценты ответвляются мелкие проводящие пучки, которые в семязачатках не дифференцируются. Примордии семязачатков развиваются на четырех париетальных плацентах. Семязачаток тенуинуцеллятный, унитегмальный, мезохалазальный и сессильный. Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки. Тетрада мегаспор линейного типа. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Эндосперм нуклеарный. Зародыш развивается по Solanad-типу. В зрелом семени он небольших размеров, но хорошо дифференцирован на органы (рис. 46–52; табл. 1).

На основании структурно-гистохимического исследования установлены следующие периоды и критические стадии в развитии семязачатка и семени *G. cruciata*.

Периоды:

- заложение семязачатка на плаценте;
- формирование примордия семязачатка и осевого ряда клеток в нем под мегаспороцитом;
- формирование основных структур семязачатка (интегумента, нуцеллуса, халазы и гипостазы) и линейной тетрады мегаспор;
- полная дегенерация клеток нуцеллуса и дифференциация эндотелия во время ценоцитной стадии развития зародышевого мешка;
- начало деструкции клеток эндотелия во время первых делений ядер в эндосперме;
- почти полное исчезновение эндотелия и гипостазы на этапе начала целлюляризации в эндосперме;
- начало дегенерации клеток интегументальной паренхимы во время завершения клеткообразования в эндосперме;
- почти полная деструкция клеток интегументальной паренхимы и халазы.

Переход от одного периода к другому сопровождается структурно-функциональной реорганизацией структур семязачатка, семени, завязи и плода, что позво-

хлорной кислоты) (Дженсен, 1965). По интенсивности окраски препаратов условно выделили 5 уровней содержания этих веществ в клетках различных тканей: очень высокий (++++), высокий (+++), средний (++) , низкий (+), отсутствие веществ (0). Для определения танинов использовали 1%-ный раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1 N соляной кислоте, общих липидов — раствор судана III, лигнина в клеточных оболочках — насыщенный раствор флюоглюцина в 20%-ной соляной кислоте (Дженсен, 1965).

Таблица 1

Характеристика структур семязачатка и семени *Gentiana cruciata*

Структура семязачатка	Число слоев	Время инициации	Время исчезновения	Наличие в зрелом семени
<i>Нуцеллус</i>	1	мегаспороцит	тетрада мегаспор	отсутствует
<i>Интегумент</i>	8–10	мегаспороцит	ранний глобулярный зародыш	только экзотеста
эндотелий	2	4-ядерный зародышевый мешок	перед делением зиготы	отсутствует
<i>Халаза</i>	9–11	мегаспороцит	ранний глобулярный зародыш	только наружная эпидерма
<i>Фуникулус</i>		отсутствует	отсутствует	отсутствует
<i>Гипостаза</i>	1	мегаспороцит	ранний глобулярный зародыш	отсутствует
<i>Проводящий пучок</i> (прокамбиальные клетки)	2	тетрада мегаспор	сердечковидный зародыш	отсутствует

ляет выделять **критические стадии**. Названия критических стадий даны по основной эмбриональной структуре, которая в данный момент образуется, проявляет дальнейшую дифференциацию или наибольшую функциональную активность.

Археспориальная клетка (стадия 1). В археспориальной клетке отсутствуют белки и много крахмальных зерен по сравнению с окружающими клетками. В клетках плаценты обнаруживается высокое содержание крахмала и белков (рис. 46, 1; 47, 1; 50, 2).

Мегаспороцит перед мейозом (стадия 2). В цитоплазме мегаспороцита происходит снижение числа крахмальных зерен и начинают накапливаться белки. В оболочке мегаспороцита видна каллоза. В примордии семязачатка крахмал локализован преимущественно в базальной части, а белки — в апикальной, при этом высокий уровень их содержания (+++) особенно выявляется в тех клетках, которые становятся инициалами интегумента. В клетках осевого ряда появляется интенсивная реакция на декстрины. Обнаруживаются в большом количестве крахмал в стенке завязи и белки в плаценте (рис. 46, 2; 47, 4; 50, 5).

Тетрада мегаспор (стадия 3). В мегаспорах, особенно в халазальной, появляется большое количество крахмала, при этом в них отмечается слабая реакция на белки. В большинстве клеток семязачатка накапливается значительное число крахмальных зерен. Белки аккумулируются только в гипостазе и внутренней эпидерме интегумента. В клетках базальной части рафе и дегенерирующего нуцеллуса обнаруживается высокое содержание (+++) декстринов. Почти полностью исчезают крахмальные зерна из стенки завязи и белки из плаценты (рис. 46, 3; 47, 6; 50, 10).

Развивающийся зародышевый мешок (стадия 4). В развивающемся зародышевом мешке обнаруживаются крахмал и белки. Во время созревания женского гаметофита крахмал исчезает из синергид и антипод, а содержание белков умень-

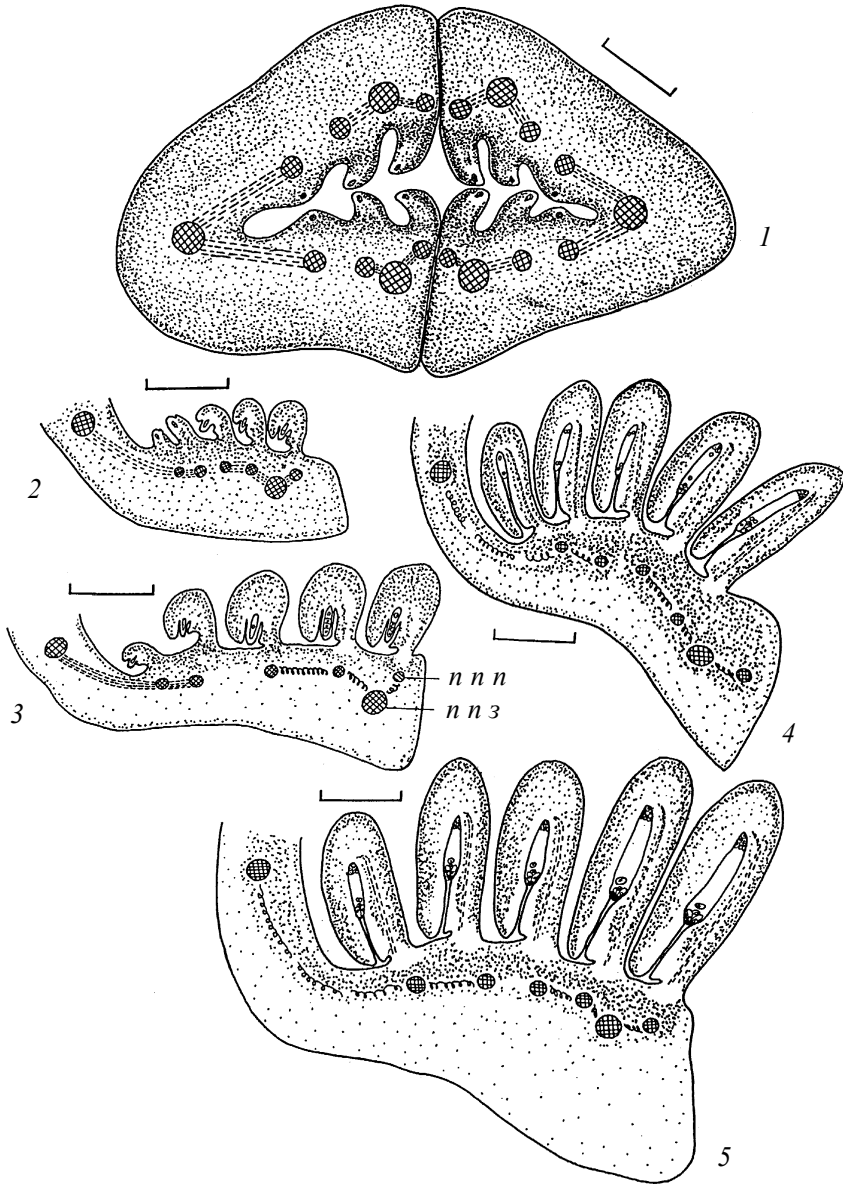


Рис. 46. Динамика содержания крахмала в стенке завязи, плаценте и семязачатке *Gentiana cruciata* (по: Шамров, 1990б).

1 — завязь во время формирования примордия семязачатка и дифференциации археспориальной клетки; 2, 3 — часть завязи во время дифференциации структур семязачатка и мегаспороцита; 4, 5 — часть завязи с семязачатками, в которых происходит развитие зародышевого мешка; крахмал показан точками; *n n z* — проводящий пучок завязи, *n n n* — плацентарный проводящий пучок. Масштабная линейка: 1 — 100 мкм, 2, 3 — 200 мкм, 4, 5 — 300 мкм.

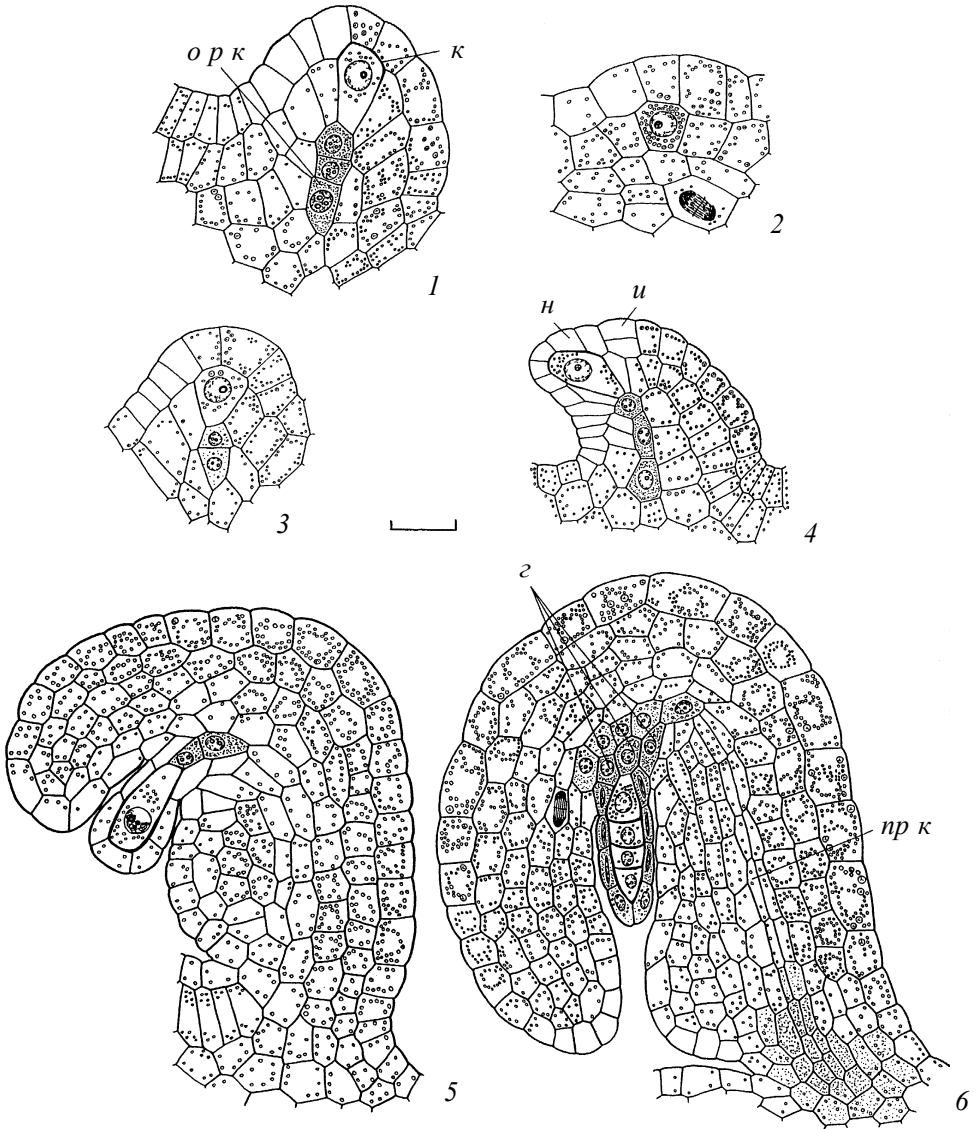


Рис. 47. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gentiana cruciata* на начальных стадиях развития (по: Шамров, 1990б).

1, 2 — дифференциация примордия семязачатка и археспориальной клетки; 3 — примордий семязачатка на стадии мегаспороцита перед мейозом; 4 — дифференциация интегумента и нуцеллуса и начало мейоза в мегаспороците; 5, 6 — формирование структур семязачатка (гипостазы и прокамбиального тяжа клеток в рафе) во время мегаспорогенеза и начало дегенерации клеток нуцеллуса; крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек; г — гипостаз, и — интегумент, к — каллоза, н — нуцеллус, орк — осевой ряд клеток, прк — прокамбиальные клетки. Масштабная линейка — 30 мкм.

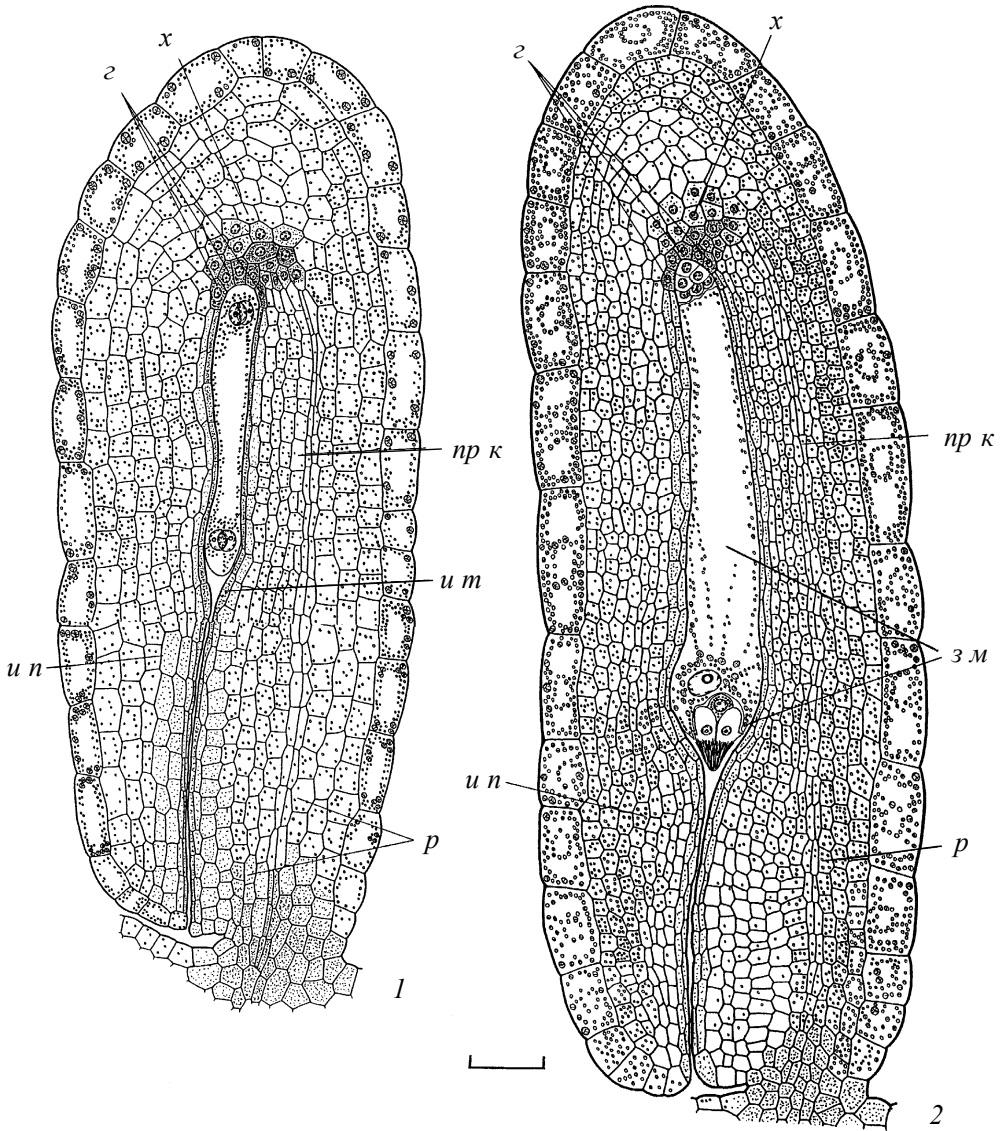


Рис. 48. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gentiana cruciata* на стадиях 4-ядерного (1) и зрелого (2) зародышевого мешка (по: Шамров, 1990б).

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек; *z* — гипостаза, *z м* — зародышевый мешок, *u* — интегумент, *u n* — интегументальная паренхима, *u т* — интегументальный тапетум, *к* — каллоза, *н* — нуцеллус, *np к* — прокамбиальные клетки, *р* — рафе, *х* — халаза. Масштабная линейка — 50 мкм.

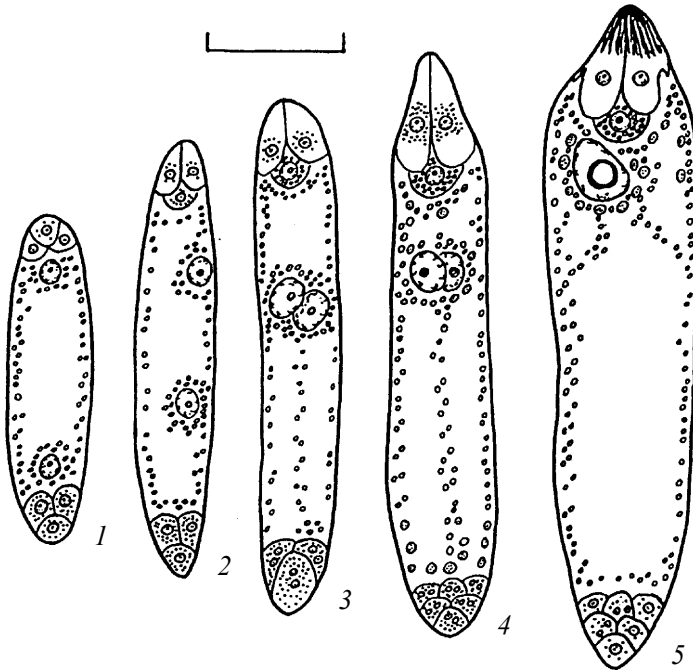


Рис. 49. Динамика содержания крахмала в клетках зародышевого мешка в период его созревания у *Gentiana cruciata* (по: Шамров, 1990б).

1 — сформированный зародышевый мешок; 2 — зародышевый мешок с тремя одноядерными антиподами и полярными ядрами, смещающимися в среднюю часть центральной клетки; 3 — зародышевый мешок с тремя 2-ядерными антиподами; 4 — зародышевый мешок с шестью 2-ядерными антиподами; 5 — зародышевый мешок с шестью антиподами, в которых идет объединение ядер; полярные ядра уже слились; крахмал показан в виде гранул. Масштабная линейка — 50 мкм.

шается в антиподах (от +++ до +). В зрелом мегagamетофите крахмал накапливается преимущественно в центральной клетке и яйцеклетке, а белки — в синергидах. Крахмал полностью исчезает из клеток эндотелия, интегументальной паренхимы и халазы. Этот процесс сопровождается возрастанием уровня содержания декстринов в клетках гипостазы (от ++ до +++). В клетках эндотелия также начинают аккумулироваться декстрины (+) и снижается реакция на белки (от ++++ до ++). Наблюдается увеличение количества крахмальных зерен вблизи плацента (рис. 46, 4; 48, 1, 2; 49, 1–5; 51, 1–9, 5a, 8a, 9a).

Зигота (стадия 5). В зиготе по сравнению с яйцеклеткой увеличивается содержание крахмала. Последний начинается накапливаться вокруг ядер эндосперма. Крахмал исчезает из большинства клеток семязачатка, за исключением эпидермы (рис. 52, 1).

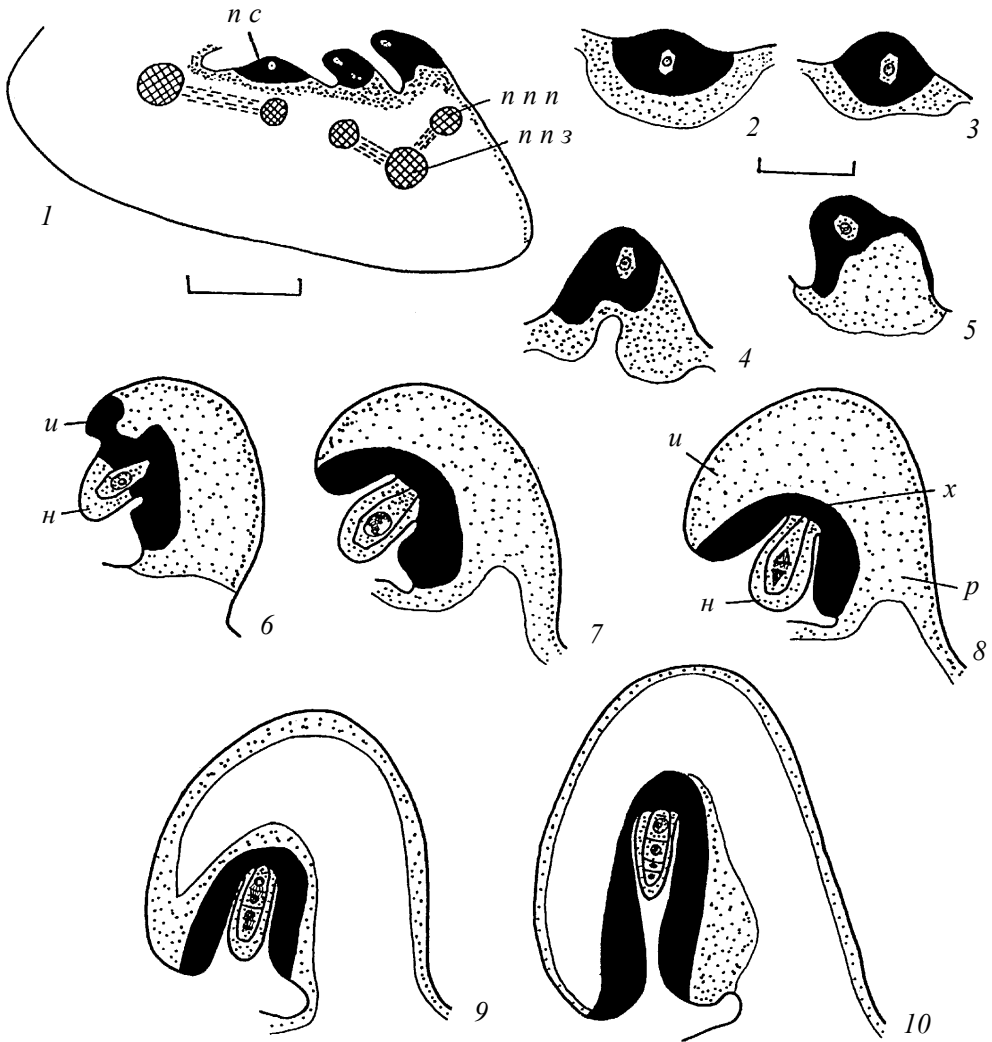


Рис. 50. Динамика содержания белков в семязачатке *Gentiana cruciata* на ранних стадиях развития (по: Шамров, 1990б).

1 — часть завязи с формирующимися примордиями семязачатков; 2, 3 — примордий семязачатка с археспориальной клеткой; 4 — примордий семязачатка с мегаспороцитом перед мейозом; 5 — дифференциация интегумента и нуцеллуса, мегаспороцит в профазе I мейоза; 6–10 — формирование структур семязачатка во время мегаспорогенеза; высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; *u* — интегумент, *n* — нуцеллус, *n n z* — проводящий пучок завязи, *n n n* — плацентарный проводящий пучок, *n c* — примордий семязачатка, *p* — рафе, *x* — халаза. Масштабная линейка: 1 — 100 мкм, 2–10 — 50 мкм.

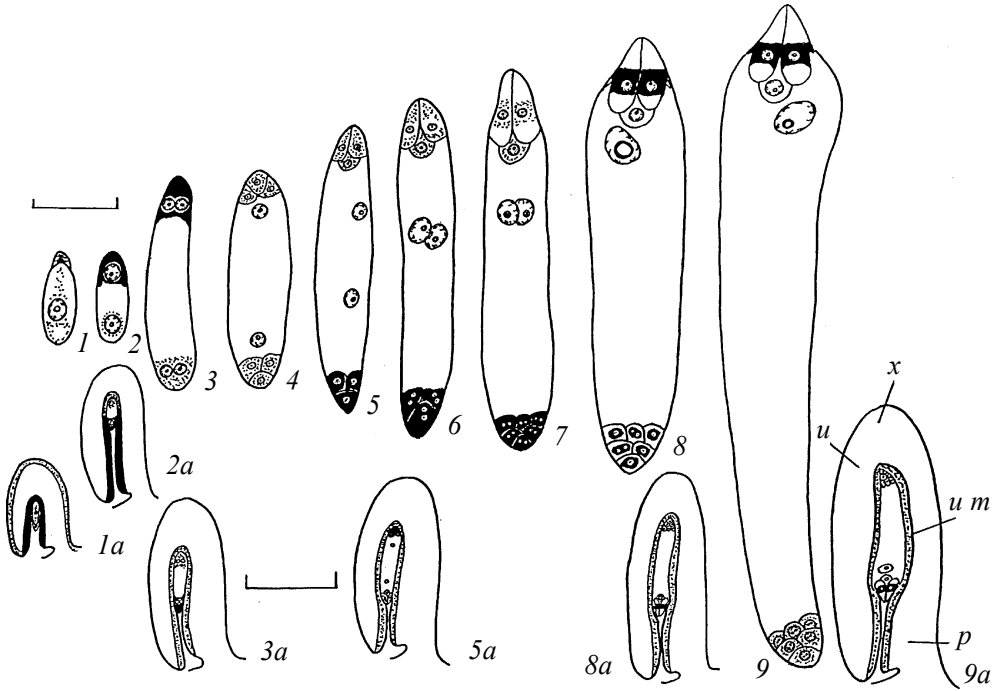


Рис. 51. Динамика содержания белков в семязачатке *Gentiana cruciata* во время развития зародышевого мешка (по: Шамров, 1990б).

1-9 — стадии развития зародышевого мешка; 1a-3a — семязачаток на стадиях формирования 2- и 4-ядерного зародышевого мешка; 5a, 8a — семязачаток во время созревания зародышевого мешка; 9, 9a — семязачаток на стадии зрелого зародышевого мешка; высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; *u* — интегумент, *ut* — интегументальный тапетум, *p* — рафа, *x* — халаза. Масштабная линейка: 1-9 — 50 мкм, 1a-9a — 30 мкм.

Ранний глобулярный зародыш (стадия 6). Увеличивается содержание крахмала в эндосперме и происходит его исчезновение из клеток зародыша и эпидермы интегумента, что сопровождается накоплением в цитоплазме декстринов (зародыш) и слизи (эпидерма интегумента), состоящей из полисахаридов (рис. 52, 2).

Поздний глобулярный зародыш (стадия 7). Из клеток зародыша исчезают декстрины, а в клетках эндосперма наряду с крахмалом начинают выявляться белки.

Зрелый зародыш (стадия 8). В эндосперме накапливаются в большом количестве крахмал и белки (рис. 52, 3, 4).

Gymnadenia conopsea. Гинецей состоит из трех плодолистиков. Завязь нижняя и одногнездная. В стенке завязи хорошо выражены три дорсальных и три вен-

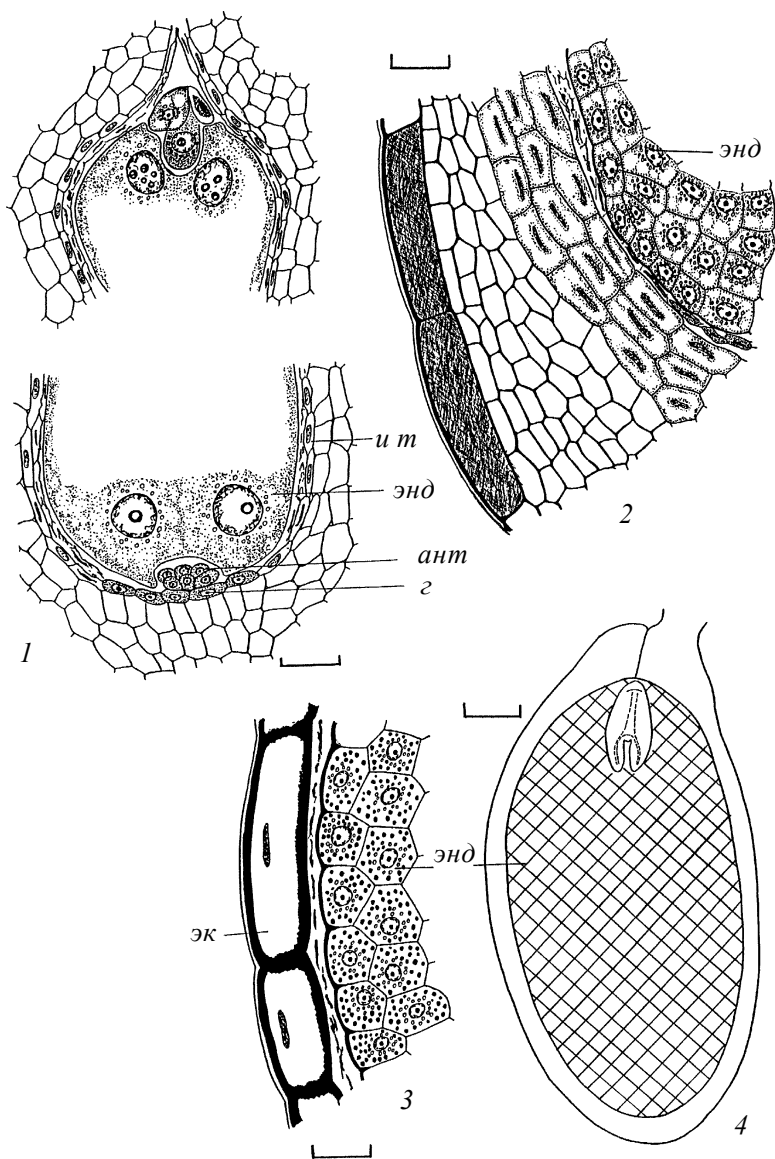


Рис. 52. Развитие семени у *Gentiana cruciata* (по: Shamrov, 2000a).

1 — фрагмент семени в период зиготогенеза; накопление крахмала в зиготе, интактной синергиде и вокруг ядер формирующегося нуклеарного эндосперма; 2 — фрагмент семени на стадии раннего глобулярного зародыша, в клетках эндосперма откладывается крахмал, а в эпидермисе интегумента — слизь полисахаридной природы; 3, 4 — зрелое семя, в клетках эндосперма видны крахмальные зерна и белковые тела; ант — антипода, г — гипостаза, и т — интегументальный тапетум, эк — экзотеста, энд — эндосперм. Масштабная линейка: 1 — 20 мкм, 2, 3 — 30 мкм, 4 — 200 мкм.

тральных сложных проводящих пучка, от которых отходят три плацентарных пучка из прокаम्биальных клеток. Примордии семязачатков растут на трех париетальных плацентах (рис. 53, 1). Семязачаток медионуцеллятный, битегмальный, лептохалазальный и фуникулярный (табл. 2). Археспориальная клетка не делится и непосредственно трансформируется в мегаспороцит. Мегаспорогенез завершается формированием линейной, реже Т-образной тетрады мегаспор (рис. 53, 5–8; 55, 4–7). Зародышевый мешок моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры по модифицированному Polygonum-типу. Он состоит из яйцеклетки, двух синергид, центральной клетки с двумя полярными ядрами и одной антиподы (рис. 54, 14–17; 55, 8, 9). Эндосперм сильно редуцирован. После оплодотворения (рис. 54, 18, 19) ядро первичной клетки эндосперма не делится, сохраняется во время раннего эмбриогенеза (рис. 56, 1; 57, 1, 3) и дегенерирует к стадии зрелого семени. Эмбриогенез соответствует Opagrad-типу. Зрелое семя содержит глобулярный, не дифференцированный на органы зародыш (рис. 56, 2–11; 57, 2–11).

Семязачаток-семя *G. conopsea* является более динамичной системой по сравнению с *Gentiana cruciata*, обнаруживает колебательный характер накопления веществ в структурах и, как результат, проходит в своем развитии большее число критических стадий. Вследствие этого периоды в развитии семязачатка и семени, на границе которых проявляются критические стадии, оказываются менее продолжительными.

Периоды:

- заложение семязачатка на плаценте;
- инициация внутреннего интегумента, постамента и гипостаза семязачатка и преобразование археспориальной клетки в мегаспороцит;

Таблица 2

Характеристика структур семязачатка и семени *Gymnadenia conopsea*

Структура семязачатка	Число слоев	Время инициации	Время исчезновения	Наличие в зрелом семени
<i>Нуцеллус</i>				
эпидерма	1	мегаспороцит	двуклеточный зародыш	отсутствует
постамент	1	начало мейоза	ранний глобулярный зародыш	отсутствует
<i>Внутренний интегумент</i>	2	мегаспороцит	ранний глобулярный зародыш	отсутствует
<i>Наружный интегумент</i>	2	начало мейоза	ранний глобулярный зародыш	только экзотеста
<i>Халаза</i>	2–3	начало мейоза	зрелый зародышевый мешок	только наружная эпидерма
<i>Фуникулус</i>	3	начало мейоза	ранний глобулярный зародыш	только нижняя часть
<i>Гипостаза</i>	2	мегаспороцит	сформированный зародышевый мешок	отсутствует
<i>Проводящий пучок</i>		отсутствует	отсутствует	отсутствует

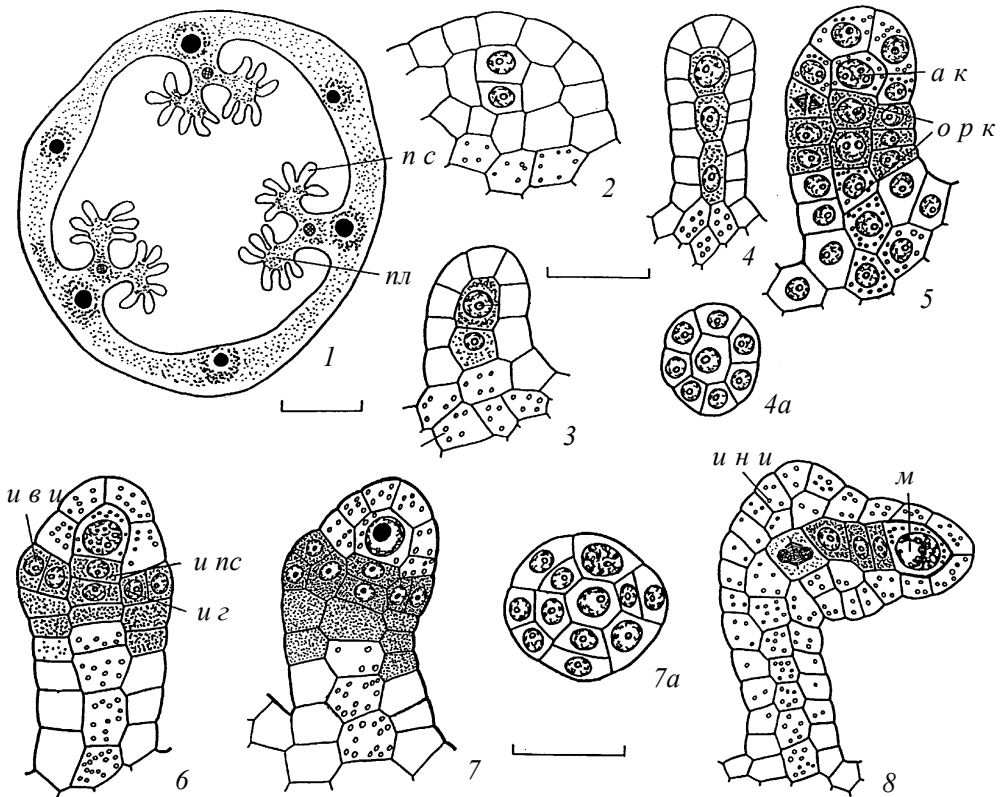


Рис. 53. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gymnadenia conopsea* на начальных стадиях развития (по: Шамров, Никитичева, 1992).

1 — схема завязи на поперечном срезе; 2–4, 4а, 5 — формирование примордия семязачатка (4а — поперечный срез ниже уровня археспориальной клетки); 6, 7, 7а — дифференциация структур семязачатка, инициация внутреннего интегумента, гипостазы и постаемента (7а — поперечный срез ниже уровня археспориальной клетки); 8 — инициация наружного интегумента; крахмал в клетках показан гранулами, декстрины — точками; а к — археспориальная клетка, и г — инициалы гипостазы, и в и — инициалы внутреннего интегумента, и н и — инициалы наружного интегумента, и пс — инициалы постаемента, м — мегаспороцит, о р к — осевой ряд клеток, пл — плацента, н с — примордий семязачатка. Масштабная линейка: 1 — 200 мкм, 2–8 — 30 мкм.

- инициация наружного интегумента во время вступления мегаспороцита в мейоз;
- формирование основных структур семязачатка и тетрады мегаспор;
- начало дегенерации клеток гипостазы во время ценоцитной фазы развития зародышевого мешка;
- разрушение наружного слоя гипостазы во время созревания зародышевого мешка;

- уплощение клеток эпидермы нуцеллуса во время оплодотворения;
- начало деструкции клеток эпидермы нуцеллуса и внутреннего слоя гипостазы во время образования двуклеточного зародыша;
- полная дегенерация клеток эпидермы нуцеллуса и гипостазы во время прохождения зародышем стадии квадратов;
- деструкции клеток постамента и внутреннего интегумента во время формирования раннего глобулярного зародыша;
- разрушение клеток внутренней эпидермы наружного интегумента во время формирования позднего глобулярного зародыша.

Критические стадии. Археспориальная клетка (стадия 1). Крахмальные зерна обнаруживаются в плаценте (++) , белки и декстрины — в примордии семязачатка (+++) , включая археспориальную клетку (++++) . В стенке завязи большое количество крахмала вокруг проводящих пучков (рис. 53, 1–5; 55, 1–4).

Мегаспороцит перед мейозом (стадия 2). В цитоплазме формирующегося мегаспороцита снижается содержание белков (от ++++ до ++), исчезают декстрины и появляется крахмал (++) . В оболочке мегаспороцита происходит отложение каллозы. В апикальной и базальной частях примордия семязачатка обнаруживается крахмал (++) , тогда как средняя часть характеризуется высоким содержанием белков и декстринов (+++) (рис. 53, 6, 7; 55, 5).

Мегаспороцит в начале мейоза (стадия 3). В цитоплазме мегаспороцита накапливается большое количество крахмала, при этом в его халазальной части обнаруживаются и белки. Наблюдается специфическое распределение исследуемых веществ в различных структурах семязачатка. Крахмал аккумулируется преимущественно в фуникулусе и эпидерме нуцеллуса, тогда как белки — в наружном интегументе, а декстрины — в постаменте и гипостазе (рис. 53, 8, 9; 55, 6).

Функционирующая мегаспора (стадия 4). Крахмал исчезает из халазальной части мегаспоры, здесь накапливаются белки и декстрины. Обнаружено перераспределение веществ в клетках структур семязачатка. В клетках эпидермы нуцеллуса уменьшается количество крахмала (от ++ до +), появляются декстрины (+) и увеличивается содержание белков (от ++ до +++). В обоих интегументах снижается уровень содержания белков (от +++ до +) и возрастает количество крахмала (от + до +++) (рис. 54, 12, 13).

Зародышевый мешок после клеткообразования (стадия 5). В клетках зародышевого мешка на смену исчезнувшему крахмалу начинают откладываться белки и декстрины. В тканях, окружающих зародышевый мешок, происходит снижение количества крахмала (от +++ до ++).

Зрелый зародышевый мешок (стадия 6). В зрелом зародышевом мешке белки и декстрины присутствуют в антипоре, апикальной части яйцеклетки и средней части синергид. Продолжается снижение содержания крахмала в большинстве клеток семязачатка (рис. 54, 17; 55, 9).

Зигота и первичная клетка эндосперма (стадия 7). Крахмал исчезает из клеток внутреннего интегумента, его количество уменьшается в фуникулусе (от ++

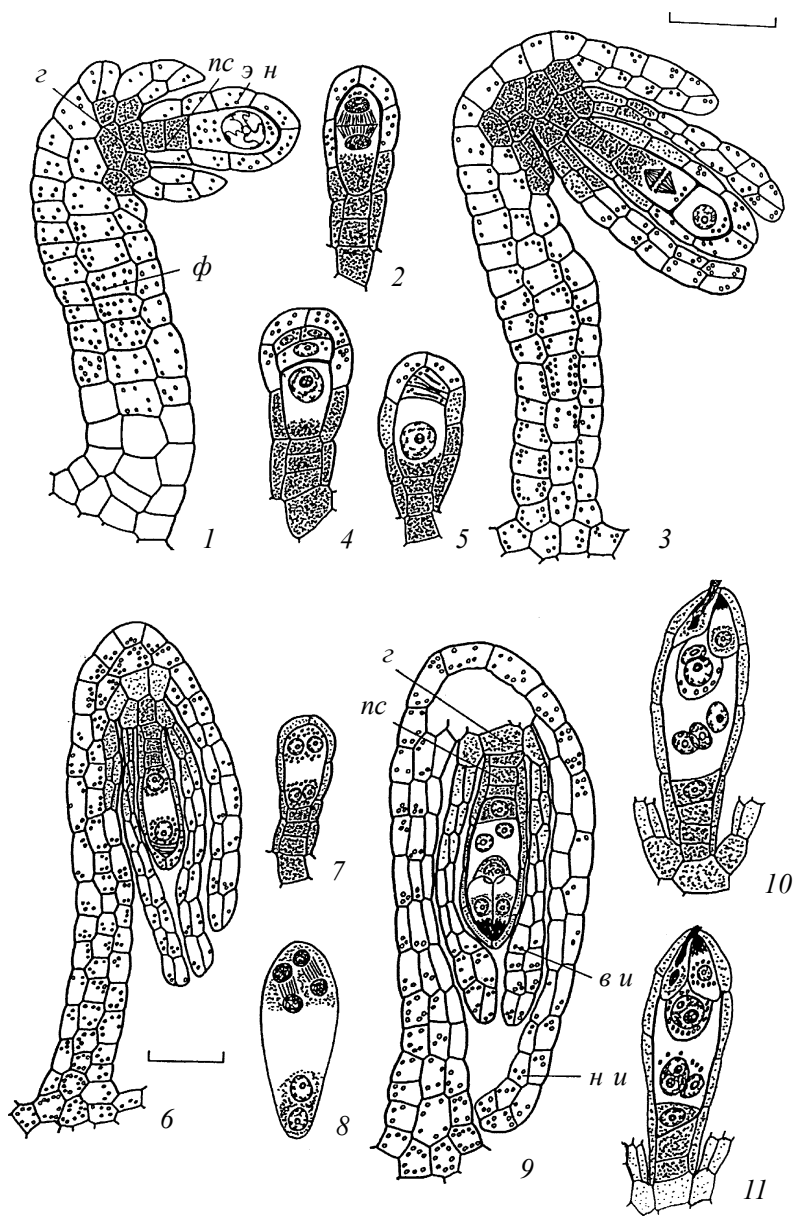


Рис. 54. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gymnadenia conopsea* на средних и поздних стадиях развития (по: Шамров, Никитичева, 1992).

1–4 — семязачаток в период мегаспорогенеза; 5–9 — семязачаток во время развития зародышевого мешка; 10, 11 — двойное оплодотворение; крахмал в клетках показан гранулами, декстрины — точками; *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *н и* — наружный интегумент, *пс* — постамент, *ф* — фуникулус, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Масштабная линейка — 30 мкм.

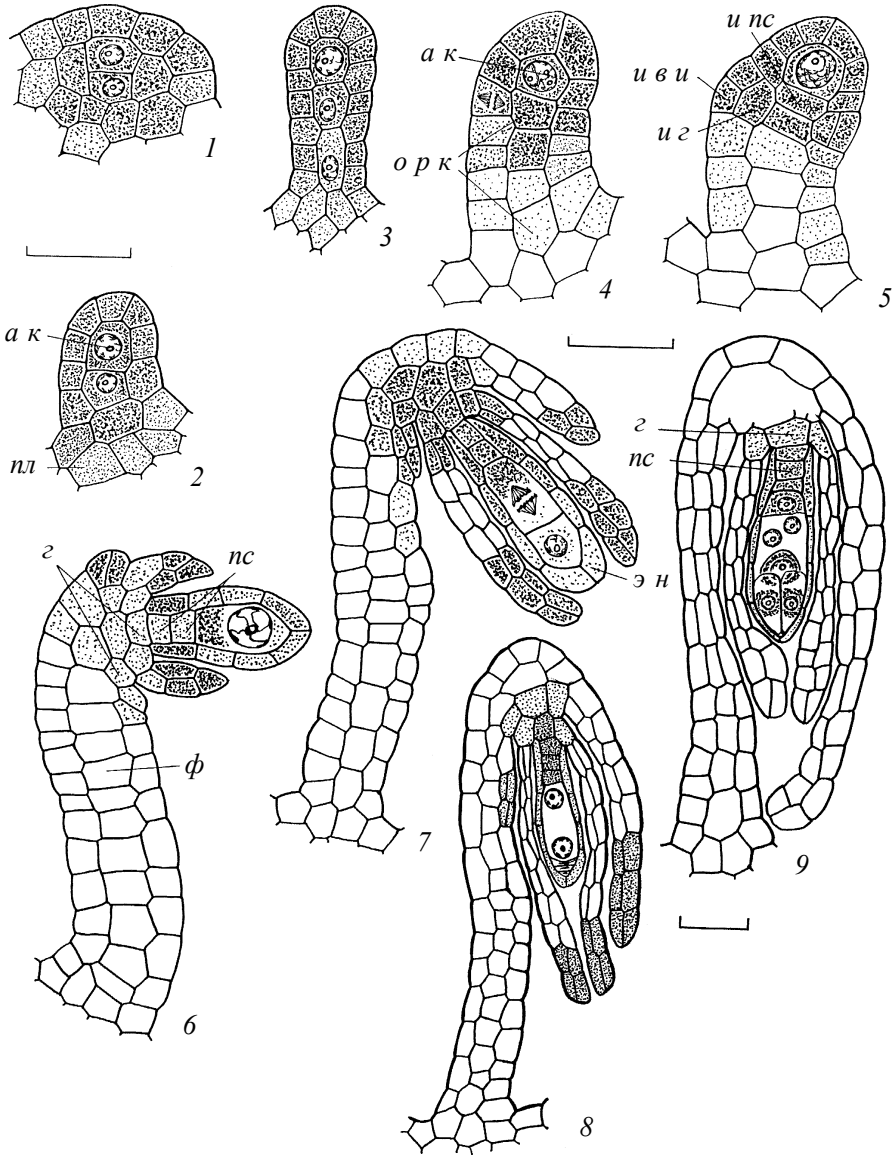


Рис. 55. Динамика содержания белков в развивающемся семязачатке *Gymnadenia conopsea* (по: Шамров, Никитичева, 1992).

1–4 — формирование примордия семязачатка; 5–7 — дифференциация структур семязачатка во время мегаспорогенеза; 8, 9 — семязачаток во время развития зародышевого мешка; уровни содержания белков показаны точками разной плотности; а к — археспориальная клетка, з — гипостаза, и г — инициалы гипостазы, и в и — инициалы внутреннего интегумента, и п с — инициалы постамента, о р к — осевой ряд клеток, п л — плацента, п с — постамент, ф — фуникулус, э н — эпидерма нуцеллуса. Масштабная линейка — 30 мкм.

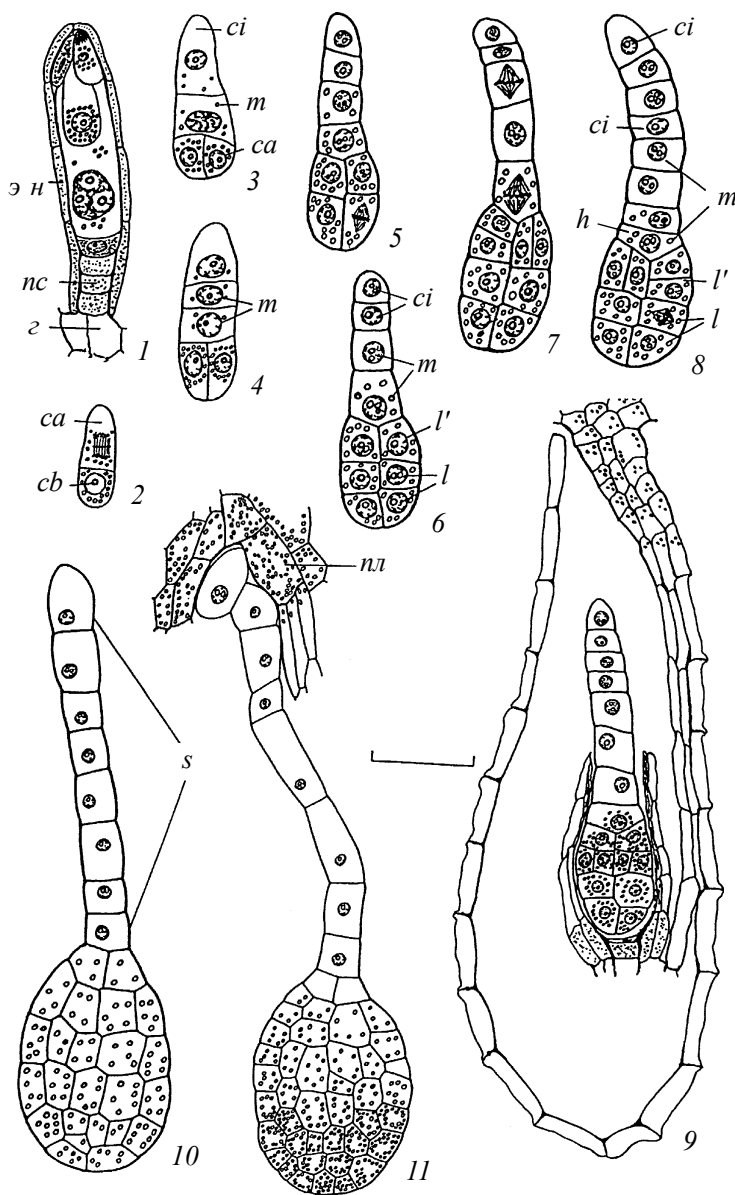


Рис. 56. Динамика содержания крахмала и декстринов в зародыше и эндосперме *Guttenardia conopsea* (по: Шамров, Никитичева, 1992).

1–11 — последовательные стадии развития; крахмал в клетках показан гранулами, декстрины — точками; *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *h* — гипофизарная клетка, *l* и *l'* — ярусы зародыша, производные апикальной клетки, *m* — средняя клетка, *s* — подвесок, *z* — гипостаза, *пл* — плацента, *nc* — постамент, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Масштабная линейка — 30 мкм.

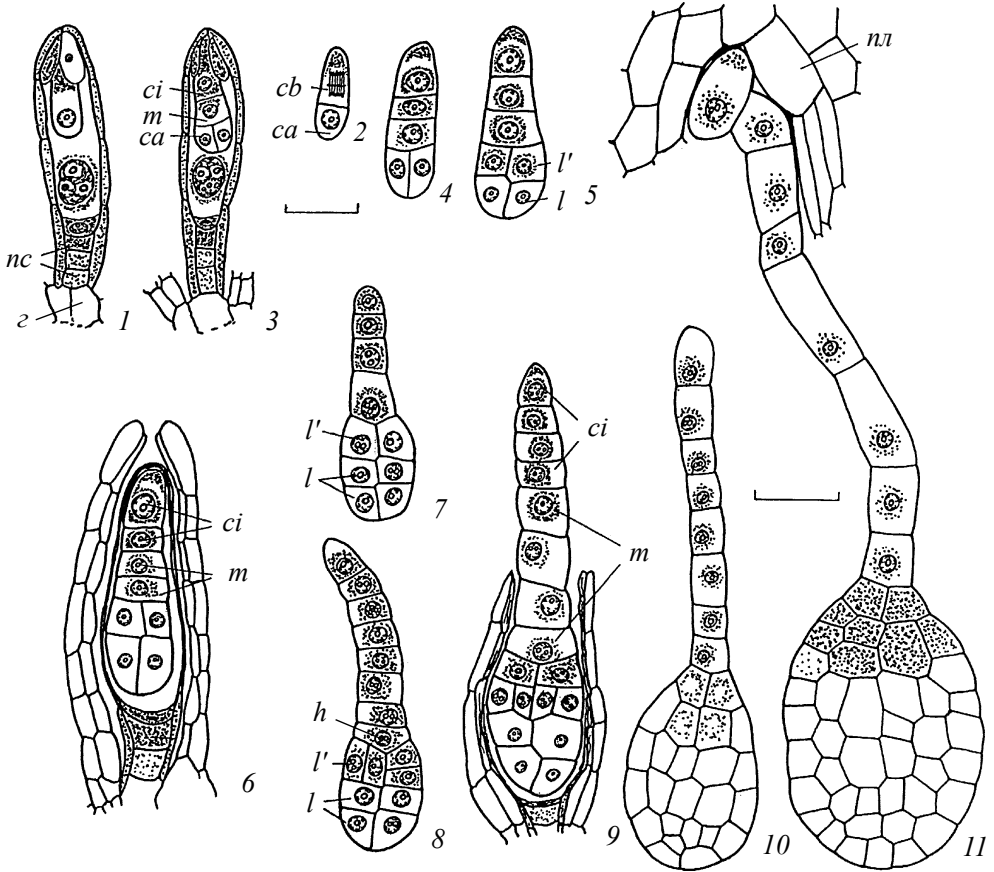


Рис. 57. Динамика содержания белков в зародыше и эндосперме *Gymnadenia conopsea* (по: Шамров, Никитичева, 1992).

1–11 — последовательные стадии развития; уровни содержания белков показаны точками разной плотности; *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *h* — гипофизарная клетка, *l* и *l'* — ярусы зародыша, производные апикальной клетки, *m* — средняя клетка, *z* — гипостаза, *nl* — плацента, *nc* — постамент. Масштабная линейка — 30 мкм.

до +), однако он обнаруживается в зиготе, первичной клетке эндосперма и интактной синергиде. Клетки эпидермы нуцеллуса лишены крахмала, и в них снижается содержание декстринов (от +++ до ++) (рис. 56, 1; 57, 1).

Двуклеточный зародыш (стадия 8). В обеих клетках зародыша содержится крахмал (++) , при этом в базальной клетке обнаруживаются также белки (+). Увеличивается содержание белков в клетках эпидермы нуцеллуса (от ++ до +++) и снижается количество декстринов в постаменте (от ++ до +) (рис. 56, 2; 57, 2).

Стадия октантов зародыша (стадия 9). В зародыше белки накапливаются преимущественно в производных базальной клетки, а крахмал — в производных апикальной клетки. В наружном интегументе крахмал больше не выявляется (рис. 56, 5, 6; 57, 5–7).

Ранний глобулярный зародыш (стадия 10). Белки начинают появляться в нижних производных апикальной клетки зародыша (рис. 56, 9; 57, 8, 9).

Поздний глобулярный зародыш (в зрелом семени) (стадия 11). Белки накапливаются в клетках подвеска, нижних производных апикальной клетки, тогда как крахмал — в ее верхних производных и в плаценте (56, 10, 11; 57, 10, 11).

Таким образом, на основании структурно-гистохимических исследований в развитии семязачатка и семени *G. conopsea* было выделено 11 критических стадий (см. рис. 72). Содержание метаболитов, так же как и характеристики различных развивающихся структур, оказались очень специфичными для каждой стадии.

Luzula pedemontana. Гинецей состоит из трех плодолистиков. Завязь верхняя и одногнездная. Примордии семязачатков развиваются на выступающих париетальных плацентах в основании завязи (так называемая базальная плацентация). В каждый семязачаток из плаценты входит проводящий пучок (рис. 58, 1–4). Семязачаток крассиуцеллятный, битегмальный, мезохалазальный, сессильный (табл. 3). Археспорий одно-, реже двуклеточный, трансформируется в мегаспороцит с отделением париетальной клетки. Мейоз завершается формированием линейной тетрады. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу (рис. 59, 1–5; 60, 1–5; 61). Эндосперм гелобиальный (рис. 64, 1–8; 66, 1–5). Его халазальная клетка сохраняется до стадии раннего глобулярного зародыша. Эмбриогенез соответствует Onagrad-типу. Зрелый зародыш небольших размеров, яйцевидной формы и хорошо дифференцирован на органы (рис. 63, 1–14).

Семязачаток и семя у *L. pedemontana* являются более сложными системами (большее число составляющих элементов, очень массивные структуры и ткани) по сравнению с *Gymnadenia conopsea* и *Gentiana cruciata*. Вследствие этого при структурно-гистохимическом анализе выявлены некоторые особенности в динамике структур и характеристике метаболитов во время критических стадий развития.

Периоды:

- формирование примордия семязачатка;
- инициация структур семязачатка во время формирования спорогенной клетки;
- формирование интегументов, нуцеллуса, халазы и гипостазы во время преобразования спорогенной клетки в мегаспороцит;
- инициация подиума и постамента в нуцеллусе в начале мейоза;
- формирование подиума и постамента во время завершения мегаспорогенеза;
- формирование проводящего пучка и плацентарного обтуратора во время ценоцитной фазы развития зародышевого мешка;
- оплодотворение и первые ядерные деления в эндосперме;

Таблица 3

Характеристика структур семязачатка и семени *Luzula pedemontana*

Структура семязачатка	Число слоев	Время инициации	Время исчезновения	Наличие в зрелом семени
<i>Нуцеллус</i>				
париетальная ткань	5–6	спорогенная клетка	поздний глобулярный зародыш	отсутствует
латеральная область	9–10	спорогенная клетка	поздний глобулярный зародыш	отсутствует
постамент	5–6	начало мейоза	ранний глобулярный зародыш	отсутствует
подиум	4–5	начало мейоза	созревающий зародыш	только верхняя часть
эпидерма	1	спорогенная клетка		сохраняется
нуцеллярный колпачок	2	зиготогенез		сохраняется как эпистаза
<i>Внутренний интегумент</i>	2	спорогенная клетка	двуклеточный зародыш	только внутренняя эпидерма
оперкулум	3	тетрада мегаспор	4-клеточный зародыш	отсутствует
<i>Наружный интегумент</i>	4–5	спорогенная клетка		все слои клеток
<i>Халаза</i>	13–17	спорогенная клетка		все слои клеток
<i>Фуникулус</i>	отсутствует	отсутствует	отсутствует	отсутствует
<i>Гипостаза</i>	8–9	спорогенная клетка		все слои клеток
<i>Проводящий пучок</i>	8–10	зрелый зародышевый мешок		все слои клеток

- завершение ядерных делений в эндосперме, деструкция клеток наружной эпидермы внутреннего интегумента и начало лигнификации в гипостазе;
- начало целлюляризации в эндосперме, деструкция нуцеллярных клеток постамента и клеток вокруг халазальной камеры гелобияльного эндосперма и трансформация в склеренхиму клеток халазы и рафе вокруг проводящего пучка;
- завершение целлюляризации в эндосперме и почти полная деструкция нуцеллуса, за исключением эпидермального слоя, подиума и париетальной ткани;
- созревание семени и разрушение апикальной части подиума.

Критические стадии. Археспориальная клетка (стадия 1). Белки и декстрины локализованы во всех тканях примордия семязачатка, но преимущественно в его апикальной части, включая археспориальную клетку (+++). Крахмал накапливается преимущественно в цветоложе (++++) и в основании завязи (+++) (рис. 58, 2; 59, 1–4; 62, 1, 2, 1a, 2a).

Спорогенная и париетальная клетки (стадия 2). В спорогенной и париетальной клетках сохраняется высокое содержание белков и снижается уровень декстринов по сравнению с археспориальной клеткой (до +). Уровень содержания белков остается высоким (+++) в апикальной части семязачатка, где формируются

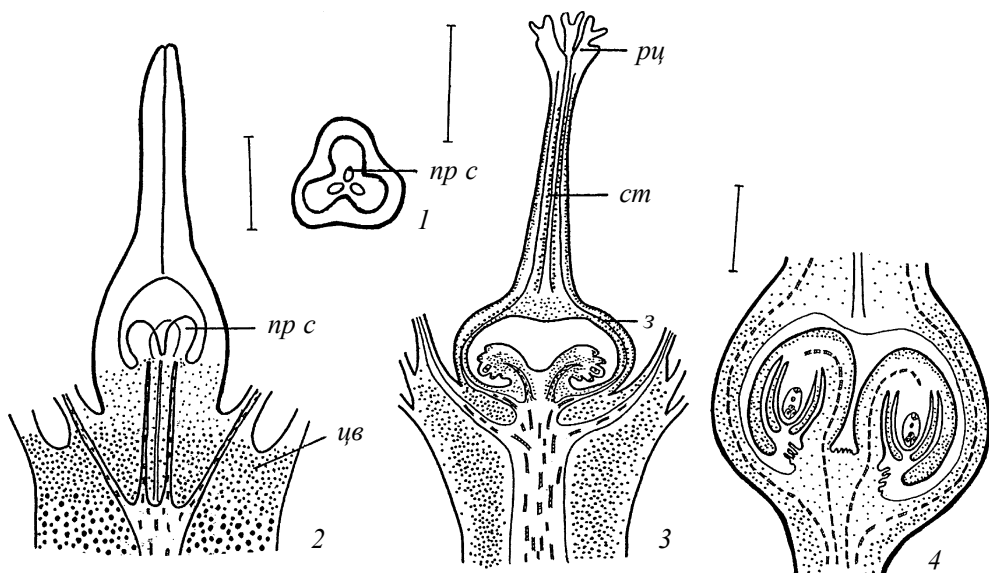


Рис. 58. Содержание крахмала в плодолистике и цветоложе *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

1 — поперечный срез завязи с семязачатками; 2–4 — строение плодолистика и цветоложа на стадиях примордия семязачатка (2), мегаспороцита перед мейозом (3) и зрелого зародышевого мешка (4); крахмальные зерна, различающиеся по размерам, показаны точками разной величины; з — завязь, пр с — примордий семязачатка, рц — рыльце, ст — столбик, нц — цветоложе. Масштабная линейка: 1, 2 — 100 мкм, 3, 4 — 200 мкм.

нуцеллус, интегументы и гипостаза, и снижается в базальной части (халаза и рафе — +), кроме тяжей прокамбиальных клеток (увеличивается от ++ до +++). Что касается декстринов, то обнаружена тенденция к возрастанию их уровня в одних структурах (интегументы, от ++ до +++), и к снижению — в других (нуцеллус и гипостаза, от ++ до +) (рис. 58, 3; 59, 5; 62, 3, 3а).

Мегаспороцит перед мейозом (стадия 3). Мегаспороцит, так же как и спорогенная клетка, характеризуется высоким содержанием белков (+++) и низким — декстринов (+). В апикальной части семязачатка сохраняется высокий уровень содержания белков. Количество декстринов увеличивается в нуцеллусе и гипостазе (от + до +++), и, напротив, уменьшается в интегументах (от +++ до ++). Последние, а также рафе и халаза содержат немного крахмальных зерен (+) (рис. 60, 1; 62, 4, 4а).

Мегаспороцит в начале мейоза (стадия 4). В делящемся мегаспороците белки накапливаются преимущественно в средней части (+++), тогда как декстрины распределены по всей цитоплазме (+++). В отдельных структурах семязачатка снижается содержание белков (наружный интегумент 0, внутренний интегумент +, за

исключением апикальной части) и декстринов (базальная часть нуцеллуса ++, в других его частях 0) (рис. 60, 2; 62, 5, 6, 5a, 6a).

Функционирующая мегаспора (стадия 5). В халазальной мегаспоре, как и в мегаспороците, сохраняется полярность в распределении белков и декстринов, при этом содержание этих веществ одинаково на обоих ее полюсах (+++). Белки и декстрины аккумулируются преимущественно в подиуме, постаменте, гипостазе и прокаम्биальных клетках рафе (белки ++, декстрины ++, за исключением гипостазы, где +++), крахмал — в интегументах, халазе, рафе и апикальной части нуцеллуса (+), а танины — в некоторых клетках халазы и рафе (рис. 60, 3; 62, 7, 7a).

Зрелый зародышевый мешок (стадия 6). Высокие уровни содержания белков и декстринов присущи всем клеткам зародышевого мешка, за исключением центральной клетки. Количество декстринов возрастает в подиуме (от ++ до +++), а крахмала — в наружном интегументе (от + до ++). Крахмал исчезает из апикальной части нуцеллуса, и здесь, а также в плацентарном обтураторе можно наблюдать декстрины (в обтураторе ++, в нуцеллусе +) (рис. 58, 4; 61; 62, 9, 9a).

Зигота (стадия 7). Белки накапливаются в зиготе (+), гипостазе, подиуме (+++) и париетальной ткани (++). Танины начинают аккумулироваться во внутреннем интегументе. Происходит уменьшение содержания крахмала в направлении: наружный интегумент (+++), латеральная область нуцеллуса (++), внутренний интегумент, халаза, зигота и эндосперм (+) (рис. 63, 1, 2; 64, 1, 2; 65, 66, 1).

Двуклеточный зародыш (стадия 8). На наружной тангентальной стенке проэмбрио происходит отложение мощного полисахаридного слоя. Содержание крахмала увеличивается в латеральной области нуцеллуса (от ++ до +++). В париетальных клетках обнаружен высокий уровень белков и средний уровень декстринов (рис. 63, 3, 4; 64, 5; 66, 2; 67, 1, 2).

Ранний глобулярный зародыш (стадия 9). Крахмал исчезает из клеток зародыша, и в них обнаруживаются декстрины и белки (+++). В наружном интегументе и халазе сохраняется высокий уровень содержания крахмала. Крахмал начинает аккумулироваться в клетках гипостазы, но полностью исчезает из большинства клеток латеральной области нуцеллуса, кроме эпидермального слоя. На тангентальных стенках клеток париетальной ткани происходит отложение каллозы. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента полностью заполнены танинами. Последние появляются в лигнифицированных клетках гипостазы. Декстрины и белки исчезают из клеток гипостазы, и их содержание снижается в подиуме (от +++ до +) (рис. 63, 9, 10; 64, 6, 6a; 66, 3; 69).

Поздний глобулярный зародыш (стадия 10). В зародыше сохраняется высокий уровень содержания белков и декстринов. В эндосперме и наружном интегументе продолжается аккумуляция крахмала (+++). Кроме того, в периферических слоях эндосперма выявляются белки (+++) (рис. 63, 13; 64, 7, 7a; 66, 4).

Зрелый зародыш (стадия 11). В зародыше исчезают декстрины и возрастает содержание белков. Значительное содержание крахмала отмечено в эндосперме.

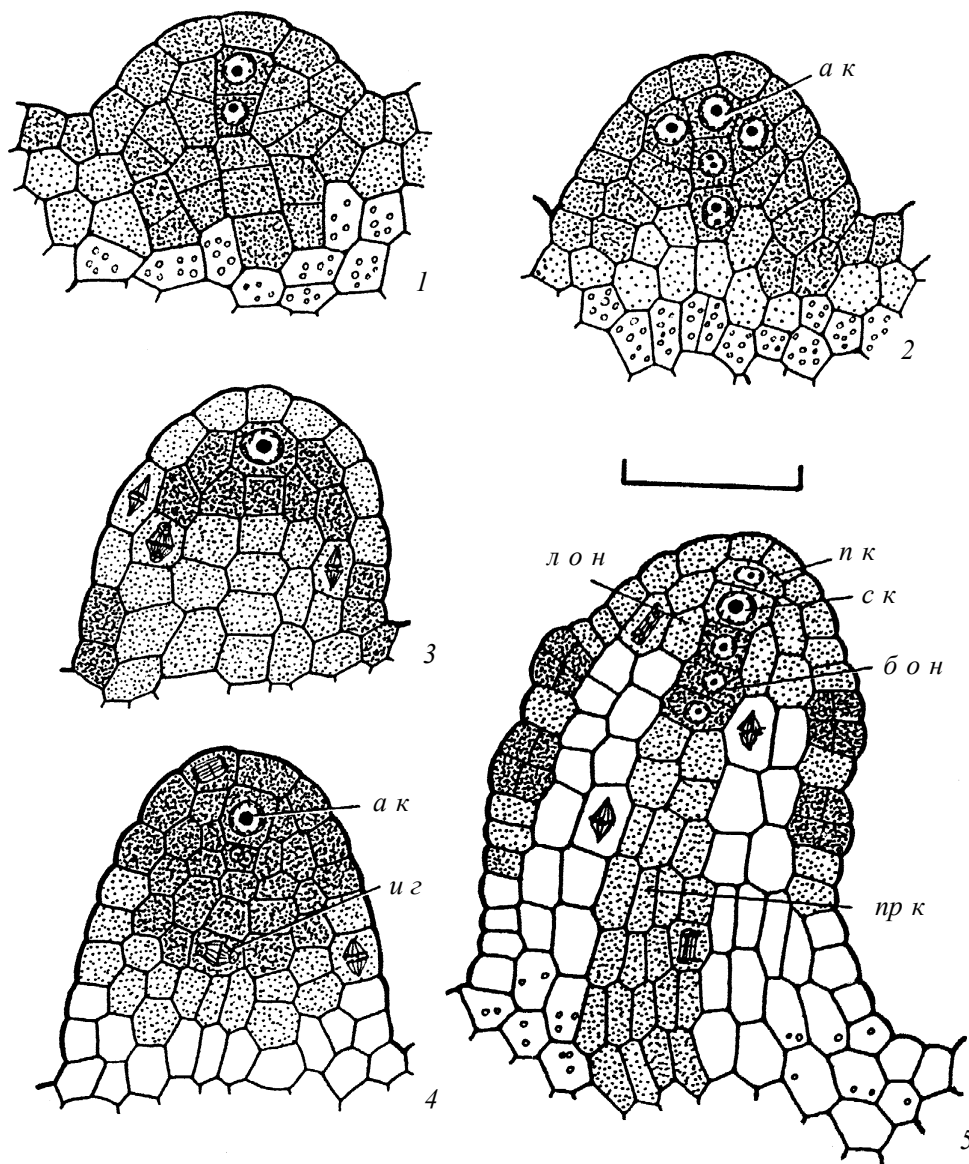


Рис. 59. Динамика содержания крахмала и декстринов в формирующемся примордии семязачатка *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

1–4 — примордий семязачатка с археспориальной клеткой и инициалами гипостазы; 5 — начало дифференциации структур семязачатка на стадии образования спорогенной клетки; крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; а к — археспориальная клетка, б о н — базальная область нуцеллуса, и г — инициалы гипостазы, л о н — латеральная область нуцеллуса, п к — парietальная клетка, п р к — прокамбиальные клетки, с к — спорогенная клетка. Масштабная линейка — 30 мкм.

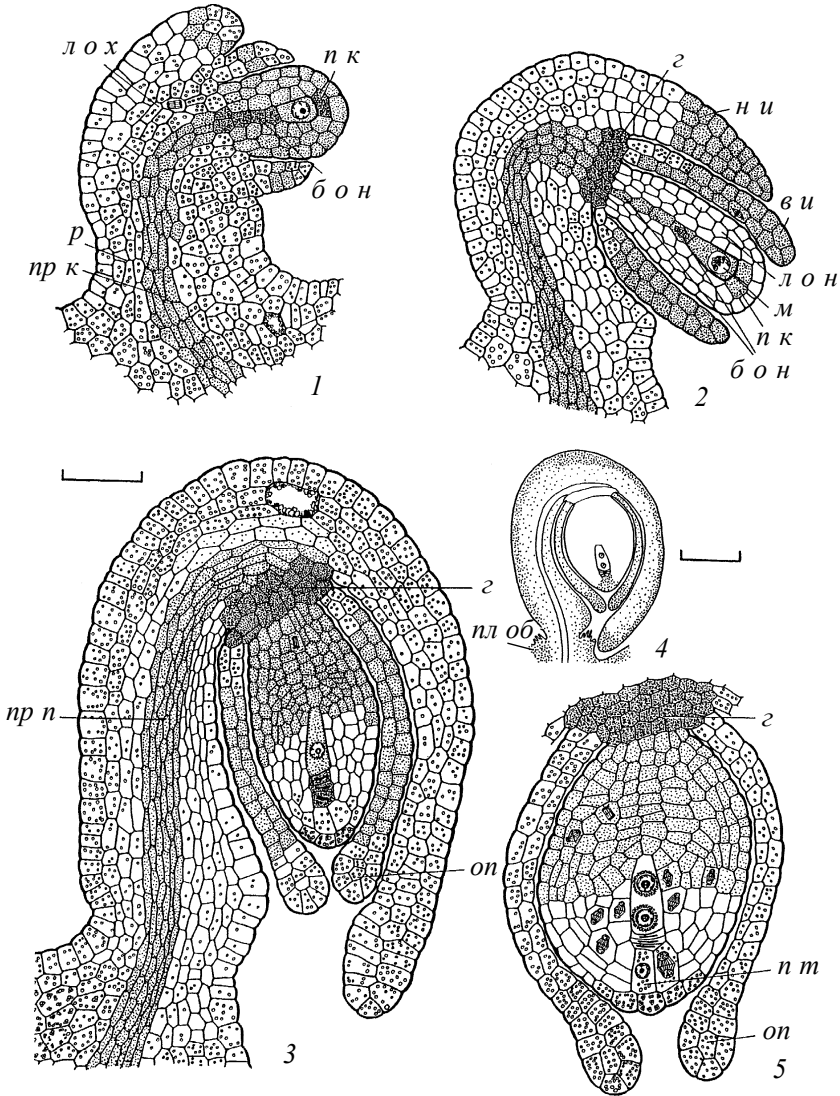


Рис. 60. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке во время мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

1 — мегаспороцит перед мейозом; 2 — мегаспороцит во время деления; 3 — стадия функционирующей мегаспоры; 4, 5 — 2-ядерный зародышевый мешок; крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; б о н — базальная область нуцеллуса, в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, л о н — латеральная область нуцеллуса, л о х — латеральная область халазы, м — мегаспороцит, н и — наружный интегумент, он — оперкулум, п к — парietальная клетка, пл об — плацентарный обтуратор, пр к — прокамбиальные клетки, пр п — проводящий пучок, р — рафе. Масштабная линейка: 1–3, 5 — 30 мкм, 4 — 50 мкм.

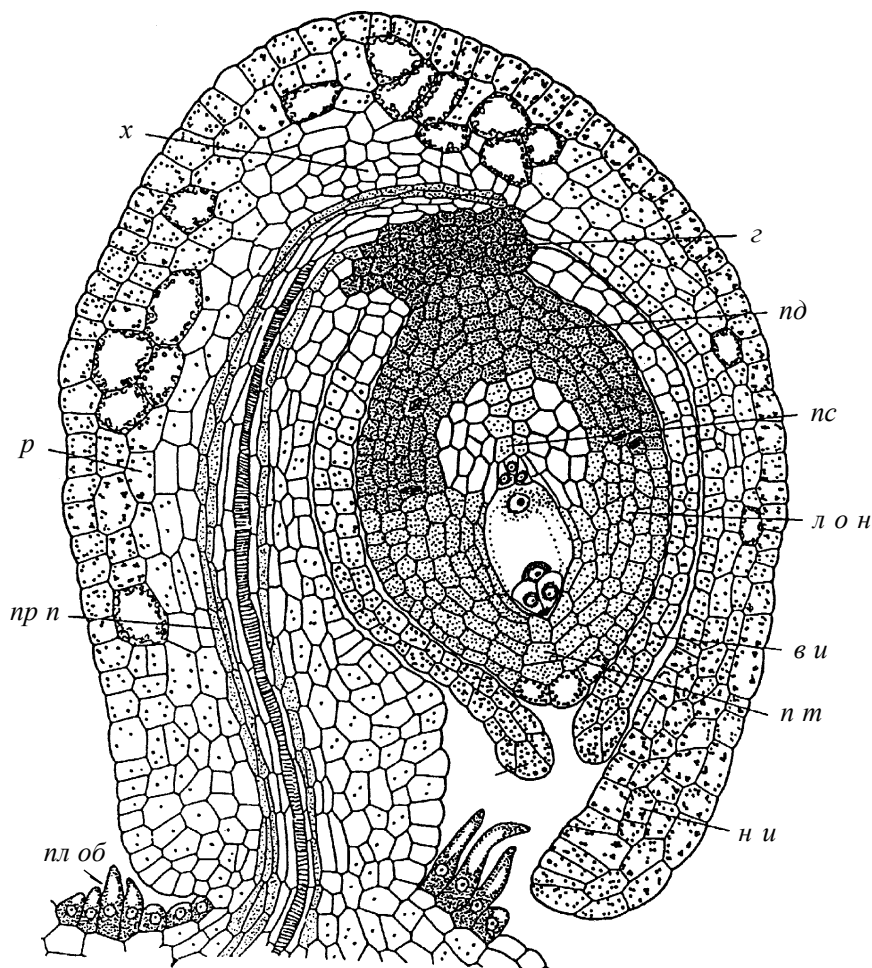


Рис. 61. Содержание крахмала и декстринов в семязачатке перед оплодотворением у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; *vi* — внутренний интегумент, *z* — гипостаза, *lon* — латеральная область нуцеллуса, *ni* — наружный интегумент, *nd* — подиум, *pl об* — плацентарный обтуратор, *pr p* — проводящий пучок, *ps* — постамент, *nt* — парие- тальная ткань, *p* — рафе, *x* — халаза.

В сохраняющемся эпидермальном слое нуцеллуса накапливаются белки. Эпидер- мальные клетки всего семязачатка начинают секретировать полисахаридную слизь. Танины накапливаются во внутренней эпидерме внутреннего интегумента, гипостазе, халазе и частично в мезотесте (рис. 63, 14; 64, 8; 66, 5; 70).

Общие и специфические критические стадии в развитии семязачатка и семени. Как видно из приведенных данных, изученные нами виды растений раз-

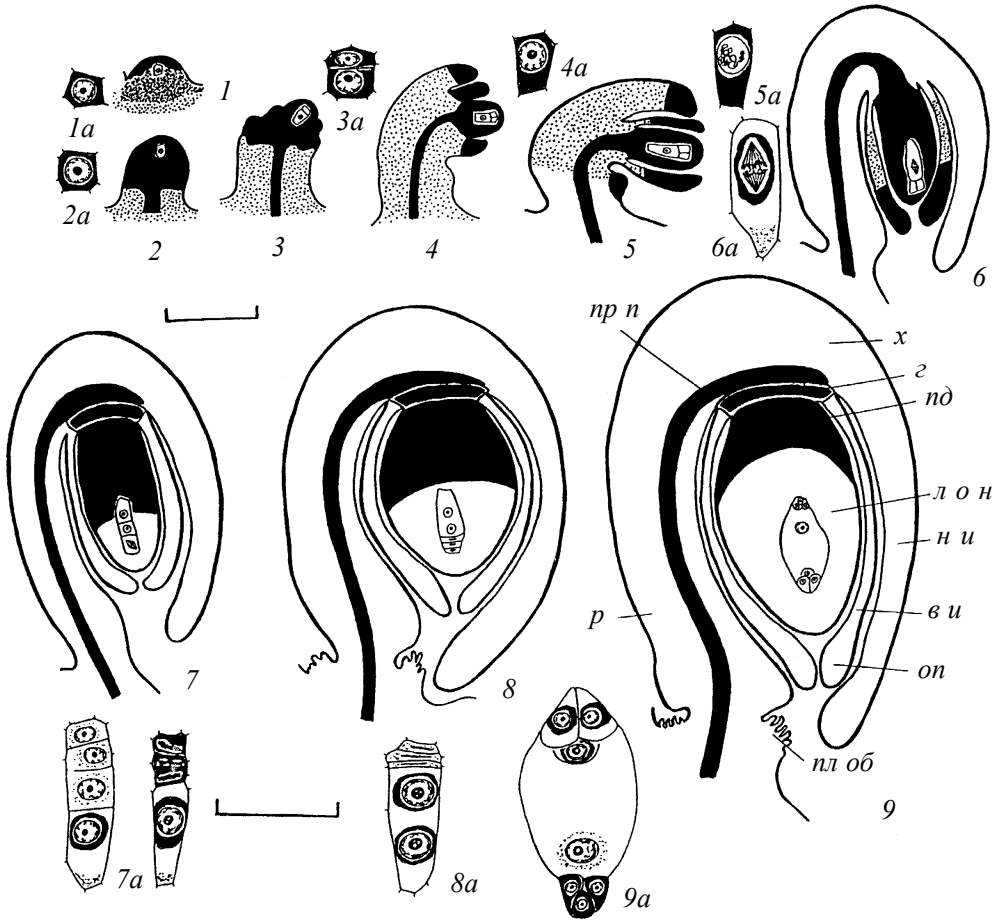


Рис. 62. Динамика содержания белков в тканях развивающегося семязачатка *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

1-9, 1а-9а — семязачаток на стадиях археспориальной клетки (1, 1а, 2, 2а), спорогенной клетки (3, 3а), мегаспороцита (4-6, 4а-6а), тетрады мегаспор (7, 7а), 2-ядерного зародышевого мешка (8, 8а), зрелого зародышевого мешка (9, 9а); высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; ви — внутренний интегумент, z — гипостаза, лон — латеральная область нуцеллуса, ну — наружный интегумент, он — оперкулум, nd — подиум, пл об — плацентарный обтуратор, пр н — проводящий пучок, p — рафа, x — халаза. Масштабная линейка: 1-9 — 50 мкм, 1а-9а — 30 мкм.

личаются числом и характеристикой критических стадий развития семязачатка и семени. Это обусловлено прежде всего строением семязачатка и семени, динамикой накопления метаболитов и, вероятно, особенностями транспорта веществ. Семязачатки и семена, состоящие из большого числа более массивных структур, ха-

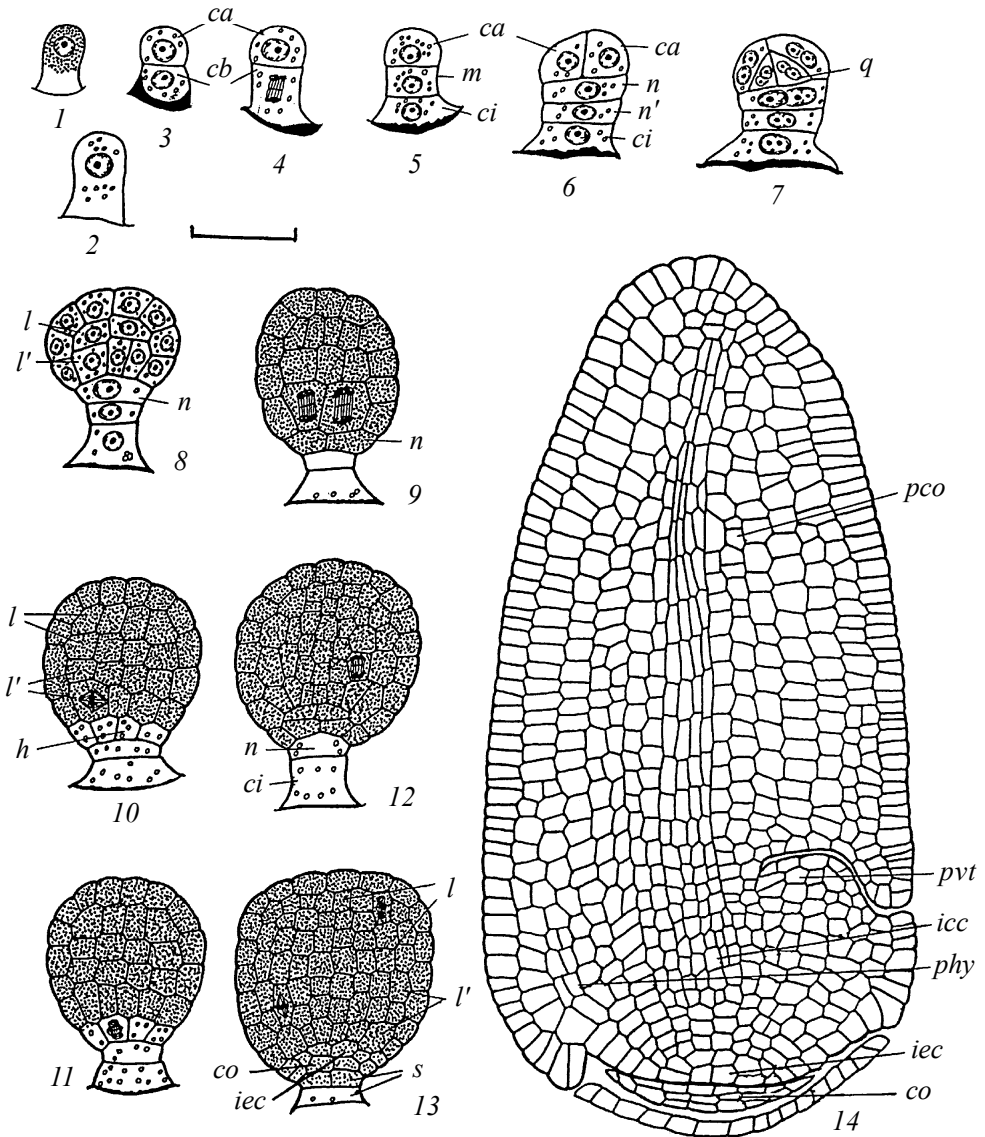


Рис. 63. Динамика содержания крахмала и декстринов во время эмбриогенеза у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1–14 — последовательные стадии развития зародыша; крахмал показан гранулами, декстрины — точками; *ca* — апикальная клетка, *cb* — базальная клетка, *ci* — нижняя клетка, *co* — корневой чехлик, *h* — гипофизарная клетка, *icc* — инициалы коры корня, *iec* — инициалы центрального цилиндра, *l*, *l'*, *q* — ярусы зародыша, производные апикальной клетки, *m* — средняя клетка, *n*, *n'* — ярусы зародыша, производные средней клетки, *pco* — семядоля, *phy* — гипокотиль, *pvt* — апекс побега, *s* — подвесок. Масштабная линейка — 50 мкм.

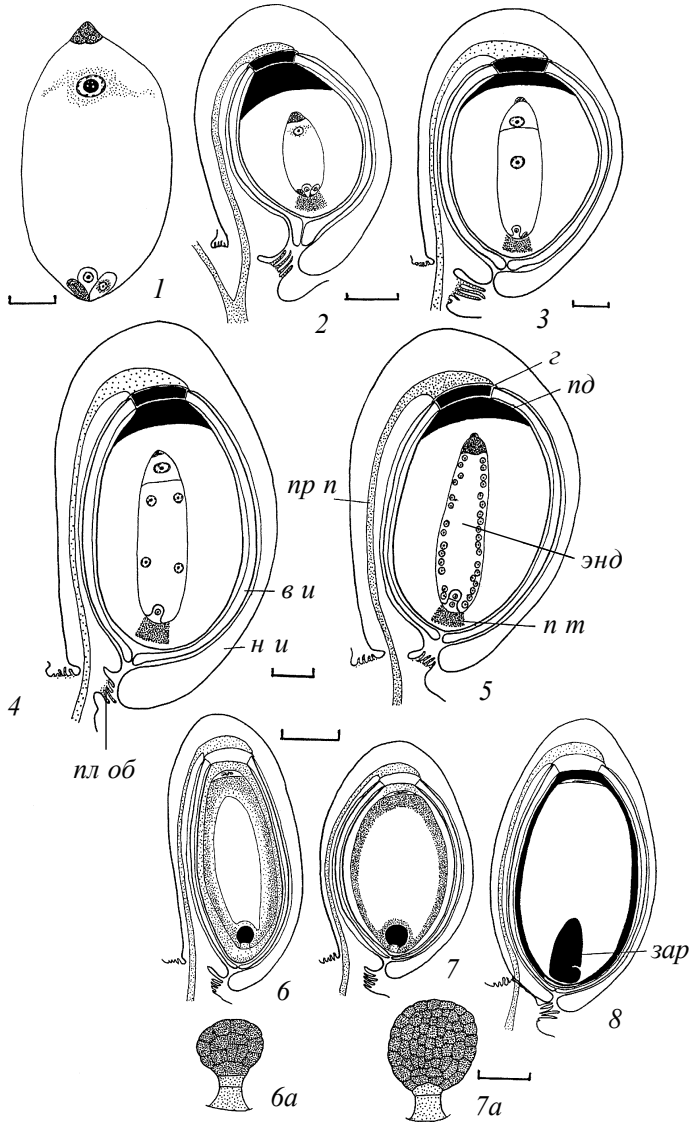


Рис. 64. Динамика содержания белков в структурах развивающегося семени *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1-8 — семя на стадиях зиготы (1-4), 2-клеточного проэмбрио (5), раннего глобулярного зародыша (6; 6а — отдельно зародыш), позднего глобулярного зародыша (7; 7а — отдельно зародыш), зрелого зародыша (8); высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; в и — внутренний интегумент, з — гипостаза, зар — зародыш, ни — наружный интегумент, пд — подиум, пл об — плацентарный obturator, прп — проводящий пучок, пт — париетальная ткань, энд — эндосперм. Масштабная линейка: 1, 6а, 7а — 30 мкм, 2-5 — 100 мкм, 6-8 — 300 мкм.

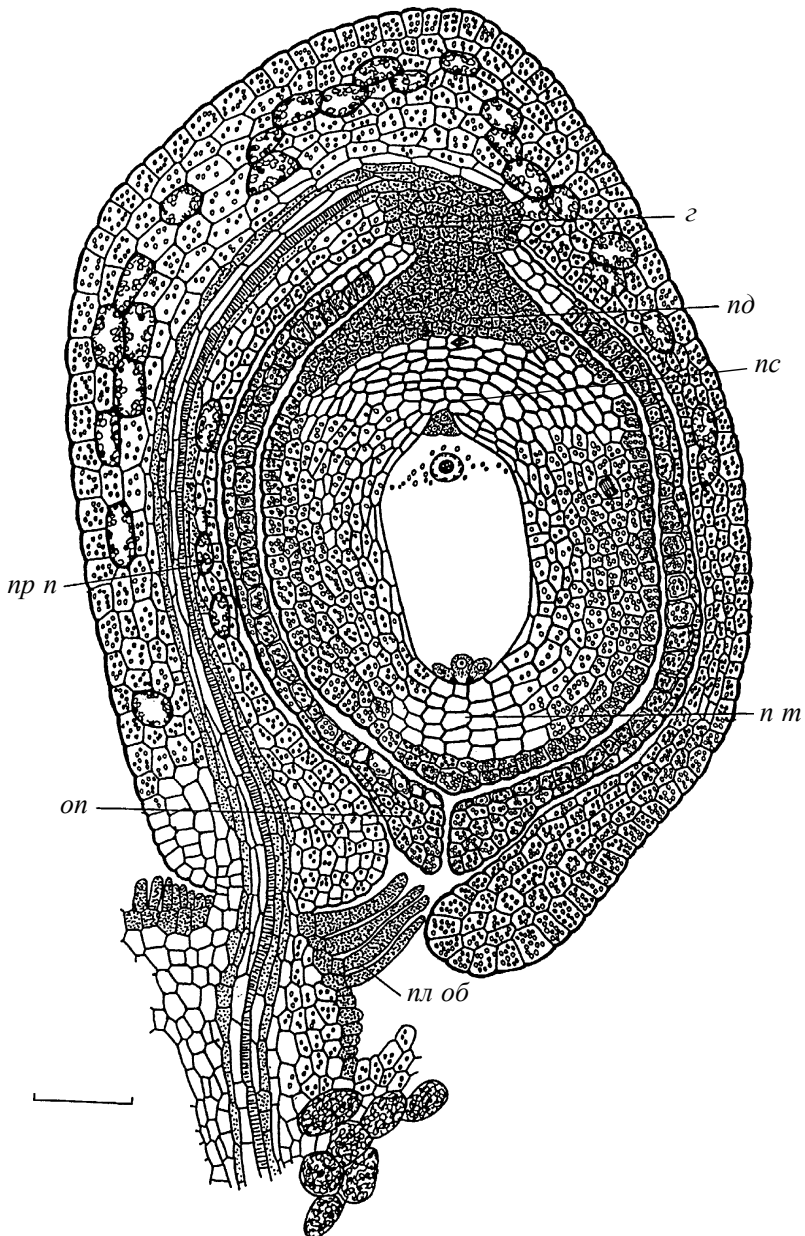


Рис. 65. Содержание крахмала и декстринов в семязачатке после оплодотворения у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

Крахмал показан гранулами, декстрины — точками; *g* — гипостаза, *on* — оперкулум, *nd* — подиум, *пл об* — плацентарный obturator, *пр n* — проводящий пучок, *nc* — постамент, *nt* — париетальная ткань. Масштабная линейка — 50 мкм.

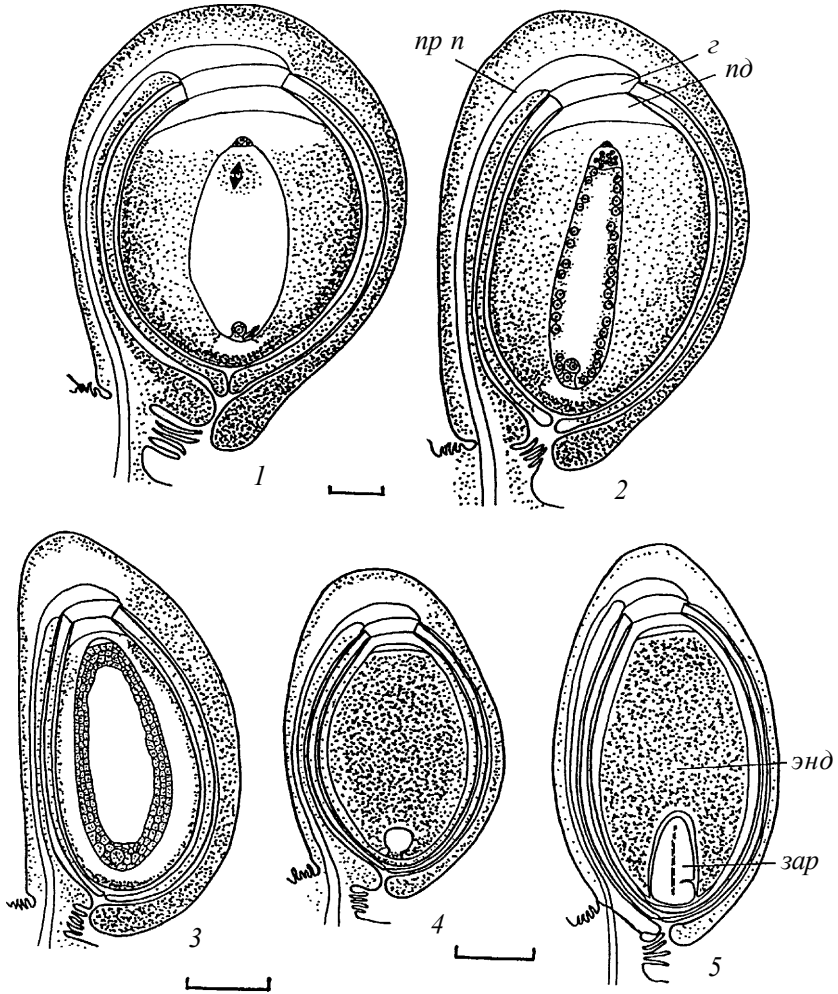


Рис. 66. Динамика содержания крахмала в структурах развивающегося семени *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1–5 — семя на стадиях зиготы (1), 2-клеточного проэмбрио (2), раннего глобулярного зародыша (3), позднего глобулярного зародыша (4), зрелого зародыша (5); крахмал показан точками разной плотности; г — гипостаза, зар — зародыш, пд — подиум, пр n — проводящий пучок, энд — эндосперм. Масштабная линейка: 1, 2 — 100 мкм, 3 — 50 мкм, 4, 5 — 300 мкм.

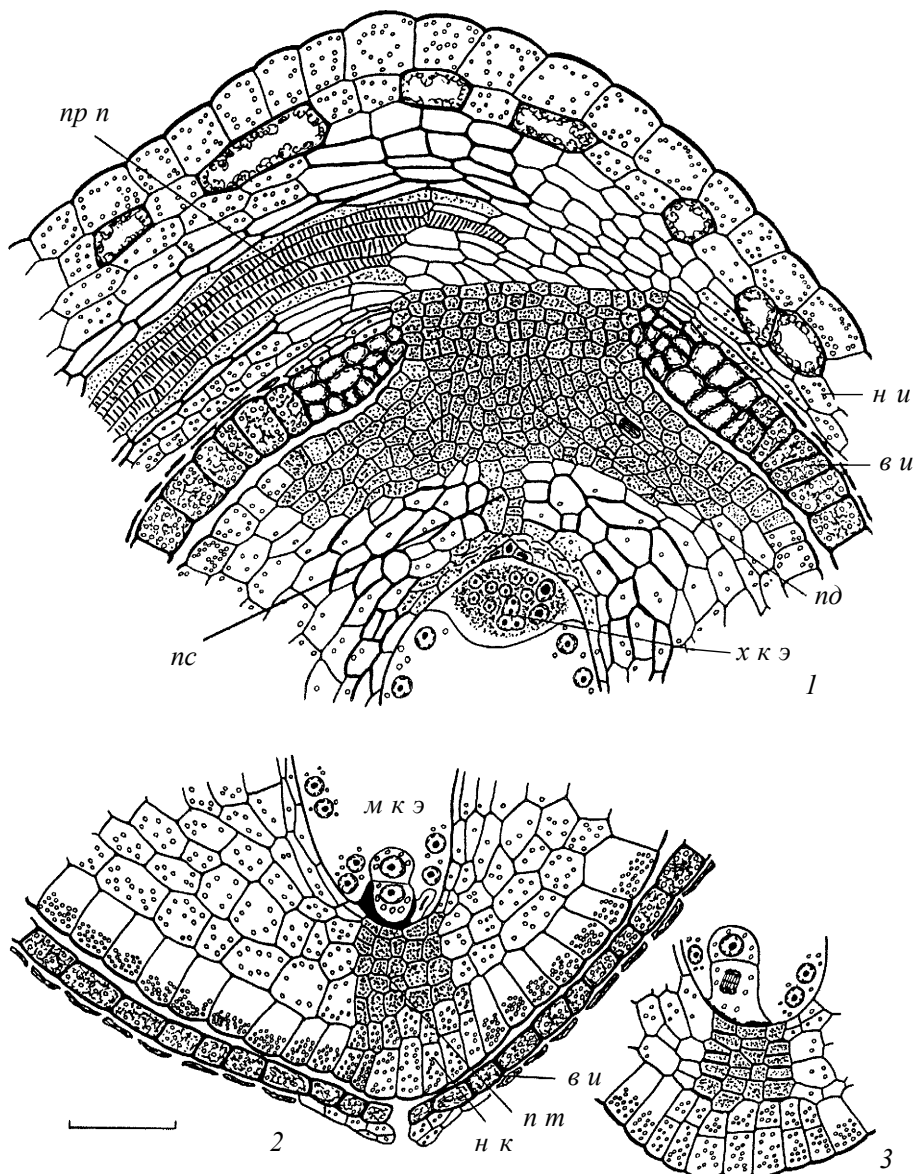


Рис. 67. Содержание крахмала и декстринов в семени на стадии 2-клеточного проэмбрио у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1 — халазальная, 2, 3 — микропилярная часть семени; крахмал показан гранулами, декстрины — точками; ви — внутренний интегумент, мкэ — микропилярная камера эндосперма, ни — наружный интегумент, нк — нуцеллярный колпачок, под — подиум, np n — проводящий пучок, пс — постамент, пт — париетальная ткань, хкэ — халазальная камера эндосперма. Масштабная линейка — 50 мкм.

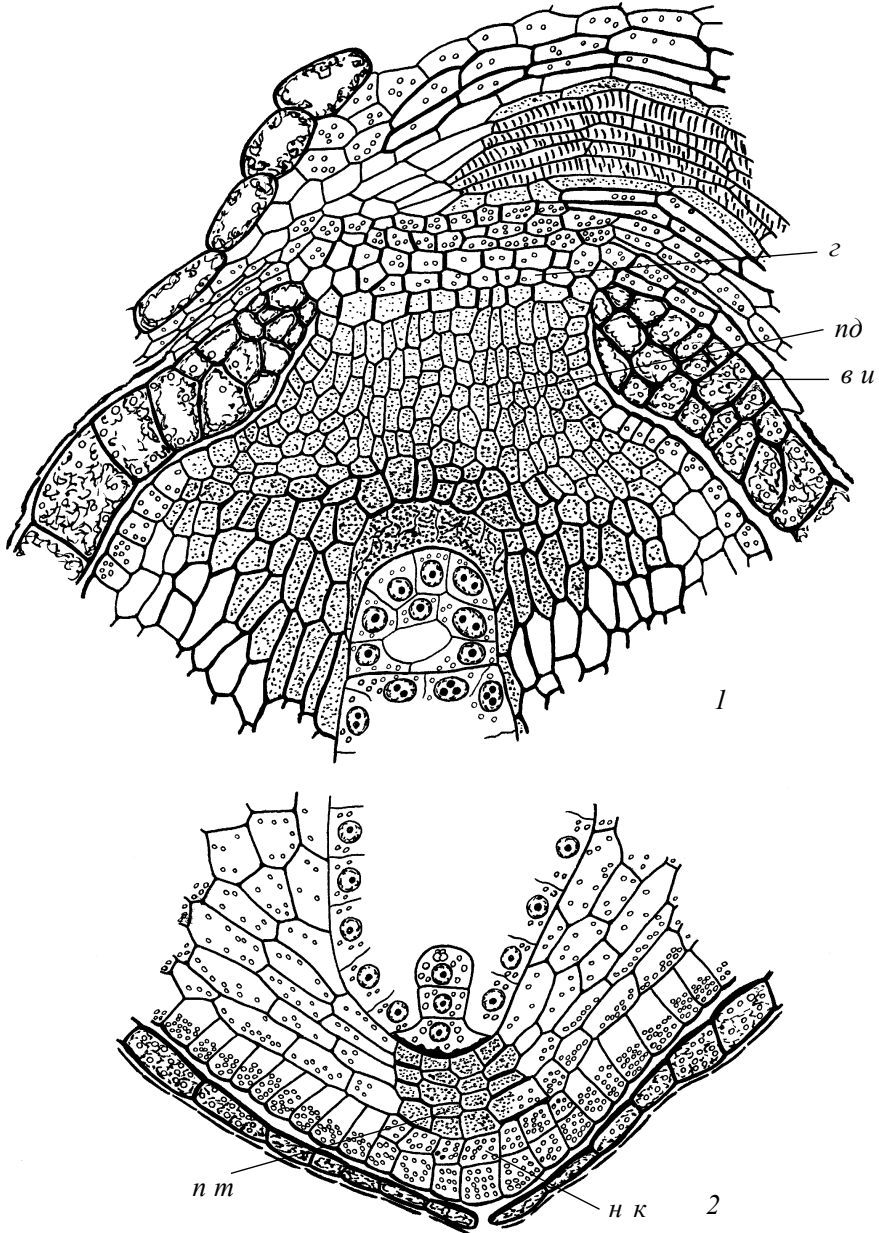


Рис. 68. Содержание крахмала и декстринов в семени на стадии 3-клеточного проэмбрио у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1 — халазальная, 2 — микропиллярная часть семени; крахмал показан гранулами, декстрины — точками; *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *нк* — нуцеллярный колпачок, *пд* — подиум, *пт* — париетальная ткань. Масштабная линейка — 50 мкм.

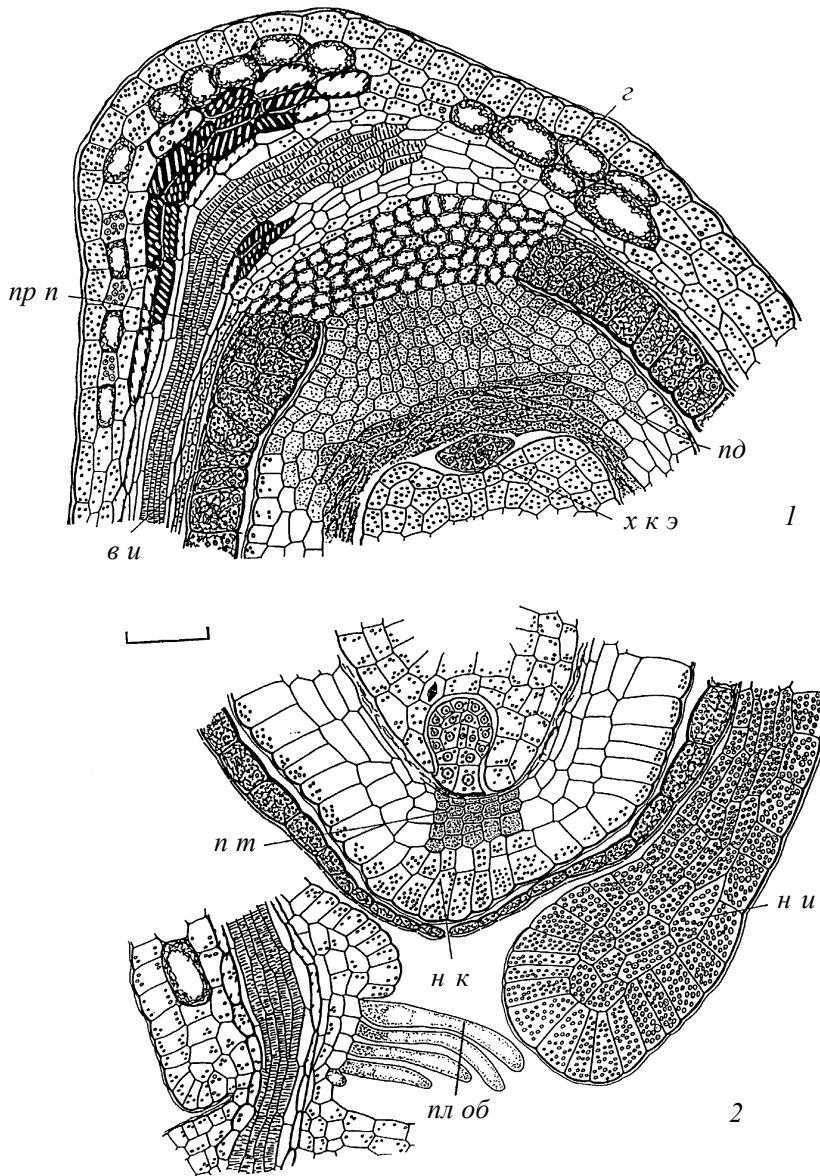


Рис. 69. Содержание крахмала и декстринов в семени на стадии раннего глобулярного зародыша у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1 — халазальная, 2 — микропиллярная часть семени; крахмал показан гранулами, декстрины — точками; в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, н и — наружный интегумент, н к — нуцеллярный колпачок, пд — подиум, пл об — плацентарный obturator, пр п — проводящий пучок, н т — париетальная ткань, х к э — халазальная камера эндосперма. Масштабная линейка — 30 мкм.

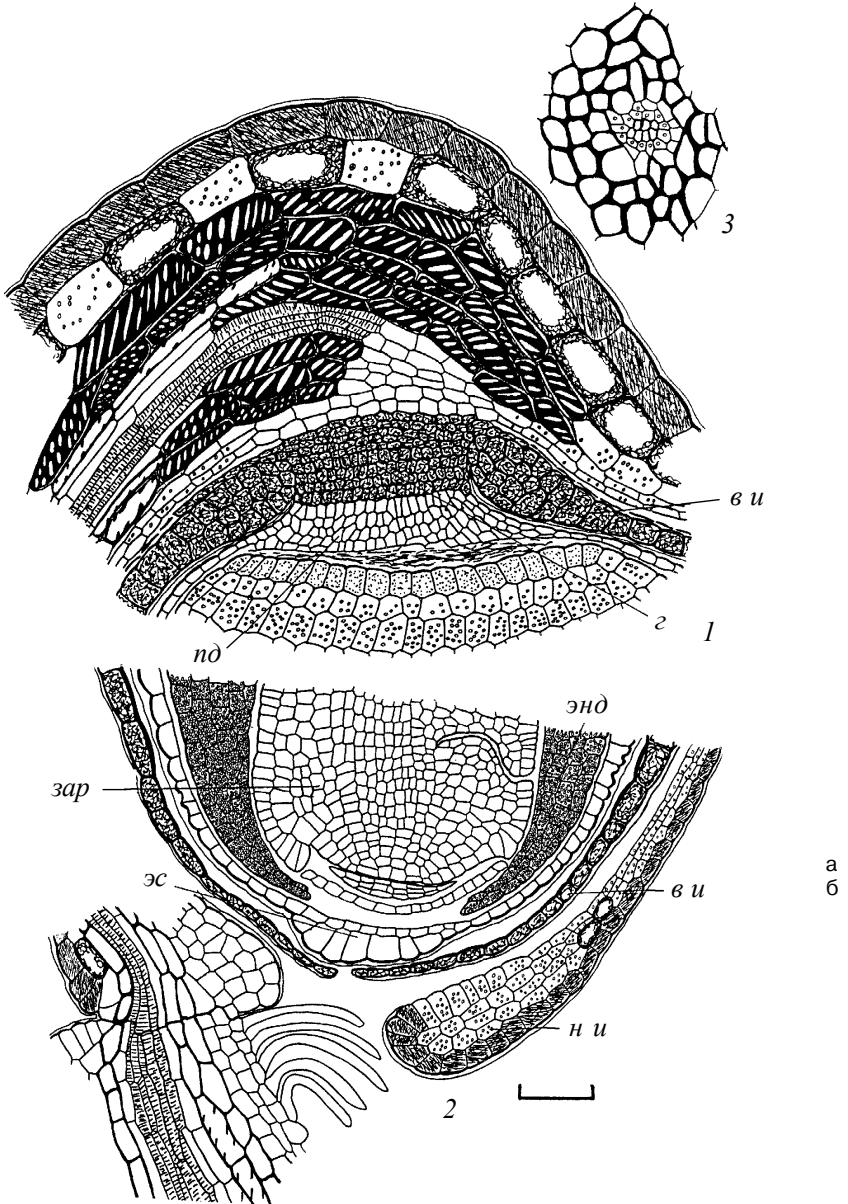


Рис. 70. Содержание крахмала и декстринов в зрелом семени *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в).

1 — халазальная, 2 — микропиллярная часть семени; 3 — поперечный срез через проводящий пучок в области перехода рафе в халазу; крахмал показан гранулами, декстрины — точками; в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, зар — зародыш, н и — наружный интегумент, пд — подиум, энд — эндосперм, эс — эпистаза. Масштабная линейка — 50 мкм.

рактируются и большим количеством стадий развития. Наличие общих стадий для красси-, тенуи- и медионуцеллятных семязачатков (археспориальная клетка, мегаспороцит перед мейозом, ранний и поздний глобулярный зародыш, зрелый зародыш) отражает общие принципы организации семязачатка, указывая на пространственно-временную детерминацию его основных элементов (рис. 71, 72).

Специфические стадии указывают на принадлежность семязачатка к определенному типу. Такими стадиями для крассиуцеллятного, битегмального и мезохалазального семязачатка *Luzula pedemontana*, процессы дегенерации структур которого начинаются со средних этапов эмбриогенеза, являются стадии формирования спорогенной и париетальной клеток (2) и двуклеточного зародыша (8). На стадии 8 аккумулируются белки и декстрины в париетальной ткани, через которую проходит апикальный путь транспорта веществ в развивающийся зародыш (Shamrov, 2000a).

В медионуцеллятном, битегмальном и лептохалазальном семязачатке *Gymnadenia conopsea* процессы деструкции осуществляются во время созревания мегаметофита. Вот почему одной из специфических стадий является стадия зароды-

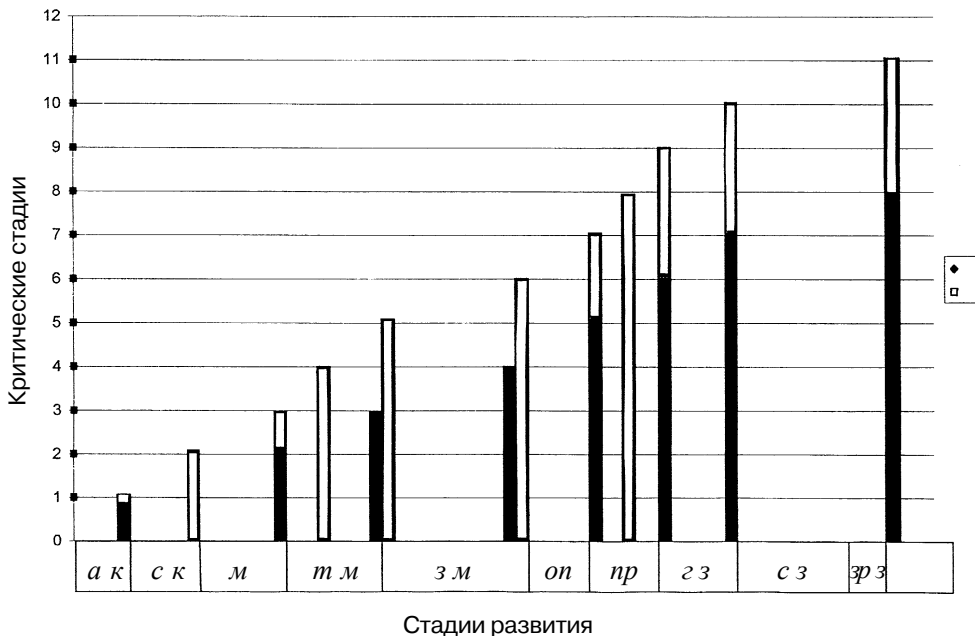


Рис. 71. Общие и специфические критические стадии в развитии семязачатка и семени у *Gentiana cruciata* (а) и *Luzula pedemontana* (б) (по: Shamrov, Anisimova, 2003a, b).

а к — археспориальная клетка, г з — глобулярный зародыш, з м — зародышевый мешок, зр з — зрелый зародыш, м — мегаспороцит, оп — оплодотворение, пр — проэмбрио, с к — спорогенная клетка, т м — тетрада мегаспор.

шевого мешка сразу же после клеткообразования (5), когда начинают проявляться признаки дегенерации клеток наружной части гипостазы, а крахмал почти исчезает из большинства соматических тканей семязачатка. Другой отличительной стадией в развитии семязачатка у этого вида является образование двуклеточного зародыша (8), которое сопровождается дегенерацией клеток эпидермы нуцеллуса и внутренней части гипостазы.

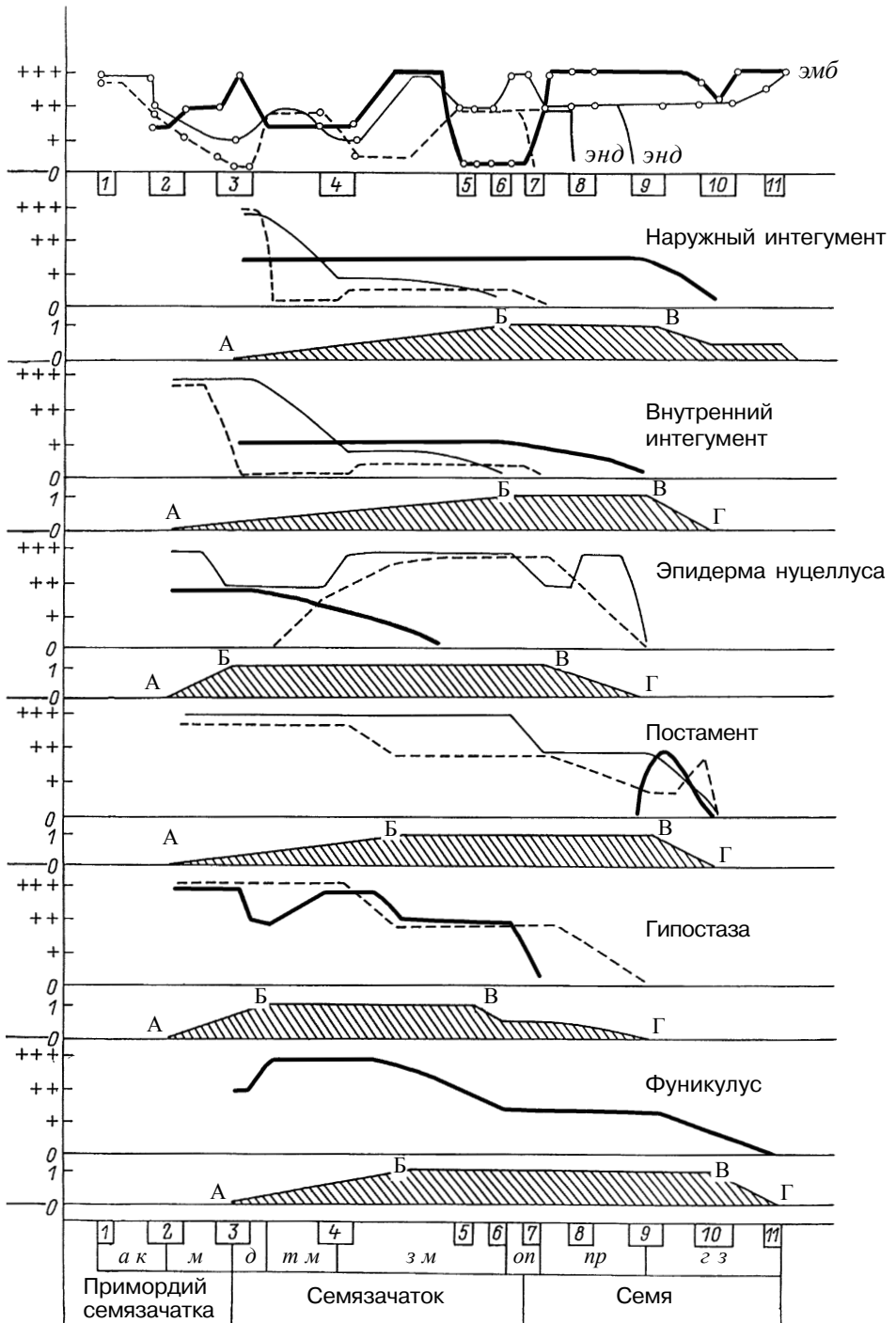
В тенуинуцеллярном, унитегмальном и мезохалазальном семязачатке *Gentiana cruciata* процессы трансформации структур происходят в еще более ранний период развития. Специфической стадией для такого семязачатка можно считать возникновение тетрады мегаспор (3). Процессы дегенерации нуцеллуса, начинающиеся на этой стадии, коррелируют с формированием прокамбиальных тяжей клеток в рафе и последующим усилением транспорта метаболитов через проводящий пучок и их аккумуляцией в большинстве клеток семязачатка.

Следует отметить, что одни и те же специфические стадии развития семязачатков данного типа могут отличаться у разных таксонов некоторыми морфофизиологическими признаками. Например, тенуинуцеллярные, унитегмальные и мезохалазальные семязачатки *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* из сем. *Gentianaceae* демонстрируют различную динамику накопления веществ во время развития (табл. 4; рис. 73–76). Хотя у обоих видов отмечается обратная зависимость между накоплением крахмала и белков в цитоплазме клеток, у *G. cruciata* в археспориальной клетке, мегаспороците и клетках зародышевого мешка накапливается больше крахмала, а у *S. iberica* — больше белков. Различия в характере накопления веществ, вероятно, связаны с типом метаболизма: у первого вида доминирует углеводный, а у второго — белковый. Тип метаболизма, в свою очередь, обусловлен главным образом особенностями строения эндоплазматического ретикула (Плющ, 1992). В качестве небольшого дополнения можно отметить следующее: виды *Swertia* являются хлороэмбриофитами, тогда как виды *Gentiana* — лейкоэмбриофитами (Яковлев, Жукова, 1973).

С другой стороны, виды с различными типами семязачатка могут иметь одни и те же специфические стадии, например стадию двуклеточного проэмбрио.

Рис. 72. Критические стадии в развитии семязачатка и семени *Gymnadenia conopsea* (по: Shamrov, Anisimova, 2003a, b).

В верхней части рисунка представлены собственно эмбриональные структуры — от археспориальной клетки до зародыша и эндосперма. 1–11 — критические стадии в развитии семязачатка и семени; 0, +, ++, +++ — уровни содержания веществ: жирной линией показан крахмал, тонкой — белки, пунктирной — декстрины. 0–1 — уровни развития структур; А–Г — относительное время возникновения (А), максимального развития (Б), начала дегенерации (В) и полного исчезновения (Г) структур; заштрихованный участок — условный объем данной структуры; *а к* — археспориальная клетка, *з з* — глобулярный зародыш, *д* — диада клетрок, *з м* — зародышевый мешок, *м* — мегаспороцит, *оп* — оплодотворение, *пр* — проэмбрио, *с к* — спорогенная клетка, *т м* — тетрада мегаспор. По оси абсцисс — стадии развития, по оси ординат — развитие структур и содержание веществ.



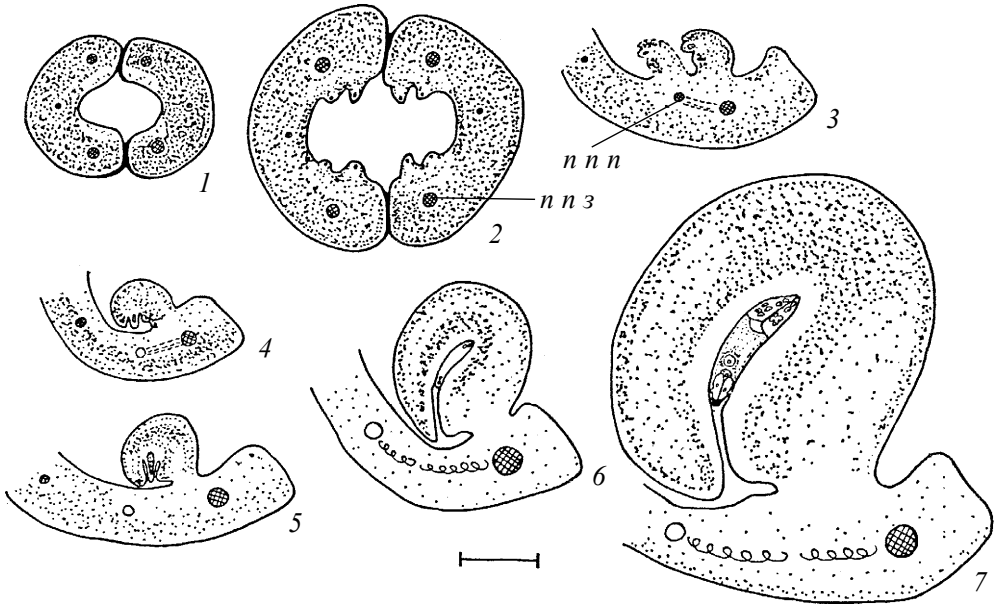


Рис. 73. Динамика содержания крахмала в завязи во время развития семязачатка *Swertia iberica* (по: Shamrov, 1991).

1–7 — строение завязи на стадиях: 1 — до формирования семязачатка, 2 — во время формирования примордия семязачатка и дифференциации археспориальной клетки, 3–5 — семязачатка во время мегаспорогенеза, 6, 7 — семязачатка во время формирования 4-ядерного и зрелого зародышевого мешка; крахмал показан точками; *n n z* — проводящий пучок завязи, *n n n* — плацентарный проводящий пучок. Масштабная линейка — 200 мкм.

У *Gymnadenia conopsea* на этой стадии происходит дегенерация структур (эпидермы нуцеллуса и внутреннего слоя гипостазы), тогда как у *Luzula pedemontana* в структурах не обнаруживаются признаков деструкции и наблюдается возрастание интенсивности метаболизма.

Семязачаток и семя являются сложными динамичными системами с пульсирующим характером развития структурных элементов. Оценить в полной мере значимость внутренних (особенности строения и функционирования семязачатка и семени) и внешних факторов в реализации программы развития зародыша можно лишь в условиях эксперимента. Результаты экспериментальных исследований подтвердили наличие ряда критических, чувствительных к воздействию определенных факторов среды, стадий в развитии зародыша. Например, обработка зрелых семян *Eranthis hiemalis*, содержащих не дифференцированные на органы зародыши (стадия позднего глобулярного зародыша перед началом органогенеза), ростовыми веществами (цитокинином, ИУК, НУК и др.) вызывала широкий спектр вариаций в строении семядольного аппарата (Naccius, 1959, 1960, 1972; Naccius, Trompeter, 1960). Ингибиторы полярного транспорта ауксинов (HFCA, TIBA и др.)

способствовали формированию зародышей со слитыми семядолями у *Brassica juncea*, если воздействие осуществлялось в период культивирования зародышей на поздней глобулярной стадии; для сердечковидных зародышей оно оказывалось неэффективным (Liu et al., 1993a, b).

При изучении мутантов *Arabidopsis thaliana* было показано, что остановка в развитии семян происходит именно во время критических стадий эмбриогенеза.

Таблица 4

Динамика накопления веществ в развивающихся семязачатках
Gentiana cruciata и *Swertia iberica*

Критическая стадия	Структура семязачатки и завязи	<i>Gentiana cruciata</i>			<i>Swertia iberica</i>		
		крахмал	декстрины	белки	крахмал	декстрины	белки
Археспориальная клетка	<i>Примордий семязачатки</i>						
	археспориальная клетка	++++	0	0	++	0	++++
	эпидерма	+++	0	+++	0	0	+++
	субэпидерма	+++	0	0	++	0	0
	<i>Плацента</i>	+++	0	+++	++	0	++
	<i>Стенка завязи</i>	++++	0	+	++++	0	+
Мегаспороцит перед мейозом	<i>Примордий семязачатки</i>						
	мегаспороцит перед мейозом	++	0	+	+	0	++++
	Морфогенные поля						
	нуцеллуса	0	0	++++	0	0	++++
	интегумента	0	0	++++	++	0	++++
	халазы	++	0	+	++	0	0
	гипостазы	+++	++	++	++	0	++++
	осевого ряда клеток	0	+++	++++	0	+	++++
	<i>Плацента</i>	+	0	+++	0	0	+
<i>Стенка завязи</i>	+++	0	0	+++	0	0	
Тетрада мегаспор	<i>Нуцеллус</i>	0	+++	+	0	+++	+
	<i>Тетрада мегаспор</i>	++	0	+	+	0	+
	<i>Интегумент</i>						
	наружная эпидерма	++++	0	+	+++	0	++
	эндотелий	0	0	++++	0	0	++++
	паренхима	0	+	0	+++	0	0
	<i>Халаза</i>	++	++	+	+	+	0
	<i>Гипостаза</i>	0	+++	++++	++	+	++++
	<i>Рафе</i>	+++	+	0	+	+	0
	прокамбиальные клетки	+	0	0	+	0	0
	<i>Плацента</i>	+	0	0	++	0	0
	<i>Стенка завязи</i>	0	0	0	0	0	0

Окончание табл. 4

Критическая стадия	Структура семязачатка и завязи	<i>Gentiana cruciata</i>			<i>Swertia iberica</i>		
		крахмал	декстрины	белки	крахмал	декстрины	белки
Зародышевый мешок	<i>Зародышевый мешок</i>						
	формирующийся	++	0	++	0	0	++
	зрелый						
	яйцеклетка	+	0	0	+	0	+
	синергиды	0	0	++++	0	0	+++
	антиподы	0	0	+	0	0	++++
	центральная клетка	+++	0	0	++	0	0
	<i>Интегумент</i>						
	наружная эпидерма	++++	0	0	+++	0	0
	эндотелий	0	+	++	0	++	++
	паренхима	0	0	0	++	++	0
	<i>Халаза</i>	+	0	++	++	0	0
	<i>Гипостаза</i>	0	+++	0	0	+++	++
	<i>Рафе</i>	++	0	+	+	+	0
	прокамбиальные клетки	+	0	+	+	+	+
<i>Плацента</i>	+++	0	+	+	+	0	
<i>Стенка завязи</i>	+	0	+	+	0	0	

Таковыми стадиями являются: предглобулярная, глобулярная, сердечковидная, торпедовидная (зародыш с линейными семядолями), обратно U-образная (зародыш с изогнутыми семядолями) и зрелый зародыш (Meinke, 1985, 1986, 1991; Health et al., 1986; Franzmann et al., 1989). У мутантов *Zea mays* критические стадии (фазы) характеризуются нарушениями механизма становления базально-апикальной полярности (предглобулярная стадия) и радиальной симметрии при заложении основных органов зародыша (булавовидная и колеоптильная стадии), а также пластохрона при образования листовых примордиев в почечке зародыша (стадии 1–6) (Sheridan, Neuffer, 1980, 1981, 1982; Clark, Sheridan, 1986, 1991; Sheridan, Clark, 1993).

Под действием различных стрессовых факторов (избытка или недостатка влаги либо элементов минерального питания, крайне высокой или слишком низкой температуры окружающей среды) во время мейоза и цветения происходят структурные и физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма (Сказкин, 1971; Батыгина, 1974; Спицын, 1994; Saini, Lalonde, 1998; Saini, Westgate, 2000). Так, у растений пшеницы сорта Диамант, выращенных при отсутствии бора в питательном растворе, выявлены отставание в развитии и нарушения в строении клеток спорогенной ткани и слоев стенки пыльника в процессе микроспорогенеза, которые приводили к полной дегенерации микроспорангиев (Батыгина, 1974). У *Cerasus*

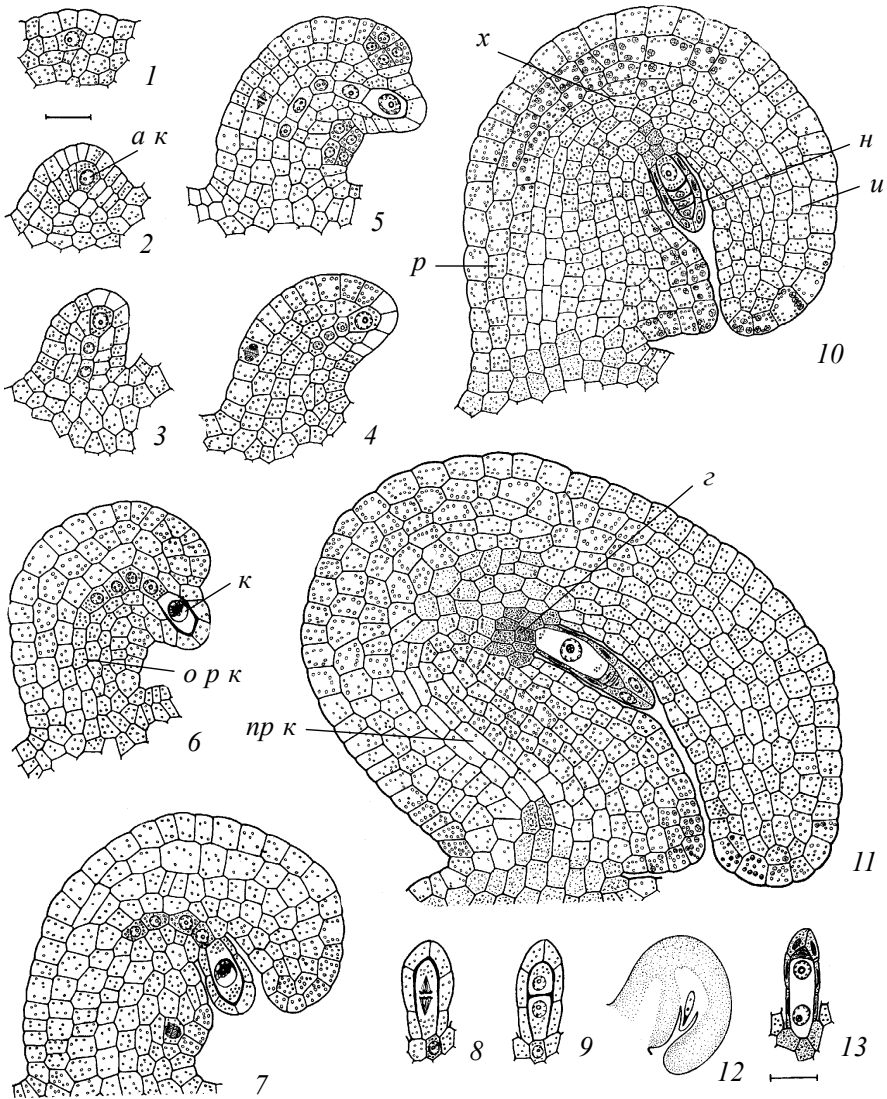


Рис. 74. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Swertia iberica* на ранних стадиях развития (по: Shamrov, 1991).

1, 2 — дифференциация примордия семязачатка и археспориальной клетки; 3, 4 — примордий семязачатка во время преобразования археспориальной клетки в мегаспороцит; 5 — дифференциация интегумента и нуцеллуса на стадии мегаспороцита перед мейозом; 6–11 — формирование структур семязачатка во время мегаспорогенеза; 12, 13 — семязачаток на стадии 2-ядерного зародышевого мешка; крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек; а к — археспориальная клетка, з — гипостаза, и — интегумент, к — каллоза, н — нуцеллус, о р к — осевой ряд клеток, пр к — прокамбиальные клетки, р — рафе, х — халаза. Масштабная линейка: 1–11, 13 — 20 мкм, 12 — 50 мкм.

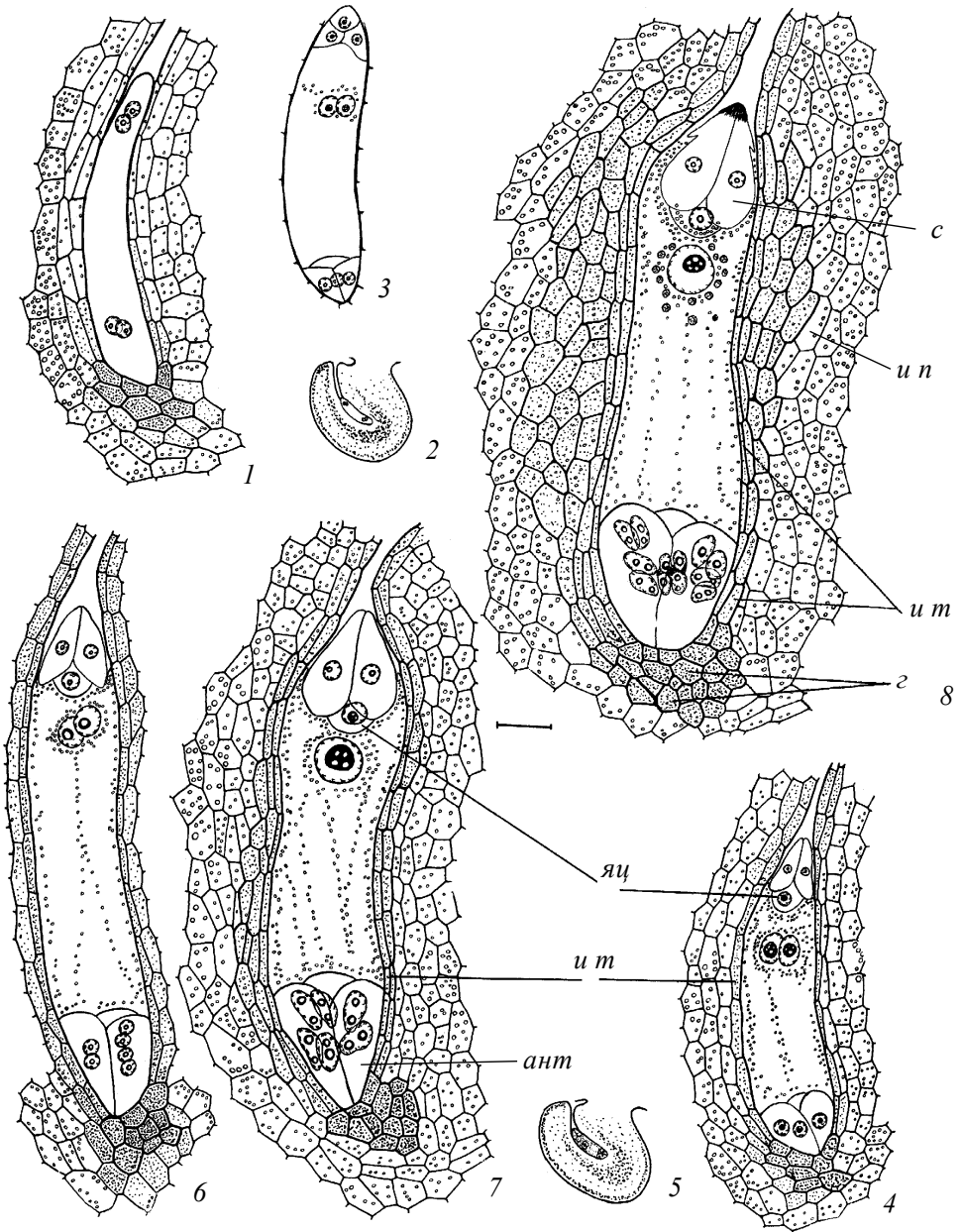


Рис. 75. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Swertia iberica* во время развития зародышевого мешка (по: Shamrov, 1991).

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек; ант — антиподы, г — гипостаза, и п — интегументальная паренхима, и т — интегументальный тапетум, с — синергида, яц — яйцеклетка. Масштабная линейка: 1, 3, 4, 6–8 — 20 мкм, 2, 5 — 50 мкм.

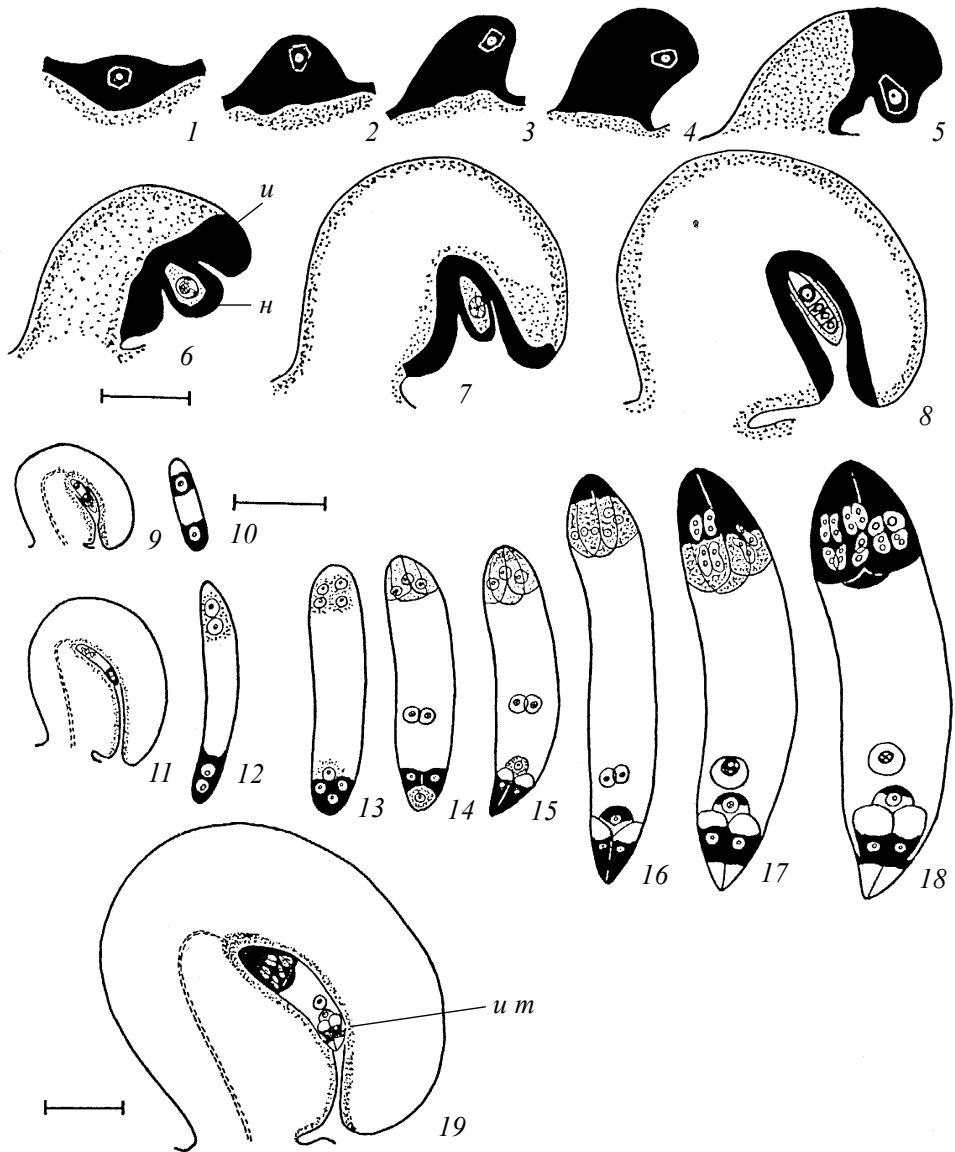


Рис. 76. Динамика содержания белков в развивающемся семязачатке *Swertia iberica* (по: Shamrov, 1991).

1, 2 — примордий семязачатка с археспориальной клеткой; 3, 4 — примордий семязачатка с мегаспороцитом перед мейозом; 5–8 — семязачаток во время мегаспорогенеза; 9, 11, 19 — семязачаток во время развития зародышевого мешка; 10, 12–18 — строение зародышевого мешка в процессе формирования; высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; *u* — интегумент, *ut* — интегументальный тапетум, *n* — нуцеллус. Масштабная линейка — 50 мкм.

vulgaris под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается фертильность пыльцы. Нарушения особенно выражены у сортов-гибридов (Яндовка, 2004; Яндовка, Шамров, 2006). У риса под влиянием низкой температуры в течение длительного периода колошения происходят нарушения в процессе формирования микроспор и наблюдаются изменения в структуре клеток тапетума (Gothandam, Chung, 2006). У пшеницы генотипа Capelle Desprez под влиянием длительной высокой температуры и дефицита влаги в почве во время цветения происходит снижение массы семян (зерновок), что, по мнению авторов (Jdger et al., 2006), обусловлено увеличением скорости накопления веществ в семени и уменьшением времени их аккумуляции. При этом снижается способность таких семян к прорастанию. В условиях повышенной влажности воздуха и почвы нередко происходит прорастание незрелых зародышей (стадия автономности) у некоторых бобовых и злаковых еще в семени на материнском растении (Леманн, Айхеле, 1936).

Глава 4. ТРАНСПОРТ МЕТАБОЛИТОВ И ПРИЧИНЫ ОБРАЗОВАНИЯ АБЕРРАНТНЫХ СЕМЯЗАЧАТКОВ И СЕМЯН

Разработка принципов организации и типизации позволяет наиболее полно охарактеризовать семязачаток как целостную систему, вскрыть общие закономерности его развития, учитывая огромное разнообразие форм и специфику генезиса этого органа у цветковых растений. Немаловажное значение имеет использование системного подхода, включающего интегральное изучение всех элементов семязачатка в динамике и во взаимосвязи с окружающими тканями завязи. Все это в совокупности дает в руки исследователя, увлеченного познанием семени, тонкий «инструмент», позволяющий диагностировать направленность развития семязачатка с самых ранних стадий (Shamrov, 1998; Шамров, 1999б), что особенно важно при изучении влияния факторов внешней среды на репродуктивные процессы.

Выявление закономерностей морфогенеза семязачатка становится чрезвычайно актуальным для познания пластичности систем репродукции. Особенно это важно в связи с практической необходимостью интродукции ряда растений в новые места обитания и выявлением причин, вызывающих нарушения в протекании репродуктивных процессов. Различного рода аномалии в строении и развитии семязачатка приводят к появлению аберрантных семян, наличие которых снижает реальную семенную продуктивность (Шамров, 2005).

Аберрантные семязачатки и семена

Аберрантные (лат. *aberrans* — отклоняющийся) семязачатки характерны преимущественно для растений с многосемянными плодами. Синонимы: абортивные, аномальные, стерильные семязачатки и семена. В отличие от фертильных, в таких семязачатках выявляются признаки деструкции, приводящей к полному или частичному их отмиранию. В литературе этот процесс называют стерилизацией или абортированием семязачатков и семян. Предлагают различать абортирование семязачатков (их гибель до или сразу же после оплодотворения) и абортирование семян (их гибель в период между оплодотворением и созреванием семян) (Bawa, Webb, 1984). Однако некоторые авторы (Mikesell, 1988) полагают, что термин «абортирование семязачатков» можно использовать и при описании ранних стадий абортирования семян.

Время появления аномалий, их характер и степень выраженности являются таксоноспецифическими, при этом у разных видов растений деструкции подвержены различные структуры. В aberrантных семязачатках и семенах обнаруживаются прежде всего отклонения в развитии и изменения путей метаболизма в тканях. Так, при нарушении принципа пространственно-временной координации аномальные семязачатки отличаются от фертильных меньшими размерами (*Oxalis magnifica* — Guth, Weller, 1986; *Saxifraga cernua* — Капралов, Кутлунина, 2005). Это может быть связано с остановкой роста зародышевого мешка в длину (*Prunus avium* — Tukey, 1933), уменьшением размеров нуцеллуса и увеличением размеров интегументов, что приводит к изменению их соотношения (*Phytolacca americana* — Mikesell, 1988). При изучении трех генотипов *Ulmus minor*, представляющих собой клоны из разных областей Испании, было выявлено, что в норме (генотип P-VV1) семена развиваются без отклонений и запасные вещества накапливаются в клетках зародыша (Lopez-Almansa et al., 2004). У растений генотипов V-JR1 и M-SF1 обнаружены аномалии при формировании эндосперма, отсутствие запасных веществ в зародыше, что приводит к его гибели (у генотипа V-JR1 нарушения начинаются после стадии глобулярного зародыша, а у генотипа M-SF1 — после сердечковидной стадии), при этом в клетках эндосперма очень рано начинают откладываться ШИК-положительные гранулы.

Аберрантные семязачатки можно диагностировать и по смене морфологического типа (с анатропного семязачатка в норме — на ортотропный), наличию асимметричного интегумента, который не полностью окружает нуцеллус, а также по отсутствию микропиле или формированию слишком широкого микропиле (*Rhododendron nutallii* — Palser et al., 1990). У мутантных растений *Arabidopsis thaliana* вместо двух интегументов развивается единственная лопастная структура (мутант *bell* — Robinson-Beers et al., 1992) или нарушается нормальное развитие наружного интегумента, который остается в зачаточном состоянии, поскольку в семязачатке вместо эпидермальных инициалей дифференцируются субэпидермальные инициали (мутант *ino* — Baker et al., 1997).

Абортирование семязачатков может вызываться разрастанием нуцеллуса и выходом его за пределы микропиле (*Saxegothea conspicua* — Noren, 1908; *Rosa* sp., *Cerasus vulgaris* — Савченко, 1959), дегенерацией фуникулуса (*Pistacia vera* — Grundwag, Fahn, 1969; Bradley, Crane, 1975; Shuraki, Sedgley, 1996) или халазы (*Persea americana* — Steyn et al., 1993). Обнаружены так называемые овулоиды, состоящие только из клеток наружного и внутреннего интегументов (*Eucalyptus woodwardii* — Sedgley, 1989) или интегумента и остатков халазы (виды *Vaccinium* — Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966; Stushnoff, Palser, 1969; Анисимова, 1997). В aberrантных семязачатках видов *Vaccinium* выявлена смена временных характеристик, запускающих дегенерацию нуцеллуса. В фертильных семязачатках этот процесс происходит на 2- или 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка, тогда как в aberrантных время дегенерации смещалось на 8-ядерную стадию и даже на период после опыления. По мнению ряда авторов (Hall et al., 1966), дли-

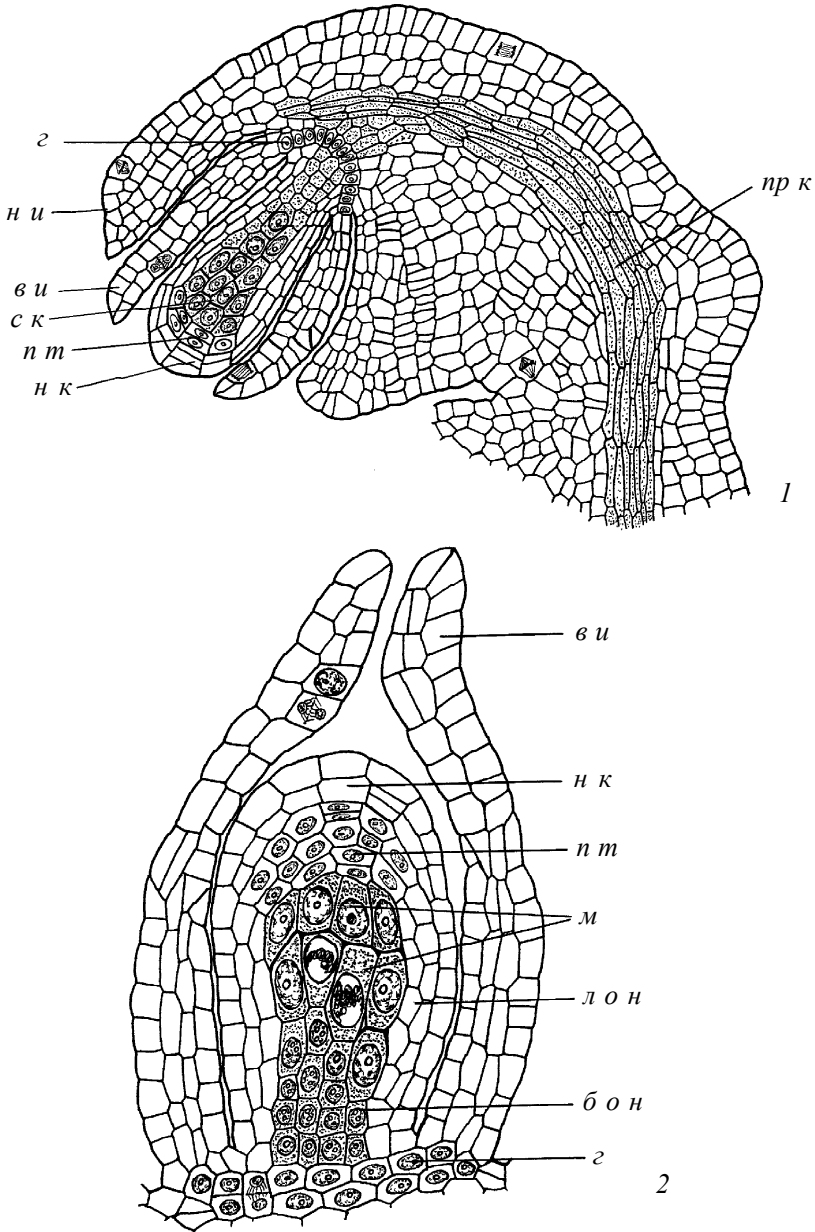


Рис. 77. Развитие и строение тычиночка и семени у *Paeonia lactiflora* (по: Шамров, 1997з).

1 — дифференциация структур тычиночка на стадии формирования спорогенной ткани; 2 — тычиночек на стадии мегаспороцитов, видна асинхронность в их развитии. Условные обозначения см. с. 195.

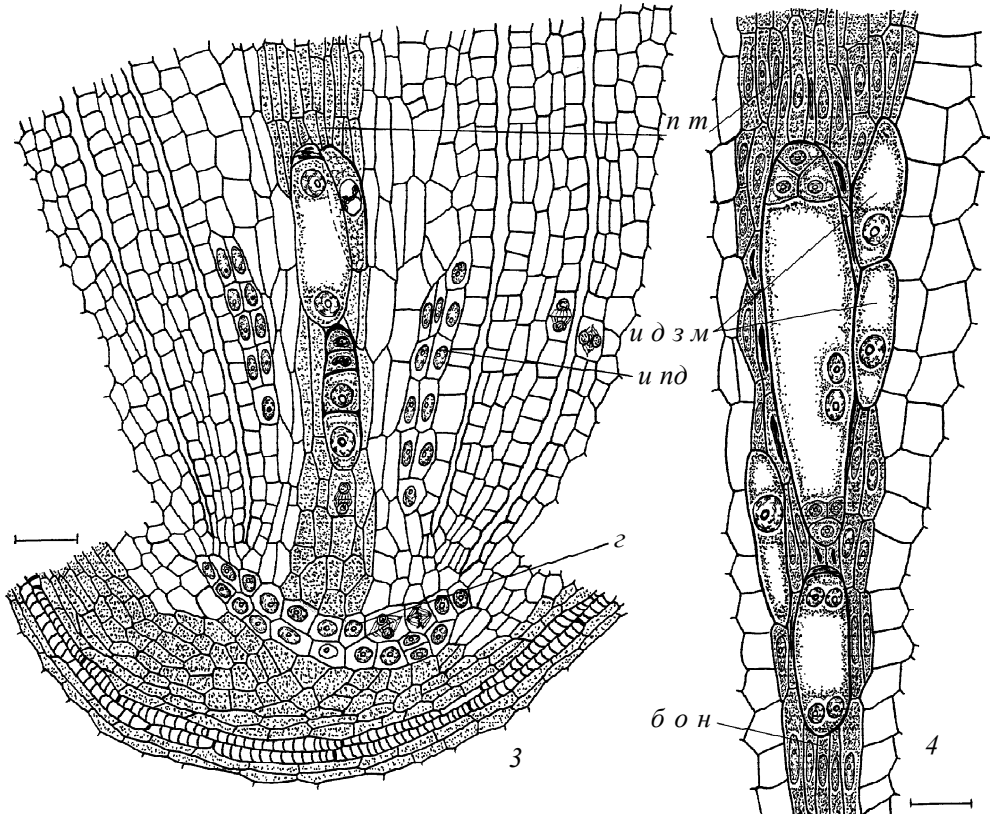


Рис. 77 (продолжение).

3, 4 — фрагмент семязачатка, в нуцеллусе которого наряду с мегаспороцитами в профазе I мейоза видно образование тетрад мегаспор, 2-, 4-ядерных и сформированных зародышевых мешков и инициальных клеток диплоспорических зародышевых мешков; клетки парietальной ткани становятся удлинненными и густоплазменными. Условные обозначения см. с. 195.

тельное сохранение нуцеллуса и сопутствующие процессы преждевременной деструкции интегумента ответственны за женскую стерильность у некоторых клонов *Vaccinium angustifolium*. У *V. myrtillus*, в отличие от *V. angustifolium*, в условиях промышленного загрязнения процессы дегенерации структур семязачатка смещены на самые ранние стадии (образование тетрад мегаспор), и в таких семязачатках формируется 2-слойный эндотелий вместо однослойного, а оболочки клеток гипостазы и интегументальной паренхимы лигнифицируются. Кроме того, в клетках экзотесты преждевременно накапливается слизь (Shamrov, Anisimova, 2003c).

Разрастание интегументального тапетума, проявляющееся в увеличении числа слоев, характерно для *Helianthus annuus* (Савченко, 1959). У *Saxifraga cernua* стерильные семязачатки отличаются от фертильных недоразвитием и дегенерацией

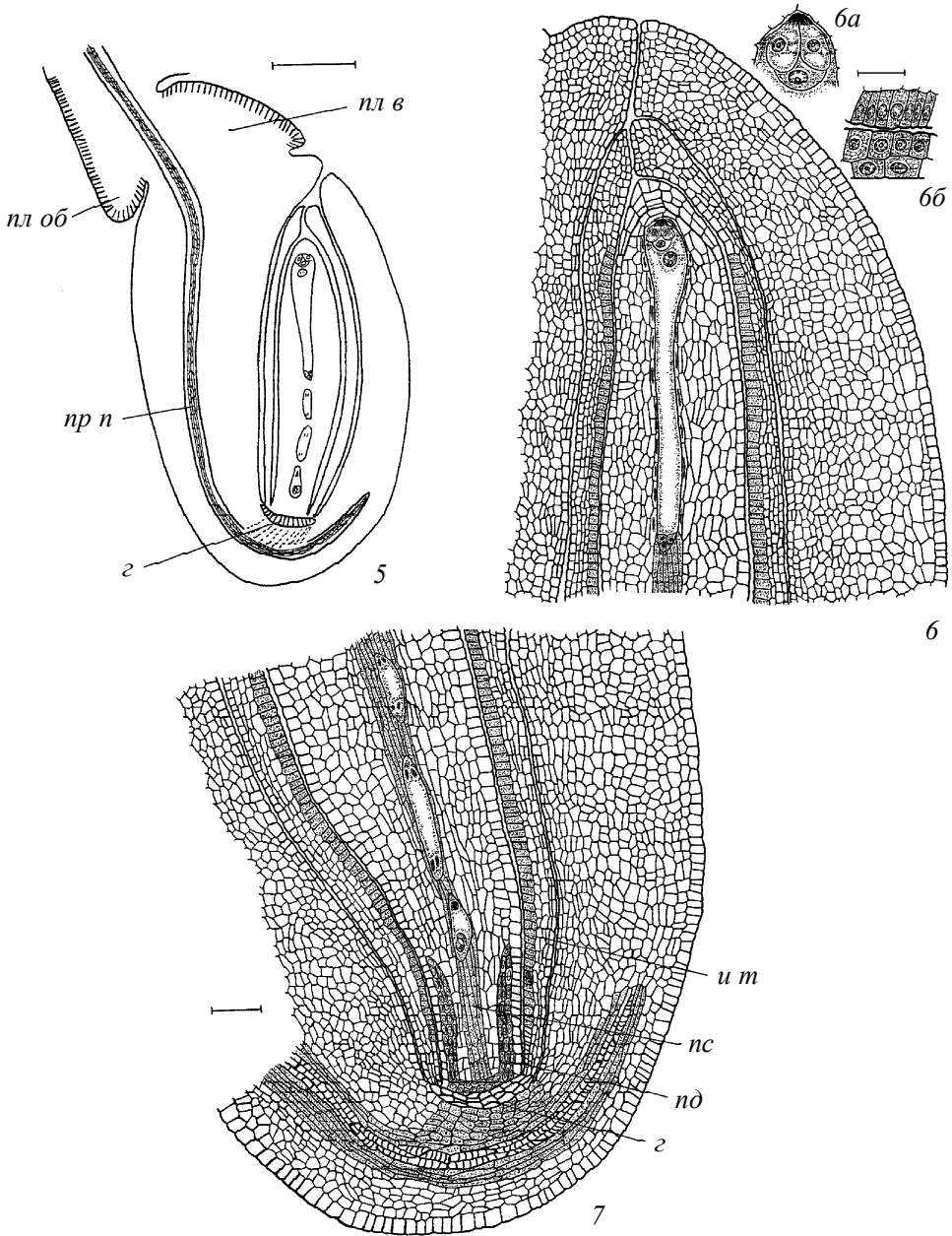


Рис. 77 (продолжение).

5–7 — семязачаток перед оплодотворением, формируются подиум, постамент и интегументальный тапетум; парietальная ткань почти полностью разрушилась; 6а, 6б — клетки (при большем увеличении) яйцевого аппарата (6а), интегументального тапетума и нуцеллуса (6б). Условные обозначения см. с. 195.

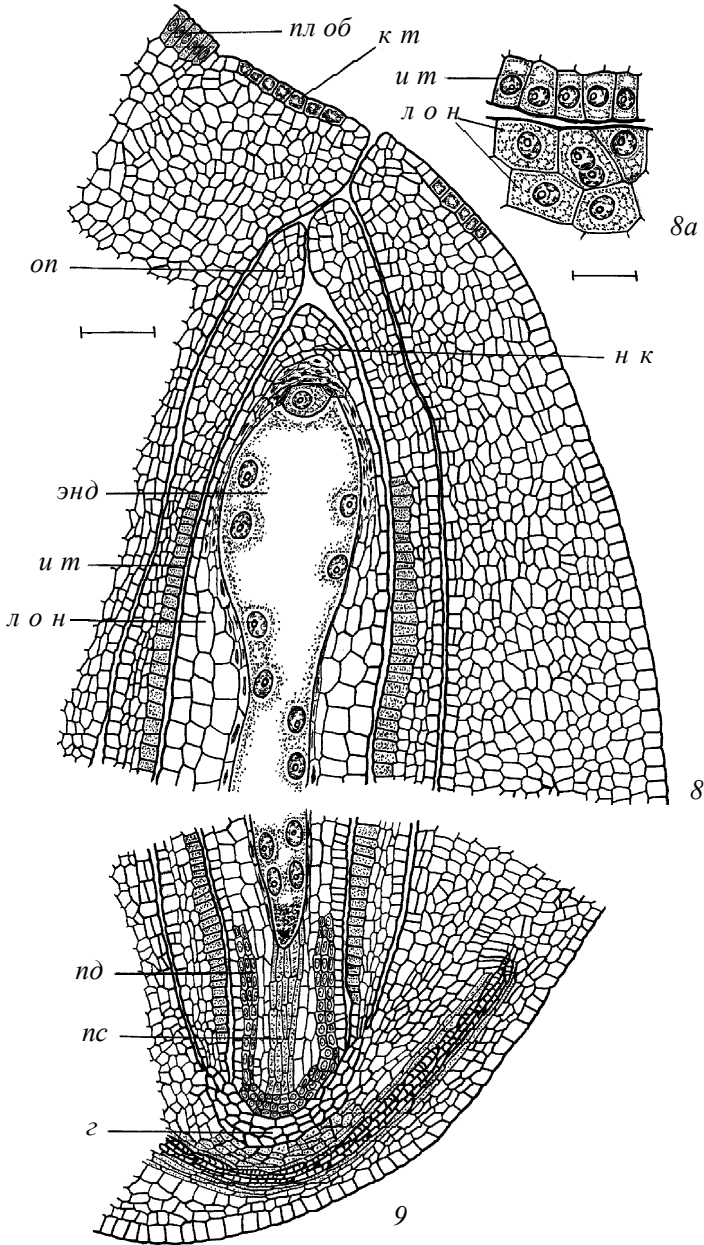


Рис. 77 (продолжение).

8, 9 — семязачаток на стадии зиготы, начало разрушения клеток в микропиллярной и средней зонах нуцеллуса, отложение танина в клетках наружной эпидермы наружного интегумента; 8а — клетки интегументального тапетума и нуцеллуса (при большем увеличении). Условные обозначения см. с. 195.

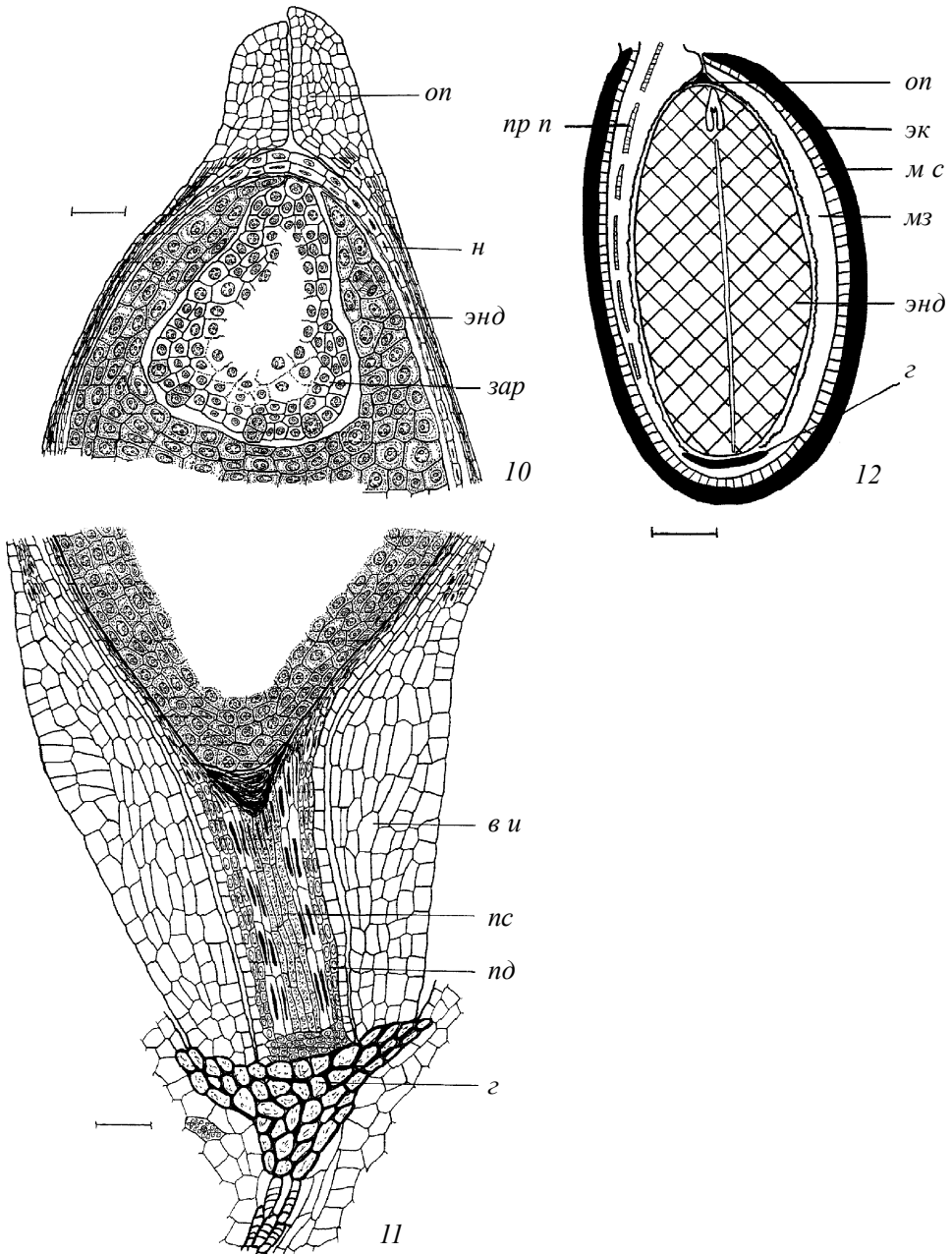


Рис. 77 (окончание).

10, 11 — семязачаток на стадии формирования ценоцитно-клеточной структуры и инициации эмбрионидов, клетки нуцеллуса в микропиллярной и средней зонах почти полностью разрушились, видна дегенерация клеток постамента на границе с эндоспермом, клетки гипостазы с лиг-

нуцеллуса и интегументов, а также отсутствием сформированного микропиле (Капаралов, Кутлунина, 2005). В неоплодотворенных семязачатках *Daphne arbuscula* первые признаки деструкции тканей и клеток обнаруживаются во внутреннем интегументе и нуцеллусе вблизи проводящего пучка, при этом отмечается преждевременная лигнификация клеточных оболочек гипостазы. Затем в этот процесс включается наружный интегумент, в котором имеется проводящий пучок, идущий из фуникулуса (Erdelská, 1999).

Целый комплекс признаков-маркеров для идентификации аномальных семязачатков еще до оплодотворения был обнаружен у *Paeonia lactiflora* (Шамров, 1997з): увеличение числа слоев и гипертрофия клеток интегументального тапетума и апикальной части внутреннего интегумента, преждевременная дегенерация нуцеллуса в микропилярной и средней частях семязачатка, преждевременное накопление танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента, иное строение клеток плацентарного obturator (рис. 77, 78).

Очень часто aberrantные семязачатки и семена характеризуются процессами деструкции, начиная с ранних стадий развития. Дегенерации могут подвергаться мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки, при этом в последних выявлены нарушения синтеза крахмала в центральной клетке (*Medicago*, *Trifolium* — Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Орел и др., 1985; Огородникова, 1989; Зимницкая, 1992; Казачковская, 1992; Полушкина, 1993).

Еще до оплодотворения у одних видов (*Paeonia anomala* — Яковлев, Иоффе, 1965; *P. lactiflora* — Шамров, 1997з) отмечается недоразвитие зародышевых мешков, у других — отсутствие в них клеткообразования (*Eucalyptus woodwardii* — Sedgley, 1989) или полная дегенерация клеток (*E. cinerea* — Полунина, 1957, 1963). После оплодотворения деструкции может подвергаться зародыш (*Nelumbo nucifera* — Vasilyeva, 1992; мутанты *Arabidopsis thaliana* — Meinke, 1982) либо зародыш и/или эндосперм (виды *Vaccinium* — Bell, 1957; Eaton, Jamont, 1966; Stushnoff, Palser, 1969; Анисимова, 1997).

Интересная особенность выявлена в aberrantных семязачатках *P. lactiflora* (Шамров, 1997з). В некоторых сохраняющихся зародышевых мешках яйцеклетка и синергиды проявляют способность к апомиксису (партеногенез, синергидная апогаметия), при этом вхождения пыльцевых трубок в зародышевые мешки не

нифицированными оболочками и танинами; 12 — зрелое семя; б о н — базальная область нуцеллуса, в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, зар — зародыш, и т — интегументальный тапетум, и д з м — инициалы диплоспорических зародышевых мешков, и пд — инициалы подиума, к т — клетка с танинами, л о н — латеральная область нуцеллуса, м — мегаспороцит, мз — мезотеста, м с — механический слой, н — нуцеллус, н и — наружный интегумент, н к — нуцеллярный колпачок, оп — оперкулум, пд — подиум, пл в — плацентарный вырост, пл об — плацентарный obturator, пр к — прокамбиальные клетки, пр п — проводящий пучок, пс — постамент, п т — париетальная ткань, с к — спорогенная клетка, энд — эндосперм, эк — экзотеста. Масштабная линейка: 1 — 20 мкм, 2–4, 6а, 6б, 8а — 30 мкм, 5 — 300 мкм, 6, 7 — 50 мкм, 8–11 — 100 мкм, 12 — 2000 мкм.

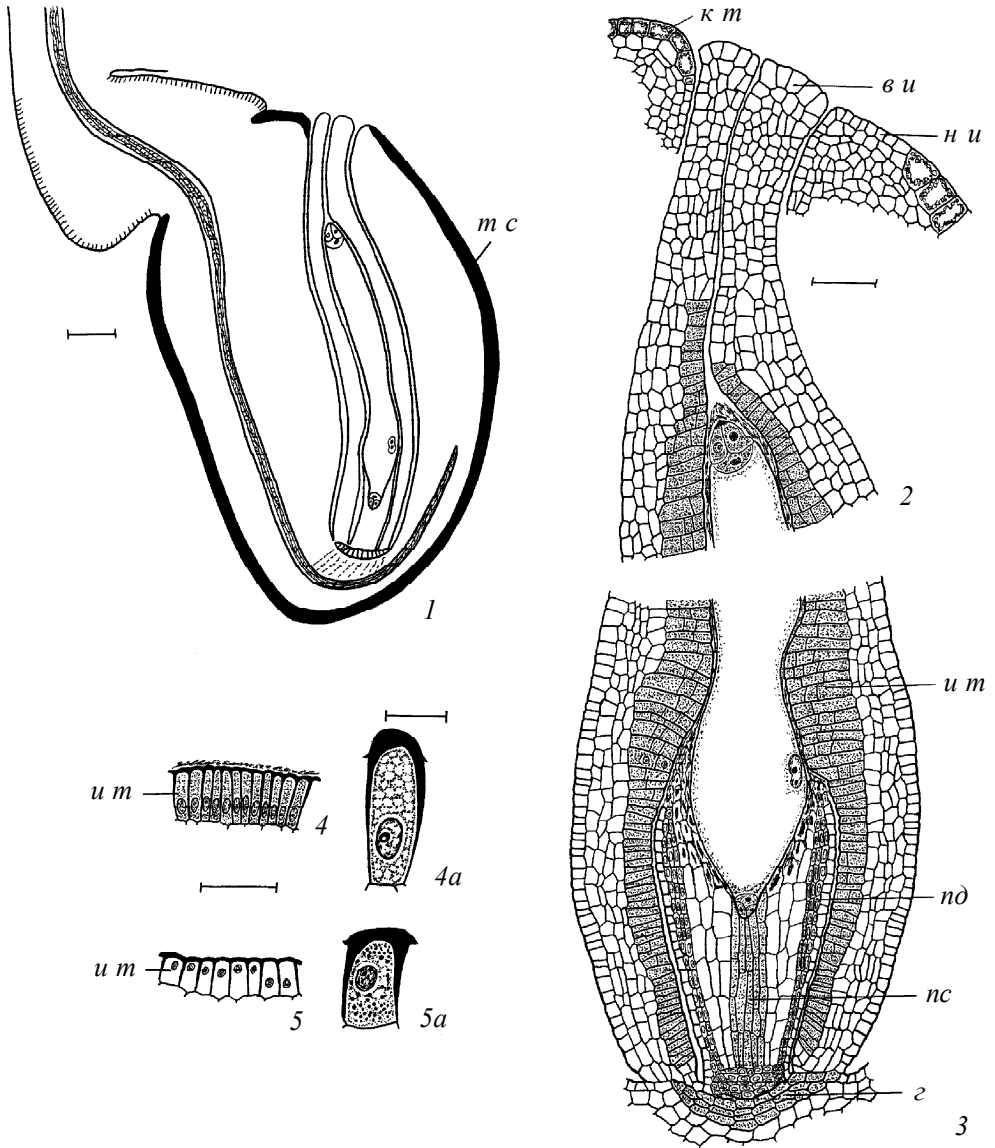


Рис. 78. Аномалии в развитии семязачатка у *Paeonia lactiflora* (по: Шамров, 1997з).

1-3 — аберранный семязачаток перед оплодотворением (1 — схема, 2 — микропилярная и 3 — халазальная части), почти полное разрушение клеток микропилярной и средней зон нуцеллуса, разрастание клеток интегументального тапетума, преждевременное отложение танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента; 4, 4а, 5, 5а — клетки интегументального тапетума в нормальном (4, 4а) и аберрантном (5, 5а) семязачатках; 6, 6а — микропилярная часть семязачатка с разросшимся нуцеллярным колпачком и формирующимся нуцеллярным зародышем (вероятно, из париетальной клетки); 7-9 — сохраняющиеся яйцеклетка и синергиды

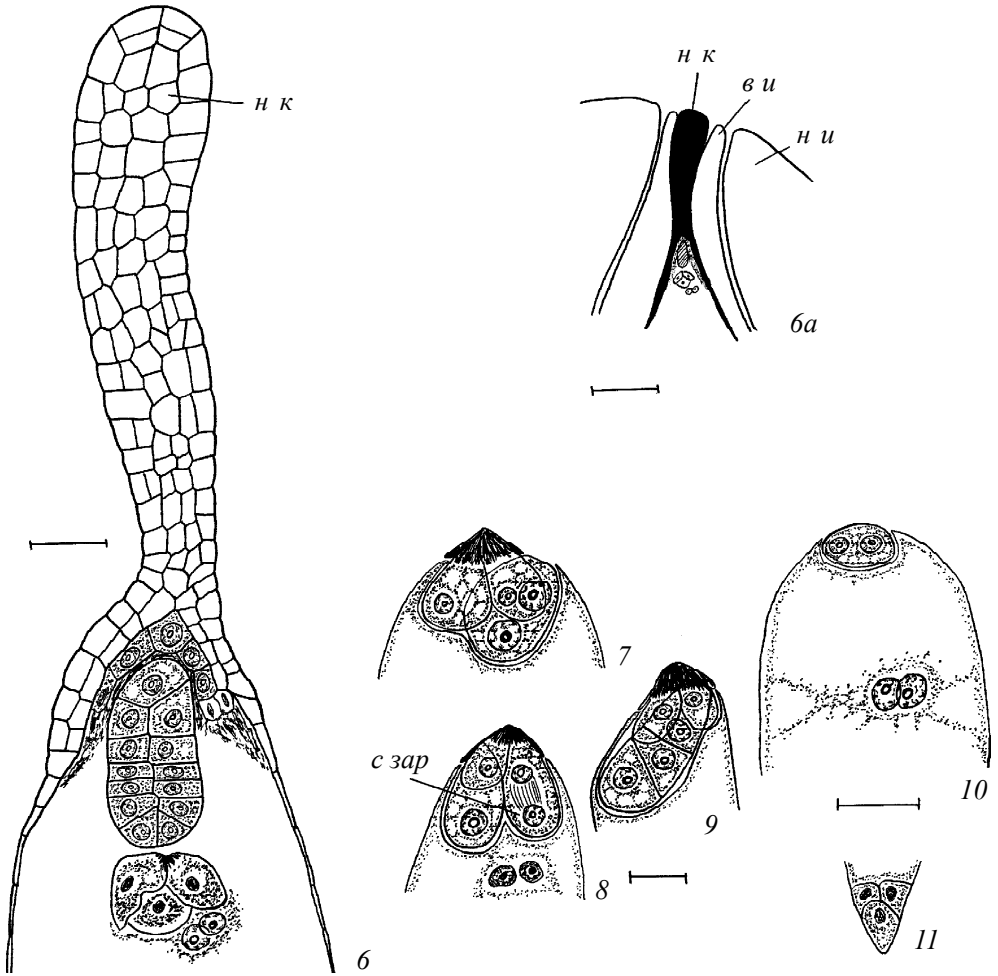


Рис. 78 (окончание).

и образование ценоцитного партеногенетического (7), синергидного (8) и клеточного партеногенетического (9) зародышей; 10 — сохраняющиеся центральная клетка (полярные ядра еще не объединились) и антиподы; развитие 2-ядерного проэмбрио из неоплодотворенной яйцеклетки; *в и* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *и т* — интегументальный тапетум, *к т* — клетка с танинами, *н и* — наружный интегумент, *н к* — нуцеллярный колпачок, *п д* — подиум, *п с* — постамент, *с зар* — синергидный зародыш, *т с* — таниносодержащий слой. Масштабная линейка: 1 — 300 мкм, 2–5, 6а — 100 мкм, 4а, 5а, 7–9 — 20 мкм, 6 — 30 мкм, 10, 11 — 50 мкм.

обнаружено. Возникшие апомиктические зародыши до конца не развиваются и гибнут на ранних стадиях развития по мере деструкции тканей аберрантных семян.

Таким образом, аберрантные семязачатки и семена можно диагностировать по комплексу признаков-маркеров: изменение морфологического типа и соотношения размеров элементов семязачатка, изменение динамики развития (преждевременная дегенерация, длительное сохранение), отсутствие структур или образование дополнительных.

Признаками, важными для диагностики аберрантных семязачатков, могут быть не только отклонения в их строении и развитии, но и специфика метаболизма в отдельных тканях. В связи с этим представляет интерес рассмотрение транспорта веществ в развивающемся семязачатке в норме и под влиянием различных факторов.

Пути поступления веществ в развивающийся семязачаток

Транспорт метаболитов является интегрирующим фактором существования семязачатка как системы. Он включает их поступление по проводящей системе из плаценты в репродуктивные и соматические ткани, а также перераспределение в процессе развития через систему специализированных тканей (гипостаза, подиум, поамент, интегументальный тапетум, гаустории).

Координация процессов роста, дифференциации и метаболизма в семязачатке, как и в растении в целом, обеспечивается на разных уровнях организации тремя типами транспорта: 1) между семязачатком и плацентой — дальний транспорт, 2) между клетками различных тканей — коротко-дистантный, или средний, 3) между органеллами каждой клетки — внутриклеточный, или ближний (Курсанов, 1976; Лютге, Хигинботам, 1984).

Дальний транспорт осуществляется по флоэме и ксилеме. По фуникулярному проводящему пучку, оканчивающемся у большинства растений в халазе, реже продолжающемся в интегументы (*Campanulaceae*, *Magnoliaceae*, *Paeoniaceae*), осуществляется трофическая связь семязачатка с плацентой (Kühn, 1928). У ряда высокоспециализированных таксонов эта связь обеспечивается средним типом транспорта либо по тяжам прокаμβиальных клеток (*Buddlejaceae*, *Caprifoliaceae*, *Gentianaceae*), либо по системе клеток всех тканей фуникулуса (*Gesneriaceae*, *Orchidaceae*). В этом случае пластические вещества из плацентарных проводящих пучков преимущественно симпластически перемещаются в структуры семязачатка. В сформированном семязачатке коротко-дистантный тип транспорта метаболитов характерен, прежде всего, для нуцеллула, халазы, паренхимы интегумента, клеточные стенки которых являются тонкими и пронизаны многочисленными плазмодесмами. Существует мнение, что плазмодесмы располагаются чаще там, где осуществляется интенсивный транспорт (Robards, Lucas, 1990), а первичной причиной их образования в ходе цитокинеза является поступление ассимилятов в делящие-

ся клетки по единой распределительной сети (Гамалей, 1994) в рамках определенного алгоритма развития (Silk, 2006). В эпидерме интегументов плазмодесмы имеются только на радиальных стенках клеток, вследствие чего движение веществ идет послойно (Mogensen, 1973; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983; Беляева, Полюшкина, 1984).

В семязачаток вещества поступают преимущественно из цветоложа, стенки завязи и плаценты. Они выявляются прежде всего в халазе, поскольку здесь у многих таксонов оканчивается проводящий пучок, а затем перемещаются в различные репродуктивные и соматические ткани семязачатка (Buell, 1952; Сое, 1954; Mogensen, 1973a, b; Bhandari et al., 1980, 1985; Tilton, Lersten, 1981).

В семязачатках с интегументальным тапетумом в клетках последнего синтезируются различные физиологически активные вещества, которые непосредственно поступают в халазу. Кроме того, под действием гидролитических ферментов (амилазы, протеазы), секретируемых клетками интегументального тапетума, может происходить разрушение смежных клеток паренхимы интегумента, после чего продукты гидролиза могут перемещаться в халазу (Цингер, 1958; Newcomb, 1973a, b; Van Went, 1989).

Передвижение веществ из халазы к развивающимся спорогенным и гаметофитным структурам осуществляется посредством различных специализированных тканей, среди которых важная роль принадлежит гипостазе (Lonay, 1922; Цингер, 1958; Malik, Vermani, 1975; Tilton, 1980b; Tilton et al., 1984; Шамров, 1990б, 1999б, 2002б; Shamrov, 1991, 1992; Von Teihman, Von Wyk, 1991; Nath, 1993; Шамров, Анисимова, 1993а, б; Batygina, Shamrov, 1999).

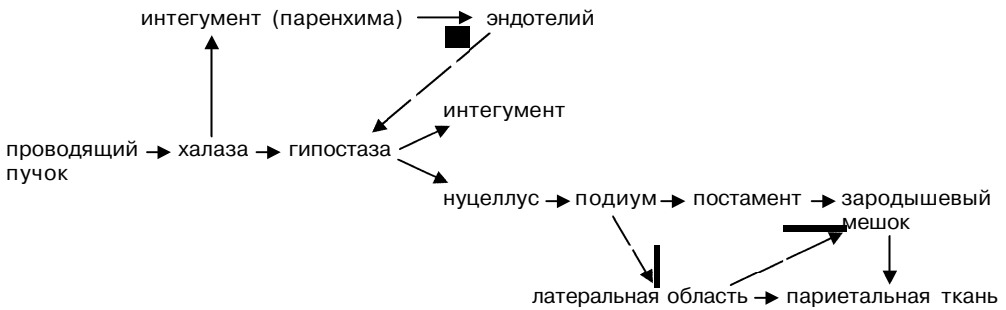
Положение гипостазы в основании нуцеллуса и интегументов и ее контакт с проводящей системой семязачатка свидетельствуют о том, что она является своеобразным распределителем питательных веществ в семязачатке, снабжая метаболитами как репродуктивные, так и соматические ткани. В типичных тенуинуцеллятных семязачатках гипостаза непосредственно граничит с зародышевым мешком. В других типах семязачатков вещества в зародышевый мешок поступают из гипостазы через центральную часть подиума и далее через постамент (в крассиуцеллятных семязачатках *Ceratophyllaceae*, *Juncaceae*, *Paeoniaceae* — Shamrov, 1992; Шамров, Анисимова, 1993а; Шамров, 1997з, и; в медионуцеллятных семязачатках *Poaceae* — Воронова и др., 2002) либо только через постамент (в медионуцеллятных семязачатках некоторых *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992) или постаментоподиум (в медионуцеллятных семязачатках *Campanulaceae*, *Liliaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; Шамров, 1999а). В семязачатках некоторых растений различные структуры (синергиды, антиподы, эндосперм, суспензор и др.) формируют гаустории, клетки которых имеют гипертрофированные ядра и плотную цитоплазму. Они поглощают питательные вещества из соседних тканей и снабжают ими развивающийся зародышевый мешок, а в дальнейшем — эндосперм и зародыш (Subramanyam, 1949; Arekal, 1963; Maheshwari, Kapil, 1966; Masand, Kapil, 1966; Philipson, 1981; Nikiticheva, 1983; Mikesell, 1990).

Таким образом, направленный транспорт метаболитов в семязачатке обеспечивается системой различных структур (см. схему).

Существует несколько подходов к изучению механизмов транспорта веществ в семязачатке. Один из них включает использование красителей-флуорохромов (Mogensen, 1981b; Zhang, Zheng, 1988; Wang, Fisher, 1994; Mäkelä et al., 2005) или

Схема

Система структур, обеспечивающая направленный транспорт метаболитов в семязачатке



радиоактивных изотопов (Сое, 1954) для того, чтобы проследить апопластический или симпластический пути транспорта. Другой подход основан на применении гистохимических и иммунохимических реакций (Willemse, Bednara, 1979; Шамров, 1990б; Ho et al., 1991; Sung et al., 1994; Wittich, 1998).

Во многих исследованиях по семязачатку транспорт веществ рассматривается не в динамике, а только на отдельных стадиях, чаще в период формирования зародышевого мешка (см. Subramanyam, 1960a, b; Johri, 1962; Masand, Kapil, 1966; Willemse, Van Went, 1984; Шамров, 1994н). Тем не менее, имеющиеся данные позволяют получить представление о передвижении веществ в процессе развития семязачатка или на его основных этапах.

В тенуинуцеллярном семязачатке *Linaria bipartita* в фуникулусе дифференцируются удлиненные тонкостенные клетки, по которым вещества, достигнув халазы, транспортируются в зародышевый мешок через его халазальный полюс. Часть метаболитов, возможно, проникает в зародышевый мешок с микропилярного полюса через интегументальный тапетум (Kallarackal, Bhatnagar, 1981).

В краcсинуцеллярном семязачатке видов *Oenothera* клетки нуцеллуса, особенно париетальной ткани, в период мегаспорогенеза и раннего развития зародышевого мешка заполняются крахмалом до тех пор, пока в клетках, расположенных в основании внутреннего интегумента (вероятно, это клетки гипостазы), не накапливаются специфические темноокрашенные вещества, блокирующие дальнейший транспорт метаболитов (Ishikawa, 1918). У *Agave parryi* (см. рис. 85, 1) главный путь поступления веществ из хорошо развитого фуникулярного проводящего пучка в зародышевый мешок проходит через халазальную область семязачатка и поста-

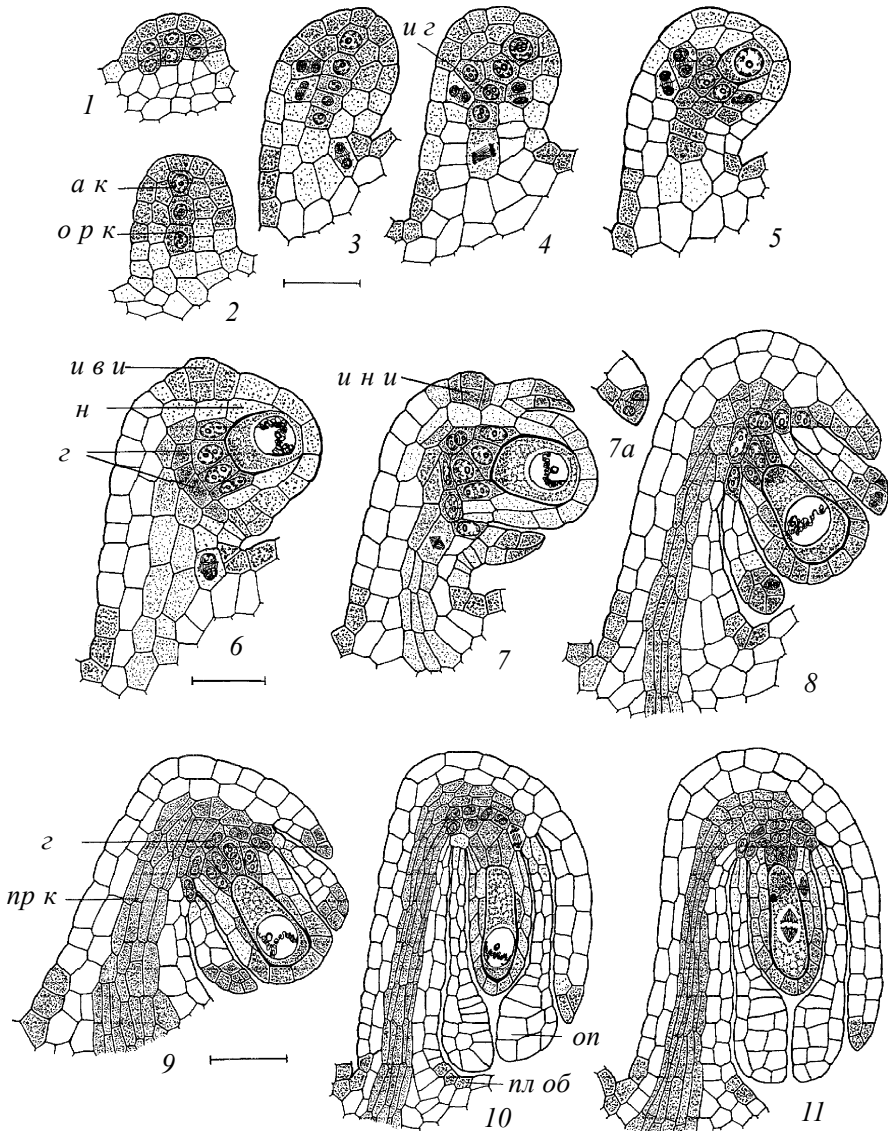


Рис. 79. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gagea stipitata* на начальных стадиях развития (по: Шамров, 1999а).

1, 2 — формирование примордия семязачатка и дифференциация в нем археспориальной клетки; 3–5 — дифференциация гипостазы в примордии семязачатка; 6–11, 7а — дифференциация интегументов и нуцеллуса в семязачатке на стадии мегаспороцита, вступившего в мейоз; крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; ак — археспориальная клетка, з — гипостаза, и в и — инициалы внутреннего интегумента, и з — инициалы гипостазы, и н и — инициалы наружного интегумента, н — нуцеллус, оп — оперкулум, орк — осевой ряд клеток, пл об — плацентарный обтуратор, прк — прокамбиальные клетки. Масштабная линейка — 30 мкм.

мент. Не исключено также передвижение веществ, накопленных ранее в нуцеллусе (Tilton, Mogensen, 1979).

В нуцеллусе медионуцеллятного семязачатка *Gasteria verrucosa* в период мегаспорогенеза отмечается полярность в накоплении различных веществ. В клетках нуцеллуса под развивающимся мегаспороцитом (впоследствии тетрадой мегаспор) выявляются белки, пероксидаза, кислая фосфатаза, липофильные вещества. Постепенно они обнаруживаются в функционирующей мегаспоре, тогда как в остальных мегаспорах, особенно в микропилярной, аккумулируются эстераза, гликолипиды, основная фосфатаза (Willemse, Bednara, 1979). Биохимическое исследование показало, что у этого вида во время мегаспорогенеза слабый поток растворимых сахаров во все ткани семязачатка сменяется их направленным интенсивным потоком в нуцеллус и зародышевый мешок (Willimse, Franssen-Verhejen, 1983).

В медионуцеллятных семязачатках *Gasteria verrucosa* и *Zea mays* на ранних стадиях развития разгрузка метаболитов из проводящего пучка происходит в халазе, и затем они входят в нуцеллус в направлении халазальной (функционирующей) мегаспоры тетрады. Во время развития зародышевого мешка в семязачатке *G. verrucosa* направление потока веществ изменяется в сторону микропилярной части нуцеллуса, так как формирующаяся гипостаза с лигнифицированными клеточными стенками представляет собой барьер для апопластического поступления веществ в зародышевый мешок через халазу. У *Z. mays*, как считает автор, гипостаза не формируется и поступление веществ из нуцеллуса в зародышевый мешок становится возможным по всем направлениям (Wittich, 1998).

В крассинуцеллятном семязачатке *Quercus gambelii* основной путь транспорта веществ проходит через наружный интегумент и халазу, а затем через постамент в зародышевый мешок (Mogensen, 1973). У *Zephyranthes rosea* и *Lagenaria vulgaris* один поток метаболитов из халазы идет в интегументы. Затем из внутреннего интегумента они непосредственно или через систему клеток нуцеллуса проходят в зародышевый мешок. Другой поток веществ из халазы поступает в гипостазу и нуцеллус и в дальнейшем во все клетки зародышевого мешка (Malik, Vermani, 1975). Результаты автордиографического исследования показали, что у *Zephyranthes drummondii* большинство веществ в сформированном семязачатке, обходя гипостазу, аккумулируется в нуцеллусе и затем используется во время развития эндосперма и зародыша (Coe, 1954).

У *Spinacia oleracea* на ранних стадиях вещества из халазы поступают в интегумент и нуцеллус, при этом в развивающийся зародышевый мешок — только из базальной области нуцеллуса. Перед оплодотворением они, по-видимому, перестают транспортироваться в зародышевый мешок вследствие сильного разрастания халазальной части нуцеллуса в связи с преобразованием анатропного семязачатка в амфитропный (Wilms, 1980).

В качестве показателя направленности транспорта метаболитов можно использовать динамику пластических веществ в отдельных тканях семязачатка (см. рис. 46–76). Изменения в характере поступления веществ происходят во время струк-

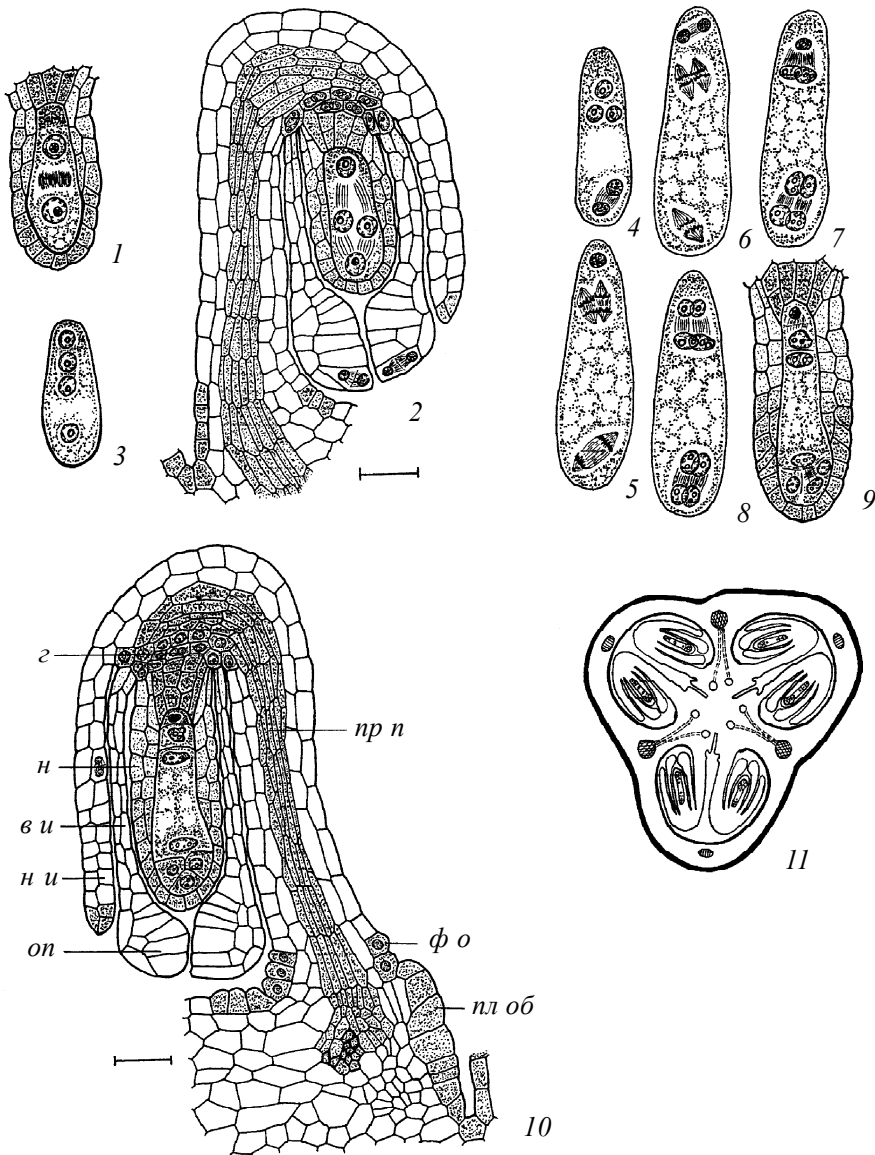


Рис. 80. Динамика содержания крахмала и декстринов в семязачатке *Gagea stipitata* во время мегаспорогенеза и формирования зародышевого мешка (по: Шамров, 1999а).

1–3 — формирование структур семязачатка в период мегаспорогенеза; 4–9 — стадии развития зародышевого мешка; 10 — семязачаток со сформированным зародышевым мешком; 11 — завязь с семязачатками перед оплодотворением; крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; *v u* — внутренний интегумент, *z* — гипостаса, *n* — нуцеллус, *n u* — наружный интегумент, *op* — оперкулум, *π λ ο β* — плацентарный obturator, *π ρ π* — проводящий пучок, *φ ο* — фуникулярный obturator. Масштабная линейка: 1–10 — 30 мкм, 11 — 100 мкм.

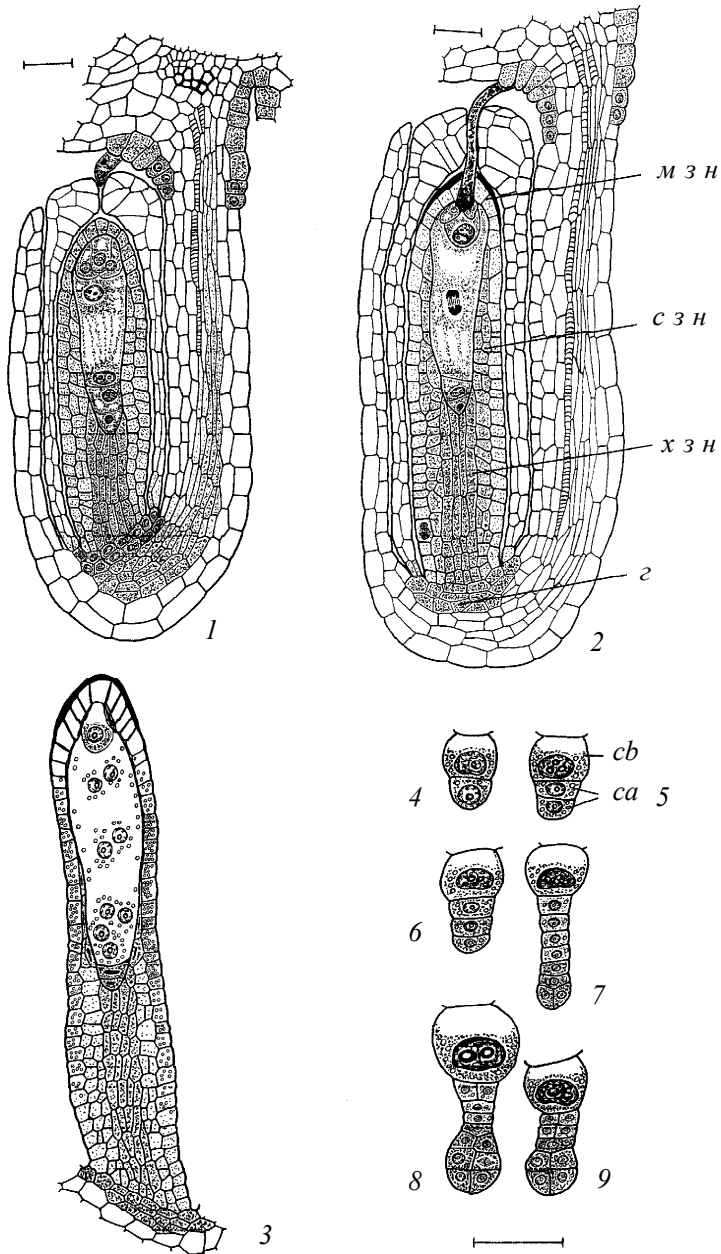


Рис. 81. Динамика содержания крахмала и декстринов в семячатке во время оплодотворения и на ранних стадиях развития семени *Gagea stipitata* (по: Шамров, 1999а).

1 — вхождение пыльцевой трубки в семячаток; 2 — деление ядра первичной клетки эндосперма; 3–14 — семя на начальных стадиях формирования нуклеарного эндосперма и глобу-

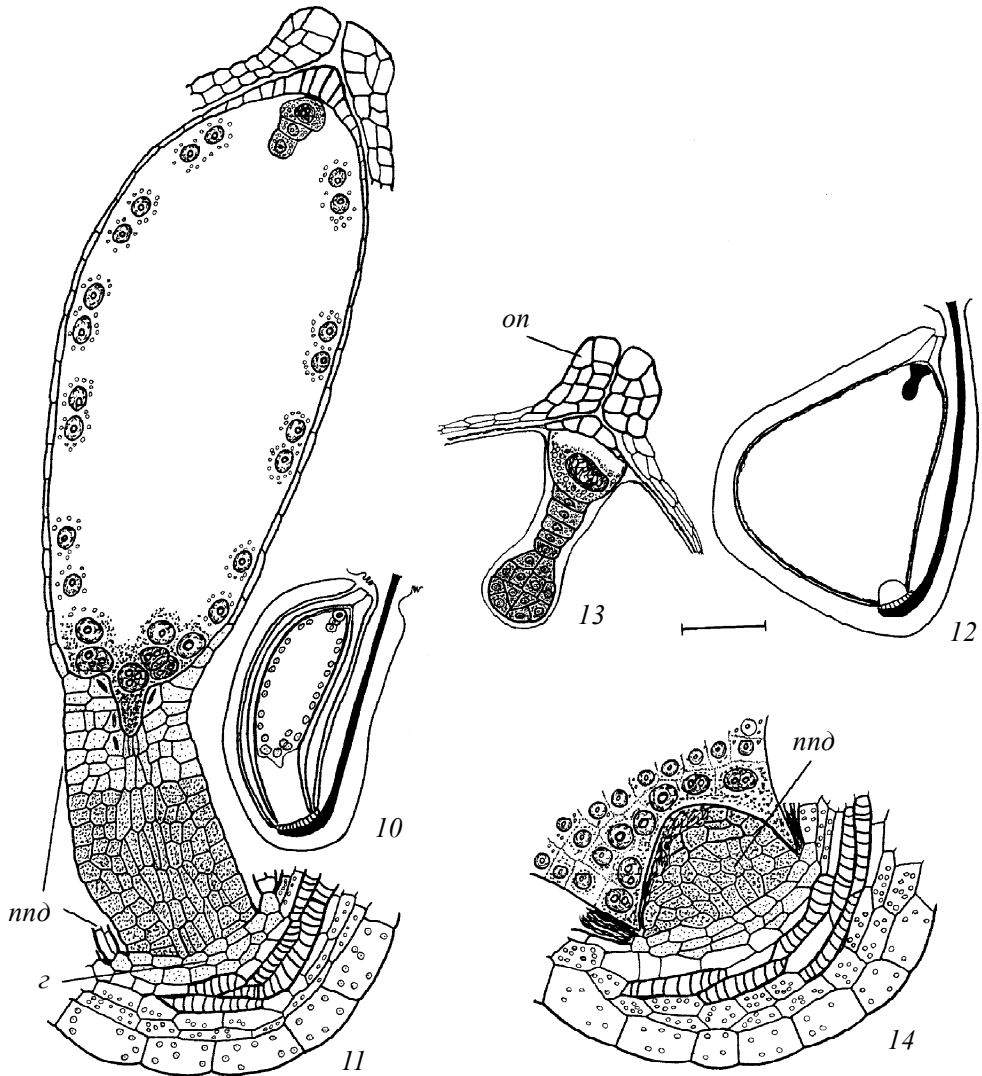


Рис. 81 (окончание).

лярного зародыша; крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками; *z* — гипостаза, *м з н* — микропиллярная зона нуцеллуса, *оп* — оперкулум, *пнд* — постаменто-подиум, *с з н* — средняя зона нуцеллуса, *х з н* — халазальная зона нуцеллуса, *са* — апикальная клетка, *сб* — базальная клетка. Масштабная линейка: 1–9, 11, 13, 14 — 30 мкм, 10, 12 — 100 мкм.

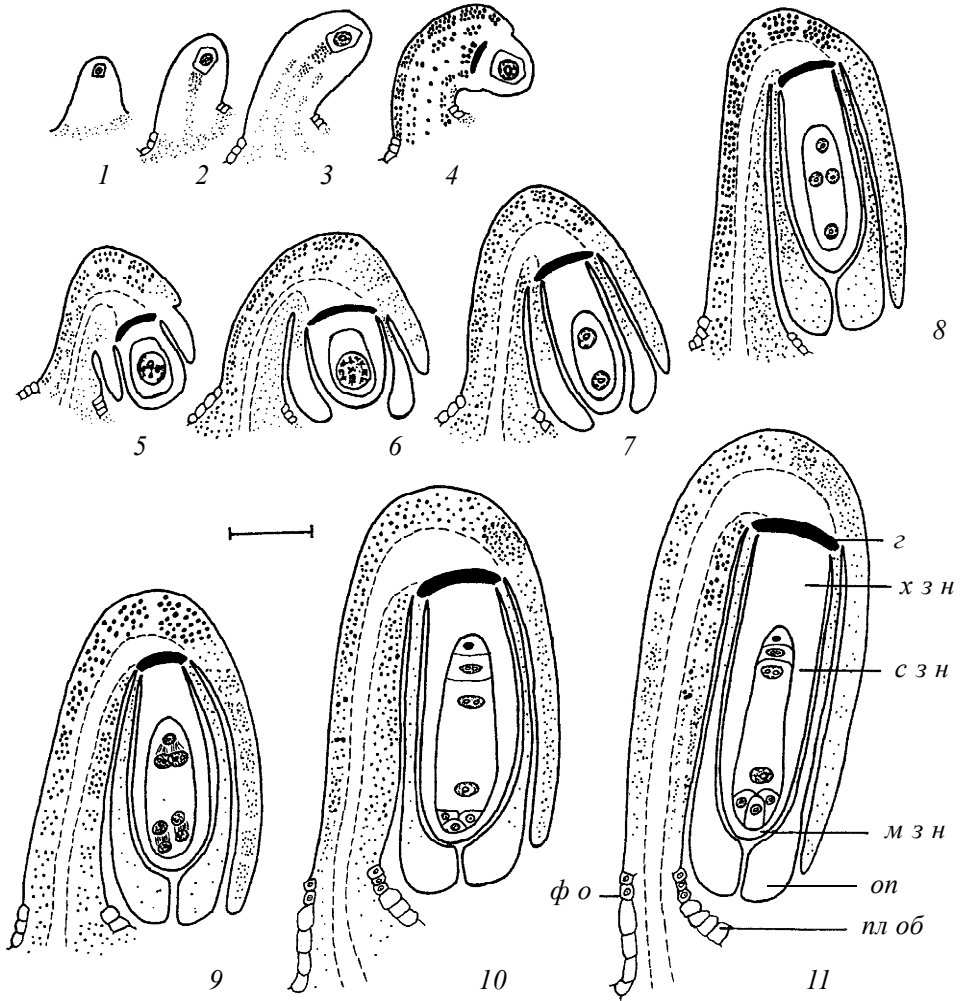


Рис. 82. Динамика содержания крахмала в структурах развивающегося тычинки и семени *Gagea stipitata* (по: Шамров, 1999а).

1-3 — примордий тычинки; 4-8 — тычинка во время мегаспорогенеза; 9-11 — тычинка во время развития зародышевого мешка; 12-15 — семя во время раннего эмбриогенеза; крахмал показан точками разной плотности; 2 — гипостаза, м з н — микропилярная зона нуцеллуса, оп — оперкулум, пл об — плацентарный обтуратор, пнд — постамент-подиум, с з н — средняя зона нуцеллуса, ф о — фуникулярный обтуратор, х з н — халазальная зона нуцеллуса, энд — эндосперм. Масштабная линейка — 50 мкм.

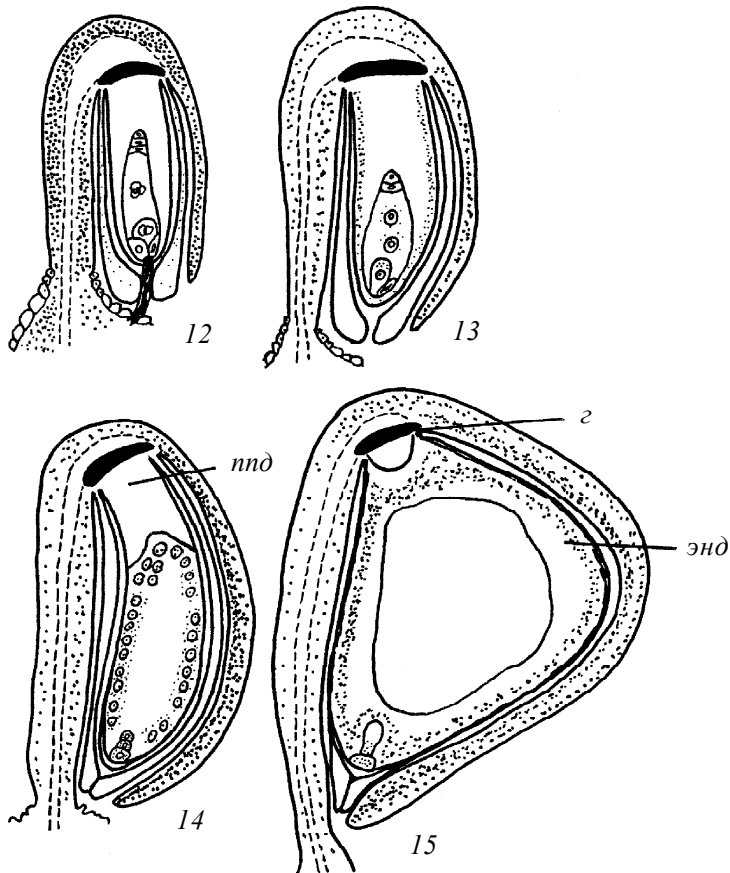


Рис. 82 (окончание).

турно-функциональной перестройки (критические стадии) и коррелятивно связаны с типом семязачатка и строением его отдельных элементов (Shamrov, Anisimova, 2003a). Результаты гистохимического исследования свидетельствуют о том, что во время дифференциации археспориальной клетки предшественники нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов имеются в плацете и, вероятно, поступают во все ткани примордия семязачатка (Шамров, 1990б, 1999а; Шамров, Никитичева, 1992; Anisimova, Shamrov, 1992; Shamrov, 1992, 2000а; Шамров, Анисимова, 1993а).

До образования тяжей прокамбиальных клеток (например, в крассинуцеллятном семязачатке *Luzula pedemontana* на стадии сформированного мегаспороцита, а в тенуинуцеллятном семязачатке *Gentiana cruciata* — после завершения мегаспорогенеза) метаболиты продолжают поступать во все формирующиеся структуры и накапливаются в них в больших количествах. В крассинуцеллятном семязачатке *L. pedemontana* в период мегаспорогенеза как ранее накопленные, так и вновь

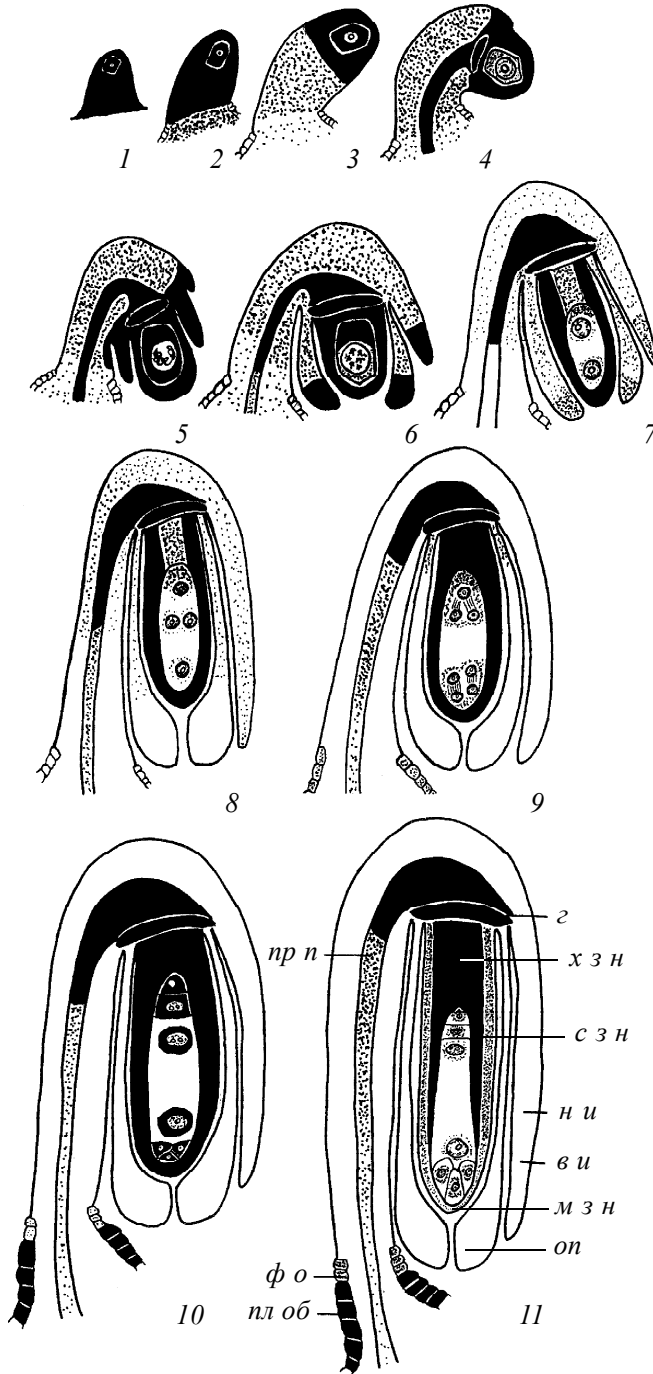


Рис. 83.

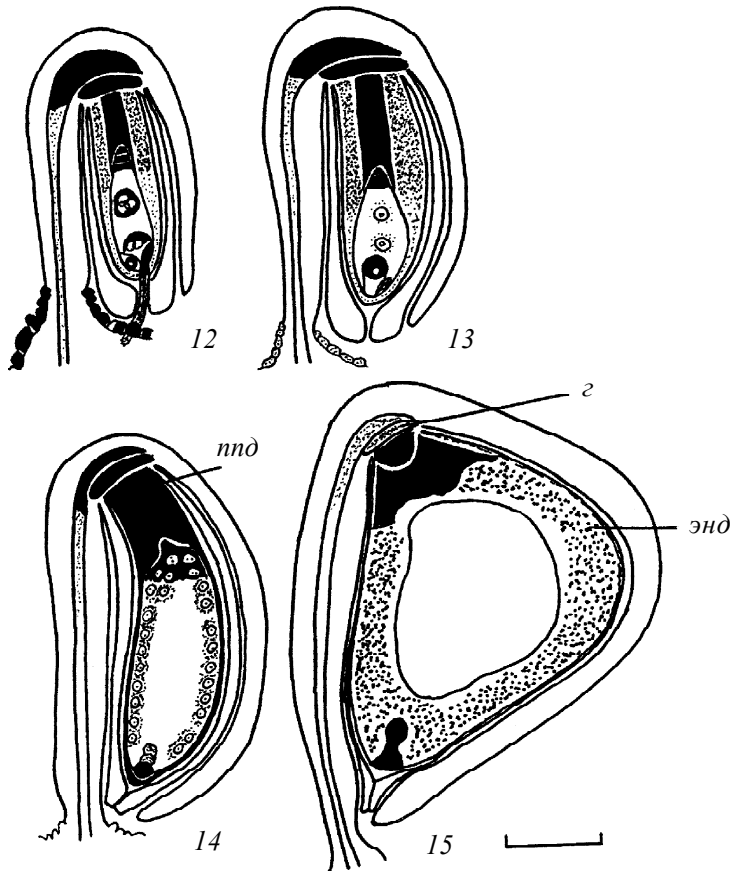


Рис. 83 (окончание). Динамика содержания белков в различных структурах развивающегося тычинчатка и семени *Gagea stipitata* (по: Шамров, 1999а).

1–3 — примордий тычинчатка; 4–8 — тычинчаток во время мегаспорогенеза; 9–11 — тычинчаток во время развития зародышевого мешка; 12–15 — семя во время раннего эмбриогенеза; высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, средний — точками; г — гипостаза, м з н — микропиллярная зона нуцеллуса, он — оперкулум, пл об — плацентарный обтуратор, nnd — постаменто-подиум, пр п — проводящий пучок, с з н — средняя зона нуцеллуса, ф о — фуникулярный обтуратор, х з н — халазальная зона нуцеллуса, энд — эндосперм. Масштабная линейка — 50 мкм.

поступающие вещества преимущественно расходуются. Это, вероятно, связано с процессами роста и интенсивными делениями клеток в местах формирования структур тычинчатка, отложением каллозы в мегаспороците и возникающих мегаспорах. Однако с началом развития зародышевого мешка, когда формируются подиум и проводящий пучок с элементами флоэмы и ксилемы, метаболиты вновь накапливаются в соматических тканях тычинчатка.

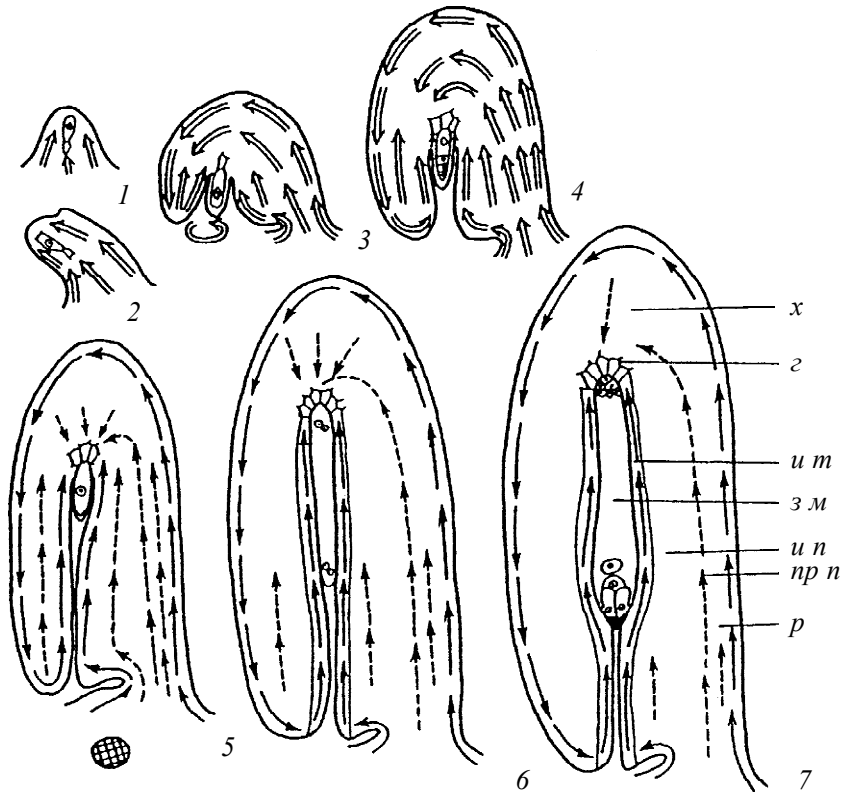


Рис. 84. Возможные пути транспорта веществ в развивающемся tenuinucellarном семязачатке *Gentiana cruciata* (по: Шамров, 1990).

Одинарными стрелками показано преимущественное поступление N-метаболизмов, пунктирными — C-метаболизмов, двойными — одновременное поступление N- и C-метаболизмов; *z* — гипостаза, *zm* — зародышевый мешок, *un* — интегументальная паренхима, *ut* — интегументальный тапетум, *prn* — проводящий пучок, *p* — рафе, *x* — халаза.

В tenuinucellarном семязачатке *G. cruciata* с началом образования зародышевого мешка, когда разрушается нуцеллус и формируются тяжи прокамбиальных клеток и интегументальный тапетум, происходит перераспределение поступления метаболизмов. Из плаценты по прокамбиальным клеткам и из большинства соматических тканей семязачатка вещества перемещаются в зародышевый мешок, о чем свидетельствует увеличение в нем содержания крахмала и белков. В красинуцеллярном семязачатке *L. pedemontana* эта особенность выявляется только после оплодотворения: к стадии раннего глобулярного зародыша вещества начинают поступать преимущественно в зародыш и эндосперм.

В медионуцеллярном семязачатке *Gagea stipitata*, характеризующемся хорошо развитым проводящим пучком, в течение мейоза и на ранних стадиях формиро-

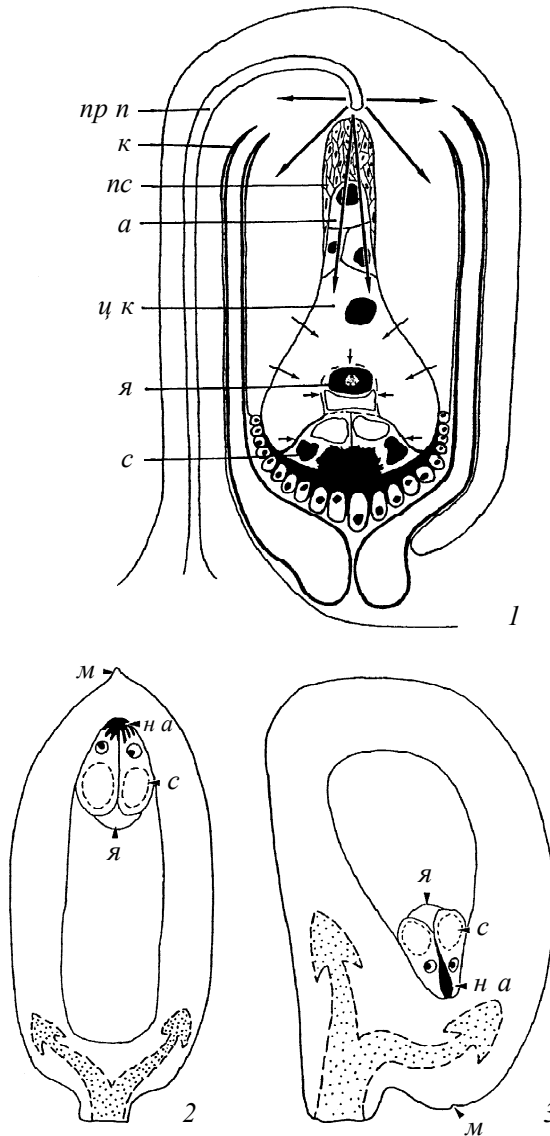


Рис. 85. Пути транспорта веществ в семязачках различных видов растений.

1 — поступление метаболитов из проводящего пучка через постамент (гипостазу, согласно представлениям авторов) и далее антиподы у *Agave parryi* (большие стрелки), из нуцеллуса через центральную клетку (маленькие стрелки); вокруг внутреннего интегумента, а также в основании интегументов и нуцеллуса мощный слой кутикулы (по: Tilton, Mogensen, 1979); 2, 3 — основные пути передвижения уранина в семязачатке *Polygonum capitatum* (2) и *Nicotiana tabacum* (3) (по: Mogensen, 1981b); а — антипода, κ — кутикула, м — микропиле, н а — нитчатый аппарат, np n — проводящий пучок, πσ — постамент, с — синергида, ζ κ — центральная клетка, я — яйцеклетка.

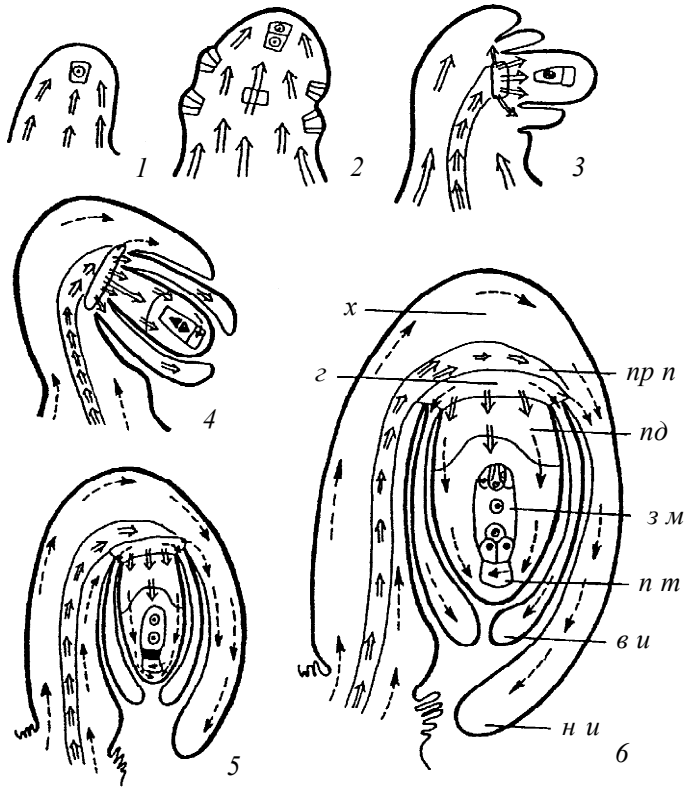


Рис. 86. Возможные пути транспорта веществ в развивающемся краassinуцеллятном семязчатке *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993б).

Пунктирными стрелками показано преимущественное поступление С-метаболитов, двойными — одновременное поступление N- и С-метаболитов; *в и* — внутренний интегумент, *z* — гипостаза, *z м* — зародышевый мешок, *н и* — наружный интегумент, *п д* — подиум, *п р п* — проводящий пучок, *п т* — париетальная ткань, *х* — халаза.

вания зародышевого мешка ассимиляты обнаруживаются в большинстве структур семязчатка (Шамров, 1999а). В процессе завершения мегagamетогенеза вещества исчезают из интегументов, рафе и фуникулуса, однако основной поток метаболитов в зародышевый мешок продолжает осуществляться через проводящий пучок, о чем свидетельствуют высокие уровни содержания белков и декстринов в халазе. Как накопившиеся ранее в тканях, так и вновь поступающие через проводящий пучок метаболиты затем обнаруживаются на пути следования в зародышевый мешок — в гипостазе и центральной части постаменто-подиума (рис. 79–83).

Во время мегаспорогенеза в медионуцеллятном семязчатке *Gymnadenia conopsea*, в котором не дифференцируются ни проводящий пучок, ни прокаmbиальные клетки, метаболиты из плаценты аккумулируются в большинстве тканей

семязачатка. Однако с началом развития зародышевого мешка, особенно после деструкции наружных клеток гипостазы, вещества постепенно перемещаются в зародышевый мешок через постамент (Шамров, Никитичева, 1992).

Высказано предположение, что в тенуинуцеллярном семязачатке (рис. 84, 1–7) N-метаболиты (вещества белковой природы) поступают в развивающийся зародышевый мешок преимущественно по эпидерме семязачатка, интегументальному тапетуму и гипостазе, а С-метаболиты (вещества углеводной природы) — преимущественно по клеткам прокамбиального тяжа и гипостазы (Шамров, 1990б). О таком же характере поступления метаболитов (рис. 85, 2, 3), возможно, свидетельствует перемещение флуорохрома из фуникулуса как в халазальную, так и в микропиллярную части сформированного семязачатка у некоторых растений (Mogensen, 1981b; Zhang, Zheng, 1988). В крассинуцеллярном семязачатке с хорошо дифференцированной проводящей системой (рис. 86, 1–6) метаболиты из плаценты поступают в зародышевый мешок и окружающие ткани главным образом по проводящему пучку через систему специализированных тканей (Шамров, Анисимова, 1993в).

Существует точка зрения (Батыгина, 1984а), что в завязи и семязачатке существует несколько путей транспорта веществ, которые могут изменяться в ходе развития и осуществляться различными структурами. На основании анализа литературных данных и результатов изучения семязачатка у *Nelumbo nucifera* и *Triticum aestivum* (Батыгина, ориг. данные) было сделано предположение, что существует по крайней мере три типа транспорта: апикальный, базальный и латеральный.

Пути поступления веществ в зародышевый мешок

Значительная часть работ, главным образом ультраструктурные исследования, посвящена передвижению метаболитов непосредственно из тканей семязачатка в зародышевый мешок. В клетках зародышевого мешка формируются выросты стенок, которые увеличивают поверхность плазмалеммы и играют важную роль в трансмембранном переносе веществ, выполняя функцию адсорбции и секреции (Jensen, 1965; Maze, Lin, 1975; Folsom, Peterson, 1984; Vijayaraghavan et al., 1988b, c; Summer, 1989; Плющ, 1992). Время появления выростов в стенках зародышевого мешка варьирует у разных растений, коррелируя с началом исчезновения запасных веществ из окружающих клеток нуцеллуса и интегумента либо с дегенерацией этих клеток (Schulz, Jensen, 1968, 1969, 1977; Hardham, 1976; Fougire-Rifot, 1978; Kudlicka et al., 1981; Tilton et al., 1984; Vijayaraghavan et al., 1988a, b; Johansson, Walles, 1994).

В питании зародышевого мешка важную роль играют антиподы, которые выполняют функции адсорбции, транспорта и синтеза ряда метаболитов (см. Lötscher, 1905). Для большинства растений характерен базальный транспорт (через антиподы) веществ в зародышевый мешок (Mikulska, Rodkiewicz, 1967a, b; Jalouzet, 1983;

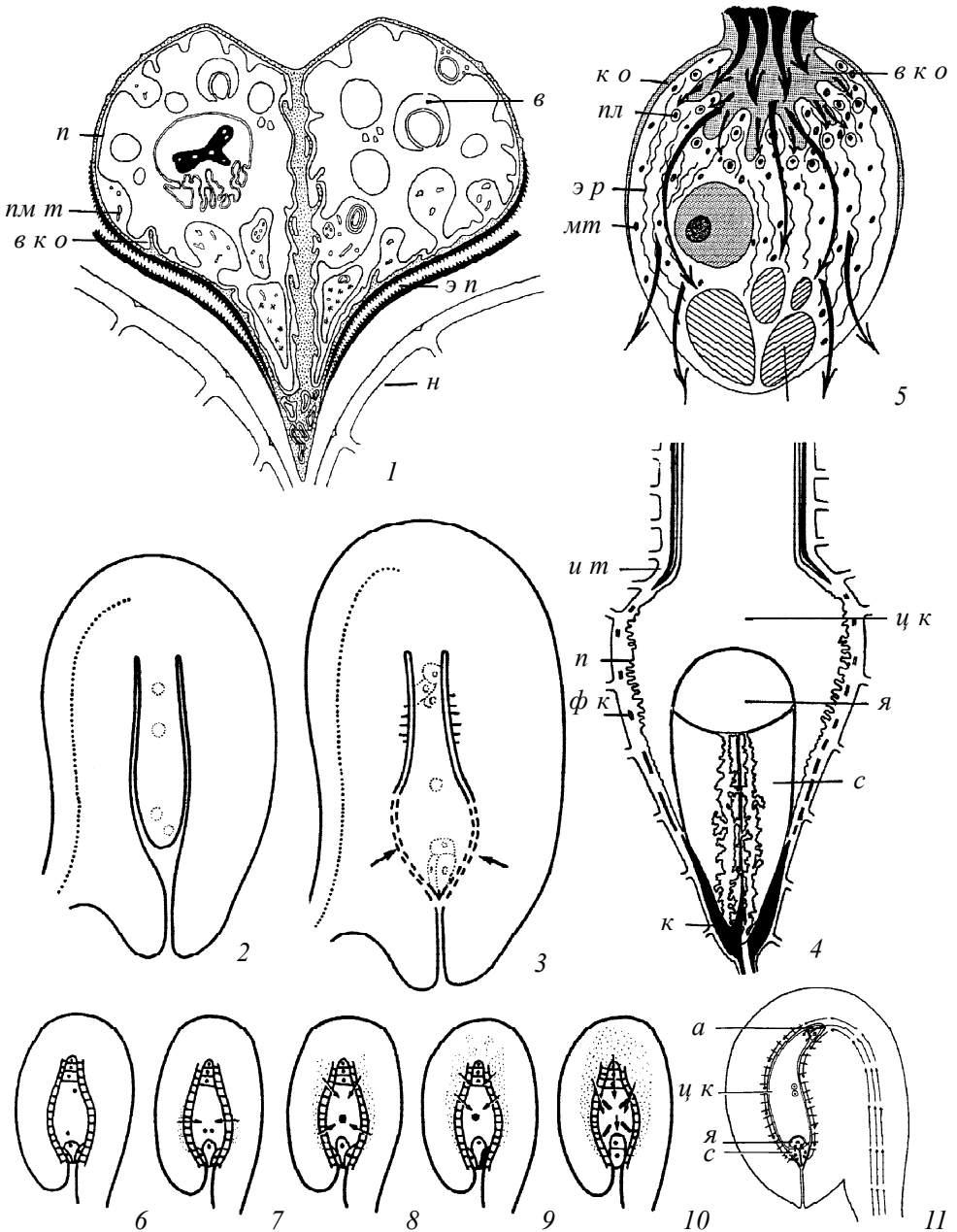


Рис. 87. Различные типы транспорта веществ в зародышевый мешок.

1 — базальный транспорт через антиподы у *Aconitum napellus* (по: Жукова, Соколовская, 1977); 2–4 — латеральный транспорт через центральную клетку у *Jasione montana*, микропилярная часть синергид покрыта толстым слоем кутикулы (по: Berger, Erdelská, 1973); 5 — апикальный

Willemse, Van Went, 1984). Об этом свидетельствует наличие не только выростов стенок в халазальной части антипод (рис. 87, 1), но и хорошо развитого эндоплазматического ретикулума (ЭР), большого количества рибосом, митохондрий, диктиосом и пластид в цитоплазме (Diboll, 1968; Newcomb, 1973a, b; Maze, Lin, 1975; Жукова, Соколовская, 1977; Wilms, 1981; Chitrallekha, Bhandari, 1991; Engell, 1994). Гистохимические реакции указывают на высокую активность ряда ферментов (пероксидазы, фосфорилазы, цитохромоксидазы и др.) в цитоплазме антипод *Zephyranthes rosea* и *Lagenaria vulgaris* (Malik, Vermani, 1975). У *Nicotiana tabacum* в антиподах обнаружена фосфатазная активность, связанная с плазматической мембраной (Mogensen, Pollak, 1982). При изучении перемещения ионов железа в семязачатке *Hemerocallis middendorffii* var. *esculenta* было обнаружено, что в развивающемся зародышевом мешке продукты, содержащие железо, выявляются прежде всего в цитоплазме антипод (Sato, 1986).

При рассмотрении латерального транспорта (через центральную клетку), как правило, обсуждается вопрос о роли кутикулы, которой отделяется интегумент или нуцеллус от зародышевого мешка. Факту наличия кутикулы уделяется особое внимание при выявлении взаимосвязей между эндотелием и зародышевым мешком. Толщина кутикулы варьирует на различных участках и изменяется в ходе развития эндотелия (Плиско, 1971; Newcomb, 1973a, b; Erdelská, 1975). Считается, что перед оплодотворением кутикула становится прерывистой, вследствие чего возникает дополнительный путь поступления веществ в зародышевый мешок (рис. 87, 2–4). Исследование, проведенное на *Saintpaulia ionantha*, показало, что вокруг зародышевого мешка в клетках интегументального тапетума (преимущественно на плазмалемме) накапливается аденозинтрифосфатаза для осуществления переноса веществ в зародышевый мешок (Mogensen, 1981a, 1985; Mogensen, Rossiter, 1982).

Участие синергид в снабжении зародышевого мешка питательными веществами (апикальный тип транспорта) продолжает оставаться предметом дискуссии. Одни авторы предполагают, что синергиды поглощают вещества из окружающих тканей семязачатка (Jensen, 1965; Schulz, Jensen, 1968; Newcomb, 1973a, b; Jalouzot, 1975; Folsom, Peterson, 1984; Vijaraghavan et al., 1988a, b; Summer, Caesele, 1989) (рис. 87, 5). В пользу этого предположения говорит и отмеченный ранее факт накопления веществ, содержащих радиоактивный углерод, в синергидах *Zephyranthes drummondii* (Сое, 1954). При ультрацитохимическом исследовании обнаружено вхождение ионов кальция в синергиды *Oryza sativa*, причем пе-

транспорт через синергиду у *Gossypium hirsutum* (по: Jensen, 1965); 6–10 — латеральный и базальный пути транспорта у *Bellis perennis* (по: Engell, Petersen, 1977); 11 — базальный и апикальный пути транспорта у *Linaria bipartita* (по: Kallarackal, Bhatnagar, 1981); *a* — антипода, *в* — вакуоль, *в к о* — выросты клеточной оболочки, *и т* — интегументальный тапетум, *к* — кутикула, *к о* — клеточная оболочка, *мт* — митохондрия, *н* — нуцеллус, *п* — плазмалемма, *пл* — пластида, *пм т* — парамуральное тело, *с* — синергида, *ф к* — фрагмент кутикулы, *ц к* — центральная клетка, *э н* — экстрацеллюлярное пространство, *э р* — эндоплазматический ретикулум, *я* — яйцеклетка.

ред оплодотворением их содержание было более высоким в интактной синергиде, а во время оплодотворения — в дегенерирующей синергиде (Yu et al., 1999). Другие авторы отрицают трофическую функцию синергид (Diboll, Larson, 1966; Fougire-Rifot, 1975; Mogensen, Suthar, 1979).

Альтернативные точки зрения на роль синергид в транспорте веществ в зародышевый мешок обусловлены, вероятно, тем, что синергиды различаются по строению (с типичным и модифицированным типами нитчатого аппарата, без нитчатого аппарата) и, следовательно, выполняют различные функции (Willemse, Van Went, 1984; Vassilyev, Lobkov, 1990; Shamrov, 1991; Плющ, 1992). Можно предположить 3 функции нитчатого аппарата в синергидах (Shamrov, 1991).

1. В краси- и медионуцеллятных семязачатках с хорошо развитым нуцеллусом нитчатый аппарат осуществляет преимущественно функцию транспорта питательных веществ из окружающих клеток париетальной ткани или долго сохраняющегося нуцеллуса в синергиды. В tenuинуцеллятных семязачатках с эфемерным нуцеллусом эта функция становится возможной до оплодотворения лишь при образовании прерывистой кутикулы в области контакта синергид с клетками интегумента, чаще всего эндотелия. В случае длительного сохранения интактной синергиды и преобразования ее в гаусториальный орган или развития микропилярного эндоспермального гаустория на месте провизорных синергид время ее осуществления смещается на период после оплодотворения.

2. Как типичный, так и модифицированный нитчатый аппарат, вероятно, обеспечивает прием пыльцевой трубки и попадание спермиев в яйцеклетку и центральную клетку.

3. Нитчатый аппарат, преимущественно модифицированный, служит в качестве депо запасных веществ углеводной или белковой природы для обеспечения питанием зародыша на самых ранних стадиях его развития.

Для многих видов растений констатируется, как правило, сочетание различных типов транспорта веществ в зародышевый мешок. Сочетание базального и апикального транспорта обнаружено у *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1965), *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Zea mays* (Diboll, 1968), *Helianthus annuus* (Newcomb, Steeves, 1971; Newcomb, 1973a), *Agave parryi* (Tilton, Mogensen, 1979), *Linaria bipartita* (Kallarackal, Bhatnagar, 1981) и, возможно, у *Vanilla planifolia* (Zhang, Zheng, 1988), базального и латерального — у *Jasione montana* (Berger, Erdelská, 1973; Erdelská, 1975) и *Bellis perennis* (Engell, Petersen, 1977) (рис. 87, 6–11).

Один путь поступления веществ в зародышевый мешок обнаружен лишь у некоторых представителей цветковых растений. Латеральный транспорт предполагается у *Aquilegia formosa* (Vijayaraghavan et al., 1972) и *Galanthus nivalis* (Чиампорова и др., 1988), а апикальный транспорт — у *Epilobium hirsutum* и *Chamerion angustifolium* (Гвилава, 1985, 1986). У *Nelumbo nucifera* (Chochia et al., 1992) латеральный путь транспорта веществ в зародышевый мешок сменяется после оплодотворения базальным, когда антиподы становятся многоядерными и их число увеличивается до 7–8.

Оригинальную точку зрения на роль синергид и антипод в переносе веществ в зародышевый мешок высказала Плющ (1992). Она обнаружила, что синергидам одних растений свойственна цистерноидная форма ЭР (участвует в белковом обмене), а синергидам других — трубчатая форма ЭР (определяет липидный обмен). Значительное развитие ЭР в синергидах связано, по ее мнению, не с синтезом и секрецией каких-либо веществ, а с его участием в «переработке» метаболитов, поступающих в синергиды из окружающих клеток семязачатка. У многих растений выявлено сопряженное развитие одной и той же формы ЭР в синергидах и антиподах, что свидетельствует о том, что и синергиды, и антиподы вовлечены в процесс поглощения веществ. Согласно исследованиям ряда авторов (Neumann et al., 2003), перенос белков из ЭР клетки в направлении плазмалеммы или клеточной стенки связан с функционированием аппарата Гольджи.

Другой участник транспорта — стенка зародышевого мешка — функционирует как единый апопласт для метаболитов из окружающих тканей (Folsom, Cass, 1986; Vijayaraghavan et al., 1988a; Belyaeva, 1990). Однако в зародышевый мешок проникают только вода, ионы неорганических веществ и некоторые низкомолекулярные органические вещества, тогда как высокомолекулярные соединения синтезируются непосредственно в зародышевом мешке (Belyaeva, 1990).

Пути поступления веществ в развивающееся семя

Исследования транспорта веществ в семени посвящены, главным образом, завершающим стадиям его созревания (Marinos, 1970; Rost, Lersten, 1970; Bugnicourt, 1984; Thorne, 1985; Folsom, Cass, 1986; Shannon et al., 1986; Wittich, 1998). Однако решение этой проблемы невозможно без рассмотрения всех этапов развития семени. Даже те немногочисленные данные, которые имеются в литературе, свидетельствуют о значительном разнообразии путей транспорта в семени и об определенных корреляциях со структурными особенностями развивающегося семязачатка и семени. Проиллюстрируем это положение рядом примеров.

В сформированном семязачатке как до оплодотворения, так и сразу после него базальный путь транспорта метаболитов является доминантным у *Ranunculus sceleratus*: вещества из проводящего пучка поступают сначала в халазальную зону нуцеллуса, а затем апопластически через клеточные стенки крупных, хорошо дифференцированных и долго сохраняющихся антипод в эндосперм и зародыш (Chitrlekha, Bhandari, 1991). Интенсификация транспорта веществ у *Luzula pedemontana* происходит после оплодотворения, особенно в период зиготогенеза (Шамров, Анисимова, 1993в) (рис. 88, 1). Со стадии двухклеточного проэмбрио начинаются активные процессы деструкции нуцеллуса и внутреннего интегумента, и в развивающемся семени устанавливаются два пути поступления метаболитов: более интенсивный базальный — через проводящий пучок, гипостазу, подиум, антиподы и базальную камеру эндосперма в микропилярную камеру (соб-

ственно эндосперм) — и менее интенсивный апикальный — через париетальную ткань из окружающих клеток нуцеллуса в развивающийся зародыш, базальная клетка которого снабжена мощной полисахаридной оболочкой с протуберанцами (рис. 88, 2). К стадии глобулярного зародыша происходит, вероятно, снижение интенсивности потока веществ из проводящего пучка, вызванное лигнификацией стенок и накоплением танинов в клетках гипостазы (рис. 88, 3). Такой вывод на основании ультраструктурных исследований был сделан ранее, например, для *Delphinium camptocarpum* (Belyaeva, 1983). В ходе дальнейшего развития семени *L. pedemontana* потоки метаболитов как в эндосперм, так и в зародыш, возможно, выравниваются и обеспечиваются преимущественно ресурсами самого семени. При этом предшественники белков транспортируются, по-видимому, по сохраняющейся эпидерме нуцеллуса, в которой, как и в зародыше, накапливаются белки (рис. 88, 4, 5).

Транспорт веществ, поступающих из проводящего пучка в гипостазу, а далее через эпидерму нуцеллуса в развивающийся зародыш и через постаменто-подиум в эндосперм, вероятно, характерен и для *Gagea stipitata* (рис. 81–83). Сходные результаты были описаны ранее: вещества из эпидермы (рис. 88, 6) перемещаются в зародыш у *Polygonum aviculare* (Lonaу, 1922) либо в эндосперм у *Oryza sativa* (Oparka, Gates, 1981; Ellis, Chaffrey, 1987). Представляет интерес формирование в нуцеллусе особой «периферической проводящей системы», связанной через гипостазу с проводящим пучком семязачатка и осуществляющей транспорт веществ в развивающийся зародыш (Шамров, 1998а). Доказательством этого служит тот факт, что на стадии 2–4-клеточного проэмбрио у *Nuphar lutea* в латеральной области нуцеллуса образуются 2–3 слоя узких клеток, являющихся продолжением клеток подиума и доходящих до париетальной ткани (рис. 88, 7).

Определенную информацию о характере передвижения веществ могут дать данные о содержании ферментов, углеводов и других метаболитов в структурах развивающегося семени. Так, у *Tropaeolum majus* было выявлено, что клетки подвеска на глобулярной стадии зародыша характеризуются высоким содержанием пероксидазы. Со стадии сердечка активность этого фермента отмечалась лишь в клетках собственно зародыша, что, вероятно, свидетельствует об изменении пути транспорта метаболитов в развивающийся зародыш: вещества поступают апопластически через эпидерму зародыша из окружающих клеток эндосперма, а не через суспензор (Singh et al., 1979). Согласно исследованию Wittich (1998), растворимые углеводы после оплодотворения направляются в формирующуюся семенную кожуру, затем в эндосперм и зародыш (*Gasteria verrucosa*) либо непосредственно в эндосперм, а затем в зародыш (*Zea mays*). У *Pisum sativum* было обнаружено, что постфлэмный симпластический транспорт метаболитов из проводящего пучка развивающегося семени характерен прежде всего для клеток паренхимы семенной кожуры. Межклеточные пространства этих клеток заполнены растворами различных веществ, что облегчает их диффузию из мест разгрузки в направлении семядолей зародыша (Van Dongen et al., 2003). У этого же вида ра-

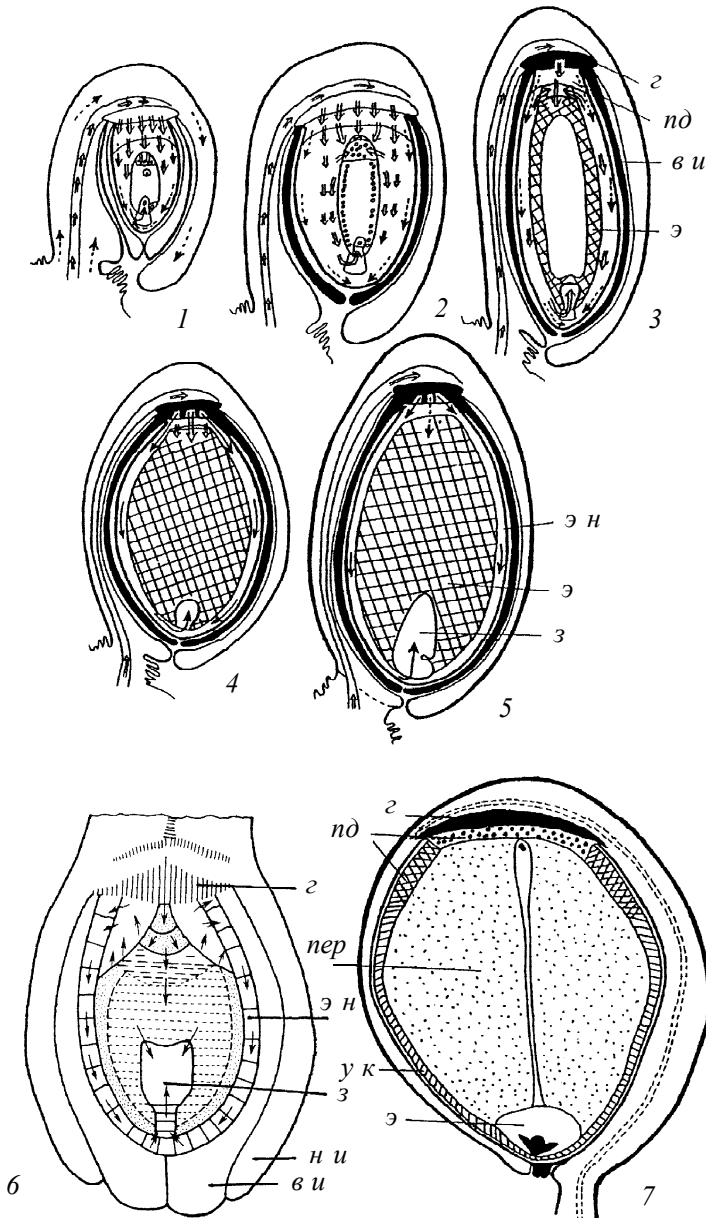


Рис. 88. Возможные пути поступления веществ в семя.

1–5 — развивающееся семя *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в); 6 — семя на стадии сердечковидного зародыша у *Polygonum aviculare* (по: Lonay, 1922); 7 — зрелое семя *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998а); *vu* — внутренний интегумент, *z* — гипостаса, *з* — зародыш, *ну* — наружный интегумент, *нд* — подиум, *пер* — перисперм, *ук* — узкие клетки нуцеллуса, *э* — эндосперм, *эн* — эпидерма нуцеллуса.

нее было показано, что белки, свободные аминокислоты, гексоза и различные фосфорные соединения поступают из внутреннего интегумента в полость зародышевого мешка, главным образом в семядоли зародыша (Murray, 1979).

Транспорт ассимилятов в направлении потребляющих тканей (меристемы, запасающие ткани) обеспечивается в растении системой аттрагирующих зон (Penot, 1965, 1966; Курсанов, 1976). На ранних стадиях развития, когда дифференцируются структуры семязачатка, аттрагирующей зоной, вероятно, является весь семязачаток, затем — зародышевый мешок, а после оплодотворения — эндосперм и зародыш.

Транспорт веществ в aberrantных семязачатках и семенах

Как было уже отмечено, время появления аномалий, их характер и степень выраженности являются таксоноспецифическими, при этом у разных растений деградации подвержены различные структуры. Причинами их возникновения могут быть и нарушения в поступлении веществ.

По мнению ряда авторов (Ganeshaiah, Uma Shaanker, 1992), только один фактор — характер транспорта метаболитов в семязачатке — лежит в основе стерилизации семязачатков. В aberrantных семязачатках еще до оплодотворения клетки халазы, интегументов, нуцеллуса и гипостазы приобретают мощные каллозные оболочки, что приводит к изменению путей транспорта веществ в семязачатке. Задержка лизиса клеток в апикальной части нуцеллуса препятствует проникновению пыльцевых трубок в зародышевый мешок (*Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae* — Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Орел и др., 1985; Briggs et al., 1987; Огородникова, 1989; Vishnyakova, 1991; Зимницкая, 1992; Казачковская, 1992; Полюшкина, 1993). Исходя из этого, был предложен экспресс-тест для выявления таких семязачатков: свечение каллозы (*Fabaceae*, *Solanaceae* и др. — Vishnyakova, 1991). В aberrantных семязачатках отложение каллозы начинается в халазальной области и обнаруживается затем в интегументе, нуцеллусе и вокруг зародышевого мешка. Данные по аккумуляции каллозы в aberrantных семязачатках, особенно в клетках гипостазы (в сочетании с преждевременной лигнификацией ее клеточных оболочек), свидетельствуют о том, что каллоза функционирует как молекулярный фильтр, препятствующий потоку веществ в зародышевый мешок (Briggs et al., 1987; Vishnyakova, 1991).

Однако исследования семязачатка перед оплодотворением у ряда видов (*Capsella bursa-pastoris*, *Galanthus nivalis*, *Oenothera hookeri*, *O. mut. brevistylis*, *Sisymbrium loeselii*), не выявили наличия связи между свечением каллозы и стерильностью семязачатков. Флуоресценция каллозы была обнаружена в нуцеллусе обоих видов *Oenothera*, причем в местах интенсивных клеточных делений на ранних стадиях развития семязачатка. Кроме того, сильное свечение в халазе было обусловлено клетками не с каллозными, а с лигнифицированными оболочками. Специфического

свечения на каллозу не было обнаружено даже в стерильных семязачатках мутантного растения *O. mut. brevistylis*. В семязачатках *C. bursa-pastoris* и *S. loeselii* тест на каллозу был положительным лишь в микропилярной части, но это не было связано ни с подготовкой семязачатка к оплодотворению, ни со стерильностью. На основании гистохимического исследования были предложены реакции для диагностики фертильных и стерильных семязачатков: реакции на пектиновые вещества, кислые полисахариды, кислую фосфатазу, липиды и ионы кальция в области микропиле перед оплодотворением (Chudzik, Śnieżko, 1997, 1999, 2003).

Изучение передвижения уранина у *Prunus dulcis* после опыления показало, что проникновение этого красителя в абортивные семязачатки блокируется в области халазы, где оканчивается фуникулярный проводящий пучок и часть его ответвляется в наружный интегумент. В фертильных семязачатках уранин продолжает поступать во все ткани семязачатка (Pimienta, Polito, 1982).

Как уже было отмечено, клетки эндотелия характеризуются признаками передаточных клеток, участвуя в переносе веществ в зародышевый мешок. Аномалии в его строении (увеличение числа слоев и гипертрофия клеток) связаны с нарушениями в метаболизме этой ткани. У ряда представителей рода *Datura* (сем. *Solanaceae*) при несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, что в дальнейшем приводит к гибели гибридных зародышей и абортиванию семян (соматопластическая стерильность). Обнаружено, что в разросшихся клетках эндотелия накапливаются вещества, являющиеся ингибиторами роста (Satina et al., 1950; Rietsema et al., 1954).

Возможные факторы и причины образования aberrantных семязачатков и семян

Анализ литературы свидетельствует о том, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны различными факторами: морфогенетическими, генетическими, физиологическими, антропоэкологическими, экологическими (табл. 5). Одна из причин связана с **положением семязачатков в завязи**. В этом случае оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводит, возможно, к перераспределению поступления питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} -сахарозы в условиях *in vitro* и влияния гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в нижней части плода *Pongamia pinnata* (2–3-семянный плод становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов на растение после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков (Arathi et al., 1999). Остановка в развитии зерновок сразу же после опыления может быть вызвана снижением поступления растворимых сахаров в завязь (*Zea mays* — Mäkelä et al., 2005). У представителей сем. *Fabaceae* абортивированные семязачатки можно обнаружить в различных частях завязи: в базальной части (Bawa, Webb, 1984), ближе к столбику (Horovitz

Таблица 5

Факторы образования aberrantных семязачтков

Факторы и причины	Ссылки
<p><i>Морфогенетические</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • положение в завязи 	Horovitz et al., 1976; Bawa, Webb, 1984
<p><i>Генетические</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • наличие летальных мутаций в мейозе • апоптоз 	Wiens et al., 1987; Charlesworth, 1989; Zhou et al., 1999 Батыгина, Воронова, 1999
<p><i>Физиологические</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • недостаток ресурсов для развития всех заложившихся семязачтков • блокирование транспорта веществ в семязачток 	Janzen, 1977; Haig, Westoby, 1988; Zimmerman, Pyke, 1988; Vaughton, 1993; Pigney, 1995; Navarro, 1998 Pimienta, Polito, 1982; Vasilyeva et al., 1988; Ganeshiah, Uma, Shaanker, 1992
<p><i>Антэкологические</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • низкое качество пыльцы • недостаточное количество пыльцы • конкурентное развитие пыльцевых трубок • отсутствие опылителей • отсутствие условий для опыления • низкая величина соотношения числа пыльцевых зерен и семязачтков 	Marshall, Ellstrand, 1988 Casper, Niesenbaum, 1993; Navarro, 1998; Arista et al., 1999; Yang et al., 2005 Lee, 1984; Joshi et al., 1993; O'Donnell, Bawa, 1993 Menges et al., 1986 Erdelská, 1999 Cruden, 1977
<p><i>Экологические</i></p> <ul style="list-style-type: none"> • неадекватность условий произрастания (экологические стрессы) • особенности прохождения отдельных периодов цветения 	Tilton, 1980a; Stephenson, 1981; Meinke, 1982; Sheridan, Neuffer, 1982; Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Felker et al., 1985; Marsden, Meinke, 1985; Hodgson, 1989 Stephenson, 1981; Navarro, 1998

et al., 1976) или на концах завязи (Link, 1961). Подобное, вероятно, имеет место и у других растений (например, у *Quercus gambelii* — Mogensen, 1975; Челак, 1998 и *Trapa natans* — Титова, 1988; Titova et al., 1997).

Воспроизведение нового организма и размножение у растений, изменение соотношения аллометрических параметров их структур (Niklas, 2004), а также репродуктивный успех в целом реализуются посредством эмбриональных процессов через системы скрещивания: аллогамии, автогамии либо автогамии в сочетании с некоторыми формами агамоспермии. Высказано предположение, что эти различия сопряжены с определенными энергетическими затратами на опыление, которые тем значительнее, чем система более открыта (за счет аллогамии) (Solbrig, 1976; Терехин, 1996). Эти затраты на опыление одного цветка получили название «**соотношение пыльцевых зерен и семязачтков**» (англ. *pollen-ovule ratio* — P/O) (Cruden, 1976a, b, 1977).

Эволюция в направлении от аллогамии к автогамии осуществлялась путем постепенного уменьшения размеров цветка и изменения его морфологии (Ornduff, 1969), что уменьшало энергетические затраты на цветок (Cruden, 1977) и соответственно облегчало самоопыление. Перекрестноопыляемые растения, как известно, производят больше пыльцы, чем самоопыляющиеся. У них при этом число семязачатков в завязи не увеличивается, однако изменяется соотношение пыльцевых зерен и семязачатков. Это соотношение постепенно уменьшается у автогамных растений (Baker, 1967; Gibbs et al., 1975; Cruden, 1977). Анализ 86 видов различных цветковых растений показал, что самое низкое среднее значение P/O характерно для клейстогамных растений (4.7). Этот показатель увеличивается в направлении: облигатные автогамы (27.7) → факультативные автогамы (168.5) → факультативные аллогамы (796.6) → облигатные аллогамы (5859.2). Исключение составляют представители семейств *Asclepiadaceae*, *Mimosaceae* и *Onagraceae*, у которых коэффициент P/O очень низкий по сравнению с другими перекрестноопыляемыми растениями. Однако эффективность опыления является относительно высокой, вследствие того что пыльца у них является агрегированной (Cruden, 1977). Обратная последовательность в изменении коэффициента P/O наблюдается и в сем. *Orchidaceae*. У аллогамных видов этот показатель оказался ниже, чем у облигатно автогамных. Как и у представителей сем. *Asclepiadaceae*, этот феномен обусловлен агрегацией пыльцы в поллинии, а также типом восприятия пыльцы рыльцем (Назаров, 1995).

Определение коэффициента P/O становится необходимым элементом стратегии исследований в области репродуктивной биологии. Его значимость подтверждается рядом косвенных, более сложных измерений затрат на опыление. Так, у *Impatiens capensis* расходы на семена, образующиеся в хазмогамных цветках в результате перекрестного опыления, значительно выше (9135 кал), чем затраты на семена в клейстогамных цветках (65 кал), формирующиеся за счет самоопыления (Waller, 1979). У видов *Potamogeton*, различающихся типами цветков, обнаружено, что растения с подводными цветками являются автогамами и имеют низкий коэффициент P/O , тогда как для видов с надводными цветками характерны ксеногамия и высокое значение этого коэффициента, при этом последним присуща и более крупная пыльца (Philbrick, Anderson, 1987). В связи с изучением факторов, обуславливающих низкую семенную продуктивность у тропических лиан *Combretum farinosum* и *C. fruticosum*, было выявлено, что для этих растений характерна самонесовместимость. Они являются перекрестноопыляемыми, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента P/O (4569.9). Независимо от активности опылителей степень ауткроссинга у них довольно низкая (Schemske, 1980; Bernardello et al., 1994).

У 6 тропических видов *Rhododendron*, произрастающих в Южном Китае, семена при самоопылении не завязываются или их образуется очень мало. Для них характерны величины P/O , сравнимые с показателем P/O многих автогамных растений. Число формирующихся семян лимитировано количеством пыльцы, и в случае дополнительного искусственного опыления, когда число пыльцевых зерен (пыльца

тетрадная и склеена висциновыми нитями) на семязачток сильно возрастает, семена образуются, причем их больше всего у растений *R. simiarum* с наиболее высоким показателем *P/O* (1343). У видов с самым низким значением *P/O* (176 у *R. simsii* и 179 у *R. farrerae*) даже при перекрестном опылении величина реальной семенной продуктивности очень низкая. Эти виды отличаются самыми маленькими цветками и самым низким производством нектара (Ng, Corlett, 2000).

Тип системы скрещивания носит адаптивный характер. Известно, что по мере освоения новых территорий близкородственные таксоны проходят стадии от облигатных автогамов до облигатных аллогамов через промежуточные системы с факультативной авто- и аллогамией (Lloyd, 1972; Arroyo, 1973; Baker, 1974), при этом смена систем скрещиваний приводит к увеличению показателя соотношения пыльцевых зерен и семязачтков (Cruden, 1977).

По мнению Charlesworth (1989), в популяциях растений, особенно многолетних и опыляющихся исключительно перекрестно, накапливается «генетический груз» (рецессивные летальные мутации), что понижает общую жизнеспособность популяции. При конкуренции между семязачтками и плодами дегенерируют прежде всего семена с «вредными» мутациями, которые проявляются на ранних этапах онтогенеза. Аномалии в развитии генеративных органов, в том числе и семязачтков, у некоторых видов рода *Medicago* (Орел и др., 1985), а также *Paeonia majko* (Жгенти, 1978) и *P. lactiflora* (Шамров, 1995а; 1997з) рассматриваются как результат гибридного происхождения этих растений.

О влиянии антэкологических факторов на образование аберрантных семязачтков свидетельствуют эксперименты с *Capsicum annuum* (Marcelis, Vaan Norman-Eijer, 1997). Оказалось, что при недостатке пыльцы во время цветения завязывается много плодов. Однако в них образуется значительное количество абортивных семязачтков и семян. При дополнительном опылении число оплодотворенных семязачтков возрастает, но при этом происходит абортирование плодов, развивающихся вслед за первым.

Наличие аберрантных семязачтков в завязи приводит к снижению реальной семенной продуктивности. Семязачтки с отклонениями могут дегенерировать полностью в процессе развития либо сохраняться, трансформируясь в семена, отличающиеся от нормальных по форме, размерам, окраске и внутреннему строению. Эти структурные, а часто и физиологические различия семян внутри одного плода или в разных плодах на растении являются основой гетероспермии (см. Левина, 1981; Макрушин, 1989; Анисимова, 2000).

При изучении гетероспермии у *V. myrtilus* (Анисимова и др., 2005) было выявлено, что морфогенез семязачтков и семян в одном плоде характеризуется асинхронностью. В процессе их развития выявлены различные **аномалии**: деструкция всего семязачтка или его отдельных структур на разных стадиях формирования; полная дегенерация зародышевых мешков на ядерной стадии развития; разрушение элементов зрелых зародышевых мешков; нарушения в клеткообразовании при формировании эндосперма. Кроме того, выявлено длительное сохране-

ние обеих синергид, отсутствие деления зиготы и образование синергидных зародышей, когда эндосперм был уже почти сформирован. Все рассмотренные явления (асинхронность в развитии, наличие аномалий) приводят к гетерогенности семян (Анисимова, 1997, 2000). В плодах *V. myrtillus*, собранных в период диссеминации, семена различаются по форме, размерам, цвету, наличию или отсутствию зародыша, а также степени сформированности зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Условно семена можно разделить на три фракции: крупную, среднюю и мелкую. Количество семян в каждой из них варьирует в зависимости от места произрастания и года сбора материала. По данным Анисимовой, для Ленинградской обл. (Кировский р-н) соотношение крупных, средних и мелких семян в плоде составило 38.3 : 56.6 : 5.1 (1997 г.) и 33.6 : 45.7 : 20.7 (2004 г.).

Семена крупной фракции (1.2–1.8 × 0.5–0.9 мм) — темно-коричневые, иногда с вишневым оттенком, удлинённые по оси микропиле — халаза, заостренно-овальные (иногда с крючковидно изогнутым или усечённым халазальным концом) или линзовидные. Как правило, они содержат обильный эндосперм и хорошо дифференцированный зародыш, который занимает около $\frac{3}{4}$ длины семени. В клетках зародыша и эндосперма накапливаются в большом количестве белки. Ультраструктурное исследование показало, что они представлены алейроновыми зёрнами с кристаллическими глобоидами. Кроме того, в эндосперме выявлены диффузные масла, а в зародыше пластиды с крахмальными зёрнами. Пластиды с крахмалом локализируются в эпидермальных клетках, главным образом вокруг ядер. Питательные вещества не выявляются лишь в зоне лизиса эндосперма: в 2–3 слоях клеток вокруг гипокотыля и зародышевого корня и 6–7 слоях — над семядолями. Семенная кожура нормально развита (рис. 89, 1; табл. VIII, 1–6). **Семена средней фракции** (0.6–1.1 × 0.3–0.5 мм) — коричневые, овальные, заострённые, линзовидные, уплощённые, слегка изогнутые, иногда со складками; чаще всего лишены зародыша, эндосперм скудный либо отсутствует. Семенная кожура развита нормально (рис. 89, 2; табл. VIII, 7, 8). В крупной и средней фракциях обнаружены также семена с недоразвитым (на глобулярной стадии) либо дегенерирующим зародышем. Объём эндосперма в таких семенах либо соответствует объёму эндосперма семени с дифференцированным зародышем (однако в нём уменьшается доля густоплазменных клеток и увеличивается доля вакуолизованных), либо он значительно меньше (эндосперм скудный, в состоянии дегенерации) (рис. 89, 3, 4). **Семена мелкой фракции** (0.2–0.6 × 0.1–0.2 мм) — светло-коричневые либо бледно-желтые, продолговатые, уплощённые, часто сохраняют форму семязачатка, в них нет ни зародыша, ни эндосперма. Они представлены экзотестой и остатками средних слоев интегумента и халазы (рис. 89, 5, 6; табл. VIII, 9, 10).

Исследование показало, что у *V. myrtillus* выполненные семена крупной фракции формируются после нормального прохождения двойного оплодотворения. Семена средней фракции характеризуются разного рода нарушениями в процессе опыления и оплодотворения. В семенах мелкой фракции процессы дегенерации эмбриональных структур произошли еще до оплодотворения. Таким образом, только

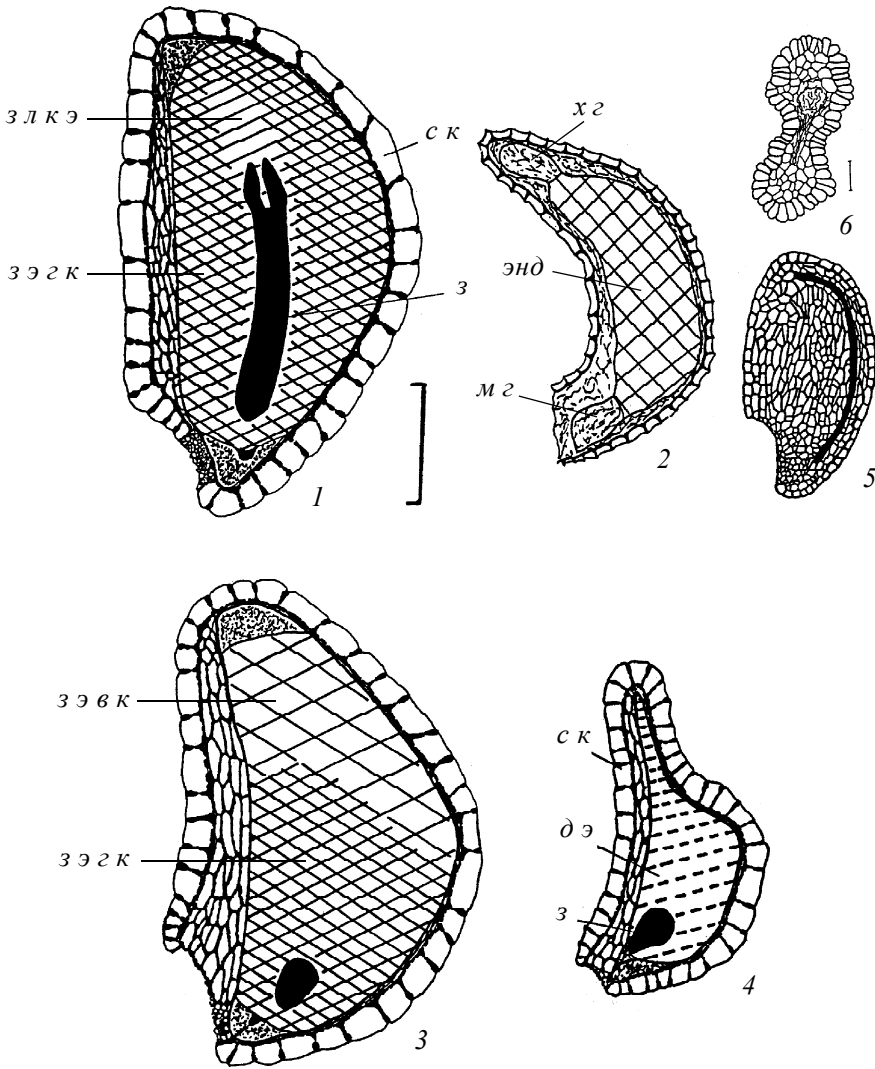


Рис. 89. Гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* (по: Анисимова и др., 2005).

1–6 — строение семян на продольном срезе: 1 — с зародышем, эндоспермом и нормально развитой семенной кожурой (крупная фракция), 2 — без зародыша и с нормально развитой семенной кожурой (средняя фракция), 3 — с недоразвитым зародышем и нормально сформированными эндоспермом и семенной кожурой (крупная фракция), 4 — с недоразвитым зародышем и дегенерирующим эндоспермом (средняя фракция), 5, 6 — без зародыша и эндосперма, только с семенной кожурой (мелкая фракция); д э — дегенерирующий эндосперм, з — зародыш, з л к э — зона лизиса клеток эндосперма, з э 6 к — зона эндосперма с вакуолизированными клетками, з э 2 к — зона эндосперма с густоплазменными клетками, м 2 — микропиллярный гаусторий, с к — семенная кожура, х 2 — халазальный гаусторий, энд — эндосперм. Масштабная линейка: 1–5 — 300 мкм, 6 — 30 мкм.

семена крупной фракции, имеющие нормально развитые зародыш и эндосперм, способны дать проростки. Семена же средней и мелкой фракций являются по сути аберрантными семенами, находящимися на разных стадиях дегенерации.

Феномен образования аберрантных семязачатков и семян имеет широкое распространение. Такие семязачатки и семена встречаются преимущественно в многосемянных плодах и часто обнаруживаются у растений, плоды которых расселяются с помощью воды, ветра или животных. При этом уменьшается вес плодов, а в ряде случаев, как, например, у *Eucalyptus woodwardii*, абортируемые семязачатки и семена до конца не разрушаются и вместе с нормальными семенами обеспечивают форму плода (Augspurger, Hogan, 1983; Sedgley, 1989; Ganeshaiyah, Uma Shaanker, 1992). У видов *Vicia* размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом абортируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta*, *V. pubescens*) характеризуются небольшими семенами и низкой абортированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea*, *V. sativa*) наблюдается обратная зависимость (Ortega-Olivencia, Delesa, 1977). Появление абортивных семязачатков, обусловленное перераспределением питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся, рассматривают как способ адаптации к расселению и даже как один из элементов жизненной стратегии в крайних условиях существования (Erdelská, 1999).

Изучение и диагностика возникновения аберрантных семязачатков и семян имеет важное значение как в теоретическом плане, так и в практических целях. Это направление исследований приобретает особую актуальность в аспекте общей проблемы сохранения биологического разнообразия и в связи с необходимостью выявления механизмов, защищающих репродуктивные структуры и процессы от воздействия внешних неблагоприятных факторов. Выявление признаков-маркеров и дальнейшая разработка экспресс-методов для оценки развивающихся семязачатков, особенно к моменту оплодотворения, остается одной из первостепенных задач при исследовании репродуктивной биологии редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов растений.

Глава 5. ЗНАЧИМОСТЬ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ СЕМЯЗАЧАТКА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

Эмбриологические признаки давно и с успехом используются для решения многих спорных вопросов систематики и филогении (см. R. Dahlgren, 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Камелина, 1980, 1991; Терехин, Никитичева, 1981; Негг, 1984; Tobe, Raven, 1985; Johri et al., 1992; Endress, Igersheim, 1997a, 1999; Takhtajan, 1997; Igersheim et al., 2001; Berg, 2003; Matthews, Endress, 2004). Однако структурам семязачатка до сих пор уделяется недостаточно внимания. Обычно учитывали морфологический тип семязачатка, число интегументов, типы семязачатка по нуцеллусу (наличие или отсутствие париетальной ткани), особенности строения и формирования семенной кожуры (Young, Watson, 1970; Philipson, 1974; R. Dahlgren, 1980; Тахтаджян, 1987; Kapil, Bhatnagar, 1991; Johri et al., 1992; Takhtajan, 1997; Zeng et al., 2006).

Как было показано выше, семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием по форме, генезису и строению. На основании принципов организации и типизации нами была проведена ревизия существующих классификаций и предложены оригинальные классификации семязачатков по развитию и строению нуцеллуса, интегументов, халазы и фуникулуса. Это позволило выделить для характеристики семязачатка по меньшей мере 5 ключевых признаков: морфологический тип семязачатка, число интегументов, специфика генезиса нуцеллуса, халазы, фуникулуса (табл. 6). Кроме того, филогенетическое значение могут иметь и такие признаки, как способы формирования интегументов, особенности строения обтуратора и ряда собственно эмбриональных структур.

Значимость признаков строения и развития элементов семязачатка для целей систематики и филогении проиллюстрируем на примере ряда модельных таксонов, контрастирующих по эмбриологическим признакам (тип гинецея, тип семязачатка, особенности мегаспорогенеза, строение и развитие зародышевого мешка, зародыша, эндосперма), а также по условиям произрастания (мезофиты, ксерофиты, гидрофиты), и занимающих различное положение в системе цветковых растений. Это изученные нами виды из семейств *Campanulaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Gentianaceae*, *Juncaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Liliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Orchidaceae*, *Paeoniaceae*, *Santalaceae* (табл. 6).

Таблица 6

Характеристика семязачатка у модельных таксонов цветковых растений

Семейство, вид	Морфологический тип семязачатка	Тип семязачатка по развитию и строению			
		нуцеллуса	интегументов	халазы	фуникулуса
Двудольные					
<i>Ceratophyllaceae</i> <i>Ceratophyllum demersum</i>	ортотропный	крассину-целлятный	унитегмальный	пахихалазальный	афуникулярный
<i>Nymphaeaceae</i> <i>Nuphar lutea</i> <i>Nymphaea gigantea</i>	гипертропный анатропный	крассину-целлятный крассину-целлятный	битегмальный битегмальный	мезохалазальный мезохалазальный	фуникулярный фуникулярный
<i>Paeoniaceae</i> <i>Paeonia lactiflora</i>	гемитропно-анатропный	крассину-целлятный	битегмальный	мезохалазальный	сесильный
<i>Santalaceae</i> <i>Santalum album</i>	ортотропный	тенуину-целлятный	унитегмальный	пахихалазальный	фуникулярный
<i>Gentianaceae</i> <i>Gentiana cruciata</i> <i>Gentianella lingulata</i> <i>Swertia iberica</i>	анатропный гемитропный геми-кампило-тропный	тенуину-целлятный тенуину-целлятный тенуину-целлятный	унитегмальный унитегмальный унитегмальный	мезохалазальный мезохалазальный мезохалазальный	сесильный фуникулярный сесильный
<i>Campanulaceae</i> <i>Azorina vidalii</i>	анатропный	медиону-целлятный	битегмальный	мезохалазальный	сесильный
Однодольные					
<i>Liliaceae</i> <i>Gagea stipitata</i>	анатропный	медиону-целлятный	битегмальный	мезохалазальный	фуникулярный
<i>Orchidaceae</i> <i>Gymnadenia conopsea</i>	анатропный	медиону-целлятный	битегмальный	лептохалазальный	фуникулярный

Семейство *CERATOPHYLLACEAE*

Представители монотипного порядка *Ceratophyllales* и семейства *Ceratophyllaceae* (роголистниковые) являются высокоспециализированными водными растениями, полностью погруженными в воду (гидатофиты, по Уранову, 1974). Для обсуждения систематического положения и филогенетических взаимосвязей этого порядка и семейства обычно привлекаются данные по близкородственным таксонам, таким как нимфейные (в широком смысле — порядки *Ceratophyllales*, *Nymphaeales* и *Nelumbonales*) (Батыгина и др., 1980, 1991; Шамров, 1981, 1997 и, 1998а; Батыгина, 1982; Шамров, Батыгина, 1984, 1988; Батыгина, Шамров, 1985;

Williamson, Moseley, 1989; Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991; Винтер, 1993; Titova et al., 1993; Les, Schneider, 1995; Titova, Batygina, 1996; Igersheim, Endress, 1998; Endress, Igersheim, 1999; Yamada et al., 2001).

Несомненно, что пор. *Ceratophyllales* по ряду признаков является более продвинутой в группе нимфейных растений. Учитывая критерии примитивности и продвинутости (Тахтаджян, 1964, 1966; Поддубная-Арнольди, 1976; Негр, 1984; Takhtajan, 1997), можно наметить основную линию эволюционных преобразований женских генеративных структур в группе нимфейных: полимерно-апокарпный гинецей — мономерно-апокарпный гинецей; полимерно-апокарпный гинецей — синкарпный гинецей; анатропный семязачаток — ортотропный семязачаток; битегмальный семязачаток — унитегмальный семязачаток; семязачаток с мезохалазой — семязачаток с пахихалазой; фуникулярный семязачаток — афуникулярный семязачаток; семя с маленьким зародышем, скудным эндоспермом и обильным периспермом — семя с крупным зародышем, остатками эндосперма и без перисперма; семя с многослойной семенной кожурой — семя без семенной кожуры (Шамров, 1997и). Следует подчеркнуть, что ряд признаков являются общими для порядков *Ceratophyllales* и *Nelumbonales*: семязачаток крассинуцеллятный, с пахихалазой (у *Nelumbo nucifera* семязачаток слабо пахихалазальный — Sastri, 1969; экзопахихалазальный — Шамров, 1994з, 2004 — см. Батыгина, 1981; Батыгина и др., 1982, 1983); семя с крупным зародышем, без перисперма, с остатками эндосперма.

Отметим еще ряд особенностей в развитии семязачатка и семени представителей порядков *Ceratophyllales* и *Nymphaeales*. В нуцеллусе у них обнаружены такие специализированные структуры, как подиум и постамент, имеющие, как и гипостаза, свой генезис. Особенности их строения и функционирования в системе семязачатка важно учитывать при анализе сопряженного развития эмбриональных структур и окружающих соматических тканей. Однако, в отличие от видов пор. *Nymphaeales*, у роголистниковых семязачаток унитегмальный, а семязачаток, хотя и является крассинуцеллятным, его развитие укладывается в рамки компликатной, а не типовой вариации. При этом представители семейств *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* характеризуются ранним исчезновением париетальной ткани (в период развития зародышевого мешка), что позволяет рассматривать их семязачаток как вторично медионуцеллятный. С другой стороны, видам *Ceratophyllum* присуще своеобразное строение семенной кожуры в зрелом семени. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что она формируется за счет эпидермы нуцеллуса, оболочки клеток которой в зрелом семени одревесневают (Strasburger, 1902; Каден, 1953; Wood, 1959). Исследование, проведенное нами (Шамров, Батыгина, 1988; Шамров, 1997и), показало, что интегумент облитерируется в процессе развития и от него в зрелом семени остается только тонкая кутикулярная пленка. Защитную функцию в семени на большом протяжении выполняют толстостенные клетки эпидермы нуцеллуса; на микропиллярном полюсе семени имеется специфическая структура эпистазы, а на халазальном полюсе — сохраняющиеся слои клеток плацентохалазы, подиума и гипостаза.

Эволюционные преобразования в развитии семязачатка *Ceratophyllum* (Шамров, 1997и) можно объяснить, исходя из представлений Тахтаджяна (1964, 1980) и Терехина (1991) о модусах (способах) морфологической эволюции. Одним из них является олигомеризация гомологичных структур. Возникновение единственного интегумента можно объяснить сближением субдермальных инициалей наружного интегумента и дермальных инициалей внутреннего интегумента. В результате таких преобразований апикальная часть интегумента *C. demersum* соответствует внутреннему интегументу, а средняя и базальная части — наружному интегументу битегмального семязачатка нимфейных (Шамров, 1997и).

Другим модусом морфологической эволюции является объединение гомологичных структур в результате конгенитального срастания. В семязачатке *C. demersum* формируется пахихалаза. Ее возникновение произошло, вероятно, в результате конгенитального срастания оснований нуцеллуса и интегумента и последующего сдвига места возникновения единственного интегумента в апикальную часть примордия семязачатка. В эволюционных преобразованиях семязачатка *C. demersum* имела место и редукция структур, а именно фуникулуса, функции которого стала выполнять специфическая структура плацентохалаза.

Ряд авторов считают, что статус семейств *Ceratophyllaceae* и *Nelumbonaceae* в системе цветковых растений не вполне ясен (Igersheim, Endress, 1988; Endress, Igersheim, 1999). Представители сем. *Ceratophyllaceae* характеризуются сильной редукцией морфологических, анатомических и гистологических структур и, по данным молекулярного анализа, ближе всех стоят к основанию системы, являясь сестринской группой для однодольных (Les, 1988; Les et al., 1991; Chase et al., 1993; Rice et al., 1997; Soltis et al., 1997) и сем. *Chloranthaceae* (Qiu et al., 2005). Однако такой уникальный признак, как дорсальная плацентация, отсутствующая у многих покрытосеменных, сближает сем. *Ceratophyllaceae* с родом *Brasenia* из сем. *Cabombaceae*. Само же сем. *Cabombaceae* традиционно рассматривают вместе с сем. *Nymphaeaceae*, помещая в один пор. *Nymphaeales* (Les et al., 1991; Chase et al., 1993; Qui et al., 1993). Сем. *Nymphaeaceae*, род *Amborella* и пор. *Austrobaileya* помещают в основание филогенетической системы, при этом два первых таксона являются сестринскими для остальных покрытосеменных (Qiu et al., 2005). Сем. *Nelumbonaceae*, по данным молекулярного анализа, должно находиться вблизи ранункулид, при этом оно является сестринской группой для семейств *Platanaceae* и *Proteaceae* (Donoghue, Doyle, 1989a, b; Chase et al., 1993; Drinnan et al., 1994; Soltis et al., 1997).

Семейство *GENTIANACEAE*

Сем. *Gentianaceae* насчитывает более 80 родов и 1000 видов (Тахтаджян, 1987), среди которых наряду с типичными автотрофами (*Gentiana*, *Swertia*) есть паразитные растения (*Bartonia*, *Cotylanthera*, *Voyria*, *Voyriella* и др.). Семейство

представлено травянистыми растениями, являющимися мезофитами (по Уранову, 1974). Эмбриологически подробно исследованы лишь немногие виды.

В цветке изученных представителей сем. *Gentianaceae* гинецей паракарпный, состоит из двух плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная. Многочисленные семязачатки развиваются на париетальных плацентах. Анализ литературных (Johow, 1885; Svedelius, 1902; Guirin, 1903; Stolt, 1927; Vijayaraghavan, Padmanabhan, 1969; Drexler, Hakki, 1979; Rao, Nagaraj, 1982; Lakshminarayana, Maheshwari Devi, 1985) и оригинальных данных показал, что большинству исследованных видов свойственны анатропные семязачатки. Однако у *Halenia elliptica* (Stolt, 1921) и *Voyriella parviflora* (Oehler, 1927) они ортотропные, а у *Comastoma tenellum* (= *Gentiana tenella*), *Gentianella amarella*, *G. campestris*, *G. uliginosa* (Guirin, 1903; Stolt, 1921) и *G. lingulata* (Шамров, 1988; Shamrov, 1996в) — гемитропные.

Семязачатки tenuинуцеллярные (типовая вариация), унитегмальные. Интегумент имеет эпидермальное происхождение (рис. 90, 1–19). Его толщина варьирует: 2–3 клеточных слоя у *Gentianopsis ciliata*, 4–5 слоев у *Swertia minor*, 5–7 у *Gentianopsis barbata*, *Gentianella lingulata*, 8–10 у *Gentiana cruciata* и *Gentianella campestris*, 15–20 у *Gentiana lutea* и *Swertia iberica*.

У некоторых паразитных видов семейства (*Cotylanthera tenuis*, виды рода *Voyria* — Johow, 1889; Oehler, 1927) семязачатки считаются атегмальными, однако у них развивается нуцеллярный колпачок. У *Voyria primuloides* (Bouman, Louis, 1989) интегумент сильно редуцирован — в клетках эпидермы примордия семязачатка на уровне археспориальной клетки отмечаются лишь периклинальные деления, иницирующие интегумент.

Наличие интегументального тапетума в семязачатке горечавковых ранее не отмечалось. С помощью гистохимических методик нами было обнаружено, что у *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica* после 4-ядерной стадии зародышевого мешка изодиаметрические клетки двух слоев ткани, производной внутренней эпидермы, становятся густоплазменными и удлиняются, но не в радиальном, а в тангенциальном направлении, и таким образом формируется интегументальный тапетум (Шамров, 1990б; Shamrov, 1991). Его клетки являются физиологически активными, о чем свидетельствует накопление в них декстринов и белков в период формирования зародышевого мешка. Интегументальный тапетум подобного строения, формирующийся до оплодотворения, был обнаружен у *Bellis perennis* из сем. *Asteraceae* (Engel, Petersen, 1977). Следует отметить, что у *Volutarella ramosa* (Deshpande, 1964) и *Helianthus annuus* (Newcomb, 1973), также относящихся к семейству сложноцветных, с началом эмбриогенеза радиальное удлинение клеток интегументального тапетума сменяется тангенциальным.

Гипостаза ранее была обнаружена только у *Swertia longifolia* (Jacobson-Paley, 1920). Ее наличие можно предположить и у *Halenia elliptica*, исходя из иллюстраций, представленных в работе Stolt (1921). Генезис гипостазы не был изучен. У исследованных нами видов гипостаза формируется еще в период мегаспорогенеза и в сформированном семязачатке располагается в виде диска клеток под за-

родышевым мешком. Клетки гипостазы тонкостенные. Однако перед оплодотворением их оболочки становятся интенсивно окрашенными на полисахариды. В цитоплазме клеток гипостазы крахмал не откладывается, обнаруживается высокий уровень содержания декстринов, поступающих из смежных клеток халазы и интегументального тапетума, и веществ белковой природы — из интегументального тапетума.

Дифференцированный проводящий пучок в семязачатке видов сем. *Gentianaceae* не формируется (Stolt, 1921; Corner, 1976; Bouman, Schrier, 1979). Однако проводящая система в семязачатке не полностью редуцирована. Наше исследование показало, что в рафе образуются 2 тяжа прокаμβиальных клеток, входящих в халазу (Шамров, 1990б; Shamrov, 1991).

Сравнительный анализ развития семязачатка *Gentiana cruciata* и *Swertia iberica*, изученных нами наиболее подробно, выявил следующие структурные различия между ними (см. рис. 46–52, 73–76). Хотя у обоих видов уже на ранней стадии (образование синаптонемального комплекса в ядре мегаспороцита) обнаруживаются периклиналильные деления клеток субэпидермы, у *S. iberica* их интенсивность возрастает к началу формирования зародышевого мешка, а у *G. cruciata* — после стадии 4-ядерного зародышевого мешка. В результате этого возникает многослойная наружная область халазы, определяющая морфологический тип семязачатка. У *G. cruciata* семязачаток остается анатропным, а у *S. iberica* он становится геми-кампилотропным. Подобные деления были описаны ранее для семязачатка *G. cruciata* на стадии мегаспороцита (Bouman, Schrier, 1979). Однако авторы рассматривали их не как деления, приводящие к формированию наружной области халазы, а как начало возникновения второго интегумента из клеток эпидермы (в эволюционном ряду становления унитегмальности). Следует отметить, что периклиналильные деления в основании интегумента отмечаются всегда, независимо от числа интегументов в семязачатке, и инициируют развитие наружной области халазы. На эту особенность уже указывал Warming (1878), который считал, что эти деления с дорсальной стороны семязачатка обусловлены его поворотом в анатропное положение.

Изученные нами виды различаются также по степени развития различных структур семязачатка. У *Swertia iberica* формирование массивного интегумента, халазы и рафе сопряжено с образованием многослойной гипостазы. У *Gentiana cruciata* эти структуры менее массивные, а гипостаза является однослойной. Однако у *S. iberica* процессы деструкции в семязачатке начинаются раньше. Еще до оплодотворения клеточные оболочки интегументального тапетума, интегументальной паренхимы становятся интенсивно ШИК-положительными, а сами клетки начинают дегенерировать сразу же после оплодотворения. У *G. cruciata* такое состояние клеточных оболочек выявляется лишь в период зиготогенеза, а разрушение клеток происходит значительно позже.

Систематика сем. *Gentianaceae* и его положение в пор. *Gentianales* обсуждаются в литературе (Fosberg, Sachet, 1980; Nicolas, Baijnath, 1994; Takhtajan, 1997).

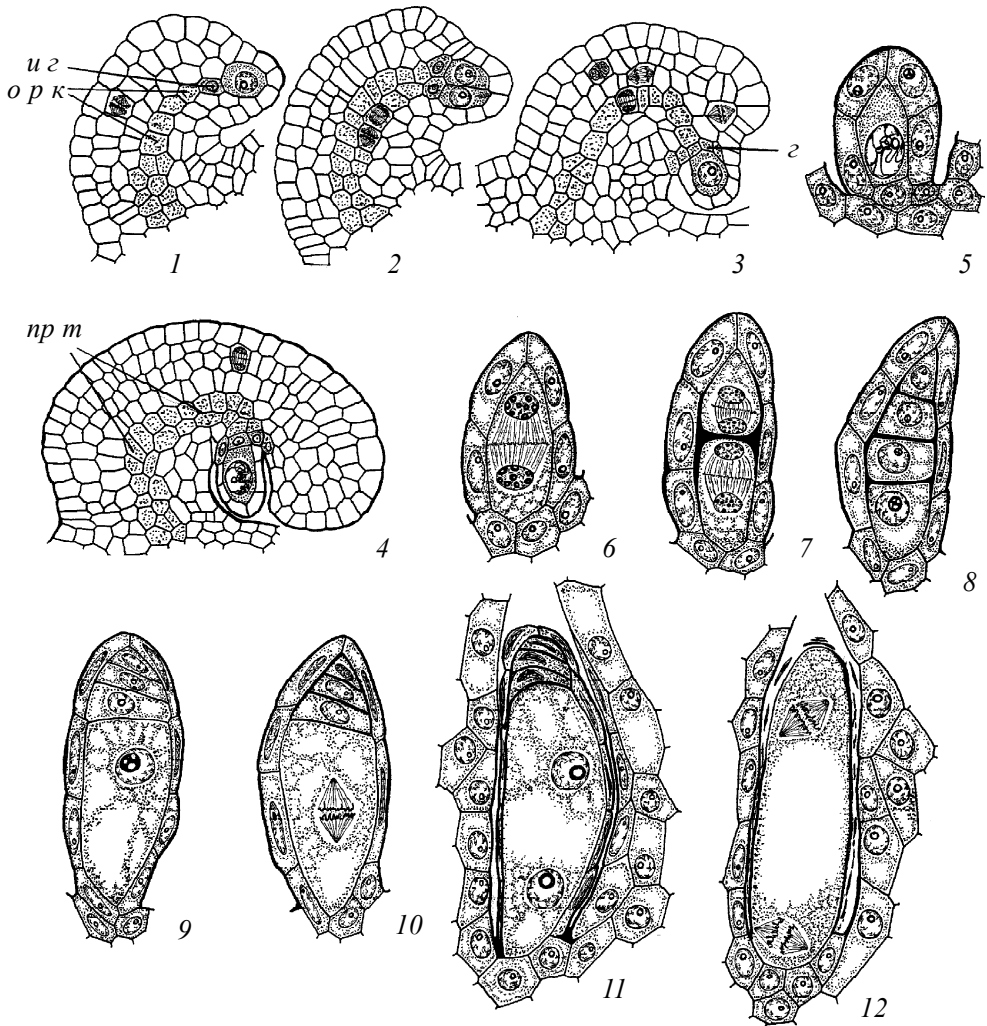


Рис. 90. Развитие и строение семязачатка *Gentiana lutea* (по: Шамров, 1988).

1–4 — дифференциация структур семязачатка; 5–9 — мегаспорогенез, начало разрушения клеток нуцеллуса; 10–18 — развитие зародышевого мешка, формирование гипостазы и интегументального тапетума; 19 — схема сформированного семязачатка; а — антипода, з — гипостаза, и з — инициалы гипостазы, и т — интегументальный тапетум, о р к — осевой ряд клеток, п р т — прокамбиальный тяж, с — синергида, ц к — центральная клетка, я — яйцеклетка.

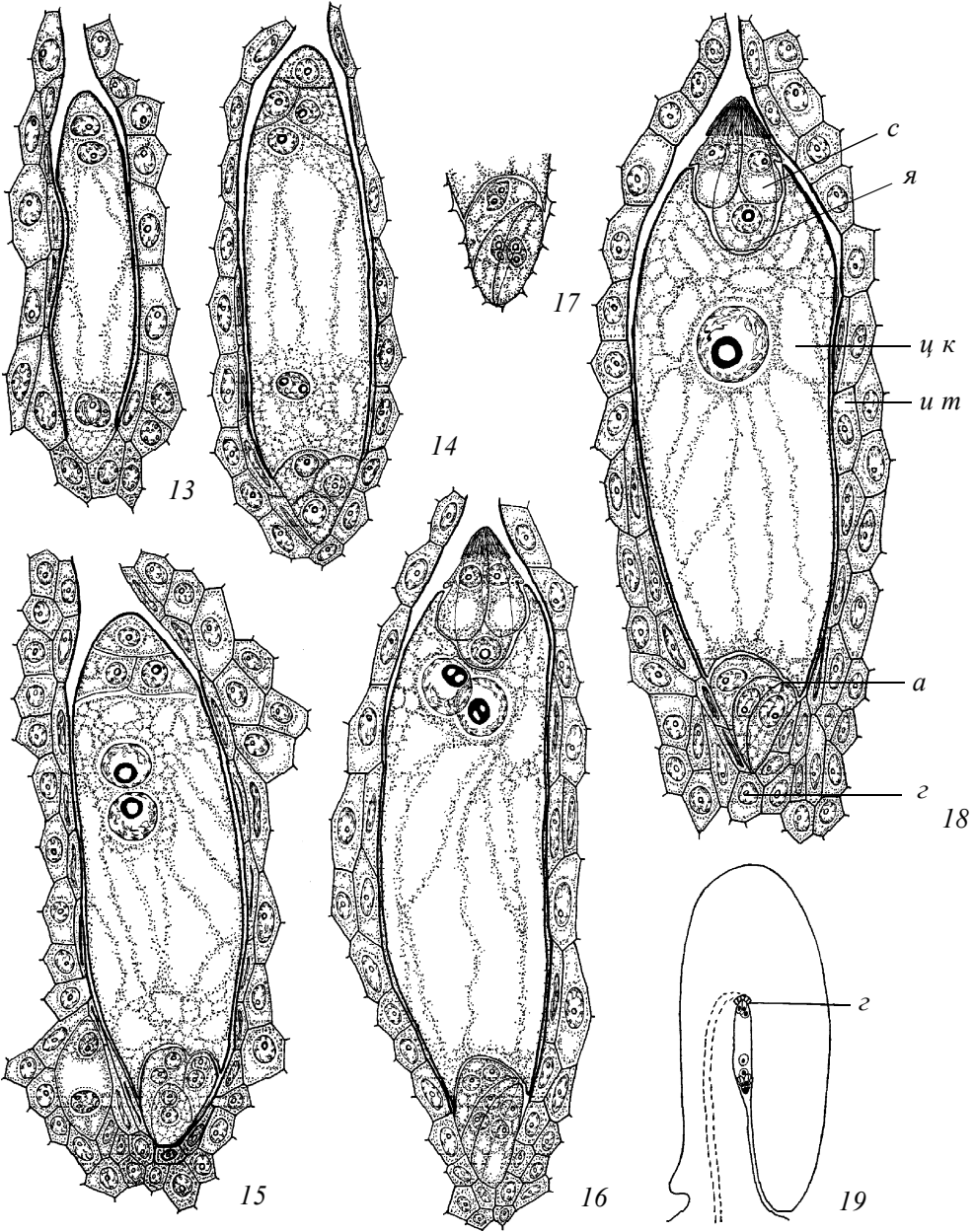


Рис. 90 (окончание).

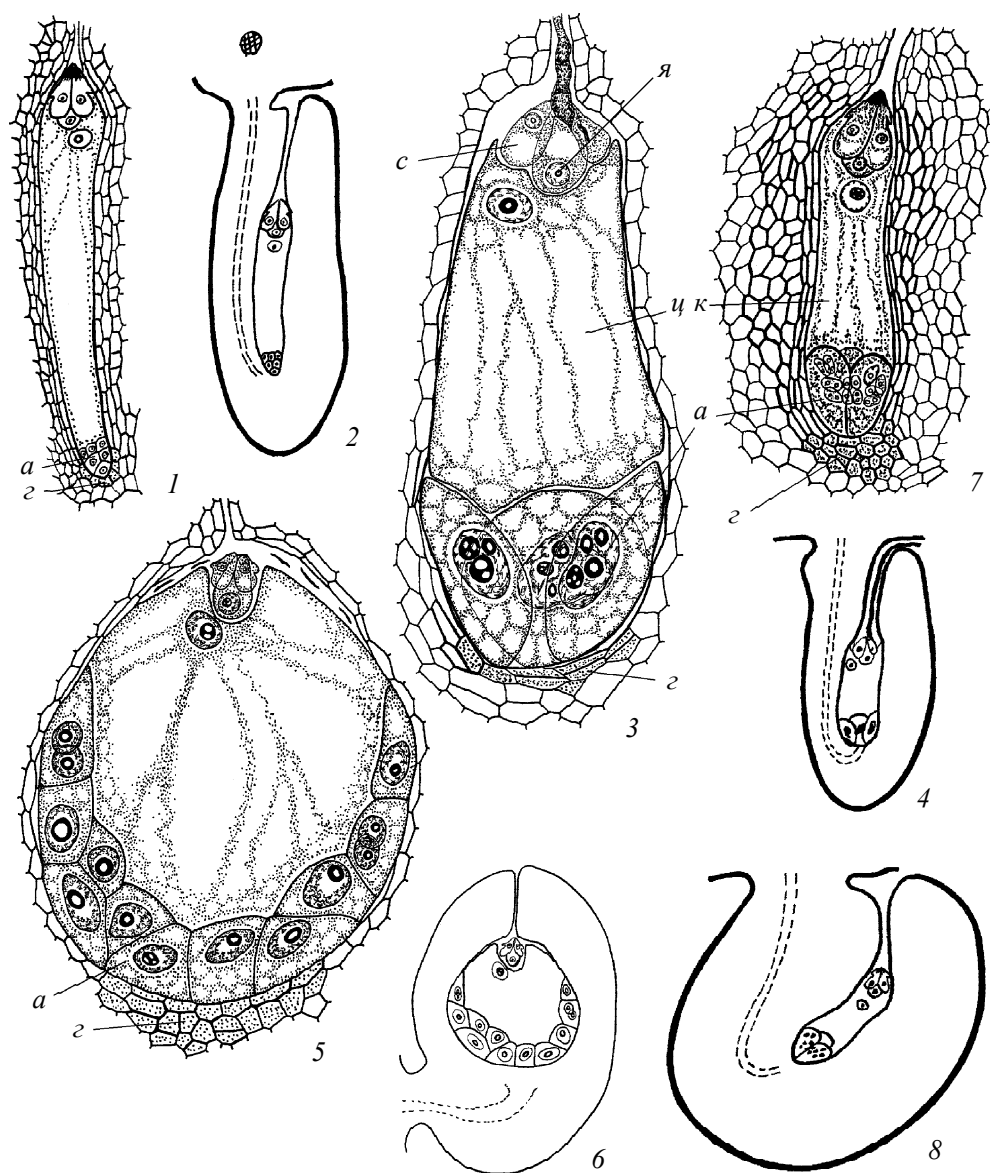


Рис. 91. Семязачаток на стадии зрелого зародышевого мешка у представителей сем. *Gentianaceae* (по: Shamrov, 1996в).

1, 2 — *Gentiana cruciata*, 3, 4 — *Gentianopsis barbata*, 5, 6 — *Gentianella lingulata*, 7, 8 — *Swertia iberica*; а — антипода, з — гипостаза, с — синергида, цк — центральная клетка, я — яйцеклетка.

Таблица 7

Характеристика семязачатка некоторых представителей сем. *Gentianaceae*

Признак	<i>Gentiana cruciata</i>	<i>Gentiana lutea</i>	<i>Gentianopsis barbata</i>	<i>Gentianella lingulata</i>	<i>Swertia iberica</i>
Морфологический тип семязачатка	анатропный	анатропный	анатропный	гемитропный	геми-кампитропный
Интегумент (число слоев)	8–10	15–20	5–7	5–7	15–20
Фуникулус	отсутствует	отсутствует	отсутствует	короткий	отсутствует
Гипостаза (число слоев)	1	1	2–3	2–3	4–5
Зародышевый мешок	удлиненный, расширен на микропиллярном полюсе	удлиненный, расширен на микропиллярном полюсе	удлиненный, расширен на халазальном полюсе	яйцевидный	удлиненный, оба полюса одинаковые
Синергиды	с крючковидными выростами и НА	с крючковидными выростами и НА	крючковидных выростов и НА нет	с крючковидными выростами и без НА	с крючковидными выростами и НА
Антиподы (число ядер и плоидность)	6 диплоидные	3–4 диплоидные	3 полиплоидные	9–12 диплоидные	3 октоплоидные
Накопление веществ в археспоральной клетке, мегаспороците и зародышевом мешке	преобладает крахмал	данных нет	данных нет	данных нет	преобладают белки
Хлорофилл в зародыше	лейкоэмбриофит	данных нет	данных нет	данных нет	хлороэмбриофит

Для решения этих вопросов используется и ряд эмбриологических признаков (Guirín, 1903; Maheshwari, Satyanarayana, 1971; G. Dahlgren, 1991). Таксономическое значение могут иметь также особенности развития и строения семязачатка (рис. 91, 1–8; табл. 7). Как было показано выше, между представителями родов *Gentiana* и *Swertia* существуют различия. Род *Gentianopsis* по комплексу эмбриологических признаков занимает промежуточное положение. Видам этого рода присущи многочисленные анатропные семязачатки, как у *Gentiana*, и наличие трех крупных антипод с полиплоидными ядрами, как у *Swertia*. Гипостаза образована 2–3 слоями, тогда как у *Gentiana* она однослойная, а у *Swertia* 4–5-слойная. Данные, полученные о строении семязачатка *Gentianella lingulata* (Шамров, 1988), подтверждают целесообразность выделения из *Gentiana* s.l. рода *Gentianella*, представители которого (*Gentianella amarella*, *G. campestris*, *G. lingulata*, *G. uliginosa* — Guirín, 1903; Stolt, 1921; Шамров, 1988) отличаются от видов рода *Gentiana* гемитропными семязачатками и яйцевидной формой зародышевого мешка, в котором образуются 9 (и более) дву- и многоядерных антипод с верхней границей на уровне вторичного ядра центральной клетки (Shamrov, 1996в).

Семейство *JUNCACEAE*

Сем. *Juncaceae* представлено преимущественно многолетними корневищными травами (гигрофиты, по Уранову, 1974). Эмбриологически в нем изучены представители родов *Juncus* и *Luzula*. Анализ литературных и собственных данных (Laurent, 1903, 1904; Brenner, 1922; Zaman, 1950; Shah, 1963; Eleuterius, 1984; Анисимова, 1990; Шамров, Анисимова, 1993а–в) позволил установить наличие сходства и различий между этими родами по ряду эмбриологических признаков. Кроме того, выявлен спектр переходных состояний эмбриональных структур, отражающих направления их эволюционных преобразований.

Детальное исследование морфогенеза семязачатка и семени у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* показало принципиальное сходство между этими видами по следующим признакам (табл. 8):

1) образование примордия семязачатка за счет периклинальных делений центральной субэпидермальной и нижележащей клеток третьего слоя и антиклинальных делений эпидермальных и большинства субэпидермальных клеток плаценты;

2) дифференциация основных структур семязачатка (нуцеллуса, интегументов, халазы и гипостазы) происходит в период между стадиями археспориальной и спорогенной клеток;

3) сформированный семязачаток одинакового типа: анатропный, крассинуцеллальный, битегмальный, с подиумом, постаментом, оперкулулом, гипостазой и дифференцированным проводящим пучком;

4) наличие плацентарного обтуратора;

5) характеристика основных эмбриональных структур: одноклеточный археспорий, линейная тетрада мегаспор, Polygonum-тип развития зародышевого мешка, *Juncus*-вариация *Onagrad*-типа эмбриогенеза, гелобияльный тип развития эндосперма;

6) строение зрелого семени: зародыш дифференцирован на органы, эндосперм составляет основную часть семени; семенная кожура образована обоими интегументами; сохраняются эпидермальный слой нуцеллуса, базальная часть подиума, халаза и гипостаза.

Таким образом, общие закономерности возникновения семязачатка и дифференциации его структур, единый план строения семязачатка и зрелого семени и единые типы развития основных эмбриональных структур свидетельствуют о близком родстве *Juncus* и *Luzula* и принадлежности их к одному сем. *Juncaceae*.

Различия между ними проявляются в строении плаценты, числе семязачатков в завязи и их относительных размерах, но более заметны в степени развития и времени существования различных структур семязачатка и семени: париетальной ткани, постаamenta, подиума, нуцеллярного колпачка, наружного интегумента, оперкулула, халазы, гипостазы, проводящего пучка и халазальной клетки эндосперма (табл. 8).

Таблица 8

Черты сходства и различия в развитии и строении семязачатка и семени
у *Luzula pedemontana* и *Juncus filiformis*

Структура	<i>Luzula pedemontana</i>			<i>Juncus filiformis</i>		
	Число слоев	Время		Число слоев	Время	
		возникновения	исчезновения		возникновения	исчезновения
<i>Нуцеллус</i> париетальная ткань	5–6	археспориальная клетка – спорогенная клетка	поздний глобулярный зародыш	1	археспориальная клетка – спорогенная клетка	ранний глобулярный зародыш
латеральная область	9–10	археспориальная клетка – спорогенная клетка	ранний глобулярный зародыш	2–3	археспориальная клетка – спорогенная клетка	ранний глобулярный зародыш
постамент	5–6	начало мейоза	ранний глобулярный зародыш	2	начало мейоза	квадранты зародыша
подиум	4–5	начало мейоза	сохраняется в семени	2–4	начало мейоза	сохраняется в семени
<i>Наружный интегумент</i>	4–5	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени	2–3	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени
<i>Халаза</i>	13–17	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени	5–6	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени
<i>Гипостаза</i> лигнификация и отложение танинов	8–9	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени	4–5	археспориальная клетка – спорогенная клетка	сохраняется в семени
		ранний глобулярный зародыш			квадранты зародыша	
<i>Нуцеллярный колпачок</i>	2	во время оплодотворения	сохраняется в семени		не образуется	
<i>Оперкулум</i>	3	тетрада мегаспор	3–4-клеточный проэмбрио	3	4-ядерный зародышевый мешок	сохраняется в семени
<i>Проводящий пучок</i>		сформированный зародышевый мешок	сохраняется в семени		зигота	сохраняется в семени
<i>Халазальная клетка эндосперма</i>	14–16*	зигота	ранний глобулярный зародыш	1*	зигота	поздний глобулярный зародыш

Примечание. * — число ядер.

Все эти различия можно объяснить, исходя из представлений Терехина (1977, 1991) о существовании ряда модусов эволюционных преобразований органов и тканей. К ним относятся амплификации и редукции. На примере эволюции плацент в сем. *Orobanchaceae* (Терехин, Никитичева, 1981) было показано, что амплификации связаны с необходимостью увеличения числа семязачатков в завязи. В нашем случае они выражаются в усложнении строения плаценты и возникновении большего числа семязачатков у *J. filiformis* по сравнению с *L. pedemontana*. У последнего имеется всего три крупных семязачатка, возникающих на плацентарной колонке в основании завязи. У *J. filiformis* развивается большое количество семязачатков, размеры которых в 2–2.5 раза меньше, чем у *L. pedemontana*. Они располагаются на трех составных париетальных плацентах, проходящих по всей завязи. Здесь, вероятно, имеет место одно из двух основных направлений структурной редукции — общая редукция, связанная с уменьшением размеров структуры. Это выражается либо в уменьшении числа слоев, составляющих нуцеллус, наружный интегумент, халазу, гипостазу, и сокращении времени существования этих структур, либо в более раннем появлении некоторых специфических черт в их развитии у *J. filiformis* по сравнению с *L. pedemontana*.

Выявлено также альтернативное развитие структур, которые выполняют сходную (защитную) функцию в зрелом семени. Так, у обоих видов отмечена тенденция к формированию нуцеллярного колпачка и оперкулума. Однако преимущественное развитие у каждого вида получает только одна структура: у *J. filiformis* сохраняется только оперкулум, а у *L. pedemontana* — нуцеллярный колпачок, преобразующийся в эпистазу. И оперкулум, и эпистаза участвуют в прорастании семени.

Семейство *HEMEROCALLIDACEAE*

В сем. *Hemerocallidaceae* обычно включают два рода: *Hemerocallis* и *Leucocrinum* (Тахтаджян, 1987). Семязачаток у большинства видов этого семейства является анатропным и лишь у некоторых видов (*H. flava*, *H. middendorffii* — Савченко, Комар, 1965) — гемитропным. Обычно указывается, что микропиле образовано внутренним интегументом. У *H. citrina* и *H. hybrida* микропиле дифференцировано на четкие эндо- и экзостом (Шамров, 1999а). Для ряда видов семейства отмечается образование секреторных таблитчатых клеток в наружной эпидерме внутреннего интегумента (Cave, 1948; Савченко, Комар, 1965; Шамров, 1999а).

Семязачаток у представителей сем. *Hemerocallidaceae* характеризуют как тену-инуцеллярный, кроме *Leucocrinum montanum* (Cave, 1948). У последнего вида он является красинуцеллярным: образуются однослойная париетальная ткань, которая разрушается на поздних стадиях развития зародышевого мешка, и нуцеллярный колпачок. У видов *Hemerocallis* (*H. citrina*, *H. lutea*) париетальная ткань не обна-

ружена (Schnarf, 1929; Cave, 1948; Шамров, 1999а). По характеру развития нуцеллуса семязачаток представителей этого рода следует классифицировать как медионуцеллятный. Нуцеллус обладает потенцией к образованию таких специфических структур, как подиум (наличие периклинальных делений в халазальной зоне) и постамент (наличие двух хорошо выраженных рядов клеток в основании развивающегося зародышевого мешка). Однако халазальная зона нуцеллуса, имеющая вид колонки, после оплодотворения функционирует как единая структура (постамент-подиум) без разделения на подиум и постамент (рис. 92, 1–15).

У *Leucocrinum montanum* (Cave, 1948) было описано образование гипостазы в виде утолщенных клеток нуцеллуса в основании зародышевого мешка. По нашим данным, у видов *Hemerocallis* гипостаза формируется в основании нуцеллуса и внутреннего интегумента и состоит из двух слоев густоплазменных таблитчатых клеток, которые до оплодотворения являются тонкостенными.

Таким образом, диагностическими признаками семязачатка в этом семействе могут быть следующие: морфологический тип семязачатка, строение нуцеллуса и микропиле.

Семейство *ORCHIDACEAE*

Изучению развития эмбриональных структур у орхидных посвящена обширная литература (см. Савина, Поддубная-Арнольди, 1990). Большое внимание было уделено характеристике мегаспорогенеза, формированию зародышевого мешка, специфике оплодотворения, а также строению зародыша и эндосперма.

Вопросы инициации примордия семязачатка на плаценте оставались, как правило, вне поля зрения исследователей. В ряде современных работ указывается, что стимулом к развитию семязачатков является опыление. После опыления париетальные плаценты в завязи образуют систему дихотомически ветвящихся выростов, или гребней, каждый из которых дает примордий семязачатка, состоящий из осевого ряда клеток, окруженных эпидермой (Swamy, 1949; Kimura, 1968; Rao, Sood, 1979; Fredrikson et al., 1988; Yeung, Law, 1989, 1997; Yeung et al., 1994; Fredrikson, 1990, 1991, 1992; Vij et al., 1999).

Согласно первым исследованиям, примордий семязачатка у орхидных возникает путем периклинальных делений клеток эпидермы плаценты (Hofmeister, 1849, 1861). Однако позже было показано, что такие деления происходят только в клетках субэпидермального слоя плаценты (Schmitz, 1872; Strasburger, 1872, 1879).

По нашему мнению, у растений сем. *Orchidaceae* основным фактором, определяющим специфику строения примордия семязачатка, является своеобразное строение плацент. Увеличение числа семязачатков в завязи достигается у них не увеличением числа и степени развития плацент, а образованием на них небольших выростов. Исследование *Gymnadenia conopsea* (Шамров, Никитичева, 1992) показало, что немногослойное строение выростов париетальных плацент и необходи-

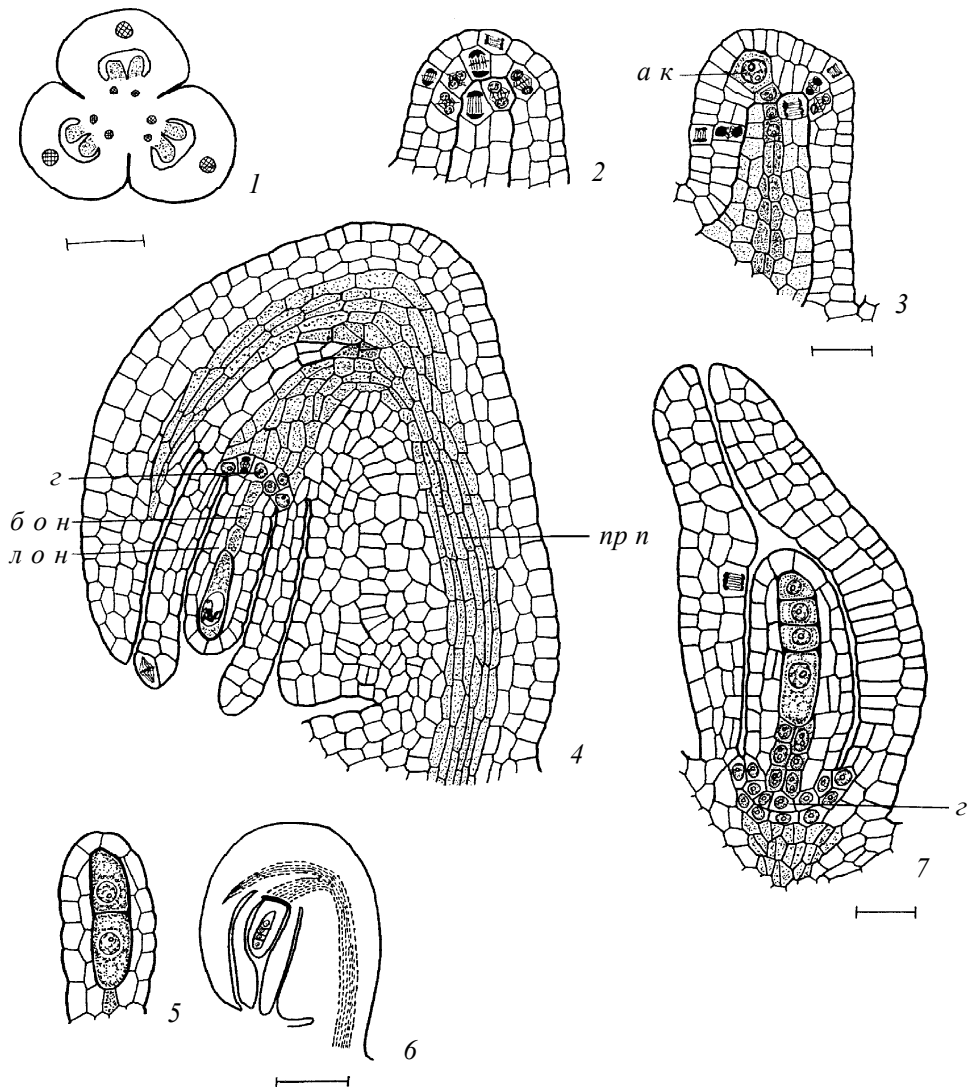


Рис. 92. Развитие и строение семячатка *Hemerocallis citrina* (1–10) и *H. hybrida* (11–15) (по: Шамров, 1999а).

1 — завязь на стадии примордия семячатка; 2, 3 — формирование примордия семячатка, дифференциация археспориальной клетки; 4 — семячаток на стадии мегаспороцита в начале мейоза; 5–7 — семячаток в период мегаспорогенеза; 8–13 — строение нуцеллуса во время развития зародышевого мешка; 14 — антиподы в зрелом зародышевом мешке; 15 — схема сформированного семячатка; а к — археспориальная клетка, б о н — базальная область нуцеллуса, л о н — латеральная область нуцеллуса, пр п — проводящий пучок. Масштабная линейка: 1 — 500 мкм, 2–5, 7–14 — 20 мкм, 15 — 200 мкм.

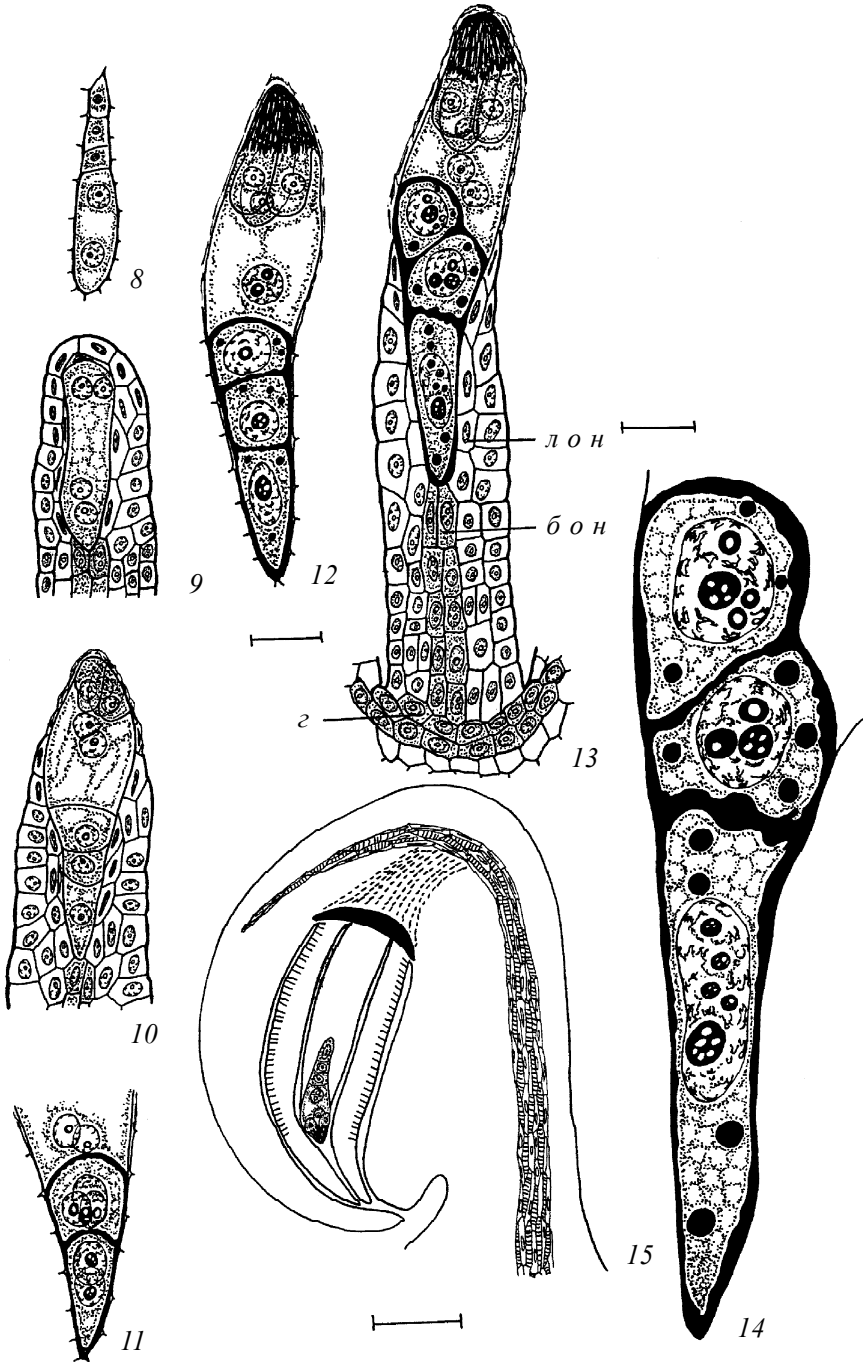


Рис. 92 (окончание).

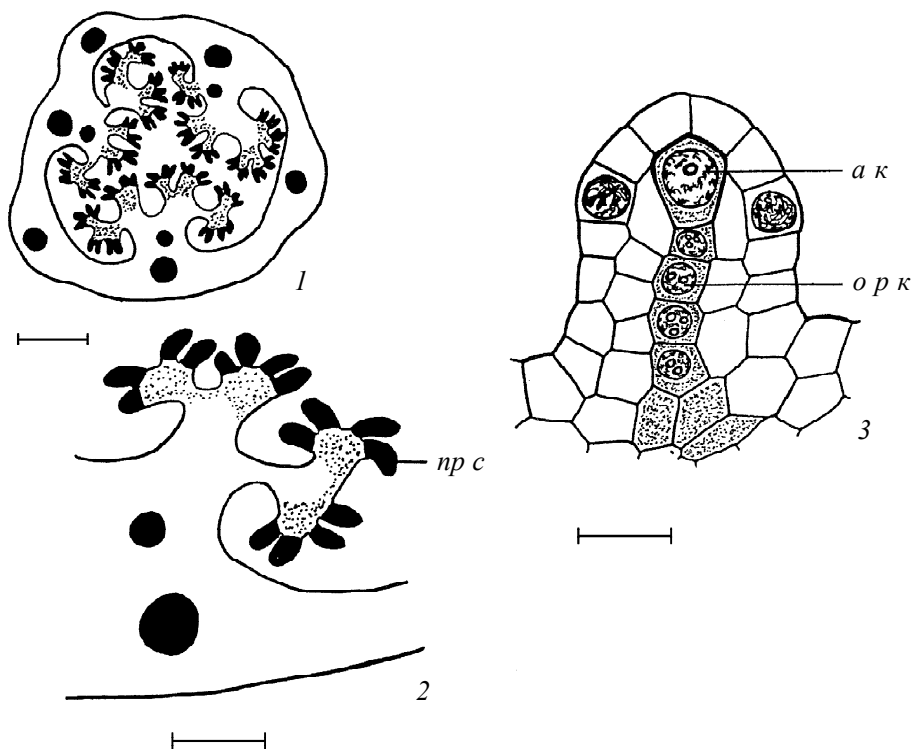


Рис. 93. Ранние стадии развития семязачатка *Listera ovata* (по: Шамров, 2001).

1, 2 — завязь на стадии примордия семязачатка; 3 — примордий семязачатка с археспориальной клеткой; *а к* — археспориальная клетка, *о р к* — осевой ряд клеток, *п р с* — примордий семязачатка. Масштабная линейка: 1, 2 — 200 мкм, 3 — 20 мкм.

мость быстрого формирования примордиев семязачатков, которые начинают закладываться только после опыления, приводят к тому, что каждый примордий семязачатка инициируется за счет периклиналиных делений одной клетки в субэпидерме плацентарного выроста. Верхняя из двух возникших клеток делится также периклиналино, и это деление является дифференцирующим. Образуются две клетки: одна клетка с более крупным ядром — археспориальная клетка — и другая — с меньшим ядром, в результате деления которой возникает осевой ряд клеток под археспориальной клеткой. Следовательно, археспориальная клетка возникает раньше клеток осевого ряда, в то время как ранее считалось, что в нее преобразуется верхушечная клетка этого ряда (Heusser, 1915). Таким образом, примордий семязачатка у орхидных состоит из эпидермального и субэпидермального слоев и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Наиболее варибельным является субэпидермальный слой. Он сильно редуцирован в примордии семязачатка большинства орхидных и представлен лишь археспориальной клеткой, как,

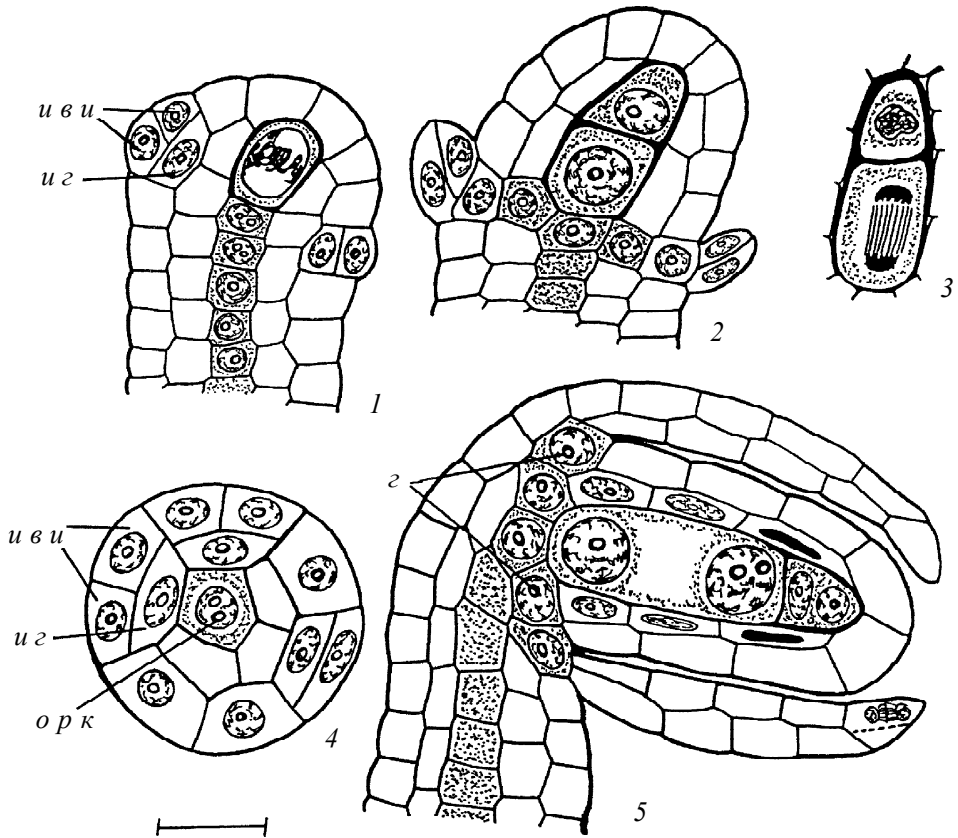


Рис. 94. Семязачаток *Listera ovata* во время мегаспорогенеза (по: Шамров, 2001).

1, 4 — дифференциация инициалей гипостазы и внутреннего интегумента на стадии мегаспорозита (4 — поперечный срез); 2, 3, 5 — семязачаток в периоды мегаспорогенеза и образования 2-ядерного зародышевого мешка, формирование единого слоя гипостазы; г — гипостаза, и в и — инициали внутреннего интегумента, и г — инициали гипостазы, орк — осевой ряд клеток. Масштабная линейка — 20 мкм.

например, у *G. conopsea*. У ряда растений (*Listera ovata* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1995б, 2001; а также, вероятно, у *Vanilla planifolia* — Swamy, 1947) субэпидермальный слой хорошо выражен, но является асимметричным и не образует кольца клеток на поперечном срезе (рис. 93, 1–3; 94, 1, 4).

Семязачаток орхидных традиционно определяют как тениюцеллятный (нуцеллус состоит только из эпидермы, окружающей материнскую клетку мегаспор). Однако, по нашему мнению, семязачаток большинства орхидных по особенностям развития и строения нуцеллуса следует классифицировать как медионуцеллятный. Так, в состав нуцеллуса у *G. conopsea* кроме эпидермального слоя входит также постамент — базальная область нуцеллуса, представленная осевым рядом

клеток под мегаспороцитом и в дальнейшем зародышевым мешком (перманентная вариация, базальная субвариация). Постамент, вероятно, характерен и для *Hetaeria nitida* (Olsson, 1967), *Galeola septentrionalis* (Kimura, 1968), *Cymbidium sinense* (Tung et al., 1999; правда, авторы называют эту структуру гипостазой) и некоторых других видов. В отличие от этих видов, у *Listera ovata* нуцеллус представлен эпидермальным и субэпидермальным слоями, а базальная область топографически не выражена (Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1995б, 2001) (рис. 94, 2, 5; 95, 1, 3). Такое строение нуцеллуса, возможно, присуще и *Vanilla planifolia* (Swamy, 1947).

В ряде работ было отмечено, что нуцеллус в семязачатке орхидных разрушается до оплодотворения (Afzelius, 1916; Савина, 1965; Cocucci, Jensen, 1969; Ekanthappa, Arekal, 1977) либо представлен тонкой, сильно окрашивающейся мембраной вокруг зародышевого мешка (Olsson, 1967). Ультроструктурное исследование показало, что зрелый зародышевый мешок *Epidendrum scutella* окружен толстой гетерогенной оболочкой, состоящей из стенок клеток зародышевого мешка, стенки функционирующей мегаспоры и остатков стенок эпидермальных клеток нуцеллуса (Cocucci, Jensen, 1969).

Необходимо отметить, что среди видов обширного сем. *Orchidaceae* имеются различия в продолжительности существования нуцеллуса. У *Paphiopedilum insigne* (Afzelius, 1916), *Galeola septentrionalis* (Kimura, 1968) перед оплодотворением нуцеллус обнаруживается только в халазальной части, тогда как у *Epipogium aphyllum* (Afzelius, 1954) он сохраняется полностью. У *Gastrodia elata* (Kusano, 1915), *Cypripedium parviflorum* (Carlson, 1940), *Bulbophyllum neilgherrense*, *Geodorum densiflorum* (Swamy, 1949) нуцеллус начинает разрушаться в период раннего эмбриогенеза. Согласно нашим данным, у *Gymnadenia conopsea* и *Listera ovata* нуцеллус продолжает функционировать и во время раннего эмбриогенеза. Большинство клеток нуцеллуса у этих видов сдавливаются до бесструктурного слоя, покрытого кутикулой (рис. 96, 1), к стадии октантов проэмбрио. Клетки постамента у *G. conopsea* исчезают к стадии раннего глобулярного зародыша с эмбриодермой. Как постамент, так и эпидерма нуцеллуса у *G. conopsea* являются, вероятно, физиологически активными тканями. Об этом свидетельствует значительное содержание в них белков и декстринов, особенно в период формирования зародышевого мешка и раннего проэмбрио. Подобное заключение было сделано ранее для *Gastrodia elata*: клетки долго сохраняющейся эпидермы нуцеллуса непосредственно контактируют с подвеском и, возможно, осуществляют транспорт веществ из фуникулуса в зародыш (Kusano, 1915). По данным ультроструктурного исследования семязачатка *Cymbidium sinense* (Tung et al., 1999), утолщенные оболочки клеток нуцеллуса под развивающимся зародышевым мешком (постамент, согласно нашим представлениям) дают положительную ШИК-реакцию.

Обычно указывают на эпидермальное происхождение интегументов семязачатка орхидных (Савина, 1965; Abe, 1968; Sood, 1986; Sood, Sham, 1987). Однако начальные стадии развития интегументов не прослежены. У исследованных нами

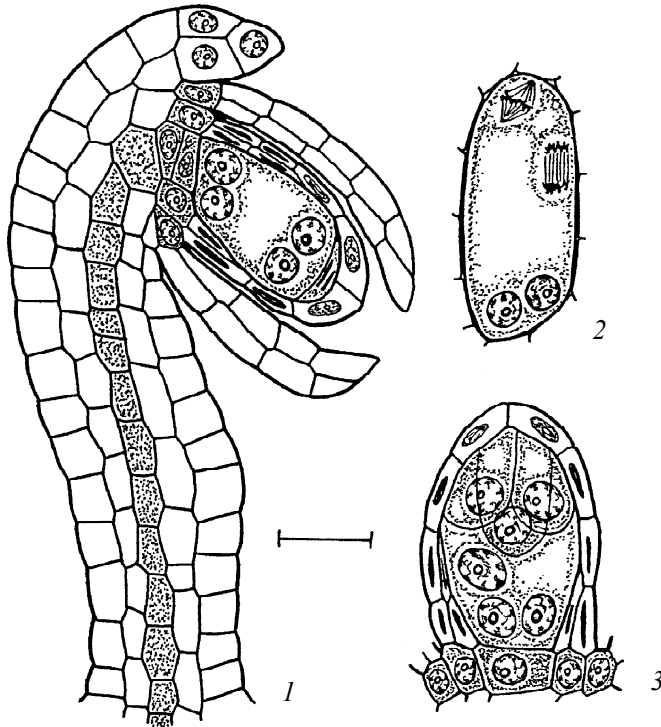


Рис. 95. Семязачаток на заключительных стадиях развития зародышевого мешка у *Listera ovata* (по: Шамров, 2001).

1, 2 — 4-ядерный зародышевый мешок, 3 — зрелый зародышевый мешок. Масштабная линейка — 20 мкм.

видов наблюдались периклиналиные деления эпидермальных клеток, опоясывающих среднюю часть примордия семязачатка. В результате делений отделяются наружу терминальные инициали, за счет которых формируются интегументы (рис. 94, 1, 2, 4; 95, 1; 96, 1, 4, 5).

В литературе наличие гипостазы в семязачатке орхидных отмечено только для некоторых видов. У *Calanthe veitchii*, *Cypripedium insigne*, *Dendrobium nobile* гипостаза располагается непосредственно под мегаспороцитом, а затем под зародышевым мешком и представлена 1–3 лигнифицированными клетками, в которых в зависимости от вида могут накапливаться крахмал, белки, аскорбиновая кислота (Поддубная-Арнольди, 1959; Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959; Zinger, Poddubnaia-Arnoldi, 1966). Существуют примеры, когда под зародышевым мешком также отмечают, как правило, одну густоплазменную, долго сохраняющуюся клетку, которую можно рассматривать как сильно редуцированную гипостазу: *Gastrodia elata* (Kusano, 1915), *Epipogium aphyllum* (Afzelius, 1954), *Hetaeria nitida* (Olsson, 1967).

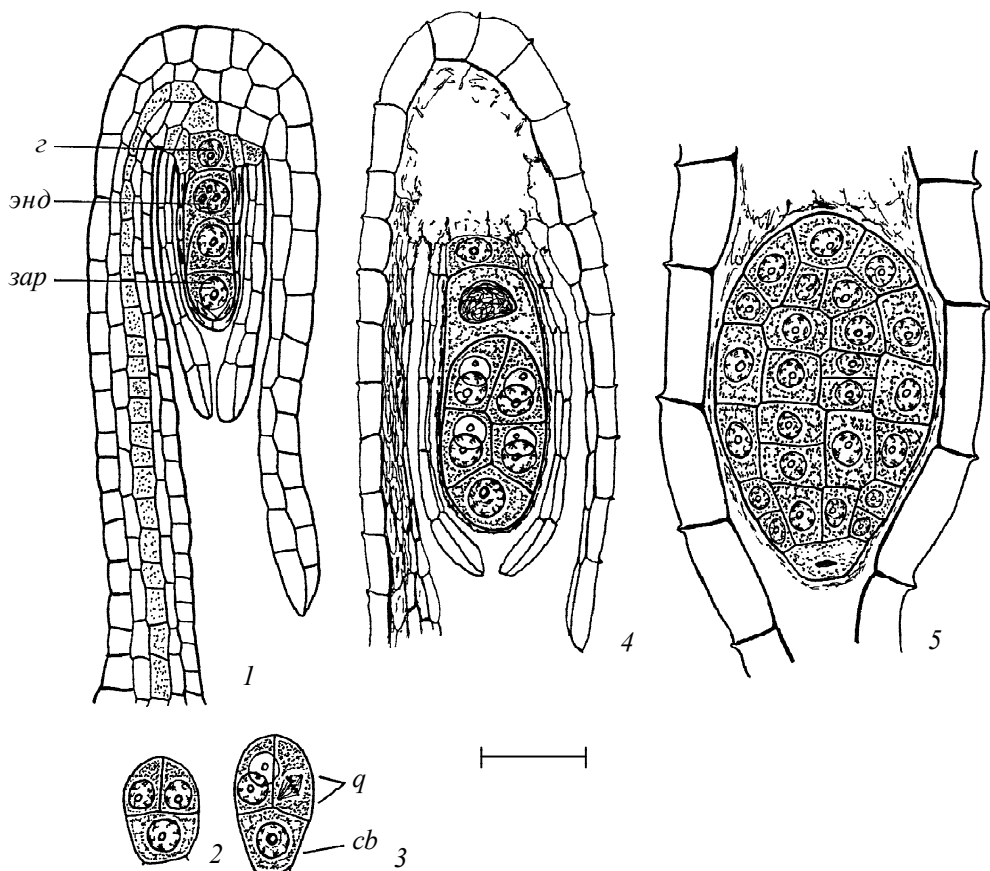


Рис. 96. Семя *Listera ovata* во время развития зародыша и эндосперма (по: Шамров, 2001).

1 — семя на стадии 2-клеточного проэмбрио; 2, 3 — образование квадрантов в проэмбрио; 4 — семя на стадии октантов в проэмбрио; 5 — зрелое семя; г — гипостаза, зар — зародыш, энд — эндосперм, cb, q — этажи проэмбрио. Масштабная линейка — 20 мкм.

У *Listera ovata* гипостаза дифференцируется непосредственно под зародышевым мешком (рис. 94, 1, 2, 4, 5; 95, 1, 3), тогда как у *Gymnadenia conopsea* — в основании постамента. Она представлена в виде диска из одного слоя клеток у *L. ovata* и двух слоев — у *G. conopsea*. Стенки клеток гипостазы не лигнифицированы, однако в них обнаруживается сильная ШИК-положительная реакция на полисахариды. В клетках гипостазы обнаружено значительное содержание белков и декстринов на протяжении всего периода развития, что свидетельствует, вероятно, о высокой физиологической активности гипостазы в обеспечении зародышевого мешка метаболитами.

В халазальной области семязачатка орхидных формируется воздушная полость, происхождение которой оставалось недостаточно ясным. Afzelius (1954) выявил на ранней стадии развития семязачатка крупную клетку, трансформирующуюся после оплодотворения в полость. Некоторые авторы (Carlson, 1940; Maheshwari, Narayanaswamy, 1952; Савина, 1965; Nikiticheva, 1983) полагали, что она образуется за счет разрушения внутренних клеток халазы. По нашим данным, воздушная полость в халазальной области семязачатка возникает за счет разрушения клеток халазы, а в последующем и гипостазы после выполнения ими функции питания. Образование воздушных полостей в микропилярной (за счет удлинения наружного интегумента над эндостомом) и халазальной областях семени, возможно, обусловлено адаптацией к анемохорному способу распространения мелких семян орхидных.

Таким образом, сем. *Orchidaceae* является довольно гетерогенным по признакам строения и развития семязачатка. Для целей систематики и филогении могут иметь значение следующие признаки: строение примордия семязачатка, тип семязачатка по нуцеллусу, продолжительность существования нуцеллуса, строение гипостазы, а также особенности мегаспорогенеза, формирования зародышевого мешка, эндосперма и зародыша.

Порядок *SANTALALES*

Эволюция семязачатка цветковых растений сопровождалась редукцией его структур (интегумента, нуцеллуса, халазы, фуникулуса), а также конгенитальным срастанием некоторых из них между собой и с окружающими структурами гинецея (плацентой, стенкой завязи) (Тахтаджян, 1964; Терехин, 1977, 1991). Эти процессы наиболее ярко проявились у высокоспециализированных таксонов. К таким таксонам относится пор. *Santalales*, многие представители которого являются паразитными растениями (Терехин, 1977).

Представители пор. *Santalales* характеризуются ценокарпным гинецеом. Развитие эмбриональных структур начинается с образования выроста в базальной части завязи, который был назван свободной париетальной плацентой (колонкой) (Griffith, 1836, 1844). Hofmeister (1859) считал всю свободную центральную плаценту у *Hyphear europaeum* эквивалентной ортотропному семязачатку.

Наибольшее разнообразие в строении завязи и плаценты отмечено среди представителей сем. *Loranthaceae* (Maheshwari et al., 1957; Raj, 1970). Были установлены следующие типы строения завязи и плаценты: 1) завязь многогнездная; свободная центральная плацента многолопастная, каждая лопасть представляет собой редуцированный семязачаток (*Lysiana*); 2) завязь многогнездная в основании и одногнездная в верхней части; свободная центральная плацента многолопастная в основании и имеет вид конусообразного выроста в верхней части (*Lepeostegeres*, *Nuytsia*); 3) завязь одногнездная; центральная плацента многолопастная (*Elytranthe*,

Macrosolen); 4) завязь одногнездная; центральная плацента без лопастей (*Helicanthes*); 5) завязь одногнездная; центральная плацента слабо развита, в основании завязи образуется лишь небольшое выпячивание (*Amyema*, *Dendrophthoe neelgherrensis*, *D. pentandra*, *Scurrula montana*, *Tolypanthus*); 6) полость завязи представлена узким каналом; плацента отсутствует (*Helixanthera*, *Tapinanthus*, *Taxillus*, *Tupeia*, некоторые виды *Dendrophthoe* и *Scurrula*) (рис. 97).

Терехин (1977) обобщил представления о структурной организации завязи в пор. *Santalales* и предложил различать три основные ее формы: 1) в завязи развивается свободная центральная плацента с более или менее дифференцированными мегаспорангиями — *Comandra pallida*, *Olox stricta*, *Osyris arborea*, *Santalum album*, *Thesium ramosum*, *Ximenia americana* и др.; 2) дифференцированные мегаспорангии отсутствуют, а археспориальные клетки образуются в ткани центральной плаценты — *Arceuthobium oxycedri*, *Exocarpus menziensis*, *Loranthus sphaerocarpus* и др.; 3) археспориальные клетки развиваются в тканях основания завязи, а центральная плацента не образуется — *Barathranthus axanthus*, *Helixanthera hookeriana*, *Scurrula atropurpurea*, *Viscum album* и др.

Все многообразие строения семязачатка представителей пор. *Santalales* (Анисимова, 1987б, в; Никитичева, 1987а; Никитичева, Анисимова, 1987; Терехин, 1987; Терехин, Анисимова, 1987) можно свести к трем категориям: 1) дифференцированные семязачатки, 2) не дифференцированные на структуры семязачатки, 3) семязачатки морфологически не выражены, эмбриональные структуры развиваются в тканях плаценты или стенки завязи (Шамров и др., 2001).

В литературе существует точка зрения о том, что большую часть **дифференцированного семязачатка** (рис. 98, 1, 2) у видов, относящихся к этому порядку, составляет интегумент (Fagerlind, 1947; Shamanna, 1954; Swamy, 1960; Agarwal, 1961, 1963а, б; Johri, Agarwal, 1965). У представителей сем. *Olacaceae* интегумент (или интегументы) хорошо выражен и образует микропиле: в битегмальных семязачатках у *Coula edulis*, *Heisteria cyanocarpa*, *Macrotheca elaeocarpa*, *Minuartia guianensis*, *Ochanostachys amentacea*, *Octoknema orientalia*, *O. affinis* (Fagerlind, 1948), *Ximenia americana* (Fagerlind, 1948; Johri, Bhatnagar, 1960) и в унитегмальных семязачатках у *Erythralum scandens* (Fagerlind, 1946), *Anacolosia frutescens* (Fagerlind, 1947), *Tetrastylidium janeirensis*, *Schoepfia brasiliensis*, *S. fragrans* (Fagerlind, 1948), *Olox scandens*, *O. stricta* (Agarwal, 1963а, б), *O. wightiana* (Shamanna, 1954), *Strombosia zeylanica* (Fagerlind, 1947; Shamanna, 1955). Хорошо сформированный интегумент характерен также для представителей сем. *Opiliaceae* (*Cansjera rheedii* — Swamy, 1960) и сем. *Santalaceae* (*Iodina rhombifolia* — Pilger, 1935; F. Smith, E. Smith, 1942; Bhatnagar, Sabharwal, 1966, 1968 (1969), *Thesium alpinum*, *T. wightianum* (Bhatnagar, Agarwal, 1961). Для некоторых видов семейств *Olacaceae* и *Santalaceae* указывается наличие атегмальных семязачатков.

Анализ, проведенный нами, показал, что интегумент, хотя и сильно редуцированный, присутствует у *Olox imbricata* (Fagerlind, 1947), *Buckleya lanceolata* (Raj, 1970), *Choretrum lateriflorum* (Raj, 1972), *Comandra umbellata* (Ghosh, 1955),

Leptomeria acida, *L. cunninghamii* (Ram, 1959b) и *Santalum album* (Шамров, 1995b; Шамров и др., 2001). Как в случае хорошо дифференцированных, так и в случае зачаточных интегументов, периклиналильные деления, инициирующие интегумент, происходят в самой верхней части примордия семязчатка (рис. 98, 1; 100, 1–3).

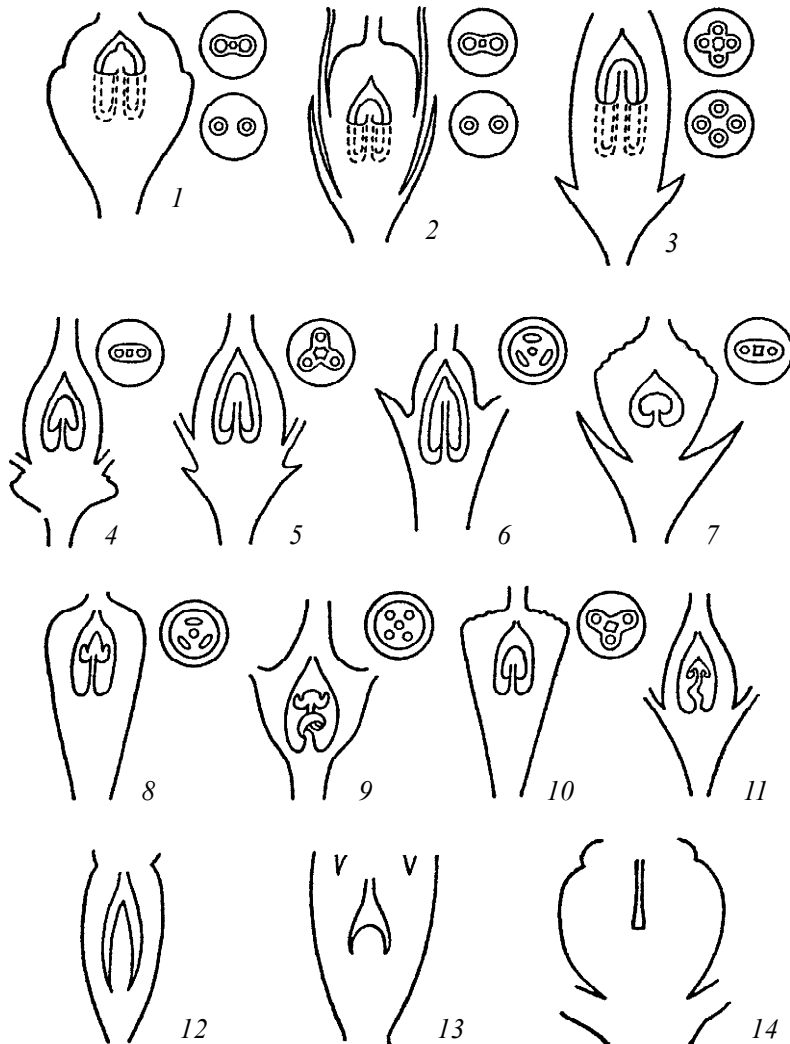


Рис. 97. Строение завязи у представителей пор. *Santalales* (по: Терехин, 1977).

1 — *Schoepfia pringlei*; 2 — *S. haitiensis*; 3 — *Ximenia americana*; 4 — *Apthandra spruceana*; 5 — *Olex stricta*; 6 — *Dulacia grandiflora*; 7 — *Anacalosa puberula*; 8 — *Comandra elegans*; 9 — *C. pallida*; 10 — *Osyris compressa*; 11 — *Pyricularia pubera*; 12 — *Arceuthobium douglasii*; 13 — *A. oxycedri*; 14 — *Viscum album*. 1–10 — продольные и поперечные срезы, 11–14 — продольные срезы.

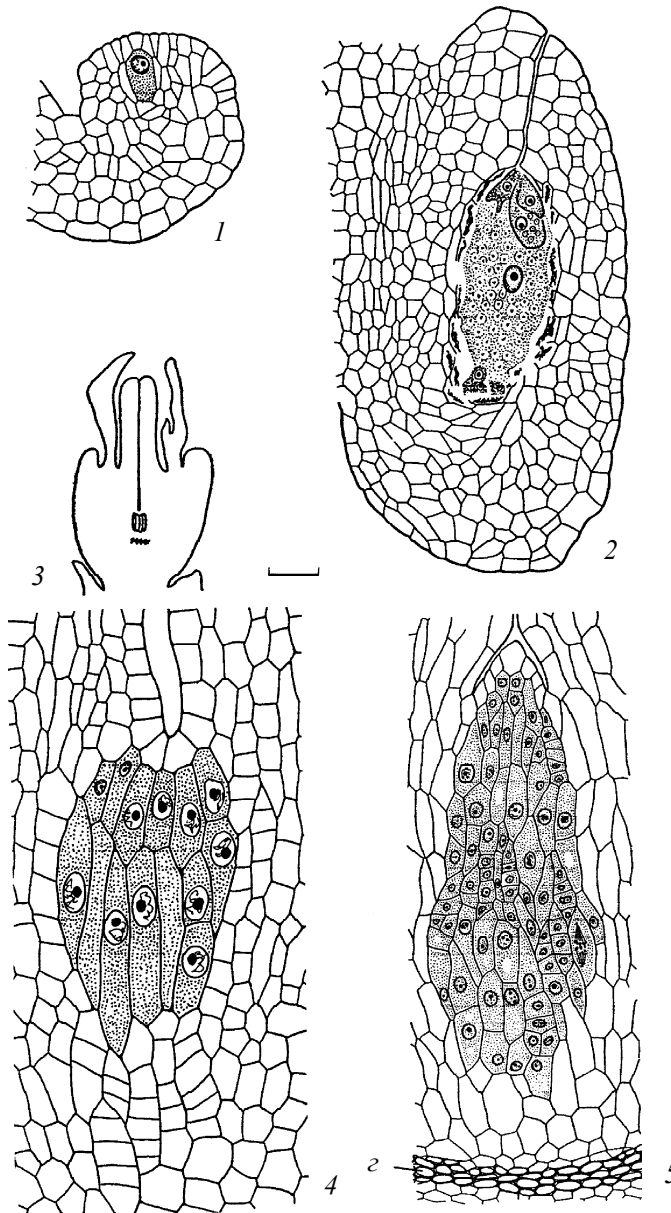


Рис. 98. Строение семязачатка и формирование спорогенного комплекса в тканях плаценты и завязи.

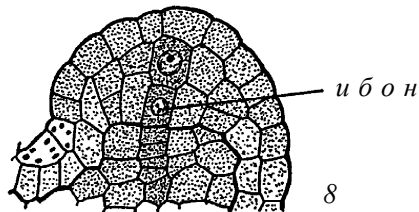
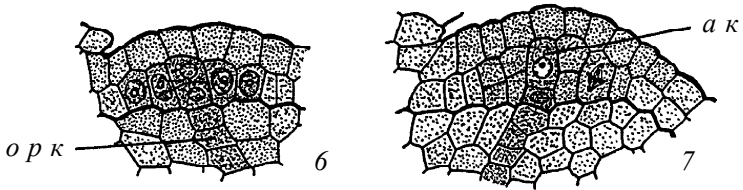
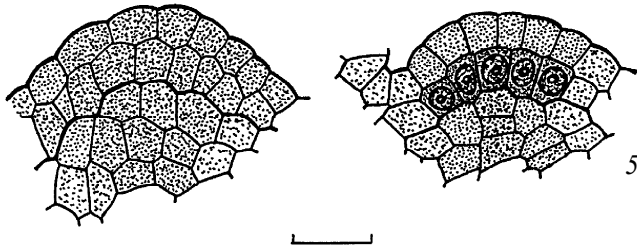
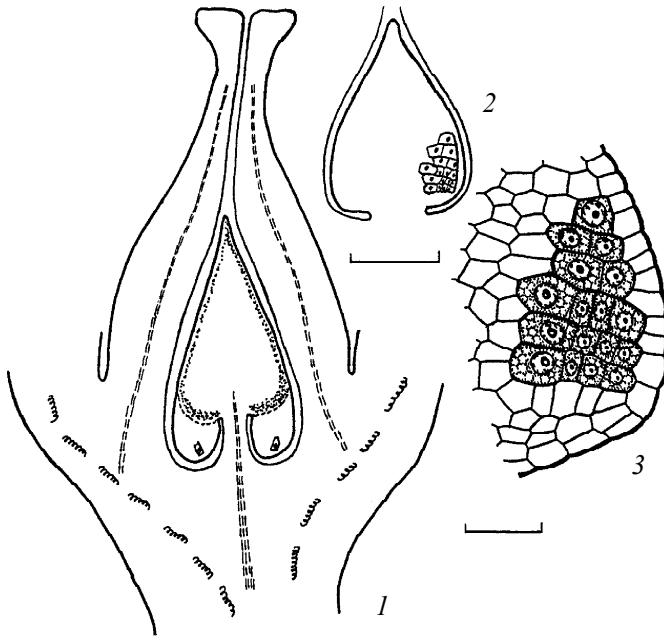
1, 2 — стадии развития семязачатка у *Strombosia ceylanica* (по: Agarwal, 1963b); 3, 4 — схема гинецея и комплекс мегаспороцитов у *Loranthus europaeus* (по: Никитичева, Анисимова, 1987); 5 — спорогенный комплекс на стадии формирования мегаспороцитов у *Amyema miquelii* (по: Dixit, 1958); z — гипостаза.

Нуцеллус, по данным многих авторов, представлен у видов пор. *Santalales* несколькими эпидермальными клетками над мегаспороцитом («рудиментарный нуцеллус», по Dahlgren, 1927). Однако у *Anacolosia frutescens* (сем. *Olacaceae*), по мнению Fagerlind (1947), в качестве нуцеллуса можно рассматривать еще и слой клеток вокруг развивающегося мегаспороцита. Paliwal (1956) считал, что у *Thesium humifusum* (сем. *Santalaceae*) нуцеллус представлен несколькими слоями густоплазменных клеток в центре семязачатка, а остальные слои образуют интегумент. Как показало наше исследование, у *Santalum album* из этого же семейства семязачаток является медионуцеллярным. Нуцеллус представлен одним слоем клеток в латеральной и базальной областях и в большей своей части конгенитально сростается с интегументом. В свободной от срастания (апикальной) части нуцеллус образован 2–3-слойным нуцеллярным колпачком. Большую часть семязачатка составляет не интегумент, а халаза. Следовательно, семязачаток является пахихалазальным. Фуникулус морфологически не выражен — ткани плаценты переходят непосредственно в ткани халазы (рис. 99–101) (Шамров и др., 2001). Конгенитальным срастанием можно объяснить и объединение двух интегументов у *Heisteria cyanocarpa*, *Ximenia americana* (Fagerlind, 1948), у которых интегументы остаются свободными только в апикальной части.

Вторую категорию семязачатков представителей пор. *Santalales* составляют **семязачатки, не дифференцированные на структуры**. Свободная центральная плацента в завязи образует лишь вырост, который был назван «mamelon» («сосочек») (Treub, 1881). Этот вырост может быть лопастным (см. рис. 97). Лопастии представляют собой недифференцированные семязачатки (Treub интерпретировал их как редуцированные семязачатки), в каждом из которых возникает археспориальная клетка, а затем развивается зародышевый мешок. Отсутствие дифференцированных структур в семязачатке и нечеткая отграниченность его от плаценты позволяют предположить, что и в этом случае мы имеем дело с конгенитальным срастанием тканей плаценты и семязачатка, развитие которого фактически останавливается на стадии примордия.

Недифференцированные семязачатки обнаружены у многих видов семейств *Opiliaceae* (*Opilia amentacea* — Shamanna, 1955; *Agonandra silvatica*, *Rhopalophilia umbellata* — Fagerlind, 1948), *Loranthaceae* (*Helicanthes elastica* — Johri, Agrawal, 1954; Johri et al., 1957; *Moquiniella rubra* — Johri, Raj, 1969; *Legeostegeres gemmiflorus* — Dixit, 1955, 1958; *Macrosolen cochinchinensis* — Maheshwari, Singh, 1952; *Lysiana exocarpi* — Narayana, 1954; *Nuytsia floribunda* — Narayana, 1958; *Amylothea dictyophleba* — Raj, 1970), *Misodendraceae* (*Misodendrum punctulatum* — Skottsberg, 1913) и *Santalaceae* (*Osyris wightiana* — Joshi, 1960; *Quinchamalium chilense* — Agarwal, 1961; Johri, Agarwal, 1965).

У некоторых представителей пор. *Santalales*, у которых **семязачатки** как органы **отсутствуют**, эмбриональные структуры формируются в тканях плаценты либо стенки завязи (рис. 98, 3–5). Однако, несмотря на это, в плаценте и стенке завязи можно выделить комплекс тканей вокруг археспориальных клеток и зароды-



шевых мешков, который условно можно рассматривать как семязачаток. Более того, у ряда таксонов, например в сем. *Loranthaceae*, обнаружена гипостаза разной формы — от чашевидной до трубкообразной. Она состоит из нескольких слоев толстостенных клеток. Между гипостазой и спорогенным комплексом имеется паренхимная ткань (Hofmeister, 1859; Treub, 1882; Dixit, 1958; Narayana, 1958; Johri, Prakash, 1965). Местоположение гипостазы может служить указателем границы, которая была между нуцеллусом и интегументом, с одной стороны, и халазой, с другой стороны. Такое своеобразное развитие эмбриональных структур обнаружено в семействах *Loranthaceae* (*Amyema* — Dixit, 1958; *Tolypanthus* — Dixit, 1956, 1961; *Struthanthus vulgaris* — Venturelli, 1981; *Loranthus* — Hofmeister, 1859; Treub, 1882; *Barathranthus axanthus* — Prakash, 1963; *Scurrula atropurpurea*, *Dendrophthoe pentandra* — Rauch, 1936), *Santalaceae* (*Exocarpus cupressiformis*, *E. sparteus*, *E. strictus* — Ram, 1959a; Johri, 1960; *E. bidwillii* — Bhatnagar, Joshi, 1965), *Viscaceae* (*Viscum* и *Arceuthobium* — Bhandari, Indira, 1969; Bhandari, Nanda, 1968; Терехин, 1987).

Семязчатки этой категории представляют собой крайний вариант редукции, их развитие заканчивается на самой ювенильной стадии еще в тканях плаценты. Таким образом, и в этом случае мы имеем дело с ретардациями (остановками развития).

Исходя из вышеизложенного, можно полагать, что структурная эволюция семязчатков в пор. *Santalales* шла от дифференцированных к недифференцированным семязчаткам, а затем к полному их исчезновению и сопровождалась появлением ряда необычных черт в развитии эмбриональных структур, обеспечивающих надежность систем репродукции при паразитическом существовании. Это, прежде всего, формирование множественного археспория (рис. 99, 2, 3); образование различных выростов зародышевых мешков (рис. 101, 3; 102) и эндосперма, функционирующих как гаустории и внедряющихся иногда не только в ткани плаценты, но и доходящих до основания гинецея; образование сложного эндосперма (семейства *Loranthaceae*, *Viscaceae*) за счет объединения тканей эндосперма нескольких зародышевых мешков одной завязи. Подтверждением этого могут служить случаи образования нескольких диад и тетрад мегаспор у *Santalum album* (рис. 99, 2, 3); при этом семязчатки характеризуются отсутствием каких-либо признаков структурной дифференциации.

Рис. 99. Ранние стадии развития семязчатка *Santalum album* (по: Шамров и др., 2001).

1 — строение плодolistика и положение семязчатка на свободной центральной плаценте (пунктиром показано исходное положение семязчатка); 2, 3 — аномальное развитие семязчатка и формирование многоклеточного археспория; 4–8 — формирование примордия семязчатка и дифференциация археспориальной клетки и инициалей базальной области нуцеллуса; на деталях 4–8 точками показаны декстрины в клетках; а к — археспориальная клетка, и б о н — инициали базальной области нуцеллуса, о р к — осевой ряд клеток. Масштабная линейка: 1, 2 — 20 мкм, 3–8 — 30 мкм.

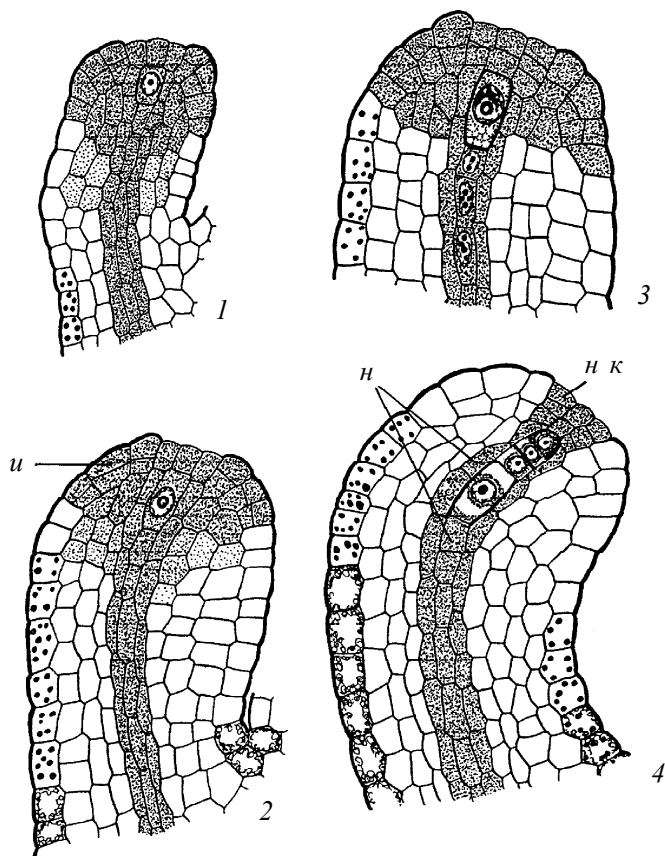


Рис. 100. Семязачаток *Santalum album* в период мегаспорогенеза (по: Шамров и др., 2001).

1, 2 — семязачаток на стадии мегаспороцита перед мейозом, видны деления, инициирующие интегумент; 3, 4 — семязачаток во время мегаспорогенеза, образование нуцеллярного колпачка; декстрины показаны мелкими точками, липидные капли — крупными точками, танины — ячейками; и — интегумент, н — нуцеллус, н к — нуцеллярный колпачок.

Была установлена прямая связь между редукцией комплекса плацента — семязачаток и степенью паразитизма. По мере усиления паразитизма семейства пор. *Santalales* были расположены следующим образом: *Olacaceae* — *Opiliaceae* — *Octoknemaceae* — *Grubbiaceae* — *Santalaceae* — *Misodendraceae* — *Loranthaceae* (Schellenberg, 1932). Fagerlind (1948) построил эволюционный ряд, касающийся преобразования завязи в пределах этого порядка: многогнездная завязь с центральной плацентой и дифференцированными на структуры семязачатками — завязь без гнезд, с центральной плацентой, но без дифференцированных семязачатков — завязь без плаценты. Он предположил, что последние стадии редукции комплекса

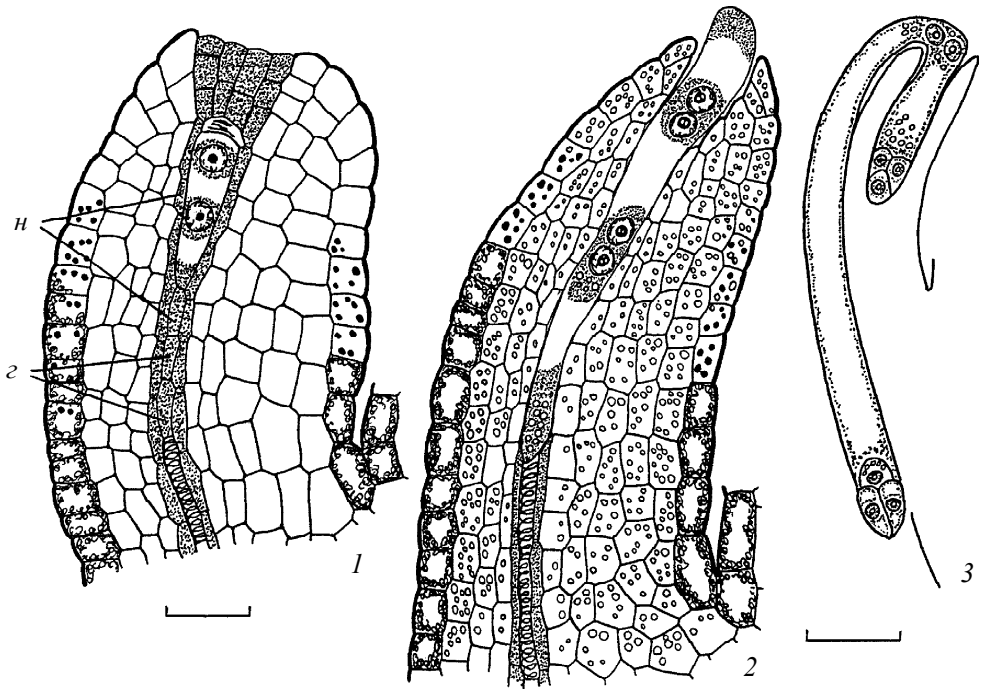


Рис. 101. Семязачаток *Santalum album* в период развития зародышевого мешка (по: Шамров и др., 2001).

1–3 — стадии развития зародышевого мешка: 1 — 2-ядерный, 2 — 4-ядерный, 3 — сформированный; крахмал показан гранулами, декстрины — мелкими точками, липидные капли — крупными точками, танины — ячейками; z — гипостаз, n — нуцеллус. Масштабная линейка: 1, 2 — 30 мкм, 3 — 100 мкм.

плацента — семязачаток у *Santalales* напоминают различные стадии редукции нуцеллуса. По его мнению (Fagerlind, 1946), гинецей *Santalales* по форме и строению напоминает унитегмальный семязачаток на заключительных стадиях редукции, при этом центральная колонка соответствует нуцеллусу, а стенка завязи — интегументу.

Согласно представлениям Терехина (1977, 1991), редукционные ряды, построенные в соответствии с увеличением функциональной специализации к паразитизму, обнаруживают постепенную редукцию и последовательную элиминацию сначала интегументальных, затем нуцеллярных, а впоследствии и плацентарных образований. Таким образом, в качестве исходных структур следует рассматривать свободную центральную плаценту с более или менее дифференцированными семязачатками, которые в дальнейшем претерпели редукцию и элиминацию (Fagerlind, 1948; Терехин, Яковлев, 1967; Терехин, 1977; Vouman, 1984).

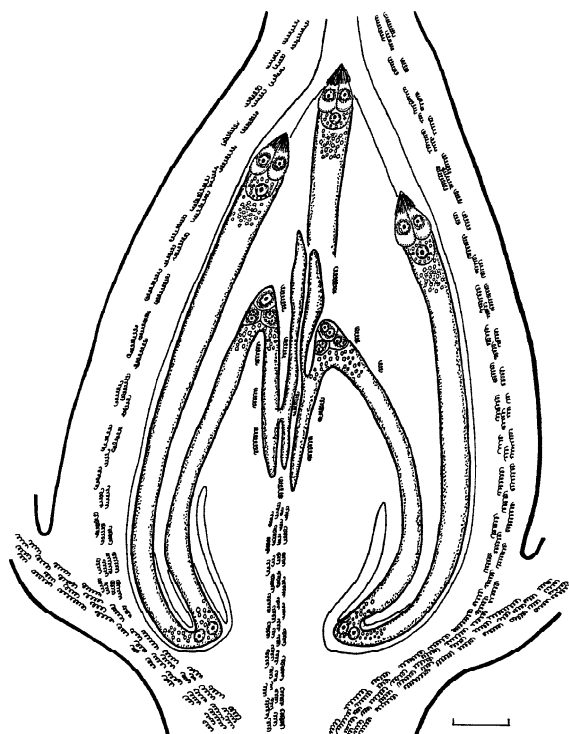


Рис. 102. Зрелый зародышевый мешок в завязи *Santalum album* (по: Шамров и др., 2001).

Зародышевые мешки растут по поверхности плаценты в направлении канала столбика; крахмал показан гранулами. Масштабная линейка — 100 мкм.

Однако рассмотренные особенности строения семязачатка у представителей различных семейств пор. *Santalales* можно объяснить не только влиянием паразитического образа существования этих растений, но и исходя из общих представлений об эволюционном становлении отдельных структур. Проведенный анализ показал, что у видов ряда других высокоспециализированных семейств (*Aprocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rubiaceae*, *Theligoniaceae*, *Tropaeolaceae*) смещение места инициации интегумента в апикальную часть примордия семязачатка сопряжено не только с редукцией нуцеллуса и интегумента, но и с разрастанием халазы и становлением пахихалазального семязачатка. Показательным в этом отношении является сем. *Rubiaceae*, в котором обнаружены переходы от типичных тенуинуцеллятных к редуцированно тенуинуцеллятным семязачаткам (Шамров, 1995б; Шамров и др., 2001).

Глава 6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Семязачатки цветковых растений различаются по форме, строению и характеру развития. С позиции системного подхода нами были сформулированы принципы организации и типизации, которые позволяют объяснить разнообразие типов семязачатка и его структур.

Семязачаток как целостная система может быть охарактеризован с помощью таких общих принципов организации, как поливариантность развития и пространственно-временная координация. В основе построения элементов, составляющих семязачаток, лежат другие, частные принципы организации: происхождение, расположение, назначение, конкурентное развитие дублирующих структур. Основываясь на зональном строении примордия семязачатка и используя частные принципы, можно точно идентифицировать инициальные клетки, положение и характер развития которых специфичны для каждой структуры и соответствуют ее функции. Таким образом, выделенные принципы организации позволяют диагностировать особенности строения семязачатка с самых первых стадий развития.

В соответствии с принципами организации, каждая структура семязачатка имеет свой генезис и выполняет только ей присущие функции. Однако морфологическое выражение структур является таксоноспецифичным и отражает направления эволюции как самой структуры, так и всего семязачатка. По мнению Терехина (1991), наиболее общие функциональные и структурные взаимодействия частей разного ранга в онтогенезе (принципы эволюционного преобразования онтогенеза) создают необходимую базу для осуществления эволюционных преобразований.

В соответствии с принципами типизации (*специфика развития и строения, степень развития, число одноименных структур, взаимоположение различных структур в процессе развития*) был проведен анализ критериев, положенных в основу выделения типов семязачатка по развитию и строению нуцеллуса, интегумента, халазы, фуникулуса, а также по его общей морфологии (Шамров, 1995б, 1999б, 2002б, 2003, 2004; Shamrov, 1998, 2000в, 2004). Это дало возможность пересмотреть традиционные представления о морфологической природе структур семязачатка и обсудить возможные направления его эволюции.

Морфологическая природа семязачатка и его структур

Теории происхождения семязачатка и плодолистика. Самые первые исследования семязачатка цветковых растений были неразрывно связаны с вопросами его происхождения. Широкое и целенаправленное изучение семязачатка в XIX веке привело к появлению трех теорий, объясняющих природу семязачатка и его структур.

Первой была предложена **осевая теория**, согласно которой семязачаток является вегетативной почкой, в которой нуцеллус представляет собой точку роста, а интегументы — латеральные листовые зачатки (Saint-Hilaire, 1841; Schleiden, 1843; Payer, 1857; Braun, 1860).

В соответствии с **фолиарной теорией**, основанной главным образом на тератологических трансформациях, семязачаток является филломом, т.е. органом листовой природы. Он гомологичен либо сегменту плодолистика и тогда представляет собой «односпorangиевый мегаспорангий», либо листочку, обычно трехлопастному. В последнем случае наружный интегумент и фуникулус гомологичны латеральным долям нижней части листочка, образующим нижнюю поверхность филлома. Внутренний интегумент гомологичен терминальной доле листочка, которая образует верхнюю поверхность филлома и на которой в виде выроста, подобно эуспorangию у папоротников, возникает нуцеллус (Brongniart, 1844; Brown, 1866; Prantl, 1875; Warming, 1878; Celakovsky, 1884).

Наконец, **теория «sui generis»** трактует семязачатки как новообразования, возникающие на стеблевых либо листовых органах (Schmitz, 1872; Sachs, 1874; Strasburger, 1879; Goebel, 1898–1901).

Таким образом, в ботанической литературе XIX века сформировались различные представления, согласно которым семязачаток является либо видоизмененной вегетативной почкой, либо производным плодолистика, либо новообразованием. Эти представления в разной степени получили дальнейшее развитие в XX веке по мере получения новых фактов о морфологии семязачатка и геологическом времени его появления (Gregoire, 1931; Nagerup, 1936; Яковлев, 19586; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964, 1980; Long, 1966; Takhtajan, 1997).

Осевая теория происхождения семязачатка была поддержана Навашиным (1894), хотя и приобрела несколько иной вид. По его мнению, семязачатки (например, у *Betula alba*) являются примордиями последней пары листьев, вслед за образованием которых деятельность верхушки цветочной оси прекращается. Он пришел к выводу, что семязачатки у цветковых растений представляли изначально продукт оси, а не плодолистиков. В подтверждение этого положения приведены данные о положении семязачатков у растений некоторых семейств (*Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* и др.), единственный семязачаток которых заканчивает верхушку оси цветка. Эта точка зрения получила развитие в ряде дальнейших исследований (Nagerup, 1936; Яковлев, 19586; Сурков, 1965).

На основании морфо-физиологической трактовки верхушечных меристем Яковлев (1958б) пришел к выводу, что мега- и микроспорангии представляют собой конечные звенья конуса нарастания цветочного побега. По его мнению, развитие генеративных органов у цветковых растений, в отличие от папоротниковых и большинства голосеменных, приурочено к гистогенезу конуса нарастания побега. Фактически, семязачаток, а точнее нуцеллус, принят им за конус нарастания, в котором процессы, связанные с образованием наружных покровов, сменились процессами внутренних преобразований.

Осевая теория получила совершенно неожиданное продолжение в исследовании Sattler (1974) и Красилова (1989). Sattler (1974) считал, что у *Myrica gale* флоральный апекс в процессе развития постепенно преобразуется в единственный семязачаток. Красилов (1989) пересмотрел концепции возникновения плодолистика и обнаружил, что у значительного числа цветковых растений (*Cyperaceae*, *Illiciaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Piperaceae*, *Poaceae*, некоторые *Restionaceae*) не существует ни топологической, ни онтогенетической связи между семязачатком и стенкой завязи. Семязачатки развиваются латерально или строго апикально на цветоложе, где флоральный апекс целиком трансформируется в семязачаток, что указывает, по его мнению, на осевую природу семязачатка.

Следует отметить, что в результате многих повторных исследований было опровергнуто наличие растений с осевой плацентацией. Было показано, что у представителей семейств *Caryophyllaceae*, *Plumbaginaceae*, *Polygonaceae*, *Portulacaceae*, *Primulaceae* единственный семязачаток является базальным и развивается на свободной центральной (Puri, 1952; Leinfellner, 1953; Савченко, 1957а, б; Тахтаджян, 1964, 1980; Moeliono, 1970) или базальной плаценте (Имс, 1964) и имеет карпеллярную природу.

Фолиарная теория происхождения семязачатка была поддержана рядом исследователей (Van Tieghem, 1901; Hallier, 1912; Goebel, 1933; Рыжков, 1954; Савченко, 1958, 1973). Согласно представлениям Hallier (1912), семязачаток соответствует перистой лопасти плодолистика, на верхней поверхности которого в качестве выроста развивается нуцеллус, равноценный спорангию папоротников. Вслед за Celakovsky (1884) и Worsdell (1904), он пришел к выводу, что покровы семязачатка представляют собой валикоподобные образования, возникшие из перистых долей плодолистика, и их можно сравнивать с индузиями некоторых папоротников. Савченко (1957б, 1958, 1973) считает самой приемлемой точку зрения, согласно которой семязачаток и плацента являются производными плодолистика. Плодолистик произошел от репродуктивного осевого органа, который в процессе эволюции претерпел ряд преобразований, приобрел дорзовентральность и стал листоподобным. Об этом, по ее мнению, свидетельствует наличие тератологических форм, когда семязачатки формируются на открытых плодолистиках.

Теория «*sui generis*» была развита в работе Gregoire (1931), который подчеркивал, что органы цветка, в том числе и семязачаток, являются органами особого рода.

Существует также точка зрения, согласно которой семязачатки покрытосеменных не имеют ничего общего с семязачатками семенных папоротников и других голосеменных и, следовательно, имеют независимое происхождение. У семенных папоротников, саговников и гинкговых семязачатки представляют собой доли фертильного листа, а у покрытосеменных — это образования более низкого порядка, а именно, выросты (Eames, 1961; Puri, 1970).

Следует иметь в виду, что, в отличие от голосеменных, у которых семязачатки и семена формируются открыто на мегаспорофилле и защищены лишь с помощью чешуй (кроме гнетовых), у покрытосеменных растений эти органы развиваются внутри плодолистика, морфологическая природа которого вызывает дискуссию. Плодолистик считают купулярным образованием (Красилов, 1989), его возникновение объясняют с позиций филломной либо теломной (Zimmermann, 1965) теорий. В последнем случае прообразом мегаспорофилла считается репродуктивный орган радиального строения, который в ходе органогенетических превращений (перевершинивания, планации, срастания, слияния и редукции) приобрел дорзовентральность и стал листоподобным.

Мы склонны поддержать филломную теорию, согласно которой плодолистик рассматривают как орган листовой природы, в котором смыкание краев происходит путем складывания мегаспорофилла вдоль, без заворачивания краев внутрь (концепция кондупликатного плодолистика — Goebel, 1933; Тахтаджян, 1948; Bailey, Swamy, 1951; Eames, 1961; Swamy, Periasamy, 1964), либо как пельтатный или асцидиморфный лист, по краям или по всей поверхности которого располагаются фертильные зоны — плаценты, несущие семязачатки (концепция пельтатного, или щитовидного, плодолистика — Troll, 1928, 1939; Leinfellner, 1950; Frank, 1976; Волгин, Тихомиров, 1980; Taylor, 1991). В этой связи особо следует отметить концепцию происхождения плодолистика от микроспорофилла, характерного для пор. *Bennettitales* (Meuyn, 1988). На примере одного из представителей этого порядка (*Weltrichia setosa*) было показано, что такая реорганизация могла произойти в результате гамогетеротопии, при которой в пластинчатом микроспорофилле с адаксиальной стороны на месте микроспорангиев, располагающихся в два ряда, стали возникать эпифильные органы, производящие семязачатки — филлоспермы. Последние сначала были частично открытыми, но постепенно становились похожими на листовки.

Таким образом, данные о морфологической природе семязачатка и плодолистика крайне противоречивы. Не меньшую дискуссию вызывают и вопросы происхождения основных элементов семязачатка.

Морфологическая природа структур семязачатка. В настоящее время известны несколько гипотез (теорий), объясняющих происхождение интегумента и нуцеллуса у семенных растений на основе данных о строении репродуктивных структур у споровых растений: индузиальная, синангиальная и теломная теории, концепция модификации нуцеллуса, теория двойного интегумента.

Индузиальная теория была предложена на основании изучения *Lagenostoma lotaxii* (Oliver, Scott, 1904). Мегаспорангий у этого семенного папоротника был окружен двумя индузиоподобными структурами, наружная из которых представляет собой купулу, а внутренняя — интегумент. В дальнейшем эта теория была пересмотрена (Oliver, 1909).

Согласно **синангиальной теории**, или теории стерилизации (Benson, 1904; Meese, 1964a, b), семязачаток возник из соруса, в котором один центральный спорангий постепенно становился нуцеллусом, а окружающие спорангии по мере их стерилизации объединялись, образуя интегумент. Это рассматривалось как доказательство спорангиального происхождения интегумента, основанное на заметном сходстве между синангием *Telangium scotti* и семязачатком *Lagenostoma*. В соответствии с этой гипотезой каждая продольная камера многокамерных интегументов палеозойских голосеменных соответствует одному стерильному спорангию (Benson, 1904; Benson, Welsford, 1909; Thomas, 1935).

Сторонники **теломной теории** (воротничковой синтеломной теории — англ. *collar syntelome theory*) утверждают, что интегумент возник из системы дихотомически ветвящихся стеблевых осей (англ. *stem trusses*), или теломов, которые окружали центральный мегаспорангий — нуцеллус. Семязачаток произошел от мегаспорангия, образующегося терминально на теломе и окруженного двумя и более стерильными теломами (Van Haan, 1920; Козо-Полянский, 1948; Кречетович, 1952; Walton, 1952, 1953; Andrews, 1961; Long, 1966; Kenrick, Crane, 1997). Подтверждением процесса объединения теломов могут служить случаи, когда интегументы у некоторых цветковых растений (*Fabaceae*, *Hernandiaceae*, *Juglandaceae*, *Ulmaceae*) в апикальной части остаются лопастными (Boesewinkel, Bouman, 1967; Van Heel, 1970, 1971; Van Heel, Bouman, 1972; Rembert, 1977; Dottori, 1991; Umeda et al., 1994). Проводящие пучки, дифференцирующиеся в интегументе некоторых примитивных цветковых растений (*Dilleniaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*), принимаются рядом исследователей за «реликтовые» пучки, снабжавшие когда-то отдельные мегаспорангии (Kershaw, 1909a, b; Mangenot, 1952; Walton, 1952; Camp, Hubbard, 1963a; Boesewinkel, Bouman, 1967).

Теломная теория получила широкое распространение среди исследователей, занимающихся вопросами морфологической природы и возникновения семязачатка. Она претерпела некоторые трансформации, что выразилось в появлении самостоятельных теорий и концепций. Одной из них является **теория двойного интегумента**. Согласно этой теории, первые палеозойские семязачатки имели два сросшихся интегумента, возникших из стерильных, дихотомически ветвящихся теломов и охватывающих терминальный мегаспорангий. Внутренние круги теломов постепенно сливались с нуцеллусом (Camp, Hubbard, 1963a, b).

К теории двойного интегумента близка по сути **концепция модификации нуцеллуса**, основным постулатом которой является возникновение интегумента у представителей порядков *Lagenostomales*, *Trigonocarpales* из периферической ткани мегаспорангия (Andrews, 1961). Ранее Walton (1953) высказывалась сходная точка

зрения, согласно которой наличие проводящей системы в периферической области нуцеллуса следует интерпретировать как «слияние» интегумента с нуцеллусом.

Различия между всеми приведенными теориями касаются главным образом происхождения интегумента. Но ни одна из них не гомологизирует интегумент с фертильными структурами. Была предложена **новая концепция**, согласно которой часть слившихся интегументальных теломов были когда-то фертильными (Нег, 1995, 2000) (подробнее эта концепция будет рассмотрена ниже).

По нашему мнению, все перечисленные теории и гипотезы могут быть рассмотрены как *равноправные, а не как альтернативные, поскольку становление семязачатка у разных таксонов семенных растений могло происходить независимыми путями.*

Так, особенности гистогенеза интегументов у *Paonia lactiflora* (Шамров, 1997а) свидетельствуют, по-видимому, в пользу теории двойного интегумента. Формирование каждого из интегументов этого современного растения характеризуется сочетанием особенностей развития двух анцестральных интегументов разного происхождения: дермального и субдермального (в наружном) либо дермального и дермального (во внутреннем) (рис. 103, 1–3). Фактически мы наблюдаем остаточные явления трансформации, проявляющиеся в объединении периферических мегаспорангиев на самых ранних стадиях развития.

У других растений происхождение интегумента можно объяснить с позиций иных теорий. В сем. *Juglandaceae* интегумент возникает в виде двух отчетливых долей, что позволило рассматривать его образование как результат слияния двух интегументов (Benson, Welsford, 1909; Leroy, 1954). Однако исследования генезиса интегумента у ряда видов этого семейства (*Engelhardia spicata*, *Juglans regia*, *Pterocarya fraxinifolia*, *P. stenoptera*) показали, что интегумент появляется как кольцевидная структура, свободная от нуцеллуса, на базе единой инициальной зоны. И хотя первыми образуются его лопасти, растущие подобно листу, интегумент, вследствие конгенитального срастания и интеркалярного роста, является лопастным только в микропилярной части (Boesewinkel, Bouman, 1967; Bouman, 1974). Подобный характер развития напоминает скорее не слияние двух интегументов в один, как это происходит у некоторых продвинутых таксонов цветковых растений, а заключительные стадии формирования единого интегумента первичных семенных согласно положениям теломной теории.

Изучение нуцеллуса и интегумента хвойных показало, что им присущ одинаковый тип роста — деление и растяжение клеток разделены во времени (Данович, Сорокина, 1982). По мнению авторов, это может служить подтверждением их общей морфологической природы и синангиального происхождения семязачатка.

Нуцеллус семязачатка цветковых растений, как установил еще Hofmeister (1851), гомологичен **мегаспорангию** других высших растений. Это представление в дальнейшем получило развитие во многих исследованиях (Warming, 1878; Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950; Тахтаджян, 1964, 1980; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978). Было предложено называть крассинуцеллятные семязачатки

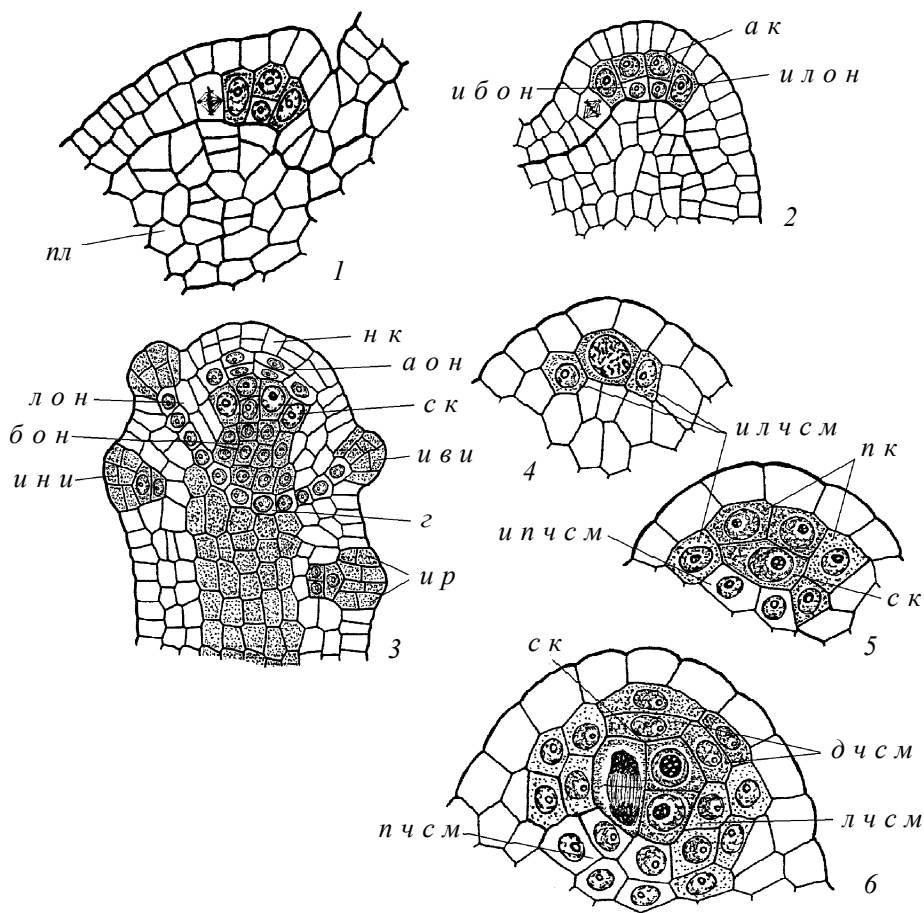


Рис. 103. Сходные черты в дифференциации мега- и микроспорангия.

1–3 — формирование стенки мегаспорангия (нуцеллуса) у *Paenonia lactiflora* (по: Шамров, 1997з); 1, 2 — образование примордия семязачатка, 3 — дифференциация структур семязачатка; 4–6 — формирование стенки микроспорангия (гнезда пыльника) у *Allium caspium* (по: Шамров, 1990а, с изменениями): 4 — дифференциация инициальных клеток микроспорангия в субэпидермальном слое, 5 — отделение париетальных клеток, формирующих стенку микроспорангия с дистальной стороны, видны инициали слоев ее латеральной и проксимальной частей, 6 — стенка микроспорангия на стадии образования тяжей спорогенной ткани; а к — археспориальная клетка, а о н — апикальная область нуцеллуса, б о н — базальная область нуцеллуса, г — гипостаза, д ч с м — дистальная часть стенки микроспорангия, и б о н — инициали базальной области нуцеллуса, и в и — инициали внутреннего интегумента, и л о н — инициали латеральной области нуцеллуса, и л ч с м — инициали латеральной части стенки микроспорангия, и н и — инициали наружного интегумента, и п ч с м — инициали проксимальной части микроспорангия, и р — инициали рафе, л о н — латеральная область нуцеллуса, л ч с м — латеральная часть стенки микроспорангия, н к — нуцеллярный колпачок, п к — париетальная клетка, пл — плацента, п ч с м — проксимальная часть микроспорангия, с к — спорогенная клетка. Масштабная линейка — 20 мкм.

зуспорангиатными, а тенуинуцеллятные — лептоспорангиатными (Warming, 1913). Однако позже было показано, что, хотя нуцеллус и является гомологом мегаспорангия папоротников, по своему развитию и строению он представляет мегаспорангий зуспорангиатного типа. Имс (1964) считает подобную интерпретацию нуцеллуса неправильной. По его мнению, нуцеллус гомологичен стенке пыльника, которая является, вероятно, остатком мезофилла спорофилла, а не стенки спорангия, т.е. мегаспорангий (спорогенная ткань) у покрытосеменных растений лишен стенки и погружен в ткань спорофилла. Защита спорогенных клеток осуществляется окружающими клетками (нуцеллусом) и прилегающими тканями.

В отличие от Eames (1961), мы считаем, что **нуцеллус гомологичен всему микроспорангию**. У цветковых растений **микроспорангий** включает не только стенку гнезда пыльника со всех его сторон (дистальную часть — с наружной стороны, проксимальную — со стороны связника и латеральную — с боков), но и спорогенную ткань (рис. 103, 5–7). В **мегаспорангии** апикальная область (собственно стенка мегаспорангия), представленная лишь париетальной тканью, гомологична дистальной части стенки микроспорангия; базальная область гомологична проксимальной ее части, а латеральные области — латеральным частям стенки микроспорангия; археспориальная и спорогенная ткани являются тождественными структурами (рис. 103, 3, 4, 7). Все составные элементы как микроспорангия, так и мегаспорангия имеют общее происхождение: возникают из клеток субэпидермального слоя зачатка пыльника или плаценты (Шамров, 1994а, 1995б, 1999б, 2002б) (рис. 103, 1, 2, 5, 6). Следует отметить, что Pant (1992) рассматривает нуцеллус лишь как стенку мегаспорангия. Согласно представлениям Негг (1995, 2000), нуцеллус — это спорангиофор каулоного происхождения, который производит единственный терминальный мегаспорангий.

Анализ первых ископаемых семенных растений, обнаруженных в позднедевонских отложениях, показал, что семязачатки у них были прямыми и имели радиальную симметрию. Они состояли из мегаспорангия и лопастного интегумента, при этом лопасти интегумента были сросшимися только в основании, а сам интегумент был свободен от мегаспорангия. Семязачатки были окружены купулой. В дальнейшем стали появляться семязачатки с дорзовентральной симметрией (Chaloner et al., 1977; Gillespie et al., 1981; Scheckler, 1985; Meyen, 1987). В нижнем карбоне число типов семязачатков увеличилось, при этом они различались главным образом по числу лопастей интегумента и степени их срастания (Galtier, Rowe, 1989). К началу верхнего карбона число типов семязачатков уменьшилось и стали доминировать семязачатки, в которых лопасти интегумента уже объединились и образовалось микропиле. Была предложена гипотетическая серия трансформации семязачатка с лопастным интегументом до семязачатка с единым цельным интегументом, формирующим микропиле (Andrews, 1963; Di Michelle et al., 1989) (рис. 104, 1–4). Такое строение семязачатка, а именно наличие **одного интегумента**, характерно для ископаемых семенных и многих современных голосеменных, в отличие от большинства покрытосеменных.

Вопрос о том, как возникли битегмальные семязачатки цветковых растений, остается до сих пор нерешенным. По мнению многих авторов (Stopes, 1905; Walton, 1949, 1952, 1953; Тахтаджян, 1964, 1980; Stebbins, 1974; Crane, 1985; Красилов, 1989; Pant, 1992), из двух покровов семязачатка лишь **внутренний интегумент** является истинным, соответствующим единственному интегументу голосеменных. **Наружный интегумент** имеет не спорангиальное, а **лиственное происхождение**. Он произошел из купулы — особого покрова, окружающего один или несколько семязачатков семенных растений. В качестве предков голосеменных, купула которых могла бы трансформироваться в наружный интегумент беннеттитовых и покрытосеменных, рассматривают такие таксоны, как *Lagenostomales* и *Corytospermaceae*. Например, у *Lagestoma lomaxii* купула была лопастной и внешне напоминала наружный интегумент. Купула окружала один ортотропный семя-

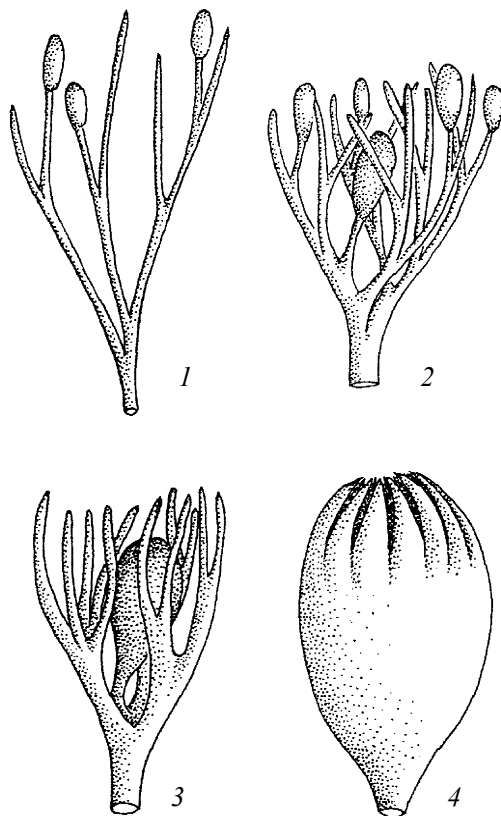


Рис. 104. Гипотетические стадии эволюции семязачатка (по: Andrews, 1961) от ветви с фертильными и стерильными теломами (1) до объединения стерильных теломов в интегумент вокруг мегаспорангия (2–4).

зачаток, в единственном интегументе которого по всей длине проходили 9 проводящих пучков (Taylor, Millay, 1981; Crane, 1985). Однако данные, касающиеся последовательных стадий трансформации купулы в наружный интегумент, до сих пор не получены.

Существует иная точка зрения на происхождение интегументов (Meeuse, 1963, 1964a, b; Meeuse, Bouman, 1974). Наружный интегумент семязачатка цветковых растений, как правило, лучше развит, и за счет него главным образом формируется семенная кожура. Он является гомологом первичного интегумента саговниковых из голосеменных, у которых интегумент лопастный и содержит проводящие пучки (у более продвинутых саговниковых с битегмальными семязачатками проводящие пучки формируются в наружном интегументе). В качестве подтверждения этой точки зрения авторы приводят данные Long (1966) о происхождении купулы семенных растений и считают, что ее формирование происходило после возникновения первичного интегумента. Внутренний интегумент семязачатка цветковых растений, располагающийся между нуцеллусом и наружным интегументом, появился позже наружного и мог возникнуть либо *de novo*, либо в результате преобразований части уже существующего мегаспорангия или интегумента.

Ряд авторов (Camp, Hubbard, 1963a) гомологизируют внутренний интегумент покрытосеменных растений с пыльцеулавливающей структурой семенных папоротников (анг. *lagenostome*, или *salpinx*), наружный интегумент — с интегументом семенных папоротников, а ариллус — с купулой. Считалось также (Leroy, 1950), что внутренний интегумент у *Canacomyrca* функционирует подобно аппарату, воспринимающему пыльцу у голосеменных. Long (1966) рассматривал внутренний интегумент как гомолог интегумента голосеменных, наружный интегумент — как вырост либо халазы, либо первичного интегумента голосеменных, а плодолистик сравнивал с купулой.

Несмотря на дискуссионность вопроса о том, какова природа второго интегумента семязачатка, появление битегмальных семязачатков у цветковых растений считается вторичным признаком (Stopes, 1905; Walton, 1949; Meeuse, 1963, 1964a, b; Тахтаджян, 1964, 1980; Meeuse, Bouman, 1974; Stebbins, 1974; Красилов, 1989).

Молекулярно-генетические исследования морфологии семязачатка у *Arabidopsis thaliana* выявили веер аномалий, анализ которых может пролить свет на происхождение семязачатка (Robinson-Beers et al., 1992; Schneitz et al., 1995; Angenent, Colombo, 1996; Schneitz, 2000). Прежде всего, был сделан вывод о независимых программах развития для каждого интегумента. Так, семязачатки мутантов *ant* полностью лишены интегументов и напоминают собой спорангиофоры предков семенных растений. У мутантов *ino* возникает только внутренний интегумент, при этом семязачаток напоминает по строению семязачаток голосеменных с одним интегументом. У мутантов *bel1*, *bel2* и *bel3* внутренний интегумент не развивается, а вместо наружного интегумента возникает структура в виде колокола.

Исследование семязачатка мутанта *bel3* показало наличие в его строении ряда примитивных черт, присущих семязачаткам палеозойских и современных семен-

ных растений. Во время мегаспорогенеза интегументоподобная структура становится лопастной, а семязачатки напоминают уплощенные семена *Lyrasperma scotica* из нижнего карбона. Эти лопасти постепенно заходят одна за другую и оказываются расположенными вокруг нуцеллуса. В некоторых случаях они образуют карпеллярноподобную структуру (Modrusan et al., 1994). В результате детального изучения таких семязачатков с применением методики просветления и оптики Номарского было обнаружено, что в лопастях нередко дифференцируются прокамбиальные тяжи или склереиды, которые могут контактировать с проводящей системой фуникулуса. На поздних стадиях развития лопасти отчасти уплощаются и дихотомически ветвятся. Это позволило интерпретировать строение семязачатка мутанта *bel3* как разветвленную систему осей, из которых в конечном счете возникает плодolistик. По его краям в терминальном положении находятся образования, которые можно рассматривать как отдельные нуцеллусы (при этом в центре находится исходный нуцеллус семязачатка), так как в них иногда дифференцируются археспориальные клетки и даже мегаспороциты. Эти представления составили основу новой гипотезы происхождения семязачатка, предложенной Herr (1995).

Особенности строения наружного интегумента. В ортотропных битегмальных семязачатках интегументы развиваются как кольцевидные структуры вокруг нуцеллуса и имеют чашевидную форму. В анатропных семязачатках наружный интегумент часто асимметричный. Сущность явления асимметричности этого интегумента понимается различными авторами неоднозначно. Изучив особенности развития и строения семязачатка у большого числа цветковых растений, Bouman (1974, 1984) пришел к выводу, что асимметричность наружного интегумента обусловлена его двояким происхождением (эпидермальным и/или субэпидермальным) и, соответственно, разным строением в разных областях семязачатка. Однако ряд исследователей полагает, что у многих покрытосеменных, располагающихся в основании филогенетической системы (так называемые «базальные» покрытосеменные), наружный интегумент имеет скорее форму колпака или капюшона (англ. *hood*) и является явно асимметричным, поскольку отсутствует на дорзальной (фуникулярной) стороне семязачатка. В этом случае наружный интегумент оказывается не кольцевидным, а полукольцевидным (Collinson, 1980; Johri et al., 1992; Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Imaichi et al., 1995; Endress, Igersheim, 1997a, b, 1999; Igersheim, Endress, 1997, 1998; Yamada et al., 2001).

С нашей точки зрения, вышеупомянутые авторы не совсем верно трактуют понятие «полукольцевидный». Во-первых, они не используют термин «рафе» и структуру любой морфологической природы с дорзальной стороны семязачатка называют фуникулусом. Во-вторых, под полукольцевидным понимается наружный интегумент, в котором его часть, контактирующая с фуникулусом, морфологически не выражена на дорзальной стороне, т.е. наружный интегумент на поперечном срезе не образует единого кольца. В-третьих, подобная структура наружного интегумента трактуется ими как нечто оригинальное. Анализ имеющихся данных показал, что в этом случае мы имеем дело с конгенитальным срастанием фунику-

луса с частью примыкающего к нему наружного интегумента. Эту структуру еще Schleiden (1839) назвал «рафе». Eames (1961) писал, что в анатропных семязачатках с двумя интегументами обычно только один интегумент виден на стороне семязачатка, примыкающей к фуникулусу. Гистологические доказательства этого конгенитального срастания, по его мнению, отсутствуют. Следует отметить, что у ряда растений (*Juncus filiformis*, *Luzula pedemontana*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea gigantea*, *Paeonia lactiflora* — Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991; Шамров, Анисимова, 1993а–в; Шамров, 1997з, 1998а) можно выделить инициальные слои, дающие элементы рафе. При этом на ранних стадиях слои единой, инициальной для наружного интегумента и фуникулуса, зоны могут давать разные типы тканей, но в рамках одной структуры (см. рис. 77, 1). Полного объединения в рафе может и не произойти, если общими оказываются только нижние производные инициальных клеток, тогда как верхние дериваты образуют «свободные» части наружного интегумента и фуникулуса (см. рис. 1, 1; 33, 1, 2, 7, 8). В последнем случае свободная часть интегумента выглядит как вырост (виды *Caesalpinia* из сем. *Fabaceae* — De Pádua Teixeira et al., 2004; *Sinomanglietia glauca* из сем. *Magnoliaceae* — Xiao, Yuan, 2006; *Arabidopsis thaliana* из сем. *Brassicaceae* — ориг. данные). Подобное строение семязачатка и семян характерно для представителей многих таксонов, как примитивных, так и продвинутых. Например, у *Magnolia grandiflora* такой вырост был назван фуникулярным (Yamada et al., 2003). Авторы полагали, что вырост завершает полукольцевидную структуру наружного интегумента до единой кольцевидной, образуя экзостом микропиле. Однако Bouman (1974), изучив генезис наружного интегумента у *Magnolia stellata* и *M. virginiana*, сделал заключение о том, что процесс его инициации осуществляется сходно как с рафальной стороны, так и с антирафальной. Единственное сомнение у него вызвал вопрос, иницируются ли эти части наружного интегумента отдельно или они возникают на базе кольца инициальных клеток.

Столь пристальное внимание к наружному интегументу обусловлено тем, что исследователи, описавшие его полукольцевидное состояние, считали этот признак первичным по сравнению с кольцевым строением. **Полукольцевидный наружный интегумент** был обнаружен в таких примитивных семействах двудольных, как *Lauraceae*, *Trimeniaceae* (Endress, Igersheim, 1997), *Circaeasteraceae* (Endress, Igersheim, 1999), *Annonaceae*, *Austrobaileyaceae*, *Eupomatiaceae*, *Magnoliaceae*, *Schizandraceae*, *Winteraceae* (Matsui et al., 1993; Umeda et al., 1994; Igersheim, Endress, 1997а), *Cabombaceae* и *Nelumbonaceae* (Igersheim, Endress, 1998). Такое же его строение присуще и ряду семейств однодольных: *Alismataceae*, *Butomaceae*, *Juncaginaceae*, *Limnocharitaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Tofieldiaceae*, *Truiridaceae*, *Taccaceae* (Igersheim et al., 2001). Однако полукольцевидный наружный интегумент выявлен и в битегмальных семязачатках ряда продвинутых двудольных: *Anisophylleaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Datisceae*, *Tetramelaceae* (Matthews, Endress, 2004), *Grossosomataceae* (Matthews, Endress, 2005).

С другой стороны, для представителей многих примитивных покрытосеменных характерна **кольцевидная структура наружного интегумента**: *Amborellaceae*, *Chloranthaceae*, *Gomortegaceae* (Endress, Igersheim, 1997a; Neo et al., 2004), *Canellaceae*, *Degeneriaceae*, *Himantandraceae*, *Illiciaceae*, *Myristicaceae* (Igersheim, Endress, 1997). В ряде примитивных семейств обнаружено как кольцевидное, так и полукольцевидное строение наружного интегумента: *Calycanthaceae*, *Hernandiaceae*, *Monimiaceae* (Endress, Igersheim, 1997a), *Aristolochiaceae*, *Nymphaeaceae* (Igersheim, Endress, 1998).

Таким образом, на основании особенностей строения наружного интегумента семязачатки можно подразделить на три типа:

первый тип — семязачатки с **наружным интегументом кольцевидной структуры** (ортотропные, гемитропные, анатропные),

второй тип — семязачаток с **рафе** (анатропные),

третий тип — семязачаток, в котором **рафе образуется только в основании и средней части**, а в **микропилярной части наружный интегумент остается кольцевым**, часто образуя экзостом микропиле, и выглядит как вырост (анатропные). Последний тип характерен также для унитегмальных семязачатков, в которых, наряду с участием интегумента в формировании симметричного микропиле происходят процессы редукции одного из интегументов либо объединение интегументов между собой и с фуникулусом. Вопрос о том, к какому типу относятся кампилотропные семязачатки, будет рассмотрен ниже.

Эволюционные направления в развитии семязачатка

Эволюционные преобразования морфологических типов семязачатка. В связи с вышеупомянутыми особенностями развития и строения наружного интегумента рассмотрим вопрос о том, какой морфологический тип семязачатка следует считать **первичным**. По данным Davis (1966), из 315 семейств, для которых установлен морфологический тип семязачатка, 266 семейств относятся к двудольным. Это признак, константный в 248 семействах. Из них 204 семейства характеризуются анатропными семязачатками, 20 семейств — ортотропными, 13 — гемитропными и 11 — кампило- и амфитропными. В 67 семействах обнаружены разные типы (различия на уровне рода и даже вида).

Мы разделяем представления ряда авторов о независимом возникновении семязачатка и его параллельной эволюции у покрытосеменных и голосеменных (Eames, 1961; Puri, 1970). Однако при обсуждении направлений эволюции следует принимать во внимание, что пути, способы и механизмы могли быть в чем-то сходными. Выводить все разнообразие типов семязачатка у цветковых растений, видимо, нужно не от современных и ископаемых голосеменных, а от предков семенных растений, общих для обеих групп растений.

В связи с вопросами эволюции семязачатка цветковых растений остановимся на некоторых особенностях строения кампилотропных семязачатков и принципах типизации морфологических типов семязачатка, о которых в сжатой форме говорилось в главе 1.

Развитие битегмального кампилотропного семязачатка, а именно его поворот, сопровождается асимметричным ростом интегументов с дорзальной стороны, в результате чего интегументы в этой части оказываются длиннее. В месте вентрального изгиба происходит формирование «базального тела», строение которого широко обсуждается в литературе. В его образовании могут принимать участие интегументы, халаза, рафе (Vocquet, 1959; Prasad, 1977; Vouman, 1992). Prasad (1977) предложил различать четыре типа (*Brassica*, *Farsetia*, *Lepidium* и *Coronopus*) строения базального тела. Однако критерии, положенные в основу разделения этих типов, не очень четкие. Тем более непонятно, что автор понимал под субхиларной тканью (вероятно, халазу). Анализ литературных и оригинальных данных о развитии семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana* и *Capsella bursa-pastoris* (Шамров, 2002а, 2007) позволяет предположить, что у большинства видов сем. *Brassicaceae* в образовании базального тела принимают участие преимущественно интегументы, которые с адаксиальной стороны семени состоят из большего числа слоев клеток, по сравнению с абаксиальной стороной. Поскольку у *C. bursa-pastoris* интегументы кольцевидные на всем протяжении, то базальное тело образовано только ими. В отличие от этого вида, у *A. thaliana* наружный интегумент кольцевидный только с абаксиальной стороны и в области микропиле, тогда как с адаксиальной стороны он полукольцевидный и входит вместе с частью фуникулуса в состав рафе. Таким образом, базальное тело в этом случае образовано внутренним интегументом, интегументальной частью и, возможно, нижележащими несколькими слоями фуникулярной части рафе.

В пользу нашего тезиса о том, что основную роль в образовании «базального тела» играют интегументы, имеющие независимые программы развития, свидетельствуют молекулярно-генетические исследования морфологии семязачатка у мутантных растений *A. thaliana*. Так, у мутанта *sup* изменяется ход развития семязачатка, который в процессе развития вместо кампилотропного, характеризующегося наличием рафе, становится ортотропным или гемитропным, при этом интегументы оказываются кольцевидными и образуют трубкообразные структуры с радиальной симметрией (Gaiser et al., 1995). Независимые программы развития имеют, вероятно, и слои интегументов, о чем свидетельствуют данные о развитии семени у *A. thaliana*, полученные в условиях невесомости космоса (Kuang et al., 1996). Так, внутренняя эпидерма внутреннего интегумента в земных условиях способна к формообразующей деятельности — образованию эндотелия и одного (с абаксиальной стороны) или двух (с адаксиальной) средних слоев. В условиях космоса средние слои во внутреннем интегументе не обнаружены. Наружный интегумент в основной части состоит из двух слоев. Стенки клеток его внутренней эпидермы в процессе развития приобретают вторичные утолщения и образуют эн-

дотесту. В наружной эпидерме клеточные оболочки не утолщаются. В условиях космоса (Kuang et al., 1996), вероятно, сменяется программа развития и в наружном интегументе механическим и защитным слоем семенной кожуры становится экзотеста, а клетки внутренней эпидермы остаются тонкостенными.

Как мы уже отмечали в главе 1, в первой классификации морфологических типов семязачатка (Mirbel, 1829) различались ортотропный, анатропный, кампилотропный и амфитропный семязачатки. Признаки, по которым можно идентифицировать типы семязачатков, не всегда четкие. Особенно это касается кампилотропных и амфитропных семязачатков. Существует точка зрения, что амфитропные семязачатки отличаются от кампилотропных наличием «базального тела» (Vocquet, 1959; Vocquet, Bersier, 1960). Исходя из степени искривления нуцеллуса и изгибания фуникулуса и сопряженной с этим различной протяженности проводящего пучка, было предложено выделять орто- и ана-кампилотропные и орто- и ана-амфитропные семязачатки (Vocquet, 1959). Некоторые авторы (Corney, 1976; Bouman, Voesewinkel, 1991; Bouman, 1992) применяют термин «кампилотропный семязачаток» ко всем семязачаткам с изогнутым зародышевым мешком. Следует отметить, что наряду с истинно кампилотропным семязачатком выделяют еще обкампилотропный семязачаток, в котором более развитой частью является антирафа по сравнению с рафа (Corney, 1976).

Устойчивость морфологического типа семязачатка, как правило, относительна. В связи с тем, что тип семязачатка и его положение в завязи могут меняться в процессе развития, многие авторы предлагают определять тип семязачатка на стадии зрелого зародышевого мешка. Таким образом, при окончательном становлении морфологического типа после оплодотворения (особенно это касается кампилотропного и амфитропного семязачатков) мы должны говорить не о типе семязачатка, а о типе семени. Подобную точку зрения высказывали и ранее (Савченко, 1973). Следует подчеркнуть, что литературные данные свидетельствуют о наличии «базального тела» не только в амфитропных, но и в кампилотропных семязачатках. С другой стороны, амфитропными чаще всего называют не семязачатки, а формирующиеся семена (см. рис. 106). В связи с этим в исследовании, проведенном нами (Шамров, 2006б, 2007), все многообразие морфологических типов семязачатка по признакам внешней морфологии (без учета положения в завязи, ориентации микропиле относительно его разных его частей, степени развития фуникулуса и др.) было сведено к четырем. Амфитропный тип семязачатка был признан несуществующим.

Предлагаем оригинальную схему морфологических типов семязачатка цветковых растений (рис. 105). В основу их разделения были положены следующие критерии: форма морфологической (продольной) оси семязачатка и комплекс определяющих ее элементов; взаимоположение различных элементов в процессе развития; соотношение различных частей семязачатка. Ранее (Шамров, 1999б) при обсуждении вопросов топографии нуцеллуса нами с учетом литературных данных было предложено выделять в нем 3 зоны относительно микропиле и халазы се-

мязачатка: микропилярная (над зародышевым мешком), средняя (окружающая с боков зародышевый мешок) и халазальная (ниже уровня зародышевого мешка). Исходя из этих представлений, мы сочли возможным выделить в семязачатке 3 основные части: микропилярную (интегументы и нуцеллус на уровне верхней границы зародышевого мешка), халазальную (халаза с проводящим пучком, идущим из фуникулуса, а также гипостаза, интегументы и нуцеллус до нижней границы зародышевого мешка) и среднюю (интегументы и нуцеллус в границах зародышевого мешка). Условно рассмотрены только те модели битегмальных семязачатков, наружный интегумент которых является кольцевидным. Особенности строения фуникулуса (длинный или короткий, прямой или изогнутый, закрученный или складчатый, а также его отсутствие или вхождение в состав рафе и др.) не приводят к принципиально различным морфологическим типам семязачатка, но в значительной степени определяют его положение в завязи, которое может меняться вследствие интеркалярного роста в основании фуникулуса. В ходе всех этих трансформаций происходит постепенное смещение таких структур халазальной части семязачатка, как гипостаза, халаза, проводящий пучок, из орто- в геми- и далее ана-положение.

Морфологические типы семязачатка с прямой осью, проходящей через все его части: 1) *ортотропный* (рис. 105, 1) — полюса оси не изменяют своего положения (микропиле противостоит плаценте, т.е. располагается под углом в 90° по отношению к плаценте); 2) *анатропный* (рис. 105, 2) — инверсия полюсов оси, т.е. поворот на 180° , так что микропиле оказывается вблизи плаценты; 3) *гемитропный* (рис. 105, 3) — ось и ее элементы располагаются под углом в 135° по отношению к плаценте, т.е. между орто- и ана-положением.

Морфологические типы семязачатка с прямой осью, проходящей через микропилярную и халазальную части, и изогнутой осью, проходящей через среднюю часть: 4) *орто-кампилотропный* (рис. 105, 4) — положение халазы, гипостазы и проводящего пучка остается исходным (халазальная часть как в ортотропном семязачатке, а микропилярная — как в анатропном); 5) *геми-кампилотропный* (рис. 105, 5) — положение этих структур смещено (халазальная часть как в гемитропном семязачатке, а микропилярная — как в анатропном). Таким образом, орто- и геми-кампилотропный типы семязачатка являются синтетическими и в своем строении несут признаки типов с прямой осью, за исключением того, что в средней части морфологическая ось является изогнутой. Следует подчеркнуть, что ана-кампилотропный семязачаток, на наш взгляд, не существует, так как в ходе дальнейшего смещения структур все части семязачатка постепенно окажутся на одной прямой, при этом микропиле будет находиться вблизи плаценты, т.е. семязачаток станет анатропным (рис. 105, 2).

Таким образом, в соответствии с разработанными нами принципами типизации и с учетом особенностей строения «базального тела» семязачаток и семя у *A. thaliana* следует определить как геми-кампилотропный (рис. 106, 1–3), тогда как у *C. bursa-pastoris* — орто-кампилотропный. Морфологический тип семязачатка,

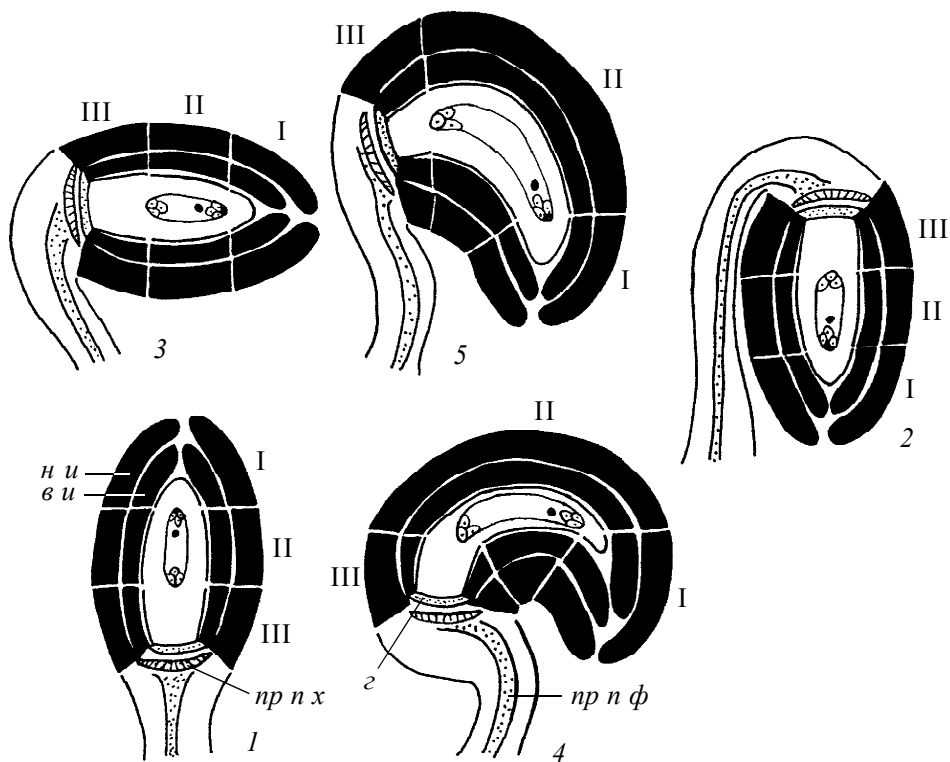
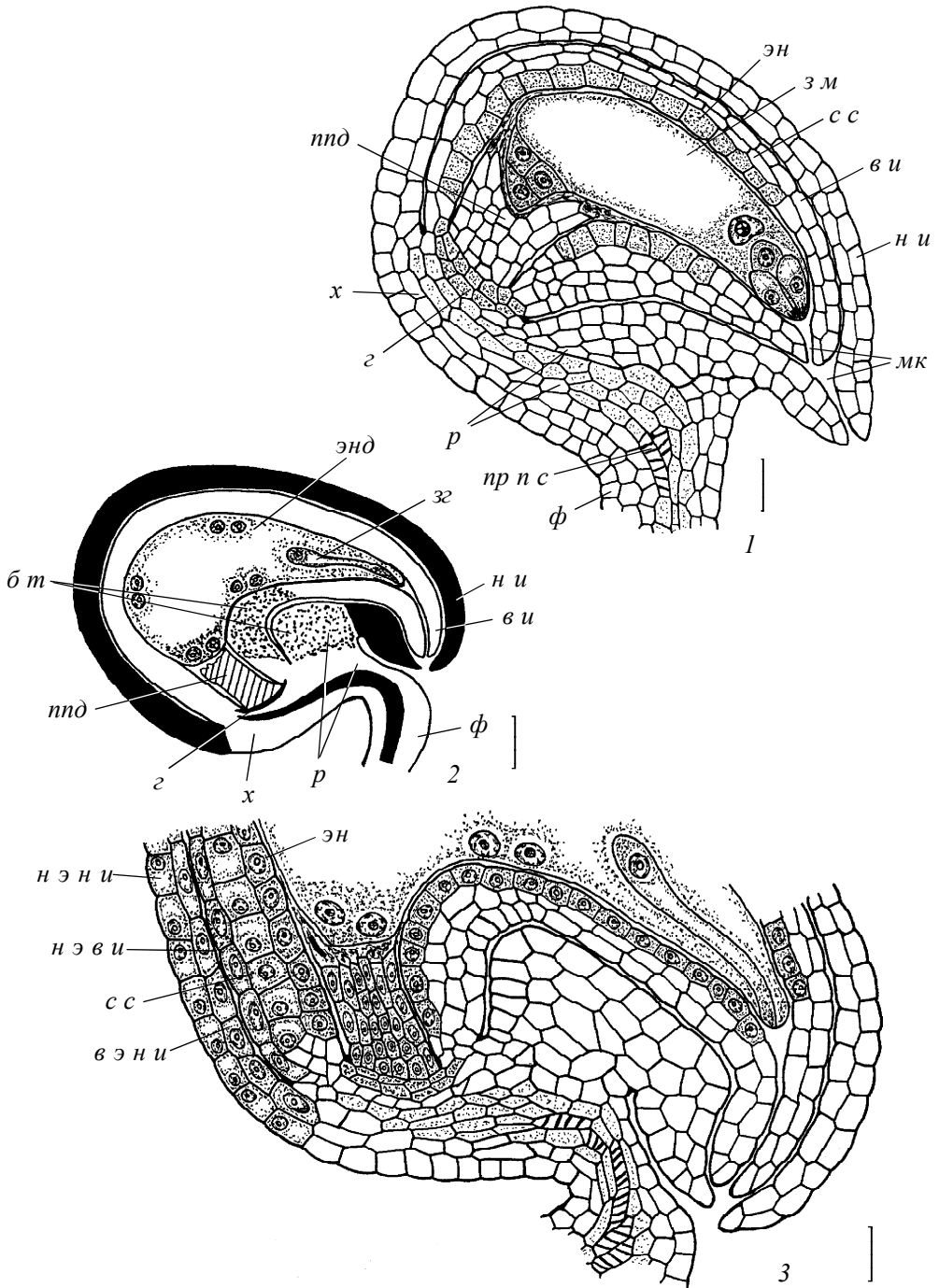


Рис. 105. Схемы морфологических типов семязачатка.

1 — ортотропный, 2 — анатропный, 3 — гемитропный, 4 — орто-кампилотропный, 5 — гемикампилотропный. I—III — основные части семязачатка: I — микропиллярная, II — средняя, III — халазальная; в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, н и — наружный интегумент, пр н ф — проводящий пучок фуникулуса, пр н х — проводящий пучок халазы.

Рис. 106. Семязачаток перед оплодотворением и формирующееся семя на стадии зиготы и первых ядер эндосперма у *Arabidopsis thaliana*.

1 — кампилотропный семязачаток перед оплодотворением, 2 — общий вид формирующегося семени на продольном срезе, изгиб интегументов и нуцеллуса из дугообразного становится подковообразным, и семя приобретает вид «амфитропного» типа, 3 — микропиллярная и халазальная части семени; б т — «базальное тело», в и — внутренний интегумент, в э н и — внутренняя эпидерма наружного интегумента, г — гипостаза, зг — зигота, зм — зародышевый мешок, мк — микропиле, н и — наружный интегумент, н э в и — наружная эпидерма внутреннего интегумента, н э н и — наружная эпидерма наружного интегумента, пнд — постаментоподиум, пр н с — проводящий пучок семязачатка, р — рафе, с с — средний слой, ф — фуникулус, х — халаза, эн — эндотелий, энд — эндосперм. Масштабная линейка: 1, 3 — 10 мкм, 2 — 20 мкм.



подобный *A. thaliana* (семязачаток с рафе, а наружный интегумент в свободной части с абаксиальной стороны входит в состав экзостомы микропиле), убедительно показан для *Reseda lutea* (Manant, 1958; Чабан, Яковлев, 1974), *Brassica campestris* (Rathore, Singh, 1968).

Ортотропный семязачаток присущ большинству голосеменных, поэтому некоторые авторы рассматривают его в качестве исходного для цветковых растений (Mirbel, 1829; Netolitzky, 1926; Goebel, 1933; Поддубная-Арнольди, 1976). Другие исследователи считают первичным анатропный семязачаток, принимая во внимание его широкую распространенность и наличие у многих примитивных цветковых растений (Eames, 1961; Тахтаджян, 1964, 1966; Stebbins, 1974; Johri et al., 1992; Takhtajan, 1997). Существует также точка зрения, что оба типа могли бы быть исходными, при этом не исключается возможность возникновения анатропного семязачатка из ортотропного (Vocquet, 1959; Vocquet, Bersier, 1960).

По нашему мнению, **первичные** семязачатки были **битегмальными, ортотропными**, с хорошо выраженным фуникулузом и имели сходство с семязачатками представителей таких семейств двудольных, как *Barclayaceae*, *Chloranthaceae*, *Piperaceae*, *Saururaceae* (рис. 107, 1). Среди современных однодольных подобные семязачатки, возможно, присущи некоторым представителям семейств *Hydrocharitaceae* и *Zosteraceae*. Их трансформации в битегмальные анатропные и кампилотропные семязачатки могли осуществляться по меньшей мере в трех направлениях — трех линиях развития (рис. 107, 1–20).

Фуникулярные семязачатки (первая линия) — от ортотропных через гемитропные к анатропным (оба интегумента остаются кольцевидными). Поворот семязачатка из орто- в ана-положение возможен вследствие интеркалярного роста в основании фуникулуса, вследствие чего изменяется положение семязачатка в полости завязи (рис. 107, 1–3). Морфологическая ось остается прямой, но топография ее полюсов изменяется на 180°, так что микропиле оказывается вблизи плаценты (*Anacardiaceae*, *Bataceae*, *Gunneraceae*, *Malpigiaceae*, *Onagraceae*, *Polygonaceae*, *Zygophyllaceae*). Как крайнее проявление этой трансформации можно рассматривать возникновение гипертропных (виды *Nuphar*, *Nymphaeaceae*) и цирцилотропных (*Plumbaginaceae*, некоторые *Fabaceae*) семязачатков, фуникулуз которых очень длинный, что позволяет семязачаткам поворачиваться на 270°, 360° и даже 540° (рис. 107, 4, 5). В результате всех этих сложных органогенетических превращений могли также появиться орто-кампилотропные семязачатки (рис. 107, 8), у которых оба интегумента остаются кольцевидными, но морфологическая ось, зародышевый мешок и зародыш оказываются изогнутыми (*Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Basellaceae*, *Brassicaceae*, *Cactaceae*, *Chenopodiaceae*, *Portulacaceae*, *Schizandraceae*).

Преимущественно **сесильные семязачатки** (вторая линия) — от ортотропных (оба интегумента кольцевидные) через гемитропные к анатропным (внутренний интегумент кольцевидный, а наружный — полукольцевидный, т.е. семязачатки с рафе, при этом собственно фуникулуз морфологически не выражен). Глав-

ный механизм, лежащий в основе этого преобразования, связан с процессами конгенитального срастания части фуникулуса и наружного интегумента в синтетическую структуру — рафе. При этом рафе может быть полным (рис. 107, 11) либо неполным, когда в микропилярной части наружный интегумент, сохраняя кольцевидную структуру, образует вырост с фуникулярной стороны (рис. 107, 10). Благодаря рафе поворот семязачатка в анатропное положение происходит быстрее и начиная с более ранних стадий развития, даже при наличии слабо выраженного фуникулуса. Изменяется топография полюсов прямой морфологической оси семязачатка, при этом микропиле располагается вблизи хилума (*Butomaceae*, *Cabombaceae*, *Costaceae*, *Degeneriaceae*, *Dracaenaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Juncaceae*, *Liliaceae*, *Monimiaceae*, *Nymphaeaceae*, *Phormiaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Winteraceae*). В рамках второй линии развития могли возникнуть не только типичные анатропные семязачатки, но и геми-кампилотропные (рис. 107, 12), для которых характерна изогнутая морфологическая ось и изогнутая форма зародышевого мешка и зародыша (*Alismataceae*, *Caryophyllaceae*, *Didieraceae*, *Dilleniaceae*, *Menispermaceae*, *Nyctaginaceae*).

Семязачатки афуникулярные (третья линия) — от ортотропных через ортокампилотропные к геми-кампилотропным (оба интегумента остаются кольцевидными). Преобразования семязачатков могли быть вызваны смещением халазы, гипостазы и проводящего пучка из орто- в геми-положение при полном отсутствии фуникулуса. Морфологическая ось (микропиле, нуцеллус, халаза) изогнута относительно плаценты, а хилум находится вблизи микропиле. В зависимости от того, повторяют ли зародышевый мешок и зародыш форму морфологической оси, кампилотропные семязачатки могли быть разного строения: зародышевый мешок и зародыш изогнутые (рис. 107, 18, 19) — *Burseraceae*, *Cannaceae*, *Cneoraceae*, *Molluginaceae*, *Potamogetonaceae*, *Tetragoniaceae*, *Zannicheliaceae* — или прямые (рис. 107, 16, 17) — *Canellaceae*, *Fumariaceae*, *Haemodoraceae*, *Hypseoaceae*, *Papaveraceae*, *Simaroubaceae*, *Ruppiaceae*.

Таким образом, мы поддерживаем идею о первичности ортотропного морфологического типа семязачатка для покрытосеменных растений. С другой стороны, не следует исключать, что в ряде семейств ортотропный семязачаток мог произойти из анатропного (*Ceratophyllaceae*, *Hydnoraceae*, некоторые *Piperaceae* — *Peperomia*, *Rafflesiaceae* — *Cytinus*, *Mitrastemon*), на что указывали в литературе и ранее (Bouman, 1984; Корчагина, 1994). Базой для таких преобразований могли быть лишь анатропные семязачатки с кольцевидными интегументами (см. рис. 107, 3, 6, 7).

Возникновение унитегмальных семязачатков можно рассматривать как дальнейшее эволюционное преобразование битегмальных, в результате которого происходила либо редукция одного из интегументов, либо объединение двух интегументов в один. Унитегмальные семязачатки, обнаруженные у значительного числа таксонов, различаются между собой особенностями строения фуникулуса. Прежде всего, это анатропные сессильные семязачатки с полным или почти полным рафе

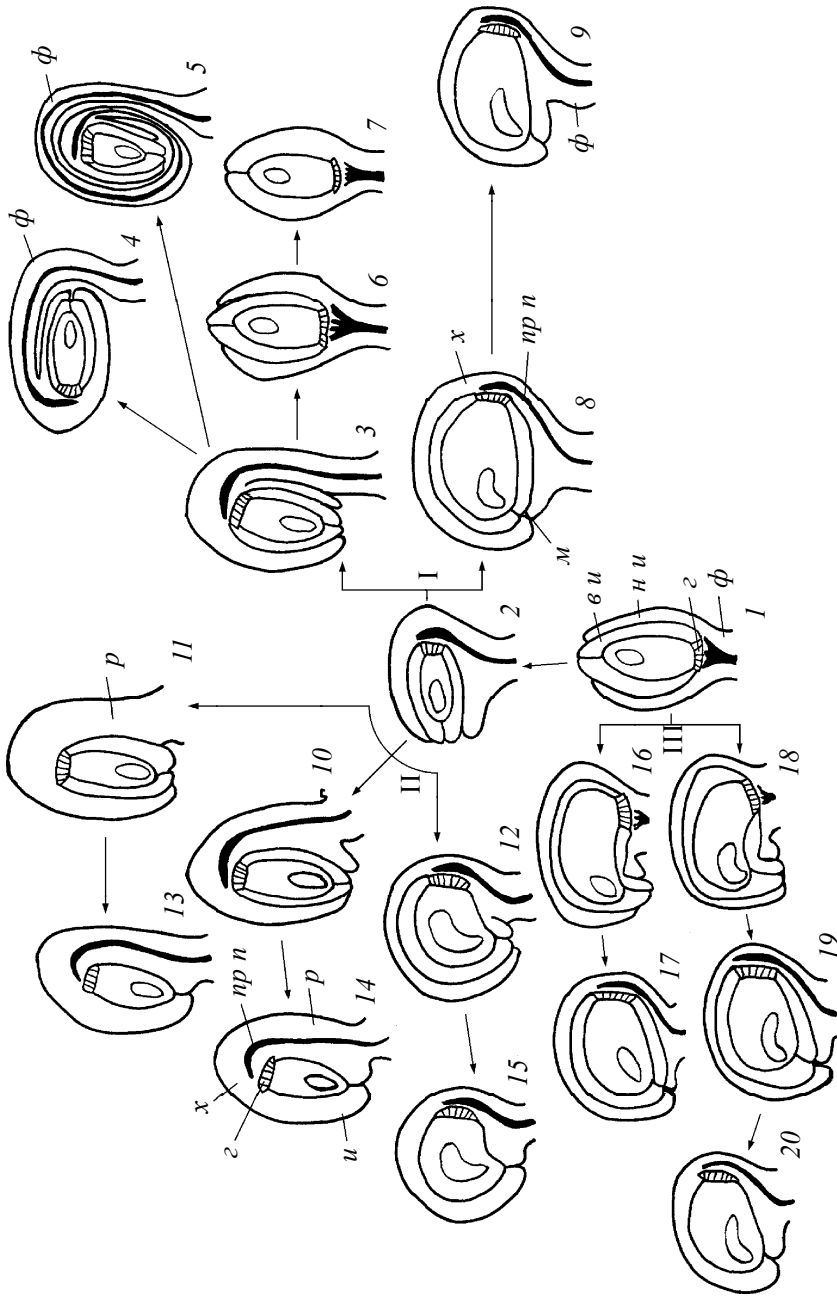


Рис. 107. Возможные линии трансформации (I—III) ортотропных семязачатков в анагропные и кампилотропные (пояснения в тексте).

в и — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *и* — интегумент, *м* — микропиле, *н и* — наружный интегумент, *np n* — проводящий пучок, *п* — рафе, *ф* — функулус, *х* — халаза.

(без морфологически выраженного фуникулуса) (рис. 107, 13, 14) — *Actinidiaceae*, *Alangiaceae*, *Apiaceae*, *Davidiaceae*, *Dipsacaceae*, *Empetraceae*, *Sarraceniaceae*, большинство *Gentianaceae*, некоторые *Escalloniaceae* (*Escallonia*, *Corokia*), *Monimiaceae* (*Siparuna*), *Salicaceae* (*Chosenia*, *Salix*). Среди геми-кампилотропных семязачатков выявлены фуникулярные (рис. 105, 9) у *Loganiaceae*, *Theligoniaceae*, сессильные (рис. 107, 15) у *Acanthaceae*, *Clethraceae*, *Cuscutaceae*, *Diapensiaceae*, *Lennoaceae*, некоторых *Ericaceae* (*Elliottia*, *Vaccinium*), *Styracaceae* (*Alniphyllum*); афуникулярные (рис. 107, 20) у *Aegicerataceae*, *Asclepiadaceae*, *Hydrophyllaceae*, некоторых *Nyctaginaceae* (*Boerhaavia*), *Ranunculaceae* (*Helleborus*, *Ranunculus*), *Scrophulariaceae* (*Bartsia*). Следует подчеркнуть, что теоретически возможные типы семязачатков — унитегмальные анатропные фуникулярные с кольцевидным интегументом и орто-кампилотропные афуникулярные — не обнаружены среди современных цветковых растений. Это свидетельствует, по нашему мнению, о том, что битегмальные семязачатки подобного строения могли трансформироваться в семязачатки иного строения, при этом процесс эволюции не затронул в них интегументы.

В пользу идеи о первичности ортотропного семязачатка свидетельствуют данные об особенностях его развития у некоторых растений. Так, у представителей сем. *Potamogetonaceae* семязачаток до оплодотворения ортотропный (Davis, 1966; Терехин, 1985) или орто-кампилотропный (Takaso, Bouman, 1984; Камелина, 1990в), а после оплодотворения становится амфитропным, при этом на всех стадиях хорошо видно кольцевидное строение наружного интегумента (рис. 108, 1–3). Для двух видов сем. *Juncaginaceae* (*Lilaea subulata* — Campbell, 1898; *Triglochin palustre* — Никитичева, Проскурина, 1990) показано, что семязачаток на ранних стадиях ортотропный, а затем гемитропный, причем наружный интегумент кольцевидный (рис. 108, 4–8). После оплодотворения семязачаток становится анатропным, с характерным рафе. У *Sparattanthelium* (*Hernandiaceae*), *Nuphar* и *Nymphaea* (*Nymphaeaceae*) наружный интегумент описан в начале развития как полукольцевидный, а затем как кольцевидный (Endress, Igersheim, 1997a; Igersheim, Endress, 1998; Yamada et al., 2001). Было сделано уточнение (Yamada et al., 2001), что у *Nuphar* и *Nymphaea* интегумент со стороны фуникулуса находится в состоянии «депрессии» и представлен лишь несколькими клетками. В ряде случаев у одного и того же вида вместо характерного анатропного семязачатка с рафе может возникать ортотропный семязачаток с кольцевидным наружным интегументом (*Butomus umbellatus*, *Butomaceae* — Igersheim et al., 2001).

Семязачаток у видов *Allium* является сначала ортотропным, а затем гемитропным (Шамров, 1999а). Однако некоторые авторы изображают его перед оплодотворением как орто-кампилотропный с кольцевым наружным интегументом (Савченко, Комар, 1965). У других представителей сем. *Alliaceae*, например *Brodiaea coronaria* (Berg, 1978), сформированный семязачаток анатропный, с рафе и выростом наружного интегумента в области микропиле. Подобное строение имеют, вероятно, и семязачатки в семействах *Amaryllidaceae* (Dutt, 1970; Ворсобина, Сол-

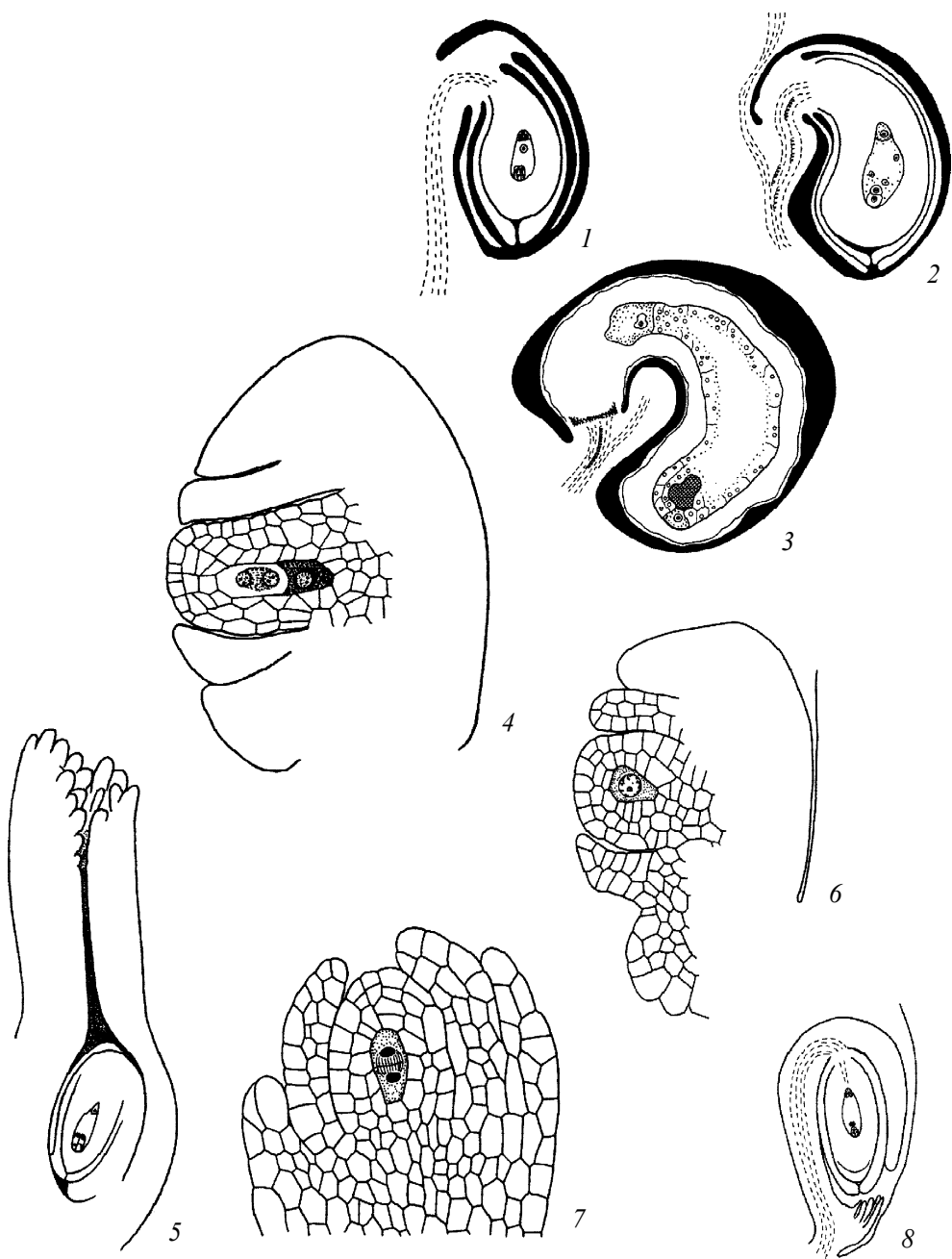


Рис. 108. Развитие и строение семязачатка у *Potamogeton pectinatus* (1–3 — по: Камелина, 1990в), *Lilaea subulata* (4, 5 — по: Campbell, 1898) и *Triglochin palustre* (6–8 — по: Никитичева, Проскурина, 1990).

нца, 1990) и *Phormiaceae* (Fulvio, Cave, 1965; Алимова, Жинкина, 1990). У представителей ряда семейств выявлена промежуточная форма наружного интегумента — между полукольцевидным и кольцевидным (*Berberidaceae* — Endress, Igersheim, 1999; *Araceae*, *Aponogetonaceae*, *Dioscoreaceae*, *Hydrocharitaceae* — Igersheim et al., 2001).

Хотелось бы обратить внимание на тот факт, что преобразование наружного интегумента из кольцевидного в полукольцевидный нельзя проследить в ходе онтогенеза (на этапе развития семязачатка). Скорее всего, на ранних стадиях у ряда примитивных растений, характеризующихся несбалансированностью процессов формообразования, наблюдается разнообразие в способах развития и строения семязачатка, т.е. одни семязачатки начинают развиваться с кольцевидным, а другие с полукольцевидным наружным интегументом. Однако в дальнейшем получают преимущественное развитие только последние и, если на большом объеме материала не выяснить это разнообразие, то может возникнуть эффект трансформации. Об этом свидетельствуют данные о структуре семязачатков в сем. *Ixerbaceae* — из двух семязачатков, возникающих в каждом гнезде завязи, как правило, дегенерирует верхний семязачаток, наружный интегумент которого является кольцевидным, а нижний семязачаток с полукольцевидным наружным интегументом развивается в семя (Matthews, Endress, 2005). При анализе таксонов, у которых выявляются семязачатки разного строения, нужно прежде всего решить вопрос, что стало с той частью наружного интегумента, которая была видна на ранних стадиях со стороны фуникулуса; следы ее дегенерации, так же как и постгенитального сростания, не видны.

Эволюционные тенденции в развитии семязачатка. У некоторых современных цветковых растений (*Juglandaceae*, *Myricaceae*¹) в ортотропных семязачатках интегумент не сростается с нуцеллусом, а сам нуцеллус имеет в основании своеобразную «ножку» (рис. 109). От основания нуцеллуса к зародышевому мешку проходят тяжи из удлиненных клеток, которые рассматриваются в качестве остатка проводящего пучка, когда-то снабжавшего мегаспорангий (Kershaw, 1909a, b). Многим представителям сем. *Betulaceae* с унитегмальным гемитропным семязачатком, характеризующимся кольцевидным интегументом, также присуще подобное строение нуцеллуса и интегумента (Корчагина, 1981, 1994в). Несмотря на то, что халаза хорошо развита и в ней формируется множество проводящих пучков, в ее образовании принимают участие только производные интегумента (рис. 110, 1–4). Строение нуцеллуса, свободного от интегумента, и наличие проводящих пучков в интегументе являются примитивными признаками, которые ха-

¹ У одного из видов этого семейства (*Myrica rubra*) нуцеллус семязачатка не имеет «ножки». Судя по приведенным иллюстрациям (Sogo, Tobe, 2006), семязачаток на ранних стадиях развития является пахихалазальным (ювенильная вариация), однако к моменту оплодотворения семязачаток можно трактовать как мезохалазальный. Возможно, этот вид, по сравнению с *M. gale*, филогенетически более молодой, о чем свидетельствует специфика строения и развития халазы.

рактерны для некоторых ископаемых семенных папоротников (*Lagenostomales*, *Trigonocarpales*) (Scott, Maslen, 1907; Walton, 1953).

Все эти факты свидетельствуют о том, что возникновение подобных семязачатков у некоторых примитивных цветковых растений, по-видимому, происходило не через стадии формирования битегмального семязачатка, а на базе унитегмальных семязачатков первичных семенных растений. Wettstein (1934) предложил схему образования семенных структур в следующем порядке: *Cycas circinalis* → *Lagenostoma* → *Myrica* → *Juglans regia*. Существует представление (Boesewinkel, Bouman, 1967; Macdonald, Sattler, 1973), согласно которому семязачаток *Myrica gale* (*Myricaceae*) и *Engelhardia spicata* (*Juglandaceae*) ведет свое начало от унитегмального семязачатка семенных папоротников и гнетовых с купулой, которую расценивают как наружный интегумент и гомологизируют ее с конгенитально сросшимися плодолистиками и брактееми. Однако ряд авторов (Meeuse, 1964; Meeuse, Houthuesen, 1964) интерпретируют стенку завязи у *Juglandaceae* как наружный интегумент, а околоцветник — как купулу.

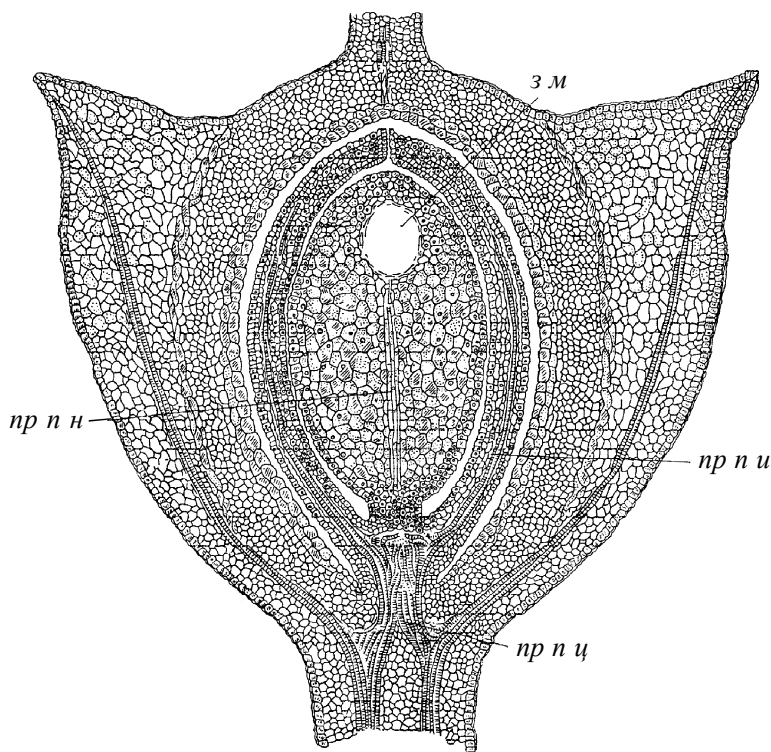


Рис. 109. Продольный срез женского цветка *Myrica gale* (по: Kershaw, 1909a).

з м — зародышевый мешок, пр н и — проводящий пучок интегумента, пр н н — проводящий пучок нуцеллуса, пр н ц — проводящий пучок цветка.

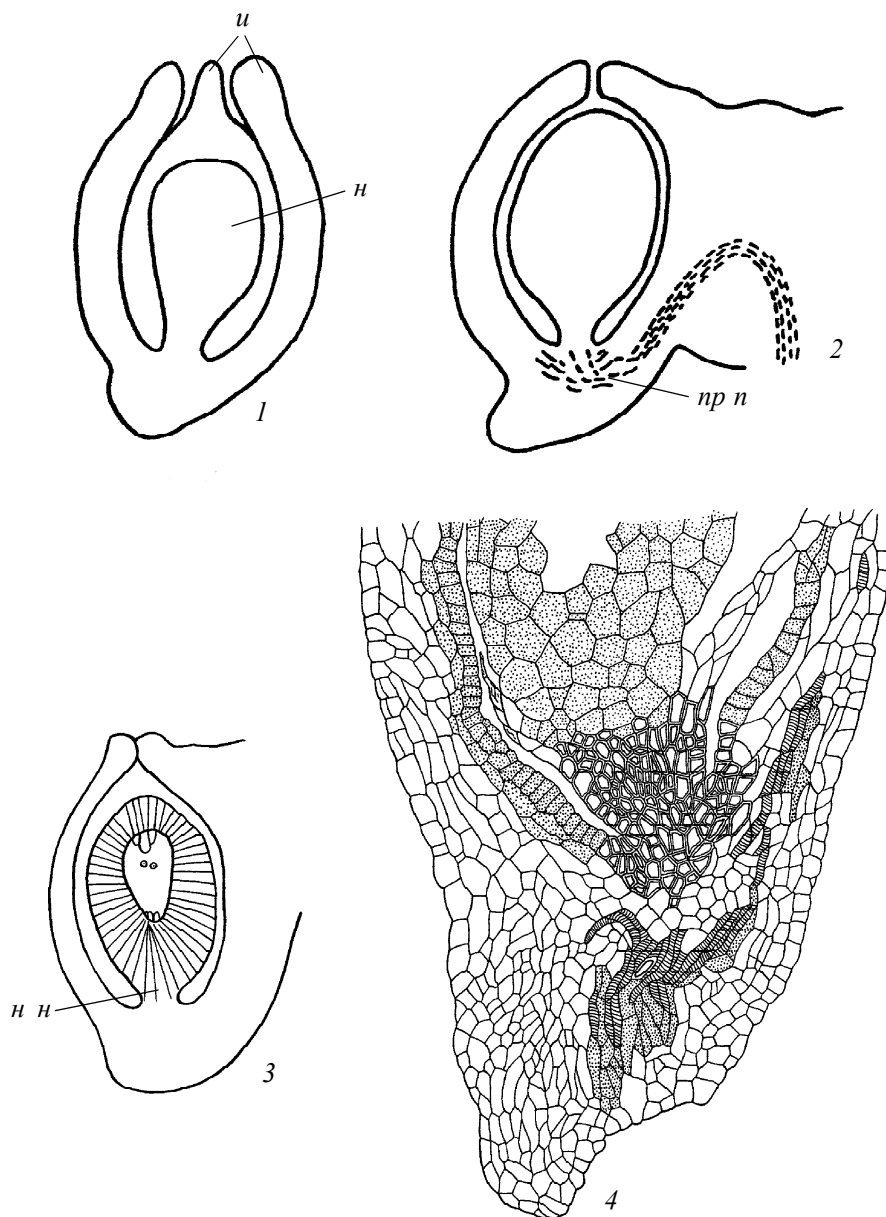


Рис. 110. Семязачаток представителей сем. *Betulaceae* (по: Корчагина, 1981, 1991).

1 — анатропный унитегмальный семязачаток *Alnus incana* с 3-лопастным интегументом в области микропиле; 2, 3 — гемитропный унитегмальный семязачаток *Betula costata* и *B. oycoviensis*; 4 — халазальная часть семязачатка *A. incana*. Во всех случаях интегумент не срастается с нуцеллусом, который в основании суживается в короткую «ножку»; *u* — интегумент, *n* — «ножка» нуцеллуса, *np n* — проводящий пучок.

Следует отметить, что у некоторых *Cycadales* (Oliver, 1903), так же как и у *Juglans regia* (Stefureas, Tâbâcaru, 1982), обнаружено срастание нуцеллуса с основанием интегумента. Было сделано предположение, что область семязачатка, выше которой нуцеллус становится свободным, филогенетически моложе, чем апикальные части нуцеллуса и интегумента (Oliver, 1903). Следовательно, возникновение халазы в семязачатке за счет объединения оснований нуцеллуса и интегумента является вторичным признаком.

Таким образом, на базе ортотропных семязачатков с одним лопастным интегументом (нуцеллус у них соединялся с интегументом с помощью своеобразной «ножки», халаза была почти неразвитой) (рис. 111, 1) возникли, вероятно, различными путями, семязачатки современных семенных растений: унитегмальные (ортотропные у большинства голосеменных, *Juglandaceae*, *Myricaceae* — рис. 111, 2; гемитропные у многих *Betulaceae* — рис. 110, 3), а также ортотропные битегмальные семязачатки (рис. 111, 4, 5), от которых возникли семязачатки большинства цветковых растений (Шамров, 2006б).

Будучи сначала ортотропными (рис. 111, 4), первичные битегмальные семязачатки постепенно преобразовывались в анатропные, оба интегумента которых имели кольцевидную структуру (рис. 111, 5). По мере объединения оснований нуцеллуса и интегумента (возникновение мезохалазы) такие семязачатки могли дать начало битегмальным, крассинуцеллятным и мезохалазальным семязачаткам многих примитивных таксонов двудольных и однодольных растений (*Magnoliaceae*¹, *Winteraceae*, *Juncaceae*, *Juncaginaceae*, *Potamogetonaceae*, некоторые *Lauraceae*) (рис. 111, 4; 112, 2). В дальнейшем семязачатки подобного строения могли трансформироваться в семязачатки других типов, что отразилось в специфике эволюционных преобразований отдельных структур. Увеличение степени срастания нуцеллуса и интегументов привело к возникновению крассинуцеллятных (типичная и компликатная вариации) пахихалазальных семязачатков (*Ceratophyllaceae*, *Nelumbonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, некоторые *Lauraceae*, *Myristicaceae*) (рис. 111, 5; 112, 1). Уменьшение числа слоев во всех областях нуцеллуса дало начало формированию крассинуцеллятных (редуцированная вариация) мезохалазальных семязачатков (некоторые *Alliaceae*, *Hemerocallidaceae*) (рис. 111, 8; 112, 3).

Однако основные направления дальнейшей эволюции семязачатка были связаны с появлением медионуцеллятных семязачатков. У двудольных растений эволюция шла от битегмальных, типичных крассинуцеллятных, мезохалазальных семязачатков к унитегмальным медионуцеллятным (аподермальная вариация) мезохалазальным семязачаткам, характеризующимся почти полным исчезновением нуцеллуса до оплодотворения, что коррелировало с формированием интегументального тапетума (*Alangiaceae*, *Cornaceae*, *Davidiaceae*, некоторые *Araliaceae*) (рис. 111, 12, 13; 112, 11–13). Это могло постепенно привести к возникновению унитегмаль-

¹ Здесь и далее указаны семейства современных цветковых растений, для которых характерны семязачатки подобного строения.

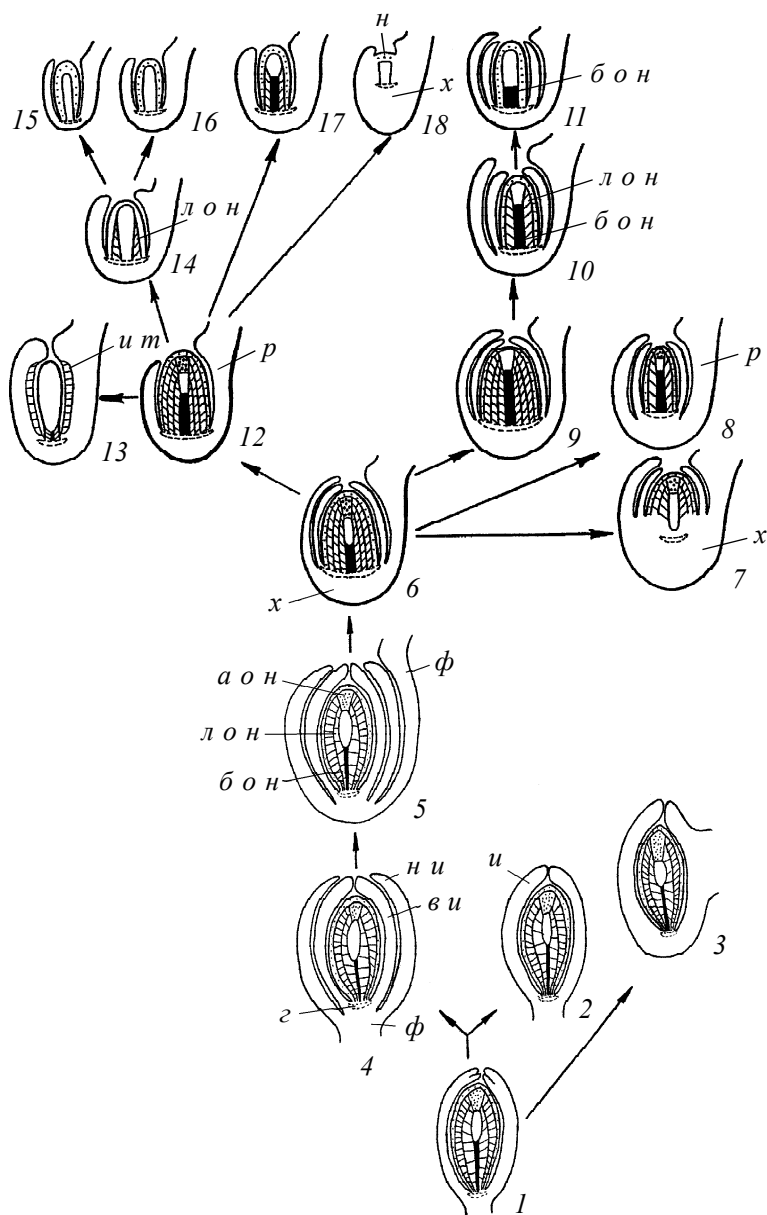


Рис. 111. Возможные направления эволюции семязачатка цветковых растений (пояснения в тексте).

аон — апикальная область нуцеллуса, бон — базальная область нуцеллуса, ви — внутренний интегумент, г — гипостаза, и — интегумент, ит — интегументальный тапетум, лон — латеральная область нуцеллуса, н — нуцеллус, ни — наружный интегумент, р — рафе, ф — фуникулус, х — халаза.

ных медионуцеллятных (перманентная вариация) мезохалазальных семязачатков (например, *Dipsacaceae*, *Scrophulariaceae*) (рис. 111, 14, 17; 112, 16–20), унитегмальных, типичных tenuинуцеллятных, мезохалазальных (например, *Asteraceae*, *Gentianaceae*, *Lamiaceae*) (рис. 111, 16; 112, 7) и лептохалазальных (например, *Gesneriaceae*) (рис. 111, 15; 112, 6), а также tenuинуцеллятных (редуцированная вариация) пахихалазальных семязачатков (*Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Rubiaceae*, *Santalaceae*, *Theligoniaceae*) (рис. 111, 18; 112, 8–10).

Филогенетическая линия развития семязачатков однодольных растений, вероятно, проходила через битегмальные медионуцеллятные (синдермальная вариация) и мезохалазальные семязачатки, характеризующиеся многослойными латеральной и базальной областями нуцеллуса (рис. 111, 9; 112, 14). При этом происходила постепенная редукция апикальной области (париетальной ткани) нуцеллуса. Следует отметить, что этот процесс отмечается и в ходе онтогенеза у некоторых однодольных и ряда двудольных растений, располагающихся в основании системы цветковых растений: семязачатки, крассинуцеллятные на первых стадиях развития, постепенно становятся вторично медионуцеллятными (рис. 112, 4, 5) за счет исчезновения париетальной ткани еще в период формирования зародышевого мешка (*Agavaceae*, *Butomaceae*, *Cabombaceae*, *Costaceae*, *Musaceae*, *Marantaceae*, *Nymphaeaceae*, *Saururaceae*, *Zingiberaceae*). В некоторых семействах однодольных растений (*Asparagaceae*, *Bromeliaceae*, *Hydrocharitaceae*) отмечены как крассинуцеллятные, так и медионуцеллятные семязачатки (Birge, 1911; Narasimhamurthy, 1935; Baude, 1956; Сатарова, 1990). Об этом же свидетельствует и специфика строения нуцеллуса, отмеченная у *Zea mays*. В норме семязачаток у этого вида медионуцеллятный (синдермальная вариация, париетальная ткань отсутствует, археспорий одноклеточный), тогда как у некоторых линий (Weatherwax, 1919; Паламарчук, 1960а, б) и мутантов *mac1* и *pam1* (Sheridan et al., 1996; Воронова и др., 2002; Voronova et al., 2003) семязачаток может быть крассинуцеллятным (формируется одно-двуслойная париетальная ткань, при этом археспорий часто многоклеточный).

В ходе дальнейшей редукции как нуцеллуса, так и халазы возникли мезохалазальные медионуцеллятные семязачатки, характеризующиеся однослойными латеральной и базальной областями (например, *Araceae*, *Velloziaceae*) (рис. 111, 10), а в последующем — лептохалазальные медионуцеллятные семязачатки, в которых топографически выражена только однослойная базальная область (некоторые *Orchidaceae*) (рис. 111, 11; 112, 15).

Все вышеприведенные факты свидетельствуют о том, что в эволюции семязачатков однодольных и двудольных растений существовали, вероятно, самостоятельные линии. Среди однодольных большое распространение получили медионуцеллятные семязачатки, а типичные tenuинуцеллятные — отсутствуют. Кроме того, им присущи преимущественно битегмальные семязачатки. Процесс эволюции семязачатка однодольных сопровождался не полным исчезновением структур, а лишь уменьшением их массивности. Интегументы у многих таксонов состоят только из двух слоев, при этом интегументальный тапетум обычно не дифферен-

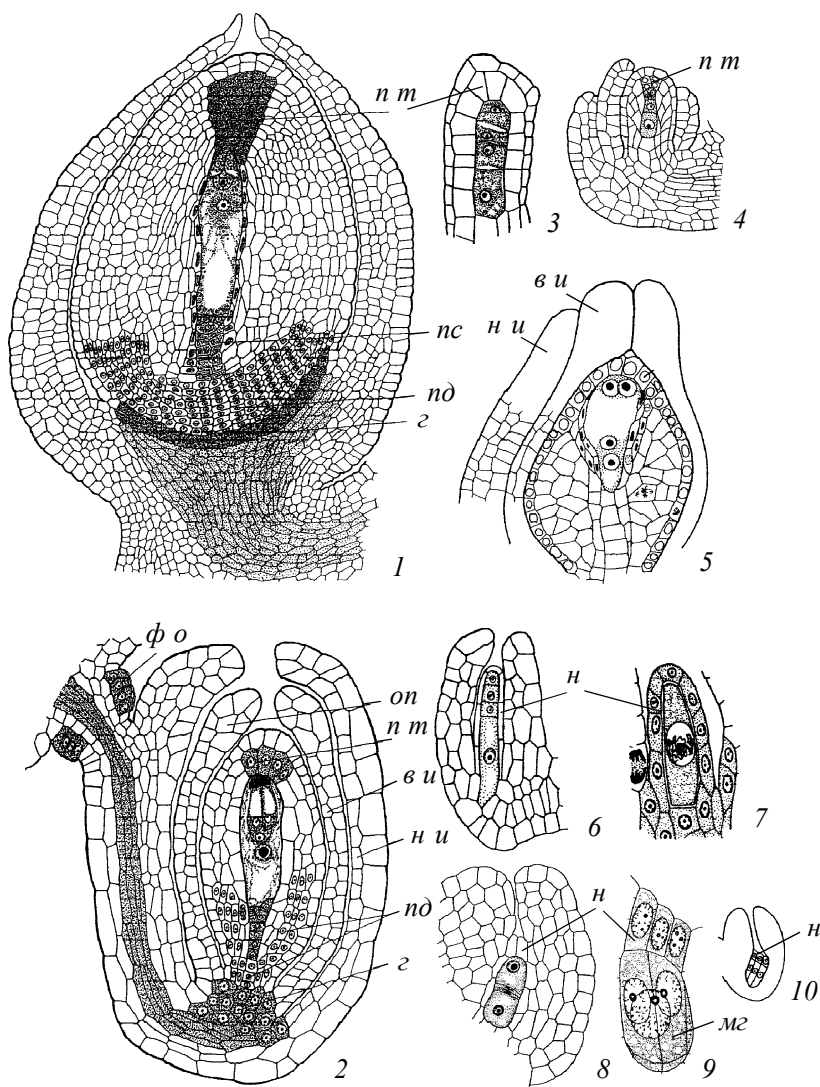


Рис. 112. Разнообразие семязачатков по строению нуцеллуса.

1–3 — красинуцеллятные семязачатки: 1 — компликатная вариация у *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997и), 2 — типовая вариация у *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б), 3 — редуцированная вариация у *Typha latifolia* (по: Dahlgren, 1918); 4, 5 — преобразование красинуцеллятного семязачатка в ходе развития во вторично медионуцеллятный семязачаток в результате раннего исчезновения парietальной ткани у *Triteleia hyacinthine* (по: Berg, 2003); 6–10 — tenuинуцеллятные семязачатки: 6, 7 — типовая вариация у *Streptocarpus rexii* (6 — по: Алимова, Яковлев, 1982) и *Crepis tectorum* (7 — по: Герасимова-Навашина, 1954), 8–10 — редуцированная вариация у *Vincetoxicum officinale* (8 — по: Наумова, 1987) и *Borreria hebecarpa* (9, 10 — по: Андропова, 1987); 11–20 — медионуцеллятные семязачатки: 11–13 — аподермальная вариация у *Cornus controversa* (11, 12 — по: Sato, 1976) и *Alangium chinense* (13 — по: Али-

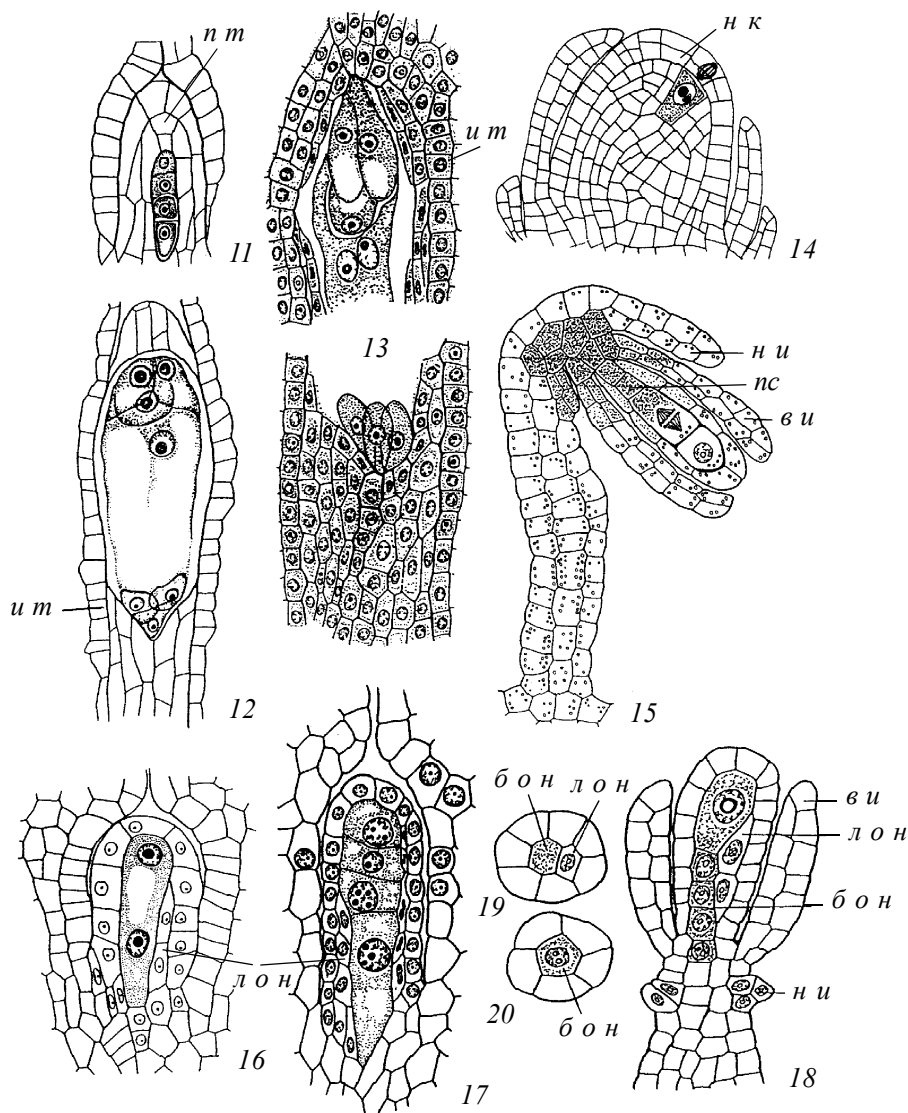


Рис. 112 (окончание).

мова, 1987а), 14 — синдермальная вариация у *Thyrsostachys siamensis* (по: Bhanwra et al., 2001), 15–20 — перманентная вариация у *Gymnadenia conopsea* (15 — по: Шамров, Никитичева, 1992), *Bartsia alpina* (16 — по: Никитичева, 1987б), *Morina lehmanniana* (17 — по: Камелина, 1980) и *Cytinus ruber* (18–20 — по: Шамров, 1999б), видно асимметричное строение субэпидермального слоя нуцеллуса на поперечных срезах; б о н — базальная область нуцеллуса, в и — внутренний интегумент, г — гипостаза, и т — интегументальный тапетум, л о н — латеральная область нуцеллуса, м г — мегаспороцит, н — нуцеллус, н и — наружный интегумент, н к — нуцеллярный колпачок, оп — оперкулум, п д — подиум, п с — постамент, п т — парietальная ткань, ф о — фуникулярный obturator.

цируется. У однодольных также практически отсутствуют таксоны с целлюлярным типом эндосперма. На особый путь эволюции семязачатка однодольных указывали и ранее (Kapil, Bhatnagar, 1991).

Появление различного рода модификаций основных типов семязачатка, так же как возможные преобразования семязачатков из ортотропных в анатропные и кампилотропные, очевидно, было обусловлено комплексом различных факторов: строением завязи (особенно это касается синкарпного гинецея) и наличием в нем необходимого пространства для формирования всех заложившихся семязачатков, особенностями плацентации и наличием плацентарных выростов, степенью развития фуникулуса и проводниковой ткани, типом обтуратора. Так, для многих базальных, собственно двудольных растений (англ. *basal eudicots*) характерно формирование aberrантных семязачатков с тенденцией к сокращению их числа в завязи или гнезде завязи от четырех (*Daphniphyllaceae*) или двух (*Proteales*, *Ranunculales*, *Saxifragales*) до одного. В семействах *Altingiaceae*, *Hamamelidaceae* в завязи появляются дополнительные семязачатки, но они не развиваются (Endress, Igersheim, 1999). У *Dioscorea nipponica* (*Dioscoreaceae*) в ряде случаев уменьшаются размеры гнезд в 3-гнездной завязи, что приводит к формированию атипичных семязачатков. На основе анализа представленных данных (Torshilova et al., 2003) можно предположить, что при слабой выраженности собственно фуникулуса (семязачаток почти сессильный) и отсутствии достаточного пространства в гнезде завязи для осуществления поворота и возникновения анатропного семязачатка происходит искривление морфологической оси, при этом около плацентарного выроста оказывается только микропиле, тогда как рафе, халаза, гипостаза и проводящий пучок остаются в положении, присущем гемитропному семязачатку. Все это приводит к формированию не анатропного, а геми-кампилотропного семязачатка. Как мы уже отмечали, разнообразие фуникулярных семязачатков зависит от их положения в завязи (особенно когда их развивается много) и связано с обеспечением необходимой ориентации относительно растущих пыльцевых трубок. Выявляется связь обтуратора, как, впрочем, любого типа проводниковой ткани, с особенностями строения фуникулуса. В фуникулярных семязачатках обтуратор обычно развивается из клеток фуникулуса, реже фуникулуса и интегумента, в афуникулярных и сессильных семязачатках — из клеток плаценты, реже стенки завязи, септы ценкарпного гинецея или даже нуцеллуса.

В ходе длительного исторического развития имели место не только изменения общей морфологии семязачатка, но и структурные перестройки основных его элементов. Эволюция семязачатка от красси- к тенуинуцеллятному осуществлялась, вероятно, через серию медионуцеллятных семязачатков при полной редукции сначала апикальной, а затем латеральной и базальной областей нуцеллуса. Это приводило к укорочению пути поступления веществ в зародышевый мешок. Время функционирования нуцеллуса смещалось на более ранние стадии развития.

Переход от би- к унитегмальности происходил постепенно, при этом интегумент стал возникать ближе к верхушке примордия семязачатка, что коррелировало

с редукцией нуцеллуса, а у ряда высокоспециализированных таксонов и с разрастанием халазы — становлением пахихалазального семязачатка. Эволюционные преобразования халазы, по-видимому, происходили сначала в направлении увеличения ее массивности и формирования мезо- и пахихалазы по мере объединения оснований интегумента и нуцеллуса. В дальнейшем в связи с общей редукцией на базе мезохалазальных возникли лептохалазальные семязачатки.

Процесс эволюции семязачатка сопровождался появлением специфических структур. Как считает большинство исследователей, формирование и морфологическое разнообразие таких структур, как фуникулус, obturator, нуцеллярный колпачок, обусловлено, вероятно, особенностями экологии опыления. Наличие ариллулов, строение эпистазы, оперкулума, а также форма, размеры зародыша и степень его дифференциации, характер и место локализации запасных веществ, строение семенной кожуры в большей степени определяются спецификой диссеминации (анемохория, гидрохория, зоохория и др.), типом прорастания (подземный, надземный и др.), наличием или отсутствием недоразвития зародыша в семени на момент опадения с материнского растения и рядом другим факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Познание законов формирования семени невозможно без детальной эмбриологической информации о начальных этапах организации семязачатка. Общие принципы организации семязачатка (поливариантность развития и пространственно-временная координация) определяют его архитектурную модель как целостной динамичной системы. Частные принципы организации (происхождение, расположение, назначение и конкурентное развитие дублирующих структур) позволяют оценить многообразие семязачатков и диагностировать особенности их развития с самых первых этапов.

Общей закономерностью формирования примордия семязачатка является наличие пяти зон: периферической, апикальной, базальной, латеральной и переходной. Зональное строение примордия определяет морфологическую дифференциацию структур семязачатка:

- из периферической зоны возникает эпидерма всех структур и интегумент (эпидермального происхождения);
- из апикальной — париетальная ткань и/или мегаспороцит;
- из базальной — базальная область нуцеллуса и внутренняя область халазы и фуникулуса;
- из латеральной — интегумент (субэпидермального происхождения), латеральная область нуцеллуса, наружная область халазы и фуникулуса;
- из переходной — собственно гипостаза.

На основе разработанных принципов типизации проведена ревизия существующих классификаций и предложены оригинальные классификации типов семязачатка. В зависимости от характера развития и организации структур выделены следующие типы семязачатков:

по нуцеллусу:

- крассинуцеллятный (компликатная, типовая и редуцированная вариации),
- медионуцеллятный (аподермальная, синдермальная и перманентная вариации),
- тенуинуцеллятный (типовая и редуцированная вариации);

по халазе:

- пахихалазальный (типовая, ювенильная и матурная вариации),
- мезохалазальный,
- перихалазальный,
- лептохалазальный;

по фуникулусу:

- фуникулярный,
- сессильный,
- афуникулярный.

Специфика строения интегумента определяется его происхождением (из эпидермальных или субэпидермальных клеток примордия семязачатка) — дермальный, субдермальный и дермально-субдермальный типы — и способом формирования (число инициальных клеток и последовательность их дальнейших делений) — вариации в дермальном типе.

Двуслойные интегументы всегда имеют эпидермальное происхождение, а многослойные интегументы — главным образом субэпидермальное, реже эпидермальное либо эпидермально-субэпидермальное.

План строения нуцеллуса обусловлен характером делений клеток субэпидермального слоя плаценты. Периклинальные деления свидетельствуют о формировании красси- или медионуцеллятных семязачатков. При их отсутствии будут развиваться tenuинуцеллятные семязачатки.

Образование каждой из специализированных структур в халазальной зоне нуцеллуса строго коррелирует с типом и вариацией типа семязачатка:

- подиум формируется преимущественно в крассинуцеллятных (компликатная и типовая вариации), а также медионуцеллятных (синдермальная вариация) семязачатках;
- постаменто-подиум — преимущественно в медионуцеллятных (аподермальная и синдермальная вариации), а также крассинуцеллятных (редуцированная вариация) семязачатках;
- постамент — в крассинуцеллятных (компликатная и типовая вариации) и медионуцеллятных (синдермальная и перманентная вариации) семязачатках.

В tenuинуцеллятных семязачатках эти структуры не образуются.

Система различных структур и специализированных тканей создает в семязачатке направленный транспорт метаболитов. Метаболиты прежде всего аккумулируются в халазе — в зоне разгрузки веществ, поступающих из фуникулярного проводящего пучка. Передвижение веществ из халазы к развивающимся спорогенным и гаметофитным структурам может идти по различным направлениям, которые являются таксоноспецифичными:

- халаза → интегументальная паренхима → интегументальный тапетум → гипостаза;
- халаза → гипостаза;
- гипостаза → подиум и постамент;
- подиум (латеральная часть) → латеральная область нуцеллуса → париетальная ткань;
- латеральная область нуцеллуса и париетальная ткань → зародышевый мешок;
- подиум (центральная часть) → постамент → зародышевый мешок.

Морфогенез семязачатка характеризуется наличием критических стадий. Одни отражают общие принципы организации семязачатка, указывая на пространственно-временную детерминацию основных элементов семязачатка, другие — свидетельствуют о специфике строения и развития этих элементов в зависимости от типа семязачатка и вида растения.

Морфологическая природа и происхождение семязачатка остаются до сих пор нерешенной проблемой. Существующие теории, объясняющие происхождение семязачатка (индузиальная, синангиальная, теломная, концепции модификации нуцеллуса, двойного интегумента, новая концепция), могут быть рассмотрены как равноправные, а не как альтернативные, поскольку становление семязачатка у разных таксонов семенных растений могло происходить независимыми путями.

Первичные ортотропные семязачатки характеризовались одним интегументом, соединявшимся с нуцеллусом с помощью «ножки», а халаза была почти неразвитой. Вероятно, на их базе возникли семязачатки современных семенных растений: унитегмальные (ортотропные у большинства голосеменных и некоторых покрытосеменных), а также ортотропные битегмальные, ставшие исходными почти для всех типов семязачатка покрытосеменных. Пути их трансформации были различными в зависимости от строения наружного интегумента (кольцевидное или полукольцевидное), степени развития фуникулуса (фуникулярные, сессильные и афуникулярные семязачатки) и взаимоположения различных структур в ходе развития (изменение ориентации фуникулуса в завязи, смещение положения халазы, гипостазы и проводящего пучка).

Эволюция семязачатка цветковых растений сопровождалась, вероятно, как усложнением его строения (возникновение красинуцеллятного битегмального пахихалазального семязачатка), так и постепенным уменьшением массивности и даже редукцией отдельных структур (возникновение тенуинуцеллятного унитегмального лептохалазального семязачатка), при этом семязачатки однодольных и двудольных растений характеризовались, по-видимому, самостоятельными линиями развития.

Таким образом, выявленные принципы организации и типизации семязачатка являются тем инструментом, который позволяет не только понять закономерности построения семени, но и подойти к управлению этим важным этапом в жизни растений, как дикорастущих, так и культивируемых человеком.

CONCLUSION

Getting of knowledge about the rules of seed formation is impossible without detailed embryological information about the initial stages of ovule formation. The general principles of organization of ovule (polyvariance of development and coordination in space and time) define the architectural model of construction of ovule as a dynamic comprehensive whole. The particular principles of organization (origin, position, destination and concurrent development of doubled structures) allow to evaluate the ovules diversity and to diagnose the peculiarities of their development beginning from the initial stages.

The common rule of ovule primordium formation is the presence of five zones: peripheral, apical, basal, lateral and transitional. Such zonate structure of primordium determines the morphological differentiation of ovule structures:

- the peripheral zone gives rise to the epidermis of all structures and to the integument (of epidermal origin),
- the apical zone gives rise to the parietal tissue and/or the megasporocyte,
- the basal zone gives rise to the basal nucellar region and the inner region of chalaza and funiculus,
- the lateral zone gives rise to the integument (of subepidermal origin), the lateral nucellar region, and the outer region of chalaza and funiculus,
- and the transitional zone gives rise to the hypostase properly.

On the basis of typification principles developed, the revision of existing classifications is performed, and the original classifications of ovule types are proposed. According to the organization and pattern of development of structures the following ovule types are distinguished:

by the nucellus:

- the crassinucellate (the complicated, typical and reduced variations),
- medianucellate (the apodermal, syndermal and permanent variations),
- tenuinucellate (the typical and reduced variations) types;

by the chalaza:

- the pachychalazal (the typical, juvenile and mature variations),
- mesochalazal,
- perichalazal,
- leptochalazal;

by the funiculus:

- the funicular,
- sessile,
- afunicular.

The specificity of integument structure is determined by its origin (from the epidermal or subepidermal cells of ovular primordium) — dermal, subdermal and dermal-subdermal types, and by its formation pattern (the number of initial cells and order of their further divisions) — the variations in dermal type.

The two-layered integuments are always of epidermal origin, whereas the multi-layered ones develop mainly from subepidermal initials, and rarely have epidermal or epidermal-subepidermal origin.

The structure of nucellus is determined by the mode of division of the layer of placental subepidermal cells. Periclinal divisions indicate the formation of crassi- and medionucellate ovules. Their absence indicates the formation of tenuinucellate ovules.

Formation of each of the specialized structures in the chalazal zone of nucellus correlates strictly with the ovule type and variations:

- podium usually arises in the crassinucellate (the complicated and typical variations), and also in medionucellate (the syndermal variation) ovules,
- postamento-podium arises mainly in medionucellate (the apodermal and syndermal variations), and also in crassinucellate (the reduced variation) ovules,
- the postament — in crassinucellate (the complicated and typical variations) and medionucellate (the syndermal and permanent variations) ovules.

These structures does not form in tenuinucellate ovules.

The directional transport of the metabolites in ovule is provided by the system of various structures and specialized tissues. The metabolites accumulate first of all in the chalaza, i.e. in the zone of unloading of the substances, entering through the funicular vascular bundle. The movement of the substances from the chalaza to developing sporogenous and gametophytic structures may proceed in various directions, which are taxon-specific.

- chalaza → integumentary parenchyma → integumentary tapetum → hypostase;
- chalaza → hypostase;
- hypostase → podium and postament;
- podium (lateral part) → lateral zone of the nucellus → parietal tissue;
- lateral zone of the nucellus and parietal tissue → embryo sac;
- podium (central part) → postament → embryo sac.

Ovule morphogenesis is characterized by the presence of critical stages. Some of them reflect the general principles of ovule organization, indicating the spatial and temporal determination of main elements of ovule, whereas another ones suggest the specifics of structure and development of these elements according to the ovule type and to the plant species.

The morphological nature and the origin of ovule remains unsolved problem. The existing theories, explaining the origin of ovule (indusial, synangial, telomic, theory of the nucellus modification, theory of the double integument, the new conception) may be treated as equally possible, instead of alternative ones, because the ovule formation in various taxa of seed plants could proceed by the independent pathways.

The initial orthotropous ovules were characterized by the single integument, which was connected with the nucellus by the “stalk”, and the chalaza was almost undeveloped. Probably, the ovules of modern seed plants arose on the base of these ovules: the unitegmic ones (orthotropous in the majority of gymnosperms and in some of angiosperms), and also orthotropous bitegmic, which became the initial type for almost all types of angiosperms ovule. The pathways of their transformation were different depending on the structure of the outer integument (annular or semiannular), the degree of funiculus development (funicular, sessile and afunicular ovules) and relative position of various structures during development (changing of orientation of funiculus in ovule, displacing of chalaza, hypostase and vascular bundle position).

The evolution of flowering plants ovule probably involved both the complication of its structure (arising the crassinucellate, bitegmic and pachychalazal ovule) as well as gradual decrease of massiveness and even reduction of some structures (arising the tenuinucellate, unitegmic and leptochalazal ovule). At the same time the ovules of monocots and dicots are obviously characterized by the separate pathways of development.

Thus, the revealed principles of ovule organization and typification are the instrument, which allows not only to understand the regularities in ovule structure, but also to approach the managing this important stage of plant life in wild, as well as in cultivated species.

ЛИТЕРАТУРА

- Азема Т.Ф. 1991. Состояние вопроса о концепции цито-гистологической зональности апикальной меристемы побега в свете данных современных исследований // Бот. исслед. № 10. С.59–86.
- Александров В.Г., Александрова О.Г., Яковлев М.С. 1944. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea mays* L.) // Сов. ботаника. № 6. С.63–75.
- Алимова Г.К. 1987а. Семейство *Alangiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.15–18.
- Алимова Г.К. 1987б. Семейство *Cornaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.18–21.
- Алимова Г.К. 1987в. Семейство *Griselinaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.27–28.
- Алимова Г.К. 1990а. Семейство *Alstroemeriaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.74–76.
- Алимова Г.К. 1990б. Семейство *Velloziaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.141–143.
- Алимова Г.К., Жинкина Н.А. 1990. Семейство *Phormiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, Т.5. С.97–102.
- Алимова Г.К., Яковлев М.С. 1982. К эмбриологии *Streptocarpus rexii* (*Gesneriaceae*) // Бот. журн. Т.67. № 4. С.470–479.
- Андропова Н.Н. 1977. О строении семяпочки *Rubiaceae* Juss. // Бот. журн. Т.62. № 10. С.1461–1469.
- Андропова Н.Н. 1982. Систематика и филогения семейства *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных // Мат-лы VI Моск. совещ. по филогении растений. М. С.11–12.
- Анисимова Г.М. 1983. Развитие и строение семени у *Orobanche cumana* и *O. alsatica* (*Orobanchaceae*) // Бот. журн. Т.68. № 3. С.473–482.
- Анисимова Г.М. 1985. Семейство *Lecythidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.3. Л.: Наука. С.125–129.
- Анисимова Г.М. 1987а. Семейство *Araliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.30–35.
- Анисимова Г.М. 1987б. Семейство *Olacaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.60–63.
- Анисимова Г.М. 1987в. Семейство *Opiliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.64–66.
- Анисимова Г.М. 1990. Семейство *Juncaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.183–187.
- Анисимова Г.М. 1997. Гетерогенность семян у *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С.8–9.
- Анисимова Г.М. 2000. Гетероспермия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.3. СПб.: Мир и семья. С.279–286.
- Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. 2005. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. Т.90. № 10. С.1499–1516.
- Батыгин Н.Ф. 1986. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат. 101 с.

- Батыгина Т.Б. 1974. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос. 206 с.
- Батыгина Т.Б. 1981а. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.105–110.
- Батыгина Т.Б. 1981б. Семейство *Nelumbonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.116–120.
- Батыгина Т.Б. 1982. О положении порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии) // Мат-лы VI Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука. С.18–21.
- Батыгина Т.Б. 1984а. Завязь и семяпочка — сложная интегрированная система (сопряженность развития структур и некоторые аспекты транспорта веществ в генеративных структурах) // Мат-лы Всесоюз. симп. «Морфо-функциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави. С.6–8.
- Батыгина Т.Б. 1984б. О необходимости совершенствования существующих классификаций типов семяпочек покрытосеменных // Тез. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука. С.18–19.
- Батыгина Т.Б. 1987. Хлебное зерно. Атлас. Л.: Наука. 102 с.
- Батыгина Т.Б. 1994. Семязачаток и семя с позиции надежности биологических систем // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.263–266.
- Батыгина Т.Б. 1997а. Раeoniad-тип эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.526–528.
- Батыгина Т.Б. 1997б. Эмбрионид // Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.624–628.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 1983. Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений // Онтогенез. Т.14. № 3. С.304–311.
- Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 1994. Оeothera-тип развития зародышевого мешка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.218–222.
- Батыгина Т.Б., Воронова О.Н. 1999. Проявление апоптоза на ранних этапах развития семязачатка у мутанта кукурузы *mac 1* // Докл. Акад. наук. Т.367. № 3. С.426–429.
- Батыгина Т.Б., Колесова Г.Е. 1985. Семейство *Trapaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.3. Л.: Наука. С.110–116.
- Батыгина Т.Б., Колесова Г.Е., Васильева В.Е. 1983. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. Т.68. № 3. С.311–325.
- Батыгина Т.Б., Кравцова Т.И., Шамров И.И. 1980. Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. Т.65. № 8. С.1071–1087.
- Батыгина Т.Б., Титова Г.Е., Шамров И.И. 1991. Сравнительная эмбриология нимфейных (*Nymphaeales* s.l.) в связи с вопросами их филогении и систематики // Мат-лы VIII Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука. С.11–14.
- Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1985. Сравнительная эмбриология порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* и вопросы их систематики и филогении // Бот. журн. Т.70. № 3. С.368–373.
- Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1994а. Новый подход к трактовке структур базальной области семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.166–167.
- Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1994б. Гипостаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.168–169.
- Батыгина Т.Б., Шамров И.И., Колесова Г.Е. 1982. Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. Т.67. № 9. С.1179–1183.

- Беляева Л.Е., Родионова Г.Б. 1983. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.2. Л.: Наука. С.154–164.
- Беляева Н.С., Полюшкина Е.Н. 1984. К вопросу перемещения веществ в тканях семязпочки и проникновения их в зародышевый мешок // Тез. докл. Всесоюз. симп. «Морфо-функциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави. С.8–9.
- Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф. 1983. Биологическая химия. М.: Медицина. 750 с.
- Броунов П.И. 1897. Значение сельскохозяйственно-метеорологических наблюдений и краткое руководство для проведения их. СПб. 137 с.
- Бутузова О.Г. 1999. Формирование семени в связи с явлением доразвития зародыша на примере семейства *Ranunculaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 25 с.
- Аапеваапеау А.Е., Еииадаоиаа-лаеиаеу А.А. 1958. Ёаеиоидуо аиоинао нооиаеу аадоооёе ааааооёе-иаи пиааа // Ёоиаеиаи аооиаеёе. Аи. 3. Ё.: Ёа-аи АЁ ЁЁЁЁ. Ё.288–298.
- Васильев А.Е., Плиско М.А. 1971. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязчатки у *Calendula officinalis* L. // Бот. журн. Т.56. № 3. С.335–346.
- Васильева В.Е., Батыгина Т.Б. 1997. Автономность зародыша // Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.579–588.
- Веселова Т.Д. 1989. Эмбриологическое исследование *Lychnis coronaria* (L.) Desg. (*Caryophyllaceae*). М. 16 с. Деп. в ВИНТИ, № 2003-B89.
- Веселова Т.Д. 1991. О морфологической природе обтуратора у гвоздичных // Биол. науки. № 2. С.93–103.
- Веселова Т.Д., Гревцова Н.А., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М. 1994. Некоторые дополнения к типологии эмбриональных структур покрытосеменных // Биология, экология, биотехнология и почвоведение. М.: МГУ. С.21–31.
- Винтер А.Н. 1987. Эмбриология рода *Hydrostemma* (*Barclaya*) в связи с его положением: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 285 с.
- Винтер А.Н. 1993. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Hydrostemma longifolium* (*Barclaya longifolia*) (*Barclayaceae*) // Бот. журн. Т.78. № 1. С.69–83.
- Винтер А.Н., Шамров И.И. 1991а. Развитие семязпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. Т.76. № 3. С.378–390.
- Винтер А.Н., Шамров И.И. 1991б. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. Т.76. № 12. С.75–87.
- Волгин С.А., Тихомиров В.Н. 1980. О структурных типах моноциклического синкарпного гнезда покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.85. Вып.6. С.63–74.
- Воронова О.Н., Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 2002. Морфогенез семязчатки *Zea mays* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. Т.87. № 9. С. 10–26.
- Ворсобина Л.И., Солнцева М.П. 1990. Семейство *Amaryllidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.87–96.
- Вышенская Т.Д. 1997. Морфологическая классификация зародыша зрелого семени: критический обзор основных систем // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.418–437.
- Гамалей Ю.В. 1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции // Тимирязевские чтения. Вып.53. СПб. 80 с.
- Гвилава М.Н. 1985. Субмикроскопическая характеристика зрелого зародышевого мешка *Epilobium hirsutum* // Изв. АН ГрузССР. Сер. биол. Т.11. № 3. С.168–172.
- Гвилава М.Н. 1986. Ультроструктура зародышевого мешка *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (*Onagraceae*) до оплодотворения // Укр. бот. журн. Т.43. № 4. С.48–50.

- Герасимова-Навашина Е.Н. 1954. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. Т.39. № 5. С.655–681.
- Герасимова-Навашина Е.Н. 1957. Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. Т.42. № 11. С.1654–1673.
- Гревцова Н.А. 1987. Семейство *Ariaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.35–44.
- Гродзинский Д.М. 1974. Введение // Системный подход в биологии растений. Киев: Наукова думка. С.3–6.
- Данилова М.Ф. 1994. Проводящая система семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.255–126.
- Данилова М.Ф. 1997. Семенная кожура // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.650–655.
- Данилова М.Ф., Кашина Т.К. 1980. Апикальные меристемы // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия. С.17–40.
- Данилова М.Ф., Кирпичников М.Э. 1985. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Т.1. Л.: Наука. С.8–32.
- Данилова М.Ф., Немирович-Данченко Е.Н., Комар Г.А., Лодкина М.М. 1990. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. Т.75. № 6. С.755–773.
- Данович К.Н., Сорокина З.П. 1982. Структурно-функциональные особенности семяпочки хвойных в связи с проблемой происхождения голосеменных и покрытосеменных растений // Филлогия высших растений. М.: МГУ. С.45–48.
- Дженсен У.А. 1965. Ботаническая гистохимия. М.: Мир. 377 с.
- Ермаков И.Я., Горяева О.В. 1982. Ультраструктура клеток семяпочки у некоторых представителей семейства пасленовых. М. 25 с. Деп. в ВИНТИ, № 1851-82.
- Жгенти Л.П. 1978. Апомиксис у видов рода *Paeonia* // Вестн. Груз. бот. о-ва АН ГрузССР. Вып. 7. С.113–126.
- Жукова Г.Я. 1987. Семейство *Polemoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука. Т.4. С. 206–209.
- Жукова Г.Я. 1997. Эндосперм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.212–218.
- Жукова Г.Я., Соколовская Т.Б. 1977. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением // Бот. журн. Т.62. № 11. С.1600–1611.
- Зимницкая С.А. 1992. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Vieb. и *Trifolium pannonicum* Jacq. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 20 с.
- Иванов В.Б., Литинская Т.К. 1967. Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями // Цитология. Т.9. № 9. С.112–116.
- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М.: Мир. 497 с.
- Июффе М.Д. 1962. К эмбриологии *Trochodendron arabioides* Sieb. et Zucc. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер.7. Вып.5. С.250–259.
- Исаева И.С. 1974. Морфофизиология плодовых растений. М.: Изд-во МГУ. 135 с.
- Каден Н.Н. 1953. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.38. № 3. С.82–85.
- Казачковская Е.Б. 1992. Морфологическое проявление женской стерильности у люцерны // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.256–257.
- Камелина О.П. 1980. Сравнительная эмбриология семейства *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л.: Наука. 102 с.
- Камелина О.П. 1981. Семейство *Calycanthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.69–74.

- Камелина О.П. 1990а. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в семействе *Marantaceae* // Бот. журн. Т.75. № 4. С.480–493.
- Камелина О.П. 1990б. Семейство *Marantaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.247–254.
- Камелина О.П. 1990в. Семейство *Potamogetonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.34–39.
- Камелина О.П. 1991. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент. 80 с.
- Камелина О.П. 1997. О возможности выделения тубифлорального типа развития эндосперма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.281–284.
- Камелина О.П. 2001. Развитие эмбриональных структур в роде *Hablitzia* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. Т.86. № 10. С.1–9.
- Камелина О.П., Босманова Н.О. 1999. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. Т.84. № 4. С.8–24.
- Камелина О.П., Дзевалтовский А.К. 1987. Семейство *Lamiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.225–236.
- Камелина О.П., Жукова Г.Я. 1987. Семейство *Valerianaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.171–177.
- Камелина О.П., Проскурина О.Б. 1987. Семейство *Elaeagnaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.105–110.
- Камелина О.Я., Яковлева Г.В. 1982. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Dianthus caryophyllus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. Т.67. № 1. С.932–945.
- Капралов М.В., Кутлунина Н.А. 2005. Репродуктивная биология вивипарной камнеломки (*Saxifraga cernua*) на Урале // Бот. журн. Т.90. № 2. С.227–233.
- Козо-Полянский Б.М. 1948. К модернизации системы растительного мира // Тр. Воронеж. унта. Т.15. С.76–129.
- Комар Г.А. 1965а. О структуре ариллуса некоторых представителей сем. крыжовниковых (*Grossulariaceae*) // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С.114–130.
- Комар Г.А. 1965б. Ἐπίπλο Ἀ.Ἀ. Ἀδέεεοῦ, εἰς ἰδέειά, πῶδιαιεἶα ἐ δόίεοε // Ἄιδ. αῶδί. Ὀ.50. ¹ 5. Ἴ.715–724.
- Комар Г.А. 1973. Ариллусы // Морфология семяпочки покрытосеменных растений / М.И. Савченко. Л.: Наука. С.55–64.
- Комар Г.А. 1982. О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) // Бот. журн. Т.67. №7. С.800–805.
- Комар Г.А. 1994. Ариллус // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.159–161.
- Кондратьева Е.Л. 1955. О строении верхушки вегетативного побега покрытосеменных // Вестник ЛГУ. Сер. биол. Вып.1. С.3–15.
- Кордюм Е.Л. 1968. Особенности раннего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. Т.2. № 5. С.415–428.
- Кордюм Е.Л. 1961. До питания про полеємбріонію ластовня лікарського (*Vincetoxicum officinale* Moench.) // Укр. бот. журн. Т.18. № 3. С.48–55.
- Кордюм Е.Л. 1967. Цитоэмбриология семейства зонтичных. Киев: Наукова думка. 176 с.
- Кордюм Е.Л. 1973. Особенности дифференциации и филогенетическое значение женского археспория покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца. С.24–33.
- Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наукова думка. 219 с.

- Ἐὶδὶἂἂἂ Ἡ.Ἰ. 1968. Ἰἂἔὶὸὶδὺἂ ἂἂἰἡἂ ἰ δὰϗἔὸἔἔ ἰὸἂἔἠἔἔ ἔ ἂἔἰἠἔἔ ἠἡδὰἔἔἔἔ ὀ ἔὸἔὸδὸϗἂ // Δἂὀ. ἂἔἔ. Ἄἡἡἡἡϗ. ἰἂἔἂὸϗ. ἔἰἰ. ἡ ἡδὸἡἔἡἔἔ δἂἡὸἂἔἔ. Ἰ.: Ἐϗἂ-ἂἰ ἸἌἸ. Ἡ.154–155.
- Коробова С.Н. 1982. Формирование женского гаметофита, оплодотворение, развитие зародыша и эндосперма кукурузы // Культурная флора СССР. М.: Колос. С.151–176.
- Коробова С.Н. 1983. Семейство *Plumbaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.2. Л.: Наука. С.59–64.
- Коробова С.Н. 1984. О дифференциации женской генеративной сферы у кукурузы // Мат-лы Всесоюз. симп. «Морфо-функциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Телави. С.29.
- Коробова С.Н., Жинкина Н.А. 1990. Семейство *Araceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.275–279.
- Коробова-Семенченко Л.В. 1977. К эмбриологии семейства *Saxifragaceae*. VII. Отклонение при развитии эндосперма у *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch // Вестник Моск. ун-та. Сер. биол. Вып.2. С.81–84.
- Корчагина И.А. 1969. Попытка классификации морфологических типов семезачатков покрытосеменных // Бот. журн. Т.54. № 10. С.1513–1530.
- Корчагина И.А. 1981. Семейство *Betulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.201–210.
- Корчагина И.А. 1991. Семейство *Betulaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т.3. Л.: Наука. С.134–140.
- Корчагина И.А. 1994а. Плацента // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.38.
- Корчагина И.А. 1994б. Плодолистик // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.37–38.
- Корчагина И.А. 1994в. Семязачаток // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.122–131.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука. 263 с.
- Красников Л.Г. 1989. Эмбриология семейства *Butomaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ботан. ин-т АН СССР. 20 с.
- Красников Л.Г. 1990. Семейство *Butomaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.7–14.
- Кречетович Л.М. 1952. Вопросы эволюции растительного мира. М.: Моск. о-во испыт. природы. 351 с.
- Круглова Н.Н. 1985. Эмбриология двукисточника тростникового *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ленингр. гос. ун-т. 21 с.
- Куперман Ф.М. 1977. Морфофизиология растений. М.: Наука. 256 с.
- Курсанов А.П. 1976. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука. 676 с.
- Ἐἂἂἔἔἔ Δ.Ἄ. 1981. Δἂδὶδἂὸἔἔἔἔἂἂἂἂἂ ἂἔἔἔἔἂἂἂἂἂ ἡἂἂἂἂἂἂ δἂἡὸἂἔἔ. Ἰἂϗἰδ ἰδἂἔἔἂἂ. Ἰ.: Ἰἂὸἔἔ. 96 ἡ.
- Леманн Е., Айхеле Ф. 1936. Физиология прорастания семян злаков. М.; Л.: Сельхозгиз. 483 с.
- Лищитович Л.И. 1974. Введение в понятие онтогенетической цепи // Системный подход в биологии растений. Киев: Наукова думка. С.23–32.
- Лютге У., Хигинботам Н. 1984. Передвижение веществ в растениях. М.: Мир. 408 с.
- Макрушин Н.М. 1989. Основы гетеросперматологии. М.: Агропромиздат. 288 с.
- Маметьева Т.Б., Камелина О.П. 1981. Семейство *Myristicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.47–50.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т.39. № 4. С.495–508.
- Меликян А.П., Тихомиров В.Н. 1994. Цветок // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.29–34.

- Миркин Б.М., Розенберг Л.Г., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Модилевский Я.С. 1910. Об аномальных случаях развития зародышевого мешка у высших растений // Зап. Киев. о-ва естествоисп. № 20. С.337–356.
- Модилевский Я.С. 1953. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наукова думка. 224 с.
- Навашин С.Г. 1894. О морфологическом значении семязачек у березовых (*Betulaceae*) // Тр. СПб. о-ва естествоисп. Т.25. С.3–4.
- Назаретян А.П. 2004. Антропогенные кризисы: гипотеза техно-гуманитарного баланса // Вестник РАН. Т.74. № 4. С.319–330.
- Назаров В.В. 1995. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Ботан. ин-т РАН. 294 с.
- Наумова Т.Н. 1978. Особенности развития нуцеллярной ткани и нуцеллярной полиэмбрионии у *Opuntia elata* (*Cactaceae*) // Бот. журн. Т.63. № 3. С.344–355.
- Наумова Т.Н. 1987. Семейство *Asclepiadaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.132–137.
- Никитичева З.И. 1979а. О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* // Бот. журн. Т.64. № 11. С.1567–1580.
- Никитичева З.И. 1979б. Развитие зародыша, эндосперма и семени у паразитных представителей семейства *Scrophulariaceae* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных. Л.: Наука. С.130–157.
- Никитичева З.И. 1981. Семейство *Saururaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.81–84.
- Никитичева З.И. 1983. Семейство *Styracaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.2. Л.: Наука. С.221–225.
- Никитичева З.И. 1985. Семейство *Linaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.3. Л.: Наука. С.196–201.
- Никитичева З.И. 1987а. Семейство *Misodendraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.225–230.
- Никитичева З.И. 1987б. Семейство *Scrophulariaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.251–259.
- Никитичева З.И. 1994а. Нуцеллус // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Багыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.134–139.
- Никитичева З.И. 1994б. Gunnera-тип развития зародышевого мешка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Багыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.233.
- Никитичева З.И., Анисимова Г.М. 1987. Семейство *Loranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.74–83.
- Никитичева З.И., Проскурина О.Б. 1989. Эмбриология видов рода *Convolvulus* (*Convolvulaceae*). Развитие семязачатка и семени // Бот. журн. Т.74. № 8. С.1108–1128.
- Никитичева З.И., Проскурина О.Б. 1990. Семейство *Juncaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.28–34.
- Никитичева З.И., Проскурина О.Б. 1992. Эмбриология *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) // Бот. журн. Т.77. № 1. С.3–18.
- Никитичева З.И., Терехин Э.С. 1976. Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*) // Бот. журн. Т.61. № 5. С.690–700.
- Никитичева З.И., Шамров И.И. 1994а. Археспорий // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Багыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.143–145.
- Никитичева З.И., Шамров И.И. 1994б. Интегументальный тапетум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. / Ред. Т.Б. Багыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.154–156.

- Никитичева З.И., Яковлев М.С. 1985. Семейство *Rhizophoraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.3. Л.: Наука. С.120–125.
- Огородникова В.Ф. 1989. Морфология семян и зародышевых мешков клевера лугового (*Trifolium pratense*) // Цитология и анатомия культурных растений. Т.124. С.14–18.
- Орел Л.И., Константинова Л.Н., Огородникова В.Ф. и др. 1985. Отбор растений люцерны с высокой плодovitостью завязей: Методические указания / Ред. В.Ф. Дорофеев. Л.: Всесоюз. ин-т растениеводства. 35 с.
- Паламарчук И.А. 1960а. О развитии женского соцветия, цветка и зерновки кукурузы. Сообщение II // Биол. науки. № 1. С.87–93.
- Паламарчук И.А. 1960б. Развитие женского гаметофита у кремнистого сорта кукурузы // Сообщ. Моск. отд. ВБО. Вып.1. С.93–96.
- Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М.: Колос. 288 с.
- Петрова Т.Ф. 1977. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М.: Наука. 213 с.
- Плиско М.А. 1971. Ультраструктура интегументального тапетума у *Calendula officinalis* L. в ранний период развития гаметофита // Цитология. Т.13. № 10. С.1211–1217.
- Плиско М.А. 1980. Ультраструктура нуцеллуса у *Alcea rosea* (*Malvaceae*) // Бот. журн. Т.65. № 6. С.775–786.
- Плиско М.А. 1982. Некоторые особенности дегенерации клеток нуцеллуса // Бот. журн. Т.67. № 11. С.1469–1478.
- Плиско М.А. 1985. Семейство *Zingiberaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т.1. Л.: Наука. С.217–222.
- Плиско М.А., Комар Г.А. 1980. Структура семян покрытосеменных // Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия. С.431–447.
- Плющ Т.А. 1992. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных. Киев: Наукова думка. 146 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. 1959. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. Т.6. С.49–89.
- Παοάοαίῦ-Ἀδῖῖεῖαῖ Ἀ.Ἀ. 1964. Ἰὰῦῦ ὕἀδῖεῖῖεῖῦ ἡδὶοῖἡἡἰἰἰῖδ δὰἡδῖεῖῖ. ἰ: Ἰὰῖῖ. 482 ἡ.
- Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука. 507 с.
- Полунина Н.Н. 1957. Сравнительное изучение эмбриологии и биологии цветения некоторых видов эвкалипта // Докл. АН СССР. Т.115. № 4. С.819–821.
- Полунина Н.Н. 1963. Сравнительно-эмбриологическое исследование некоторых представителей семейства миртовых // Бюл. Главн. ботан. сада АН ССР. Т.49. С.82–90.
- Полошкина Е.Н. 1988. Ультраструктура клеток интегументов семян сои (*Glycine max* (L.) Merr.) // Тез. докл. VI Всесоюз. симп. «Ультраструктура растений». Киев. С.106.
- Полошкина Е.Н. 1993. Развитие и строение семян, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат. 20 с.
- Пэнтл Р. 1979. Методы системного анализа окружающей среды. М.: Мир. 213 с.
- Родионова Г.Б. 1972. Развитие семян и интегументов у *Heliophila amplexicaulis* L. // Бот. журн. Т.57. № 9. С.1153–1161.
- Родионова Г.Б. 1983. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.2. Л.: Наука. С.154–164.
- Родионова Г.Б. 1992. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т.4. СПб.: Наука. С.191–201.
- Романов И.Д. 1944. Эволюция зародышевых мешков цветковых растений: Дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент. 415 с.
- Романов И.Д. 1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка. С.72–112.

- Романов И.Д. 1981. Зародышевый мешок // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.11–16.
- Ростовцева З.П. 1976. Цитологическая характеристика функциональности верхушечной меристемы в связи с органогенезом. М.: Изд-во МГУ. 39 с.
- Рыжков В.Л. 1954. Происхождение центральной плаценты в свете тератологических данных // Бот. журн. Т.39. № 5. С.754–759.
- Савина Г.И. 1965. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ботан. ин-т АН СССР. 129 с.
- Савина Г.И., Поддубная-Арнольди В.А. 1990. Семейство *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.172–179.
- Савич Е.И. 1968. Формирование гипостазы и ее функция у *Potamogetonaceae* // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М.: Изд-во МГУ. С.253–254.
- Савченко М.И. 1957а. О природе плодолистика покрытосеменных растений (к истории вопроса о природе плодолистика покрытосеменных растений) // Тр. БИН АН СССР. Сер.7. Вып.4. С.138–171.
- Савченко М.И. 1957б. К вопросу о природе семязачатка покрытосеменных растений на примере махровой вишни *Cerasus vulgaris* Mill. f. *flora pleno hort.* // Тр. БИН АН СССР. Сер.7. Вып.4. С.172–200.
- Савченко М.И. 1958. К познанию морфологической сущности семяпочек // Проблемы ботаники. Вып.3. С.271–287.
- Савченко М.И. 1959. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений // Бот. журн. Т.44. № 6. С.786–804.
- Савченко М.И. 1973. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука. 190 с.
- Савченко М.И., Комар Г.А. 1965. Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 74–113.
- Савченко М.И., Петрова Л.Р. 1963. Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития // Бот. журн. Т.48. № 11. С.1623–1638.
- Сатарова Т.Н. 1990. Семейство *Asparagaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.114–124.
- Светлов П.Г. 1960. Теория критических периодов и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии. М.; Л.: Наука. С.263–285.
- Светлов П.Г. 1978. Физиология (механика развития). Л.: Наука. Т.1. 279 с.; Т.2. 262 с.
- Сказкин Ф.Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л.: Колос. 80 с.
- Скрипчинский В.В. 1977. Эволюция онтогенеза растений. М.: Наука. 85 с.
- Сладков А.Н., Гревцова Н.А. 1988. О формировании стенки микроспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.93. Вып.4. С.69–74.
- Сладков А.Н., Гревцова Н.А. 1989. О формировании стенки мегаспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т.94. Вып.3. С.75–79.
- Смирнов А.Г. 1982. Женский гаметофит покрытосеменных и его эволюция. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 120 с.
- Смирнова Е.С. 1962. Способ сокращенной записи признаков внутреннего строения семян покрытосеменных растений // Бюл. ГБС АН СССР. Вып.47. С.68–71.
- Смирнова Е.С. 1964. Морфологические типы семян однодольных растений // Бюл. ГБС АН СССР. Вып.55. С.71–81.
- Соколов Д.Д., Ремизова М.В., Тимонин А.К., Осольский А.А. 2006. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетическое значение // Мат-лы междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы

- Терехин Э.С., Яковлев М.С. 1967. Эмбриология *Balanophoraceae* // Бот. журн. Т.52. № 6. С.745–758.
- Терзийски Д.П. 1970. Сравнительное эмбриологическое изучение некоторых представителей *Papilionaceae* Gis.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Тимонин А.К. 2005. Большой практикум по ботанике: Цветок. М.: Т-во науч. изд. КМК. 34 с.
- Титова Г.Е. 1988. Эмбриология некоторых водных растений (*Nelumbo nucifera* Gaertn., *Cabomba caroliniana* A. Gray, *Trapa astrachanica* (Fler.) Winter): Дис. ... канд. биол. наук. Л. 188 с.
- Токин Б.П. 1987. Общая эмбриология. М.: Высшая школа. 480 с.
- Трифорова А.Н. 1949. Критические периоды эмбрионального развития // Успехи соврем. биологии. Т.28. № 1(4). С.154–168.
- Турсунов Д.Ю. 1986. Биология цветения и эмбриология сапониноносных видов сем. *Caryophyllaceae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент. 45 с.
- Уранов А.А. 1974. Растение и среда // Жизнь растений. Т.1. М.: Просвещение. С.58–98.
- Урманцев Ю.А. 1979. Системный подход к проблеме устойчивости растений (на примере исследования зависимости содержания пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на нее засухи и засоления) // Физиология растений. Т.26. № 4. С.762–777.
- Федотова Т.А. 1988. Семейство *Paeoniaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т.2. Л.: Наука. С.195–207.
- Фрейберг Т.Е. 1987. Семейство *Bignoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.259–264.
- Фрейберг Т.Е., Камелина О.П. 1981. Семейство *Magnoliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.36–41.
- Худяк М.И. 1963. Эндосперм покрытосеменных растений (особенности развития и роль в плодобразовании). Киев: Наукова думка. 184 с.
- Цингер Н.В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Наука. 285 с.
- Цингер Н.В., Поддубная-Арнольди В.А. 1959. Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидных // Тр. ГБС АН СССР. Т.6. С. 90–169.
- Чабан И.А., Яковлев М.С. 1974. Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка // Бот. журн. Т.59. № 1. С.24–37.
- Челак В.Р. 1998. Особенности опыления, оплодотворения и формирования семян у дуба в связи с плодоношением в дубравах Молдовы // Тез. докл. II (X) съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков». Т.1. СПб. С.139–140.
- Чиампорова М., Ахалкаци М.Ш., Гваладзе Г.Е. 1988. Ультраструктура стерильных тканей семяпочки *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) // Бот. журн. Т.73. № 12. С.1722–1730.
- Чочиа К.А. 1989. Развитие женских репродуктивных структур лотоса орехоносного *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*) (по данным светооптического, электронно-микроскопического и биохимического исследований): Дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 230 с.
- Օաճճի Է.Է. 1981. Կիսմարմարային ճեղքումներ *Ceratophyllaceae* (ճեղքումնայիններ) և նրանցի նախնայինների ճեղքումները: Առնչումն. աեմ. ... եմաի. աեմ. իսթ / Աիճաի. էի-թ Աի ՆՆՆՆԹ. Է. 20 թ.
- Шамров И.И. 1987. Семейство *Gentianaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.4. Л.: Наука. С.137–145.
- Шамров И.И. 1988. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. Т.73. № 2. С.213–222.
- Шамров И.И. 1990а. Семейство *Alliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.5. Л.: Наука. С.76–83.
- Шамров И.И. 1990б. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. Т.75. № 10. С.1363–1379.
- Шамров И.И. 1994а. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.132–134.

- Шамров И.И. 1994б. Интегумент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.150–153.
- Шамров И.И. 1994в. Эпидермис интегумента // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.153–154.
- Шамров И.И. 1994г. Паренхима интегумента // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.156–157.
- Шамров И.И. 1994д. Оперкулум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.158.
- Шамров И.И. 1994е. Микропилярный воротничок // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.158–159.
- Шамров И.И. 1994ж. Обтуратор // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.161–162.
- Шамров И.И. 1994з. Халаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.163–165.
- Шамров И.И. 1994и. Фуникулус // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.165–166.
- Шамров И.И. 1994к. Подиум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.169–170.
- Шамров И.И. 1994л. Постамент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.171–172.
- Шамров И.И. 1994м. *Chrysanthemum*-тип развития зародышевого мешка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.233–234.
- Шамров И.И. 1994н. Транспорт метаболитов в развивающемся семязачатке // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.1. СПб.: Мир и семья. С.258–261.
- Шамров И.И. 1995а. Аберрантность семязачатков у *Paeonia lactiflora*: диагностика и возможные причины // Мат-лы науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб. С.61–62.
- Шамров И.И. 1995б. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизация: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 479 с.
- Шамров И.И. 1997а. Целлюлярный тип развития эндосперма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.220–228.
- Шамров И.И. 1997б. Гелобиальный тип развития эндосперма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.228–232.
- Шамров И.И. 1997в. Перисперм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С. 279–281.
- Шамров И.И. 1997г. Новый подход к типизации эндосперма в связи с проблемой его эволюции // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.284–290.
- Шамров И.И. 1997д. Эмбриогения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.297–307.
- Шамров И.И. 1997е. Принципы классификации типов эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.2. СПб.: Мир и семья-95. С.493–508.
- Шамров И.И. 1997ж. Интегумент цветковых растений: структурные и эволюционные аспекты // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С.372–373.

- Шамров И.И. 1997з. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. Т.82. № 6. С.24–46.
- Шамров И.И. 1997и. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. Т.82. № 10. С.1–13.
- Шамров И.И. 1998а. Формирование гипостазы, подиума и постагента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. Т.83. № 1. С.3–14.
- Шамров И.И. 1998б. Рецензия «Э.С. Терехин. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 376 с.» // Бот. журн. Т.83. № 3. С.167–170.
- Шамров И.И. 1999а. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. Т.84. № 2. С.13–33.
- Шамров И.И. 1999б. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. Т.84. № 10. С.3–35.
- Шамров И.И. 2000. О значении признаков строения и развития семязачатка для систематики // Бот. журн. Т.85. № 7. С.101–107.
- Шамров И.И. 2001. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. Т.86. № 1. С.3–13.
- Шамров И.И. 2002а. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. Т.87. № 2. С.1–18.
- Шамров И.И. 2002б. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. Т.87. № 10. С.1–30.
- Шамров И.И. 2003. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. Т.88. № 6. С.1–30.
- Шамров И.И. 2004. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор // Бот. журн. Т.89. № 3. С.1–17.
- Шамров И.И. 2005. Транспорт метаболитов и возможные причины образования аберрантных семязачатков // Бот. журн. Т.90. № 11. С.1651–1675.
- Шамров И.И. 2006а. Классификация и эволюция эндосперма // Мат-лы междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Казань: Казан. гос. ун-т. С.136–138.
- Шамров И.И. 2006б. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений // Бот. журн. Т.91. № 11. С.1601–1636.
- Шамров И.И. 2007. Морфогенез семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. Т.92. № 7. С.945–964.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М. 1993а. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. Т.78. № 4. С.47–59.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М. 1993б. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. Т.78. № 11. С.18–33.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М. 1993в. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. Т.78. № 12. С.24–44.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М., Батыгина Т.Б., Лакшми Сита Г. 2001. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* // Бот. журн. Т.86. № 7. С.1–14.
- Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 1984. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства *Ceratophyllaceae* // Бот. журн. Т.69. № 10. С.1328–1335.
- Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 1988. Семейство *Ceratophyllaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т.2. Л.: Наука. С.153–156.
- Шамров И.И., Винтер А.Н. 1991. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. Т.76. № 8. С.1073–1083.

- Шамров И.И., Жинкина Н.А. 1994. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (Campanulaceae) // Бот. журн. Т.79. № 6. С.19–34.
- Шамров И.И., Никитичева З.И. 1992. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. Т.77. № 4. С.45–60.
- Шевченко С.В., Камелина О.П. 1987. Семейство *Davidiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука. Т.4. С.7–12.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 383 с.
- Шпильовий Б.Ю. 1980. Макроспорогенез і розвиток жіночого гаметофіту у *Gladiolus × hybridus* Hort. // Укр. бот. журн. Т.37. № 5. С.48–54.
- Эзау К. 1980. Анатомия растений. Т.1–2. М.: Мир. 558 с.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. 1994 / Ред. Т.Б. Батыгина Т.1. СПб.: Мир и семья. 508 с.
- Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. 2000 / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.3. СПб.: Мир и семья. 639 с.
- Яacobson Л.Я. 1976. Эмбриологические исследования рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. Т.352. № 11. С.84–96.
- Яковлев М.С. 1958а. О единстве эмбриогенеза покрытосеменных и голосеменных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер.7. Вып.2. С.231–242.
- Яковлев М.С. 1958б. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных // Проблемы ботаники. Вып.3. С.168–195.
- Яковлев М.С. 1981. Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.1. Л.: Наука. С.7–25.
- Яковлев М.С. 1983. Семейство *Paeoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т.2. Л.: Наука. С.7–77.
- Яковлев М.С., Жукова Г.Я. 1973. Покрытосемянные растения с зеленым и бесцветным зародышем (хлоро- и лейкоэмбриофиты). Л.: Наука. 100 с.
- Яковлев М.С., Иоффе М.Д. 1957. Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* // Бот. журн. Т.42. № 10. С.1491–1502.
- Яковлев М.С., Иоффе М.Д. 1965. Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л. С.140–176.
- Яндовка Л.Ф. 2004. Цитологический анализ процесса микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) в связи с водным режимом // Бот. журн. Т.89. № 6. С.924–935.
- Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. 2006. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (Rosaceae) // Бот. журн. Т.91. № 2. С.208–220.
- Abe K. 1968. Contributions to the embryology of the family *Orchidaceae*. III. Development of the embryo sac in *Cremastra appendiculata* // Sci. Rep. Tôhoku Univ. Ser.4 (Biol.). Vol.34. No.2. P.119–123.
- Afzelius K. 1916. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen // Svensk Bot. Tidskr. Bd 10. Hf.2. S.183–227.
- Afzelius K. 1954. Embryo sac development in *Epipogium aphyllum* // Svensk Bot. Tidskr. Bd 48. Hf.2. S.513–520.
- Agardh J.G. 1858. Theoria systematis plantarum. Lund: Apud C.W.K. Gleerup. 404 p.
- Agarwal S. 1961. The embryology of *Strombosia* Blume // Phytomorphology. Vol.11. No.3. P.269–272.
- Agarwal S. 1963a. Morphological and embryological studies in the family *Olcaceae* — I. *Olx* L. // Phytomorphology. Vol.13. No.2. P.185–196.

- Agarwal S. 1963b. Morphological and embryological studies in the family *Olacaceae* — II. *Strombosia Blume* // Phytomorphology. Vol.13. No.3. P.348–356.
- Agremont A. 1915. Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen // Flora. Bd 57. Hf.1. S.57–110.
- Andersson A. 1931. Studien über der Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae* // Lunds. Univ. Erssks. Bd 7(2). No.27. S.1–112.
- Andersson A. 1931. Studien über die Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. Lund: Hekan Ohlssons Buchdruckerei. 112 S.
- Andrews H.N. 1961. Studies in paleobotany. New York; London: John Wiley. 487 p.
- Andrews H.N. 1963. Early seed plants // Science. Vol.142. P.925–931.
- Angenent G., Colombo L. 1996. Molecular control of ovule development // Trends Pl. Sci. Vol.1. No.7. P.228–232.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 1992. Ovule development and structure peculiarities in *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.45–46.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 1997. Anther and ovule development in *Ungnadia speciosa* Endl. // Bull. Polish Acad. Sci. Vol.45. No.2–4. P.93–100.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2000. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.42. No.1. P.47–54.
- Arathi H.S., Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (*Fabaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.86. No.5. P.659–662.
- Arbeola A., Herrero M. 1987. The significance of the obturator in the control of pollen tube entry into the ovary in peach (*Prunus persica*) // Ann. Bot. Vol.60. No.6. P.681–685.
- Archibald E.E. 1939. The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley) // South African J. Sci. Vol.36. P.195–211.
- Arekal G.D. 1961. Embryology of *Klugia notoniana* // Bot. Gaz. Vol.123. No.2. P.144–150.
- Arekal G.D. 1963. Embryological studies in Canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae* // Canad. J. Bot. Vol.41. No.2. P.267–303.
- Arekal G.D., Raju D. 1964. The female gametophyte of *Linaria ramosissima* // Curr. Sci. Vol.33. No.19. P.591–592.
- Arista M., Ortiz P.L., Talavera S. 1999. Apical pattern of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (*Leguminosae: Caesalpinioideae*): role of pollinators // Amer. J. Bot. Vol.86. No.2. P.1708–1716.
- Arroyo M.T.K. 1973. Chiasma frequency evidence on the evolution of autogamy in *Limnanthes floccosab* (*Limnanthaceae*) // Evolution. Vol.27. No.6. P.679–688.
- Ashurmetov O.A., Yengalycheva S.S. 1997. Anatomy of ovary and ovule in *Allium crystalinum* Vved. (*Alliaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. Vol.119. No.2. P.257–265.
- Ashurmetov O.A., Yengalycheva S.S., Fritsch R.M. 2001. Morphological and embryological character of three Middle Asian *Allium* L. species (*Alliaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.137. No.1. P.51–64.
- Asplund E. 1920. Studien über die Entwicklung der Blüten einiger Valerianaceen // Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd 61. No.3. S.3–66.
- Augsburger C.K., Hogan K.P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: *Leguminosae*) // Amer. J. Bot. Vol.70. No.7. P.1031–1037.
- Bailey I.W., Swamy B.G.L. 1951. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // Amer. J. Bot. Vol.38. P.373–378.
- Baillon H.E. 1858. Étude général du groupe des Euphorbiacées. Paris. 684 p.
- Baillon H.E. 1876. Sur l'origine du macis de la *Muscade* et des arilles en général // Adansonia. T.11. P.1–176.

- Bairathi M.K., Nathawat G.S. 1978. Shoot apical organization, development of leaf and axillary bud, and floral transition in *Crotalaria juncea* // *Phytomorphology*. Vol.28. No.1. P.20–30.
- Baker H.G. 1967. The evolution of weedy taxa in the *Eupatorium microstemon* species aggregate // *Taxon*. Vol.16. No.4. P.293–300.
- Baker H.G. 1974. The evolution of weeds // *Annual Rev. Ecol. Syst.* Vol.5. P.1–24.
- Baker S. C., Robinson-Beers K., Villanueva J.M. et al. 1997. Interactions among genes regulating ovule development in *Arabidopsis thaliana* // *Genetics*. Vol.145. P.1109–1124.
- Battaglia E. 1980. Embryological questions: 2. Is the endosperm of angiosperms sporophytic or gametophytic? // *Ann. Bot.* Vol.39. No.1. P.9–30.
- Battaglia E. 1986. Embryological questions: 7. Do new types of embryo sac occur in *Schisandra*? // *Ann. Bot.* Vol.44. P.69–92.
- Batygina T.B. 1989. New concept of asexual reproduction in flowering plants // Some aspects and actual orientation in plant embryology: Dedicatory volume to Prof. A. Lebigue / Eds. J. Paré, M. Bugnicourt / Université Picardie, Amiens, France. P.28–44.
- Batygina T.B. 2002. Critical periods used to embryonal structures // *Progr. and Abstr. of XVIIth Int. Congr. on Sexual Plant Reproduction*. Lublin. P.33.
- Batygina T.B., Shamrov I.I. 1999. New approach to interpreting the ovular basic structures // *Phytomorphology*. Vol.49. No.3. P.223–231.
- Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002a. New approach to interpreting the ovular basal structures // *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.132–134.
- Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002b. Hypostase // *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.134–135.
- Batygina T.B., Shamrov I.I., Titova G.E. 1993. Somatic embryogenesis in cereals (comparative embryological approach) // *Abstr. XVth Int. Bot. Congr., Yokohama, Japan*. Vol.3. P.564.
- Batygina T.B., Shamrov I.I., Titova G.E., Vasilyeva V.E. 1992. Concurrent development of the ovule structures in some flowering plants // *Angiosperm pollen and ovules* / Eds. E. Ottaviano et al. New York etc.: Springer-Verlag. P.144–148.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E. 1981. Experimental study of embryo differentiation in angiosperms // *Acta Soc. Bot. Poloniae*. Vol.50. No.1–2. P.257–263.
- Batygina T.B., Vasilyeva V.E. 2003. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* Vol.45. No.1. P.27–36.
- Batygina T.B., Shamrov I.I. 1999. New approach to interpreting the ovular basic structures // *Phytomorphology*. Vol.49. No.3. P.223–231.
- Baude E. 1956. Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides* // *Planta*. Bd 46. No.6. S.649–671.
- Baum H. 1948a. Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen // *Österr. Bot. Zeitschr.* Bd 95. Hf.1. S.124–128.
- Baum H. 1948b. Die Verbreitung der postgenitale Verwachsung im Gynözeum und ihre Bedeutung für die typologische Betrachtung des coenocarpen Gynözeums // *Österr. Bot. Zeitschr.* Bd 95. Hf.1. S.86–94.
- Bawa K.S., Webb C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns // *Amer. J. Bot.* Vol.71. No.5. P.736–751.
- Bell H.P. 1957. The development of the blueberry seed // *Canad. J. Bot.* Vol.35. No.2. P.139–193.
- Belyaeva N.S. 1983. Ultrastructure of chalazal end cells of ovule of *Delphinium* before fertilization // *Proc. VII Int. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants»*, High Tatra (Račkova dolina), June 14–17, 1982. Bratislava. P.189–194.
- Belyaeva N.S. 1990. An ultrastructural-physiological approach to the question of feeding the female gametophyte of *Angiospermae* // *Abstr. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction»*,

- Leningrad, USSR, July 3–7, 1990. P.19.
- Benson M. 1904. *Telangium scotti*, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. Vol.18. No.79. P.161–177.
- Benson M., Welsford E.J. 1909. The morphology of the ovule and female flower of *Juglans regia* and a few allied genera // Ann. Bot. Vol.23. No.92. P.623–633.
- Berg R.Y. 1962. Morphology and taxonomic position of *Medeola*, *Liliaceae* // Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. No.3. P.1–55.
- Berg R.Y. 1978. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (*Liliaceae*) // Norweg. J. Bot. Vol.25. No.1. P.1–7.
- Berg R.Y. 2003. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Triteleia* (*Themidaceae*) relative taxonomy // Amer. J. Bot. Vol. 90. No.6. P.937–948.
- Berg R.Y., Maze J.R. 1966. Contribution to the embryology of *Muilla*, with a remark of the taxonomic position of the genus // Madroco. Vol.18. No.5. P.143–151.
- Berger C., Erdelská O. 1973. Ultrastructural aspects of the embryo sac of *Jasione montana* L.: Cell walls // Caryologia. Vol.25 (Suppl.). P.109–120.
- Bernardello L., Galetto L., Rodriguez I.G. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (*Combretaceae*) in Argentina // Bot. J. Linn. Soc. Vol.114. No.3. P.293–308.
- Bernier G. 1964. Étude histophysiological et histochimique de l'évolution du méristème apical de *Sinapis alba* L., cultivé en milieu conditionne et diverses durées de jour favorables ou défavorables a la mise a fleurs // Mém. Cl. Sci. Acad. Roy. Belgique. No.16. P.1–150.
- Bhandari N.N. 1963. Embryology of *Pseudowintera colorata* — a vesselless dicotyledon // Phytomorphology. Vol.13. No.3. P.303–316.
- Bhandari N.N., Bhargava A., Sachdeva A. 1985. The mature ovule of *Papaver somniferum* — a histochemical study // Phytomorphology. Vol.35. No.1–2. P.111–119.
- Bhandari N.N., Indira K. 1969. Studies on the *Viscaceae*. IV. Embryology of *Eubrachion* (Hook. et Arn.) Engl. // Bot. Not. Vol.122. P.183–203.
- Bhandari N.N., Nanda K. 1968. Studies in the *Viscaceae*. II. A reinvestigation of the female gametophyte of *Arceuthobium douglasii* // Amer. J. Bot. Vol.55. P.1028–1030.
- Bhandari N.N., Soman P., Bhargava M. 1980. Histochemical studies on the female gametophyte of *Argemone mexicana* L. // Cytologia. Vol.45. No.1–2. P.281–291.
- Bhanwra R.K., Sharma M.L., Viji S.P. 2001. Comparative embryology of *Bambusa tulda* Roxb. and *Thyrsostachys siamensis* Gamble (*Poaceae: Bambuseae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.135. No.2. P.113–124.
- Bhargava H.R. 1932. Contribution to the morphology of *Boerhaavia repanda* // J. Indian Bot. Soc. Vol.11. No.4. P.303–326.
- Bhatnagar S.P., Agarwal S. 1961. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — IV. *Thesium* L. // Phytomorphology. Vol.11. No.3. P.273–282.
- Bhatnagar S.P., Johri B.M. 1972. Development of angiosperm seeds // Seed biology / Ed. T.T. Kozłowski. New York; London: Acad. Press. P.77–149.
- Bhatnagar S.P., Joshi P.C. 1965. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — VII. *Exocarpos bidwillii* Hook. f // Proc. Natl. Inst. Sci. India. Vol.31. No.1–2. P.34–44.
- Bhatnagar S.P., Sabharwal G. 1966. Female gametophyte and endosperm of *Iodina rhombifolia* Hook. a. Arn. // Phytomorphology. Vol.16. No.4. P.588–591.
- Bhatnagar S.P., Sabharwal G. 1968 (1969). Morphology and embryology of *Iodina rhombifolia* Hook. and Arn. // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 45. Hf.3. S.465–479.
- Bingham E.T., Hawkins-Pfeiffer J. 1984. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding

- integument development // *Heredity*. Vol.75. No.3. P.231–233.
- Birge W.I. 1911. The anatomy and some biological aspects of the «ball moss» *Tillandsia recurvata* L. // *Bull. Univ. Texas. Ser.20*. Vol.194. P.5–24.
- Bocquet G. 1959. The campylotropous ovule // *Phytomorphology*. Vol.9. No.3. P.222–227.
- Bocquet G., Bersier J.D. 1960. La valeur systématique de l'ovule: Développements tiratologique // *Arch. Sci. (Geneva)*. Vol.13. P.475–496
- Bodson M. 1975. Variation in the rate of cell division in the apical meristem of *Sinapis alba* during transition to flowering // *Ann. Bot.* Vol.39. No.161. P.547–554.
- Boehm K. 1931. Embryologische Untersuchungen an *Zingiberaceae* // *Planta*. Bd 14. Hf.2. S.411–440.
- Boesewinkel F.D. 1977. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. I: *Ruta*, *Xanthoxylum*, and *Skimmia* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.26. No.3. P.193–211.
- Boesewinkel F.D. 1978. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. III. Some representatives of the *Aurantioideae* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.27. No.5–6. P.341–354.
- Boesewinkel F.D. 1980. Development of ovule and testa of *Linum usitatissimum* L. // *Acta Bot. Neerl.* Vol.29. No.1. P.17–32.
- Boesewinkel F.D. 1981. Development of ovule and seed coat in the *Rutales – Geraniales* assembly: PhD Thesis. Amsterdam. 111 p.
- Boesewinkel F.D. 1984. Ovule and seed structure in *Datisceae* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.33. No.4. P.419–429.
- Boesewinkel F.D. 1985. Development of ovule and seed coat in *Averrhoa (Oxalidaceae)* with notes on some related genera // *Acta Bot. Neerl.* Vol.34. No.4. P.413–424.
- Boesewinkel F.D. 1990. Ovule and seed development of *Tovaria pendula* Ruiz. et Pavon // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd 111. Hf.3. S.389–401.
- Boesewinkel F.D. 1992. The transition of bi- to unitegmy in *Impatiens (Balsaminaceae)* // *Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990*. SPb.: Nauka. P.82–83.
- Boesewinkel F.D., Been W. 1979. Development of ovule and testa of *Geranium pratense* L. and some other representatives of the family *Geraniaceae* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.28. No.4–5. P.335–348.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1967. Integument initiation on *Juglans* and *Pterocarya* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.16. No.1. P.86–101.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1978. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. II. The unitegmic and pachychalazal seed of *Glycosmis cf. arborea* (Roxb.) DC. // *Acta Bot. Neerl.* Vol.27. No.1. P.69–78.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1980. Development of ovule and seed coat of *Dichapetalum mombuttense* Engl. with notes on other species // *Acta Bot. Neerl.* Vol.29. No.2–3. P.103–115.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984. The seed structure // *Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer-Verlag*. P. 567–610.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1991. The development of bi- and unitegmic ovules and seeds in *Impatiens (Balsaminaceae)* // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd 113. Hf.1. S.87–104.
- Boesewinkel F.D., De Lange A. 1983. Development of ovule and seed in *Begonia squamulosa* Hook. f. // *Acta Bot. Neerl.* Vol.32. No.5/6. P.417–425.
- Boesewinkel F.D., Geenen J. 1980. Development of ovule and seed coat of *Erythroxylum coca* Lamk. // *Acta Bot. Neerl.* Vol.29. No.4/5. P.231–241.
- Boke N. 1941. Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica* // *Amer. J. Bot.* Vol.28. No.8. P.567–598.
- Boke N. 1951. Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus* // *Amer. J. Bot.* Vol.38. No.1. P.17–36.
- Bor J., Bouman F. 1974. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum*

- variegatum* // *Phytomorphology*. Vol.24. No.3–4. P.280–296.
- Bor J., Kapil R.N. 1975. *Euphorbia geniculata* ovule to seed // *Acta Bot. Neerl.* Vol.24. No.3–4. P.257–268.
- Bor J., Kapil R.N. 1976. Anatrophy and ontogeny of the bitegmic ovule in *Chrozophora* A.H.L. Jussieu (*Euphorbiaceae*) // *Acta Bot. Neerl.* Vol. 25. No.6. P.385–400.
- Bouman F. 1971a. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. I. *Lactoridaceae* // *Acta Bot. Neerl.* Vol.20. No.6. P.565–569.
- Bouman F. 1971b. The application of integumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd 74. No.3–4. S.169–177.
- Bouman F. 1974. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms: PhD Thesis / Univ. of Amsterdam. Naarden. 179 p.
- Bouman F. 1975. Integument initiation and testa development in some *Cruciferae* // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.70. No.3. P.213–229.
- Bouman F. 1978. Integumentary studies in the *Polycarpicae*. V. *Nigella damascena* L. // *Acta Bot. Neerl.* Vol.27. No.3. P.175–182.
- Bouman F. 1984. The ovule // *Embryology of angiosperms* / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer-Verlag. P.123–157.
- Bouman F. 1992. Structure and functions of the campylotropous ovule // *Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction»*, Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.88–89.
- Bouman F., Boesewinkel F.D. 1991. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd 113. No.2/3. S.255–270.
- Bouman F., Calis J.I.M. 1977. Integumentary shifting — a third way to unitegmy // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd 90. Hf.1–2. S.15–28.
- Bouman F., Louis A. 1989. Seed structure in *Voyria primuloides* Baker (*Gentianaceae*): taxonomic and ecological implication // *Some aspects and actual orientation in plant embryology: Dedicatory volume to Prof. A. Lebigue* / Eds. J. Paré, M. Bugnicourt / Université Picardie, Amiens, France. P.261–270.
- Bouman F., Schrier S. 1979. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // *Acta Bot. Neerl.* Vol.28. No.6. P. 467–478.
- Bouman F., Schrier S. 1979. Ovule ontogeny and seed coat development in *Gentiana* with a discussion on the evolutionary origin of the single integument // *Acta Bot. Neerl.* Vol.28. No.6. P.467–478.
- Bradley M.V., Crane J. C. 1975. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* Vol.100. P.461–464.
- Braun A. 1860. Über Polyembryonie und Keimung von *Coelobogyne*. Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis der Pflanzen // *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin. Phys. Abh.* S.107–263.
- Brenner W. 1922. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen // *Acta Soc. Sci. Fenn.* Bd 50. Hf.4. S.1–37.
- Briggs C.L., Westoby M., Selkirk P.M., Oldfield R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. // *Ann. Bot.* Vol.59. No.5. P.611–619.
- Brongniart A. 1827. Memoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanerogames // *Ann. Sci. Nat., Bot.* T.12. P.14–296.
- Brongniart A. 1844. Examen de quelques cas de monstruosites végétales propres a éclairer la structure du pistil et l'origine des ovules // *Arch. Mus. Hist. Nat.* T.4. P.1–59.
- Brown R. 1818. On some remarkable deviations from the usual structure of seeds and fruits // *Trans. Linn. Soc. London.* Vol.12. P.143–151.
- Brown R. 1826. Sur la structure de l'ovule antérieurement a l'imprégnation dans les plantes phanérogames et sur la fleur femelle des Cycadées et des Coniférés // *Ann. Sci. Nat., Bot.* T.7. P.211–244.
- Brown R. 1834. Vermischte botanische Schriften. Bd 5. Nurnberg. 478 S.

- Brown R. 1866. Miscellaneous botanical works. Vol.1. London. 353 p.
- Brunkener L. 1977. Spore-producing and apical meristems in vascular plants — a comparison // Bot. Not. Vol.130. No.2. P.189–202.
- Bruun L., Olesen P. 1989. A structural investigation of the ovule in sugar beet, *Beta vulgaris* L.: the micropylar nucellus // Nordic J. Bot. Vol.9. No.1. P.81–87.
- Buell M.F. 1952. Developmental morphology in *Dianthus*. II. Starch accumulation in ovule and seed // Amer. J. Bot. Vol.39. No.7. P.458–467.
- Bugnicourt M. 1984. La nutrition de l'embryon chez les *Millepertuis* // Bull. Soc. Bot. France. T.131. No.2. P.97–110.
- Buvat R. 1955. Le meristeme apical de la tige // Ann. Biol. Vol.31. No.9–12. P.595–656.
- Buxbaum F. 1953. Morphology of Cacti. Section 2. Flower. Pasadena (CA, USA): Abbey Garden Press. 223 p.
- Buzgo M. 1999. Flower structure and development of *Acoraceae* and basal *Araceae* and their systematic position among basal monocotyledons: PhD Thesis. Zürich.
- Caldwell O.W. 1899. On the live history of *Lemna minor* // Bot. Gaz. Vol.27. No.1. P.37–66.
- Camp W.H., Hubbard M.M. 1963a. Vascular supply and structure of the ovule and aril in peony and aril in nutmeg // Amer. J. Bot. Vol.50. No.2. P.174–178.
- Camp W.H., Hubbard M.M. 1963b. On the origin of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms // Amer. J. Bot. Vol.50. No.2. P.235–243.
- Campbell D.H. 1898. The development of the flower and embryo in *Lilaea subulata* // Ann. Bot. Vol.12. P.1–28.
- Carano E. 1915. Recherche sull'embriogenesi delle *Asteraceae* // Ann. Bot. (Rome). T.13. No.2. P.251–301.
- Carlson M.C. 1940. Formation of the seed of *Cypripedium parviflorum* // Bot. Gaz. Vol.102. P.295–301.
- Carwood N.C. 1995. Studies in *Annonaceae*. XX. Morphology and ecology of seedlings, fruits and seeds of selected Panamanian species // Bot. Jahrb. Syst. Bd 117. S.1–152.
- Casper B.B., Niesenbaum R.A. 1993. Pollen versus resource limitation of seed production: a reconsideration // Curr. Sci. Vol.65. No.3. P.210–214.
- Cave M.S. 1948. Sporogenesis and embryo sac development of *Hesperocallis* and *Leucocrinum* in relation to their systematic position // Amer. J. Bot. Vol.35. No.6. P.343–349.
- Celakovsky L. 1884. Neue Beitrage zur Foliartheorie des Ovulums // Abh. Böhm. Ges. Wiss. Bd 12. No.8. S.21–42.
- Chaloner W.G., Hill A.J., Lacey W.S. 1977. First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution // Nature. Vol.265. P.233–235.
- Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds? // Nature. Vol.338. No.6210. P.21–22.
- Chase M.W., Soltis D.E., Omstead R.G. et al. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.80. P.528–580.
- Chatin J. 1879. Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine dans les Scrofularines, les Solanacees, les Borraginees et les Labiees // Ann. Sci. Nat., Bot. Sér.5. T.19. P.1–107.
- Chiarugi A. 1925. Embryologia della *Cistaceae* // Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. Vol.32. No.1. P.223–314.
- Chiarugi A. 1927. In gametophito femmineo delle *Angiospermae* nei suoi vari tipi di costruzioni e di sviluppo // Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. Vol.34. No.5. P.5–133, 717–828.
- Chikkannaiah P.S. 1962. Embryological studies in *Commelinaceae* // Plant embryology: A symposium / Council of Scientific and Industrial Research. New Delhi. P.23–36.
- Chitralakha P., Bhandari N.N. 1991. Post-fertilization development of antipodal cells in *Ranunculus sceleratus* Linn. // Phytomorphology. Vol.41. No.3–4. P.200–212.
- Chochia K.A., Akhalkatsi M.Sh., Gvaladze G.E. 1992. Substance transport in embryo sac of Indian lotus // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka.

- P.117–118.
- Chudzik B., Śniezko R. 1997. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri*, *Oe. brevistylis* — female sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence // Bull. Polish Acad. Sci. Biol. Sci. Vol.45. No.2–4. P.283–288.
- Chudzik B., Śniezko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis* // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.41. P.119–129.
- Chudzik B., Śniezko R. 2003. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.45. No.1. P.133–141.
- Clark J.K., Sheridan W.F. 1986. Developmental profiles of the maize embryo-lethal mutants *dek22* and *dek23* // J. Heredity. Vol.77. P.83–92.
- Clark J.K., Sheridan W.F. 1991. Isolation and characterization of 51 embryo-specific mutants of maize // Pl. Cell. Vol.3. P.935–951.
- Clifford S.C., Owens S.J. 1990. The stigma, style and ovarian transmitting tract in the *Oncidiinae* (*Orchidaceae*): morphology, and histochemistry // Bot. Gaz. Vol.151. No.4. P.440–451.
- Cocucci A.E., Jensen W.A. 1969. Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. Vol.5. P.23–28.
- Coe G.E. 1954. Distribution of carbon 14 in ovules of *Zephyranthes drummondii* // Bot. Gaz. Vol.115. No.4. P.342–346.
- Collinson M.E.F. 1980. Recent and Tertiary seeds of the *Nymphaeaceae* sensu lato with a revision of *Brasenia ovula* (Brong.) Reid and Chandler // Ann. Bot. Vol.46. P.603–632.
- Consonni G., Gavazzi G., Dolfini S. 2005. Genetic analysis as a tool to investigate the molecular mechanisms underlying seed development in maize // Ann. Bot. Vol.96. No.3. P.353–362.
- Corner E.J.H. 1949. The Annonaceous seed and its four integuments // New Phytol. Vol.48. No.3. P.333–364.
- Corner E.J.H. 1954. The durian theory extended. II. The arillate fruit and the compound leaf // Phytomorphology. Vol.4. No.1–2. P.152–165.
- Corner E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press. Vol.1. 311 p.; Vol.2. 552 p.
- Corner E.J.H. 1983. The myristicaceous seed // Blumea. Vol.28. No.2. P.330–340.
- Coulter J.M. 1908. Relation of megaspores to embryo sacs in angiosperms // Bot. Gaz. Vol.45. P.361–366.
- Coulter J.M., Chamberlain C.J. 1903. Morphology of angiosperms. New York: Appleton & Co. 471 p.
- Crane P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.72. No.4. P.716–793.
- Cruden R.W. 1976a. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion — preliminary evidence of ecotypic adaptation // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.63. No.2. P.277–289.
- Cruden R.W. 1976b. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios // Variation, breeding and conservation of tropical forest trees / Ed. J. Burley. New York: Academic Press. P.171–178.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. Vol.31. No.1. P.32–46.
- Czapik R. 1991. Some research problems of the endosperm in *Angiospermae* // Polish Bot. Stud. Vol.2. P.109–120.
- Dahlgren G. 1991. Steps towards a natural system of the dicotyledons: embryological characters // Aliso. Vol.13. No.1. P.107–165.
- Dahlgren K.V.O. 1918. Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *Typha latifolia* // Svensk Bot. Tidskr. Bd 12. No.1. S.207–211.

- Dahlgren K.V.O. 1927. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der Deckzelllosen Typen // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 67. Hf.2. S.374–426.
- Dahlgren K.V.O. 1928. Die Embryologie einiger Alismatazeen // Svensk Bot. Tidskr. Bd 22. S.1–17.
- Dahlgren K.V.O. 1934. Die Embryologie von *Impatiens rayllii* // Svensk Bot. Tidskr. Bd 28. No.1. S.103–125.
- Dahlgren K.V.O. 1939. Endosperm- und Embryobildung bei *Zostera marina* // Bot. Not. Hf.4. S.607–615.
- Dahlgren K.V.O. 1940. Postamentbildungen in den Embryosacken der Angiospermen // Bot. Not. Hf.4. S.347–369.
- Dahlgren R. 1975. The distribution of characters within an angiosperm system. I. Some embryological characters // Bot. Not. Bd 128. Hf.2. S.181–197.
- Dahlgren R. 1980. A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. Vol.80. No.2. P.91–124.
- D'Alascio Deschamps R. 1973. Organization du sac embryonnaire du *Linum catharticum* L., espece recoltée en station naturelle; étude ultrastructurale // Bull. Soc. Bot. France. T.120. P.189–200.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc.: John Wiley and Sons, Inc. 528 p.
- De Pádua S., Carmello-Guerreiro S.M., Machado S.R. 2004. Fruit and seed ontogeny related to the seed behaviour of two tropical species of *Caesalpinia* (*Leguminosae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.146. P.57–70.
- Deshpande M.R. 1964. A contribution to the life history of *Volutarella ramosa* Roxb. (= *Volutarella divaricata* Hook. f. et Benth.) // J. Indian Bot. Soc. Vol.43. No.1. P.141–148.
- Di Fulvio T.E. 1983. Los «tipos» de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificaciyn // Kurtziana. T.16. No.1–4. P.7–31.
- Di Fulvio T.E. 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de *Tubiflorae* y en la endospermogenesis nuclear // Anales Acad. Nac. Ci. Exact. Buenos Aires. T.37. No.1–4. P.111–119.
- Di Fulvio T.E., Cocucci A.E. 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP // Kurtziana. T.18. No.1. P.13–21.
- Di Michelle W.A., Davis J.I., Olmstead R.G. 1989. Origins of heterospory and the seed habit: the role of heterochrony // Taxon. Vol.38. No.1. P.1–11.
- Diboll A.G. 1968. Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization // Amer. J. Bot. Vol. 55. No.7. P.797–806.
- Diboll A.G., Larson D.A. 1966. An electron microscopic study of mature megagametophyte in *Zea mays* // Amer. J. Bot. Vol.53. No.4. P. 391–402.
- Dixit S.N. 1955. The morphology of *Lepeostegeres gemmiflorus* Bl. // Curr. Sci. Vol.24. No.8. P.278–279.
- Dixit S.N. 1956. The morphology and embryology of *Tolypanthus* // Proc. 43rd Indian Sci. Congr. P.230.
- Dixit S.N. 1958. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. IV. *Amyema Van Tiegh.* // Phytomorphology. Vol.8. No.3–4. P.346–364.
- Dixit S.N. 1961. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. VIII. *Tolypanthus* Bl. // Phytomorphology. Vol.11. No.4. P.335–345.
- Dominguez F., Moreno J., Cejudo F. J. 2001. The nucellus degenerates by a process of programmed cell death during the early stages of wheat grain development // Planta. Vol.213. No.3. P.352–360.
- Donoghue M.J., Doyle J.A. 1989a. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of *Hamamelidae* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*, 1: Introduction and «lower» *Hamamelidae* / Eds. P.R. Crane, S. Blackmore. Oxford: Clarendon Press. P.17–45.
- Donoghue M.J., Doyle J.A. 1989b. Phylogenetic studies of seed plants and angiosperms based on

- morphological characters // The hierarchy of life / Eds. B. Fernholm, K. Bremer, H. Jörnvall. Amsterdam: Excerpta Medica. P.181–193.
- Dottori N. 1991. Anatomia reproductiva en *Ulmaceae* sensu lato. III. Esporangius, esporogenesis y gamatogenesis de *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala* // Kurtziana. Vol.21. P.81–110.
- Drexler U., Hakki M.I. 1979. Embryologische und morphologische Untersuchungen an Pflanzen aus Westindien. 2. Zur Embryologie von *Eustoma exaltatum* (*Gentianaceae*), mit einer Bemerkung zum Phänomen der instant «pollen tubes» // Willdenowia. Bd 9. No.1. S.131–147.
- Drinnan A.N., Crane P.R., Hoot S.B. 1994. Patterns of floral evolution in the early diversification of non-magnoliid dicotyledons (eudicots) // Pl. Syst. Evol. Vol.8. Suppl. P.93–122.
- Dutt B.S.M. 1970. *Amaryllidaceae* // Symposium: Comparative Embryology of Angiosperms. P.362–377. (Bull. Indian Natl. Sci. Acad. No.41).
- Eames A. 1961. Morphology of angiosperms. New York; Toronto; London: McGraw-Hill. 518 p.
- Earle T.T. 1938. Embryology of certain *Ranales* // Bot. Gaz. Vol.100. No.2. P.257–275.
- Eaton G.W., Jamont A.M. 1966. Megagametogenesis in *Vaccinium corymbosum* L. // Canad. J. Bot. Vol.44. P.712–714.
- Ekanthappa K.G., Arekal G.D. 1977. A contribution to the embryology of *Cirrhopetalum fimbriatum* Lindl. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.86. No.4. P.211–216.
- Eleuterius L.N. 1984. Female gametophyte development in *Juncus roemerianus* // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.111. No.4. P.445–450.
- Ellis R.J., Chaffey N.Y. 1987. Structural differentiation of the nucellar epidermis in the caryopsis of rice (*Oryza sativa*) // Ann. Bot. Vol.60. No.6. P. 671–675.
- Endress P.K. 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping advantages of apocarps in primitive angiosperms // Taxon. Vol.31. P.48–52.
- Endress P.K. 1986. Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms // Pl. Syst. Evol. Vol.152. P.1–28.
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Univ. Press. 511 p.
- Endress P.K. 2001. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Pl. Sci. Vol.162. No.5. P.1111–1140.
- Endress P.K. 2003. What should a «complete» morphological phylogenetic analysis entail? // Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics / Eds. T.F. Stuessy, E. Hörandl, V. Mayer. Ruggell (Liechtenstein): Gantner Verlag. P.131–164.
- Endress P.K., Igersheim A. 1997a. Gynoecium diversity and systematics of the *Laurales* // Bot. J. Linn. Soc. Vol.125. P.93–168.
- Endress P.K., Igersheim A. 1997b. Pattern of angiospermy in basal angiosperms // Amer. J. Bot. Vol.84 (Suppl.). P.190.
- Endress P.K., Igersheim A. 1999. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots // Bot. J. Linn. Soc. Vol.130. No.4. P.305–393.
- Endress P.K., Igersheim A. 2000. Gynoecium diversity and evolution in basal angiosperms // Int. J. Pl. Sci. Vol.161 (Suppl.). P.S211–S223.
- Engell K. 1987. Embryology and taxonomic position of *Retzia capensis* (*Retziaceae*) // Nordic J. Bot. Vol.7. No.2. P.117–124.
- Engell K. 1994. Embryology of barley. IV. Ultrastructure of the antipodal cells of *Hordeum vulgare* L. cv. Bomi before and after fertilization of the egg cell // Sexual Pl. Reprod. Vol.7. No.6. P.333–346.
- Engell K., Petersen G.B. 1977. Integumentary and endothelial cells of *Bellis perennis*. Morphology and histochemistry in relation to the developing embryo sac // Bot. Tidsskr. Vol.71. No.3–4. P.237–244.

- Erdelská O. 1975. Pre-fertilization development of ovule of *Jasione montana* L. // Phytomorphology. Vol.25. No.1. P.76–81.
- Erdelská O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula* // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.41. P.163–167.
- Esau K. 1965. Plant anatomy. New York etc.: Wiley. 550 p.
- Esser K. 1963. Bildung und Abbau von Kallose in den Samenanlagen der *Petunia hybrida* // Zeitschr. Bot. Bd 51. Hf 1. S.32–51.
- Fagerlind F. 1937. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme // Acta Horti Berg. Bd 11. Hf.9. S.195–470.
- Fagerlind F. 1939. Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des Adoxa («Lilium») Typs // Acta Horti Berg. Bd 13. No.1. S.1–49.
- Fagerlind F. 1944a. Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für das Verhältnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosacks // Ark. Bot. Bd 31A. No.11. S.1–71.
- Fagerlind F. 1944b. Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einigen nahestehenden Gattungen nebst Beleuchtung einiger damit zusammenhängender Probleme // Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd 21. Hf.4. S.1–130.
- Fagerlind F. 1946. Strobilus und Blüte von *Gnetum* und die Möglichkeit, aus ihrer Struktur den Blütenbau, der Angiospermen zu deuten // Ark. Bot. Bd 33A. Hf.10. S.5–46.
- Fagerlind F. 1947. Gynoceumsmorphologische und embryologische Studien in der Familie *Olacaceae* // Bot. Not. Hf.3. S.207–230.
- Fagerlind F. 1948. Beiträge zur Kenntnis der Gynoceumsmorphologie und Phylogenie der *Santalales*-Familien // Svensk Bot. Tidskr. Vol.42. P.195–229.
- Fagerlind F. 1961. The initiation and early development of the sporangium in vascular plants // Svensk Bot. Tidskr. Vol.55. No.2. P.299–312.
- Felker F.C., Peterson D.M., Nelson O.E. 1985. Anatomy of immature grains of eight maternal effect shrunken endosperm barley mutants // Amer. J. Bot. Vol.72. No.21. P.248–256.
- Folsom M.W., Cass D.D. 1986. Changes in transfer cell distribution in the ovule of soybean after fertilization // Canad. J. Bot. Vol.64. No.5. P.965–972.
- Folsom M.W., Peterson C.M. 1984. Ultrastructural aspects of the mature embryo sac of soybean, *Glycine max* (L.) Merr. // Bot. Gaz. Vol.145. No.1. P.1–10.
- Fosberg F.R., Sacht M.-H. 1980. Systematic studies of Micronesian plants // Smithsonian Contr. Bot. Vol.45. P.1–40.
- Foster A.S. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba* // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.65. P.531–556.
- Fougère-Rifot M. 1988. La lyse des cellules nucellaires de l'ovule d'*Aquilegia vulgaris* L. // Ann. Sci. Univ. Reims. No.23. P.140–151.
- Fougère-Rifot M. 1975. L'édification de l'appareil filiforme et l'évolution cytoplasmique des synergides du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.280D. No.21. P.2445–2447.
- Fougère-Rifot M. 1978. La cellule centrale du sac embryonnaire d'*Aquilegia vulgaris* L.: des noyaux polaires aux noyaux d'albumen leiteux // Bull. Soc. Bot. France, Actual. Bot. T.125. No.1–2. P.207–213.
- Frank D.H. 1976. The morphological interpretation of epiascidiate leaves — an historical perspective // Bot. Rev. Vol.42. No.3. P.345–388.
- Franzmann L., Patton D.A., Meinke D.W. 1989. *In vitro* morphogenesis of arrested embryos from lethal mutants of *Arabidopsis thaliana* // Theor. Appl. Genet. Vol.77. P.609–616.

- Fredrikson M. 1990. Embryological study of *Herminium monorchis* (Orchidaceae) using confocal scanning laser microscopy // Amer. J. Bot. Vol.77. No.1. P.123–127.
- Fredrikson M. 1991. An embryological study of *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) // Pl. Syst. Evol. Vol.174. P.213–220.
- Fredrikson M. 1992. The development of the female gametophyte of *Epipactis* (Orchidaceae) and its influence for reproductive ecology // Amer. J. Bot. Vol.79. No.1. P.63–68.
- Fredrikson M., Carlsson K., Franksson O. 1988. Confocal scanning laser microscopy, a new technique used in an embryological study of *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae) // Nordic J. Bot. Vol.8. No.4. P.369–374.
- Friedman W.E. 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm // Amer. J. Bot. Vol.81. No.11. P.1468–1486.
- Friedman W.E. 1995. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism: understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive syndrome // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol.92. P.3913–3917.
- Fuchs T.C.E. 1938. Beiträge zur Embryologie der *Thymelaeaceae* // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 87. S.1–41.
- Fulvio T.E., Cave M.S. 1965. Embryology of *Blandfordia nobilis* Smith (Liliaceae) with special reference to its taxonomic position // Phytomorphology. Vol.14. No.4. P.487–499.
- Gaertner J. 1788. De fructibus et seminibus plantarum. T.1. Stutgardiae: Typis Academiae Carolinae. 384 p.
- Gaiser J.C., Robinson-Beers K., Gasser C.S. 1995. The *Arabidopsis* SUPERMAN gene mediates asymmetric growth of the outer integument of ovules // Pl. Cell. Vol.7. P.333–345.
- Galtier J., Rowe N.P. 1989. A primitive seed-like structure and its implications for early gymnosperm evolution // Nature. Vol.340. No.6230. P.225–227.
- Ganeshiah K. N., Uma Shaanker R. 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? // Curr. Sci. Vol.62. No.4. P.359–365.
- Gasser C.S., Broadhvest J., Hauser B.A. 1998. Genetic analysis of ovule development // Annual Rev. Pl. Physiol. Pl. Molec. Biol. Vol.49. P.1–24.
- Ghosh M. 1955. The embryology of *Comandra umbellata* (L.) Nutt. // Curr. Sci. Vol.24. No.8. P.280–281.
- Gibbs L.S. 1907. Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae* // Ann. Bot. (London). Vol.21. No.31. P.25–55.
- Gibbs P.E., Milne C., Vargas Carrillo. 1975. Correlation between the breeding system and recombination index in five species of *Senecio* // New Phytol. Vol.75. No.3. P.619–626.
- Gifford E.M., Corson G.E.I. 1971. The shoot apex in seed plants // Bot. Rev. Vol.37. No.2. P.143–229.
- Gillespie W.H., Rothwell G.W., Scheckler S.E. 1981. The earliest seeds // Nature. Vol.293. P.462–464.
- Glišić L.M. 1936–1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen // Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade. T.4. P.42–73.
- Goebel K. 1880. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeitung. Bd 38. Hf.32. S.545–553.
- Goebel K. 1897. Morphologische und biologische Bemerkungen // Flora. Bd 83. S.426–435.
- Goebel K. 1898–1901. Organographie der Pflanzen. Jena: Verlag von G. Fischer. 838 S.
- Goebel K. 1933. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 3.Aufl. 3.Teil. Samenpflanzen. Jena: Verlag von G. Fischer. S.1821–2078.
- Goldberg A. 1986. Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons // Smithsonian Contr. Bot. No.58. 205 p.

- Goldflus M. 1899. Sur la structure et les fonctions de l'assise epitheliale et des antipodes chez les Composees // J. Bot. T.13. No.1–2. P.9–17, 49–69, 87–96.
- Goldschmidt R. 1938. Physiological genetics. New York. 247 p.
- Gothandam K.M., Chung Y.-Y. 2006. Influence of temperature in rice anther development // From Gametes to Genes: Book of Abstracts: XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Reproduction, 11–15 July 2006, Budapest, Hungary. P.90.
- Grefen Ch., Harter K. 2004. Plant two-component systems: principles, functions, complexity and cross talk // Planta. Vol.219. No.5. P.733–742.
- Gregoire V. 1931. La valeur morphologique des carpelles dans les angiospermes // Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, Cl. Sci. Sér.5. T.17. No.11. P.1286–1302.
- Grew N. 1672. The anatomy of the vegetable begun. London: Printed for Spencer Hickman. 198 p.
- Griffith W. 1836. On the ovulum of *Santalum album* // Trans. Linn. Soc. London. Vol.18. P.59–70.
- Griffith W. 1843. On the ovulum of *Santalum*, *Osyris*, *Loranthus* and *Viscum* // Trans. Linn. Soc. London. Vol.19. P.171–214.
- Grootjen C.J. 1983. Development of ovule and seed in *Marantaceae* // Acta Bot. Neerl. Vol.32. No.1–2. P.69–86.
- Grootjen C.J., Bouman F. 1981. Development of ovule and seed in *Costus cuspidatus* (*Zingiberaceae*) with special reference to the operculum // Bot. J. Linn. Soc. Vol.83. No.1. P.27–39.
- Grootjen C.J., Bouman F. 1988. Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. Vol.61. No.3. P.363–371.
- Groß-Hardt R., Lenhard M., Laux T. 2002. *WUSHEL* signaling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development // Genes and Developm. Vol.16. P.1129–1138.
- Grundwag M., Fahn A. 1969. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) // Phytomorphology. Vol. 19. No.3. P. 225–235.
- Guignard L. 1893. Recherches sur le développement de la graine et en particulier de tégument séminal / J. Bot. (Paris). T.7. P.301–368.
- Gunning B.E.S., Pate J.S. 1974. Transfer cells // Dynamic aspects of plant ultrastructure / Ed. A.W. Robards. London: Mc Graw-Hill Book Co. P.441–480.
- Gurudeva M.R., Somashekar R.K. 1985. Development of embryo sac in *Paracautleya bhatii* R.M. Smith. *Zingiberaceae* // Curr. Sci. Vol.54. No.19. P.1009–1010.
- Guth C.J., Weller S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica* // Amer. J. Bot. Vol.73. No.2. P.246–253.
- Guttenberg H. 1960. Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Berlin-Nikolassee: Borntraeger. 315 S.
- Guirin P. 1903. Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes // J. Bot. (Paris). T.17. P.101–108.
- Haberlandt G. 1918. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 650 S.
- Haccius B. 1959. Morphoregulatorische Beeinflussung pflanzlicher Embryonen durch Phenylborsäure // Naturwiss. Wochenschr. Bd 46. S.46–153.
- Haccius B. 1960. Experimentell induzierte Tinkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. II. Monokotylie durch Phenilborsäure // Planta. Vol.54. No.5. P.482–497.
- Haccius B. 1972. Experimentelle Embryologie der Pflanzen // Forschungsber. Johannes Guttenberg Univ. Mainz. Bd 1. S.68–73.
- Haccius B., Trompeter G. 1960. Experimentell unduzierte Einkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. 1. Synkotylie durch 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure // Planta. Bd 54. No.5. S.466–481.
- Hagerup O. 1936. Zur Abstammung einiger Angiospermen durch *Gnetales* und *Coniferae*. 2. *Centrospermae*. Kopenhagen: Levin & Munksgard. 60 p.
- Haig D., Westoby M. 1988. On limits to seed production // Amer. Naturalist. Vol.131. No.5. P.757–759.

- Hekanson A. 1921. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen // Bot. Not. S.189–268.
- Hall I.V., Aalders L.E., Wood G.W. 1966. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. // Canad. J. Genet. Cytol. Vol.7. P.296–299.
- Hallier H. 1912. L'origine et le systeme phyletique des angiospermes exposes a l'aide de leur arbre genealogique // Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. T.2. No.1. P.146–234.
- Hanausek T.F. 1888. Zur mikroskopicken Charakteristik der Baumwollprodukte // Zeitschr. Allg. Oesterr. Apothekervereins. Bd 26. S.569–595.
- Hanstein A. 1870. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dykotylen // Bot. Abh. Morphol. Physiol. Bd 1. Hf.1. S.1–112.
- Hardham A.R. 1976. Structural aspects of the pathways of nutrient flow to the developing embryo and cotyledons of *Pisum sativum* L. // Austral. J. Bot. Vol.24. P.711–721.
- Haupt A.W. 1934. Ovule and embryo sac of *Plumbago capensis* // Bot. Gaz. Vol.95. No.3. P.649–659.
- Health J.D., Weldon R., Monnot C., Meinke D.W. 1986. Analysis of storage proteins in normal and aborted seeds from embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana* // Planta. Vol.169. P.304–312.
- Hegelmaier F. 1868. Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung. Leipzig: W. Engelmann. 169 S.
- Heo K., Kimoto Yu., Riveros M., Tobe H. 2004. Embryology of *Gomortegaceae* (*Laurales*): characteristics and character evolution // J. Pl. Res. Vol.117. P.221–228.
- Herr J.M. 1961. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. Vol.58. P.785–790.
- Herr J.M. 1984. Embryology and systematics // Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer-Verlag. P.503–537.
- Herr J.M. 1995. The origin of the ovule // Amer. J. Bot. Vol.82. No.4. P.547–564.
- Herr J.M. 1999. Endosperm development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.41. No.1. P.103–109.
- Herr J.M. 2000. On the origin of the ovule: some key events and their impact // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.42. No.2. P.21–30.
- Heusser K. 1915. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* // Beih. Bot. Centralbl., Abt.1. Bd 32. S.218–277.
- Hill J.B., Popp H.W., Growe A.R. 1967. Botany. 4th ed. New York: McGraw-Hill. 385 p.
- Ho L.C., Lechary A., Willenbrink J. 1991. Sucrose cleavage in relation to import and metabolism of sugars in sink organs // Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation / Eds. J.L. Bonnemain et al. Nantes. P.178–186.
- Hodgson J.G. 1989. Are families of flowering plants ecologically specialized? // Pl. Today. Vol.2. No.4. P.132–138.
- Hofmeister W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Eine Reihe microscopischer Untersuchungen. Leipzig. 89 S.
- Hofmeister W. 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der hoherer Kryptogamen und Samenbildung der Coniferen. Leipzig. 179 S.
- Hofmeister W. 1858. Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 1. S.82–190.
- Hofmeister W. 1859. Neue Beitrage zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dicotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellteilung wachsendem Endosperm // Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Hf.6. S.535–672.
- Hofmeister W. 1861. Neue Beitrage zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen // Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Hf.7. S.629–760.
- Horovitz A., Meiri L., Beiles A. 1976. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set

- and outcrossing rates // Bot. Gaz. Vol.137. No.3. P.250–254.
- Humphrey J.E. 1896. The development of the seed in the *Scitamineae* // Ann. Bot. Vol.10. No.37. P.1–40.
- Hyde B.B. 1970. Mucilage-producing cells in the seed coat of *Plantago ovata*: developmental fine structure // Amer. J. Bot. Vol.57. No.210. P.1197–1206.
- Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. Vol.136. P.1–65.
- Igersheim A., Endress P.K. 1997. Gynoecium diversity and systematics of the *Magnoliales* and winteroids // Bot. J. Linn. Soc. Vol.124. P.213–271.
- Igersheim A., Endress P.K. 1998. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // Bot. J. Linn. Soc. Vol.127. P.289–370.
- Imaichi R., Kato M., Okada H. 1995. Morphology of the outer integument in three primitive angiosperm families // Canad. J. Bot. Vol.73. P.1242–1249.
- Ishikawa R. 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera* // Ann. Bot. Vol.32. No.126. P.279–317.
- Israel H.W., Sagawa J. 1964. Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. II. Fine structure of the nucellar and archesporial phases // Caryologia. Vol.17. No.2. P.301–306.
- Iyengar C.V.K. 1947. Development of seed and its nutritional mechanism in *Scrophulariaceae* // J. Mysore Univ. N. S. No.2. P.82–98.
- Jacobson-Paley R. 1920. Étude sur la pollinisation et l'embryologie du *Swertia longifolia* Boiss. // Bull. Soc. Bot. Genève. Ser.2. T.12. No.2. P.65–86.
- Jalouzet M.-F. 1975. Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarckiana* // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.281. No.18. P.1305–1308.
- Jalouzet M.-F. 1983. Ultrastructural aspects of the ovule of *Colchicum autumnale* (Liliaceae) // Proc. VII Int. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants», High Tatra (Račková dolina), June 14–17, 1982. Bratislava. P.183–187.
- Janzen D.H. 1977. Developmental demography of *Bauhinia pauletia* Pers. (Leguminosae) seeds and ovules // Brenesia. No.12/13. P.105–111.
- Jensen W.A. 1965. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Amer. J. Bot. Vol.52. P.238–256.
- Johansen D.A. 1928. The hypostase and seed sterility in the *Onagraceae* // Madroco. Vol.1. No.10. P.165–167.
- Johansen D.A. 1950. Plant embryology. Waltham (MA, USA): Chronica Botanica. 305 p.
- Johansson M., Walles B. 1994. Functional anatomy of the ovule in broad bean (*Vicia faba* L.): ultrastructural seed development and nutrient pathways // Ann. Bot. Vol.74. No.3. P.233–244.
- Johnson L.E.B., Wilcoxson R.D., Frosheirser F.J. 1975. Transfer cells in tissues of the reproductive system of alfalfa // Canad. J. Bot. Vol.53. P.952–956.
- Johow F. 1885. Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 16. Hf.3. S.415–449.
- Johow F. 1889. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomischen-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 20. Hf.4. S.475–525.
- Johri B M. 1938. The embryo sac of *Limnocharis emarginata* // New Phytol. Vol.37. No.3. P.279–285.
- Johri B.M. 1962. Nutrition of the embryo sac // Proc. Summer School of Botany, June 2–15, 1960, Darjeeling / Eds. P. Maheshwari, B.M. Johri, I.K. Vasil. P.106–118.
- Johri B.M. 1963. Female gametophyte // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. P. Maheshwari. Delhi: Delhi Univ. P.69–103.
- Johri B.M., Agarwal S. 1954. Morphology and embryology of *Helicanthes elastica* (Desr.) Dans. //

- Curr. Sci. Vol.23. No.3. P.96–98.
- Johri B.M., Agarwal S. 1965. Morphological and embryological studies in the family *Santalacaceae*. VIII. *Quinchamalium chilense* Lam. // Phytomorphology. Vol.15. No.4. P.360–372.
- Johri B.M., Agarwal J.C., Garg S. 1957. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. I. *Helicanthes elastica* (Desr.) Dans // Phytomorphology. Vol.7. No.3–4. P.336–354.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin etc.: Springer-Verlag. Vol.1–2. 1221 p.
- Johri B.M., Bhatnagar S.P. 1960. Embryology and taxonomy of the *Santalales* — 1 // Proc. Natl. Inst. Sci. India. Vol.26. Silver Jubilee Number. P.199–220.
- Johri B.M., Prakash S. 1965. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. XI. *Tapinostemma acaciae* (Zucc.) Van Tiegh. // Phytomorphology. Vol.15. No.2. P.150–158.
- Johri B.M., Raj B. 1969. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. XII. *Moquiniella rubra* (Spreng. f.) Balle // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 116. Hf.1–5. S.475–485.
- Jönsson B. 1879–1880. Om embryosäckens utveckling hos *Angiospermae* // Lunds Univ. Ersskr. Bd 16. S.1–86.
- Joshi A.C., Venkateswarlu J. 1935. Embryological studies in the *Lythraceae*. I. *Lawsonia inermis* // Proc. Indian Acad. Sci., Sect.B. Vol.2. No.4. P.481–493.
- Joshi N.V., Uma Shaanker, Ganeshaiha K.N. 1993. The «neighbour effect» and its role in shaping the positional pattern of seed development in fruits: an illustration from the pods of *Erythrina suberosa* // Curr. Sci. Vol.65. No.3. P.234–238.
- Joshi P.C. 1960. Morphological and embryological studies in the family *Santalacaceae*. V. *Osyris wightiana* Wall. // Phytomorphology. Vol.10. No.3. P.239–248.
- Joshi P.C., Wadhvani A.M., Johri B.M. 1967. Morphological and embryological studies of *Gossypium* L. // Proc. Natl. Inst. Sci. India. Vol.33. No.1–2. P.37–93.
- Juel H.O. 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata* // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. Bd 4. No.1. S.1–41.
- Jäger K., Fábíán A., Barnabás B. 2006. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.) // From Gametes to Genes: Book of Abstracts: XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Reproduction, 11–15 July 2006, Budapest, Hungary. P.74–75.
- Jäger-Zürn I. 1967. Embryologische Untersuchungen an der vier Podostemaceen // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 114. Hf.1. S.20–45.
- Kajale L.B. 1937. Embryology of *Achyranthes aspera* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.5. No.5. P.195–205.
- Kajale L. 1954. A contribution to the embryology of the *Phytolaccaceae*. Fertilization and the development of the embryo, seed and fruit in *Rivina humulis* and *Phylolacca dioica* // J. Indian Bot. Soc. Vol.33. No.3. P. 206–225.
- Kallarackal I., Bhatnagar S.P. 1981. Cytochemical studies on the integument and integumentary tapetum in *Linaria bipartita* (Vent.) Will. // Caryologia. Vol.34. No.4. P.447–455.
- Kapil R.N., Bhandar N.N. 1964. Morphology and embryology of *Magnolia* Dill. ex Linn. // Proc. Natl. Inst. Sci. India. Vol.30. No.5/6. P.245–262.
- Kapil R.N., Bhatnagar A.K. 1991. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. Bd 113. Hf.2/3. S.309–338.
- Kapil R.N., Sethi S.B. 1962. Development of seed in *Tridax trilobata* // Phytomorphology. Vol.12. No.3. P.235–239.
- Kapil R.N., Tiwari S.C. 1977. Impact of embryology on agriculture // Symposium on basic sciences and agriculture. P.43–52.
- Kapil R.N., Tiwari S.C. 1978. The integumentary tapetum // Bot. Rev. Vol.44. No.4. P.457–490.
- Kapil R.N., Vasil I.K. 1963. Ovule // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed.

- P. Maheshwari. Delhi. P.41–67.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1962. Embryology and systematic position of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy // Curr. Sci. Vol.31. No.7. P.270–272.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1965. Embryology of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw with a discussion on the systematic position of the genus // Phytomorphology. Vol.15. No.1. P.93–102.
- Karlström P.O. 1974a. Embryological studies in *Acanthaceae*. III. The genera *Barleria* L. and *Grobbea* Harv. // Svensk Bot. Tidskr. Bd 68. Hf.2. S.121–135.
- Karlström P.O. 1974b. Embryological studies in *Acanthaceae*. IV. The genera *Asystasia* Bl. and *Chamaeranthemum* Nees. // Svensk Bot. Tidskr. Bd 68. Hf.3. S.325–328.
- Kenrick P., Crane P. 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington. 455 p.
- Kershaw E.M. 1909a. The structure and development of the ovule of *Myrica gale* // Ann. Bot. Vol.23. No.91. P.353–362.
- Kershaw E.M. 1909b. Further observations on the structure of the ovule of *Myricaceae* and allied groups // Ann. Bot. Vol.23. No.92. P.692.
- Khaleel T.F., Siemsen D. 1989. Cytoembryology of *Amaryllis* hybrids // Canad. J. Bot. Vol.67. No.3. P.839–847.
- Khanna P. 1964. Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. I. *Euryale ferox* Salisb. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.59. No.4. P.237–247.
- Khanna P. 1967. Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. III. *Victoria cruziana* D'Orb and *Nymphaea stellata* Willg. // Bot. Mag. (Tokyo). Vol.80. No.950. P.309–312.
- Kimoto Yu., Utami N., Tobe H. 2006. Embryology of *Eusideroxylon* (*Cryptocaryeae*, *Lauraceae*) and character evolution in the family // Bot. J. Linn. Soc. Vol.150. No.2. P.187–201.
- Kimura C. 1968. On the embryo sac of *Cypripedium debile* Reichb. f. // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Ser.4. Vol.34. P.67–74.
- Kowal T. 1954. The morphological and anatomical features of the seeds of the genus *Amaranthus* L. and keys for their determination // Monogr. Bot. Vol.2. P.162–187.
- Kuang A., Xiao Y., Musgrave M.E. 1996. Cytochemical localization of reserves during seed development in *Arabidopsis thaliana* under spaceflight conditions // Ann. Bot. Vol.78. No.3. P.343–351.
- Kudlicka K., Kuras M., Rodkiewicz B. 1981. Embryo sac development in *Stellaria media* // Acta Soc. Bot. Poloniae. Vol.50. No.1–2. P.143–146.
- Kulkarni K.M., Mahabale T.S. 1974. Studies on palms: embryology of *Livistona chinensis* R.Br. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.80. No.1. P.1–17.
- Kumazawa M. 1938. On the ovular structure in the *Ranunculaceae* und *Berberidaceae* // J. Jap. Bot. Vol.14. No.1. P.10–25.
- Kusano S. 1915. Experimental studies on the embryonal development in an angiosperm // J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo. Vol.6. No.1. P.23–37.
- Kühn G. 1928. Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen // Bot. Jahrb. Syst. Bd 61. Hf.5. S.325–385.
- La Rue C.D. 1954. The extraordinary funiculus of *Acacia confusa* Merrill. // Rhodora. Vol.56. No.670. P.229–231.
- Lakshminarayana K., Maheshwari Devi H. 1985. Embryological studies in *Gentianaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.95. No.3. P.213–219.
- Landes M. 1946. Seed development in *Acalypha rhomboidea* and some other *Euphorbiaceae* // Amer. J. Bot. Vol.33. No.6. P.562–568.
- Laurent M. 1903. Sur la formation de l'oeuf et la multiplication d'une antipode dans les Joncées //

- Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.137. P.499–500.
- Laurent M. 1904. Recherches sur le développement des Joncées // Ann. Sci. Nat., Bot. T.19. P.97–194.
- Laux T., Jürgens G. 1994. Establishing the body plan of the *Arabidopsis* embryo // Acta Bot. Neerl. Vol.43. No.3. P.247–260.
- Lee T.D. 1984. Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis // Amer. Naturalist. Vol.123. No.3. P.427–432.
- Leinfellner W. 1941. Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich // Bot. Arch. Bd 42. Hf.1. S.1–43.
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 97. Hf.3–5. S.403–436.
- Leinfellner W. 1951. Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 98. Hf.3. S.338–358.
- Leinfellner W. 1953. Die basilare Plazenta von *Plumbago capensis* // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 100. Hf.3. S.426–429.
- Leinfellner W. 1969. Über die Karpelle verschiedener *Magnoliales*. VIII. Überblick über alle Familien der Ordnung // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 117. Hf.1. S.107–127.
- Leroy J.E. 1950. De l'existence d'un tube micropylaire tégumentaire chez une Juglandale et de l'origine des angiospermes // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.230. P.857–859.
- Leroy J.E. 1954. Étude sur les *Juglandaceae*. A la recherche d'une conception morphologique de la fleur femelle et du fruit // Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Bot. T.6. P.1–246.
- Les D.H. 1988. The origin and affinities of the *Ceratophyllaceae* // Taxon. Vol.37. P.326–345.
- Les D.H., Garvin D.K., Wimpee C.F. 1991. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol.88. P.10119–10123.
- Les D.Y., Schneider E.L. 1995. The *Nymphaeales*, *Alismatidae*, and the theory of an aquatic monocotyledon origin // Monocotyledons: systematics and evolution / Edы. P.J. Rudall, P. Cribb, D.F. Cutler, C.J. Humphries. Royal Botanic Gardens, Kew (UK). P.23–42.
- Link A.J. 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. Alaska // Phytomorphology. Vol.11. No.1. P.79–84.
- Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica. Stockholmiae: G. Kiesewetter. 362 S.
- Liu C.M., Xu Z.H., Chua N.H. 1993a. Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis // Pl. Cell. Vol.5. P.621–630.
- Liu C.M., Xu Z.H., Chua N.H. 1993b. Proembryo culture: *In vitro* development of early globular-stage zygotic embryos from *Brassica juncea* // Plant J. Vol.3. P.291–300.
- Lloyd D.G. 1972. Breeding systems in *Cotula* L. (*Compositae*, *Anthemideae*). I. The array of monoclinal and diclinal systems // New Phytol. Vol.71. No.6. P.1181–1194.
- Lonay H. 1922. Contribution a l'étude des relations entre la structure des différentes parties de l'ovule et la nutrition générale de celui-ci avant et après la fécondation // Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique. Cl. Sci. Sér.5. T.8. No.1. P.24–45.
- Long A.G. 1966. Some lower carboniferous fructifications from Berwickshire, together with a theoretical account of the evolution of ovules, cupules and carpels // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol.66. P.345–375.
- Lopez-Almansa J.C., Yeung E.C., Gil L. 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.145. P.455–467.
- Lötscher P.K. 1905. Über den Bau und Funktionen der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage // Flora. Bd 94. Hf.2. S.213–262.
- MacDonald A.D., Sattler R. 1973. Floral development of *Myrica gale* and the controversy over floral concepts // Canad. J. Bot. Vol.51. No.10. P.1965–1976.

- Madhavan R., Gupta S.C. 1982. Histochemical studies on postfertilized ovules of *Peristrophe bicalyculata*. 1. Total carbohydrates of insoluble polysaccharides // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 57. No.2. S.309–321.
- Magnus W. 1913. Die atypische Embryosackentwicklung der Podostemaceen // Flora. Bd 105. Hf.5. S.275–336.
- Maheshwari P. 1937. A critical review of the types of embryo sacs in angiosperms // New Phytol. Vol.36. No.5. P.359–416.
- Maheshwari P. 1941. Recent work on the types of embryo sacs in angiosperms. A critical review // J. Indian Bot. Soc. Vol.20. No.5/6. P.229–261.
- Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. New York: McGraw-Hill. 453 p.
- Maheshwari P., Johri B.M. 1941. The embryo sac of *Acalypha indica* L. // Beih. Bot. Centralbl. Vol.61A. P.125–136.
- Maheshwari P., Johri B.M., Dixit S.N. 1957. The morphology and embryology of the *Loranthoideae* (*Loranthaceae*) // J. Madras Univ. Vol.27. No.1. P.121–136.
- Maheshwari P., Kapil R.N. 1966. Some Indian contributors to the morphology of angiosperms // Phytomorphology. Vol.16. No.1–2. P. 111–238.
- Maheshwari P., Narayanaswamy S. 1952. Embryological studies on *Spiranthes australis* Lindl. // J. Linn. Soc. Bot. Vol.53. P.474–486.
- Maheshwari P., Singh B. 1952. Embryology of *Macrosolen cochichinensis* // Bot. Gaz. Vol.114. No.1. P.20–32.
- Maheshwari S.C. 1954. The embryology of *Wolffia* // Phytomorphology. Vol.4. No.4. P.355–365.
- Maheshwari S.C. 1956. The endosperm and embryo of *Lemna* and systematic position of the *Lemnaceae* // Phytomorphology. Vol.6. P.51–55.
- Maheshwari S.C., Badlev B. 1958. A contribution to the morphology and embryology of *Commelina forskalaei* Vahl. // Phytomorphology. Vol.8. No.3–4. P.277–298.
- Malik C.P., Vermani S. 1975. Physiology of sexual reproduction. A histochemical study of the embryo sac development in *Zephyranthes rosea* and *Lagenaria vulgaris* // Acta Histochem. Vol.53. P.244–280.
- Malpighi M. 1675. Anatomie plantarum. Londini: J. Martyn. 82 p.
- Manant P. 1958. Observations sur le développement des annexes embryonnaires chez quelques Résédacées // Bull. Soc. Bot. N. France. T.11. No.4. P.179–189.
- Mangenot G. 1952. L'évolution de l'ovule, du pistil et du fruit // Ann. Biol. Vol.28. No.7–8. P.149–162.
- Manners D.J. 1974. The structure and metabolism of starch // Essays Biochem. Vol.10. P.37–71.
- Mansfield S.G., Briarthy L.G. 1991. Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo // Canad. J. Bot. Vol.69. P.461–476.
- Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R. 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annuum* L. // Ann. Bot. Vol.79. No.6. P.687–693.
- Marilyn A., West L., Harada J.J. 1993. Embryogenesis in higher plants: an overview // Pl. Cell. Vol.5. P.1361–1369.
- Marinos N.G. 1970. Embryogenesis of the pea (*Pisum sativum*). I. The cytological environment of the developing embryo // Protoplasma. Vol.70. No.3–4. P.261–279.
- Marsden M.P.E., Meinke D.W. 1985. Abnormal development of the suspensor in an embryo-lethal mutant of *Arabidopsis thaliana* // Amer. J. Bot. Vol.72. No.11. P.1801–1812.
- Marshall D.L., Ellstrand N.C. 1988. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective seed abortion and its mechanism // Amer. Naturalist. Vol.131. No.5. P.739–756.
- Martin A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Naturalist. Vol.36.

- No.3. P.513–660.
- Masand P., Kapil R.N. 1966. Nutrition of the embryo sac and embryo — a morphological approach // *Phytomorphology*. Vol.16. No.2. P.158–175.
- Matile P. 1975. The lytic compartments of plant cells. Wien; New York: Springer-Verlag. 183 p.
- Matsui M., Imaichi R., Rato V. 1993. Ovular development and morphology of some *Magnoliaceae* species // *J. Pl. Res.* Vol.106. P.297–304.
- Matthews M.L., Endress P.K. 2004. Comparative floral structure and systematics in *Cucurbitales* (*Corynocarpaceae*, *Coriariaceae*, *Tetramelaceae*, *Datiscaceae*, *Begoniaceae*, *Cucurbitaceae*, *Anisophylleaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.145. P.129–185.
- Matthews M.L., Endress P.K. 2005a. Comparative floral structure and systematics in *Grossosomatales* (*Grossosomataceae*, *Stachyuraceae*, *Staphyleaceae*, *Aphloiaceae*, *Geissolomataceae*, *Ixerbaceae*, *Strasburgeriaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.147. No.1. P.1–46.
- Matthews M.L., Endress P.K. 2005b. Comparative floral structure and systematics in *Celastrales* (*Celastraceae*, *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* Vol.149. No.2. P.129–194.
- Mauritzon J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*: Diss. Lund. 152 S.
- Mauritzon J. 1935. Etwas über Embryologie der Bignoniaceen // *Bot. Not.* S.60–77.
- Mauritzon J. 1936a. Samenbau und Embryologie einer Scitamineen // *Acta Univ. Lund.* Bd 31. Hf.9. S.1–31.
- Mauritzon J. 1936b. Zur Embryologie und systematischen Abgrenzung der Reihen *Terebinthales* und *Celastrales* // *Bot. Not.* S.161–212.
- Mayer U., Buttner G., Jürgens G. 1993. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene // *Development*. Vol.117. P.149–162.
- Mayer U., Torres Ruiz R.A., Berleth T. et al. 1991. Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo // *Nature*. Vol.353. P.402–407.
- Maze J., Lin S.C. 1975. A study of the mature megagametophyte of *Stipa elmeri* // *Canad. J. Bot.* Vol.53. No.24. P.2958–2977.
- Meese A.D. 1963. From ovule to ovary: a contribution to the phylogeny of the megasporangium // *Acta Biotheor.* Vol.16. No.2. P.127–182.
- Meese A.D. 1964a. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule — A re-appraisal of the so-called pseudo-monomerous ovary // *Acta Bot. Neerl.* Vol.13. No.1. P.97–112.
- Meese A.D. 1964b. The angiospermous ovule as a clue to the origin of the flowering plants // *Proc. X Int. Bot. Congr. Edinburgh.* P.21–22.
- Meese A.D., Bouman F. 1974. The inner integument — its probable origin and homology // *Acta Bot. Neerl.* Vol.23. No.3. P.237–249.
- Meese A.D., Houthuesen J. 1964. The structure of the pistil of *Enhelhardia spicata* (*Juglandaceae*) and its phylogenetic significance // *Acta Bot. Neerl.* Vol.13. No.2. P.352–366.
- Meinke D.W. 1982. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: evidence for gametophytic expression of the mutant genes // *Theor. Appl. Genet.* Vol.63. P.381–386.
- Meinke D.W. 1985. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana*: analysis of mutants with a wide range of lethal phases // *Theor. Appl. Genet.* Vol.69. P.543–552.
- Meinke D.W. 1986. Embryo-lethal mutants and the study of plant embryo development // *Oxford Surv. Pl. Molec. Cell Biol.* Vol.3. P.122–165.
- Meinke D.W. 1991. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana* // *Developm. Genet.* Vol.12. P.382–392.
- Menges E.S., Waller D.M., Gawler S.C. 1986. Seed set and seed predation in *Pedicularis furbishiae*, a rare endemic of the St. John River, Maine // *Amer. J. Bot.* Vol.73. No.8. P.1168–1177.
- Meyen S.V. 1987. Fundamentals of paleobotany. London; New York: Chapman and Hall Ltd. 432 p.
- Meyen S.V. 1988. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // *Bot. J. Linn. Soc.*

- Vol.97. No.2. P.171–178.
- Mignotte J., Vallade J., Bugnon F. 1989. Apex caulinares vegetatifs a promeristeme supere ou infere: Quelques variantes principales chez les plantes vasculaires // Bull. Soc. Bot. France, Lett. Bot. T.136. No.3. P.213–224.
- Mikesell J. 1988. Comparative development of viable and aborted ovules in *Phytolacca americana* L. (*Phytolaccaceae*) // Bot. Gaz. Vol.149. No.2. P.196–202.
- Mikesell J. 1990. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa // Bot. Gaz. Vol.151. No.4. P.452–464.
- Mikulska E., Rodkiewicz B. 1967a. Fine structure of four-nucleate stages and the central cell of *Lilium regale* embryo sac // Flora. Abt.A. Bd 157. No.5. S.365–372.
- Mikulska E., Rodkiewicz B. 1967b. Ultrastructure of the maturing embryo sac of *Lilium regale* // Acta Soc. Bot. Poloniae. Vol.36. No.3. P.555–566.
- Mirbel C.F.B. 1829. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat., Bot. T.17. P.302–318.
- Mirbel C.F.B. 1830. Additions aux nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Mém. Acad. Roy. Sci. Inst. France. T.19. P.629–684.
- Modrusan Z., Reiser L., Feldmann K.A., Fisher R.L., Haughn G.W. 1994. Homeotic transformation of ovules into carpel-like structures in *Arabidopsis* // Pl. Cell. Vol.6. P.333–349.
- Moeliono B.M. 1970. Cauline or carpellary placentation among dicotyledons (Axis-borne versus leaf-borne ovules). Vols 1–2. Assen: Van Goraum-Prakke. 292 p.
- Mogensen H.L. 1973. Some histochemical, ultrastructural, and nutritional aspects of the ovule of *Quercus cambelii* // Amer. J. Bot. Vol.60. No.1. P.48–54.
- Mogensen H.L. 1975. Ovule abortion in *Quercus (Fagaceae)* // Amer. J. Bot. Vol. 2. No.2. P.160–165.
- Mogensen H.L. 1981a. Ultrastructural localization of adenosine triphosphatase in the ovules of *Saintpaulia ionantha (Gesneriaceae)* and its relation to synergid function and embryo sac nutrition // Amer. J. Bot. Vol.68. No.2. P.183–194.
- Mogensen H.L. 1981b. Translocation of uranin within the living ovules of selected species // Amer. J. Bot. Vol.68. No.2. P.195–199.
- Mogensen H.L. 1985. Ultracytochemical localization of plasma membrane-associated phosphatase activity in developing tobacco seeds // Amer. J. Bot. Vol.72. No.5. P.741–754.
- Mogensen H.L., Pollak P.E. 1982. Biochemical studies of Mg²⁺, K⁺-dependent phosphatase activity in the ovules of *Nicotiana tabacum* before fertilization // Phytomorphology. Vol.32. P.109–115.
- Mogensen H.L., Rossiter P.P. 1982. Biochemical determination of Mg²⁺, K⁺-dependent, diethylstilbestrol-inhibited phosphatase activity in the ovules of *Saintpaulia ionantha* before fertilization // Amer. J. Bot. Vol.69. No.8. P.1322–1325.
- Mogensen H.L., Suthar H.K. 1979. Ultrastructure of the egg apparatus of *Nicotiana tabacum (Solanaceae)* before and after fertilization // Bot. Gaz. Vol.140. No.2. P.168–179.
- Mohan Ram H.Y. 1962. Post-fertilization development of the ovule in *Barleria cristata* // J. Indian Bot. Soc. Vol.41. No.2. P.288–296.
- Mohana Rao P.R. 1974. Nutmeg seed, its morphology and developmental anatomy // Phytomorphology. Vol.24. No.3–4. P.262–273.
- Mohana Rao P.R. 1975. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminant endosperm // Phytomorphology. Vol.25. P.215–228.
- Monteiro da Silva E.A. 1989. Desenvolvimento anatomico dos organos vegetativos do flijao (*Phaseolus vulgaris* L.). II. Apice caulinar // Univ. Fed. Vicosa. Vol.36. No.204. P.197–200.
- Mukkada A.J. 1962. Some observations on the embryology of *Dicraea stylosa* Wight // Plant embryology: A symposium / Council of Scientific and Industrial Research. New Dehli. P.139–145.

- Murbeck S. 1916. Über Organization, Biologie und Beziehungen der Neuradaceen // Lunds Univ. Ersskr. N. F. Avd.2. Bd 12. Hf.6. S.1–28.
- Murray D.R. 1979. Nutritive role of seedcoats during embryo development in *Pisum sativum* L. // Pl. Physiol. Vol.64. No.5. P.763–769.
- Mäkelä P., McLaughlin J.E., Boyer J.S. 2005. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize // Ann. Bot. Vol.96. No.5. P.939–949.
- Mücke M. 1908. Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus calamus* L. // Bot. Zeitung. Bd 66. Abt.1. S.1–23.
- Nagato J. 1979. Incorporation of H³-uridine and H³-leucine during early embryogenesis of rice and barley in caryopsis culture // Pl. Cell Physiol. Vol.20. P.765–773.
- Nagl W. 1962. Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 109. S.431–494.
- Nair N.C. 1972. Floral morphology and embryology of *Myristica malabarica* Lamk. with a discussion on certain aspects of the systematics of *Myristicaceae* // Advances in Plant Morphology. P.264–277.
- Nair N.C., Jain R.K. 1956. Floral morphology and embryology of *Balanites roxburghii* Planch. // Lloydia. Vol.19. No.4. P.269–276.
- Nair N.C., Kanate S. 1961. Floral morphology and embryology of *Parkinsonia aculeata* // Phytomorphology. Vol.17. P.77–90.
- Nair N.C., Narayanan K.R. 1961. Studies on the *Aristolochiaceae*. 2. Contribution to the embryology of *Bragantia wallichii* // Lloydia. Vol.24. No.2. P.199–203.
- Nair N.C., Sukumaran N.P. 1960. Floral morphology and embryology of *Brucea amarissima* // Bot. Gaz. Vol.121. No.3. P.175–185.
- Narasimhamurthy S.K. 1935. The life history of *Ottelia alismoides* // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.2. No.1. P.59–66.
- Narayana R. 1954. Female gametophyte, endosperm and embryo of *Lysiana exocarpi* (Behr.) Van Tiegh. // Curr. Sci. Vol.23. No.1. P.23–24.
- Narayana R. 1958. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. III. *Nuytsia floribunda* (Tabill.) R. Br. // Phytomorphology. Vol.8. No.3–4. P.306–323.
- Natesh S., Rau M.A. 1984. The embryo // Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer-Verlag. P.377–443.
- Nath R. 1993. Structural and functional aspects of ovule of *Jussiaea repens* Linn. (*Onagraceae*) with emphasis on hypostase. Phytomorphology. Vol.43. P.275–286.
- Navarro L. 1998. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenaca* (*Lamiaceae*) // Nordic J. Bot. Vol.18. No.4. P.441–446.
- Netolitzky F. 1926. Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger. 364 S.
- Neumann U., Brandizzi F., Hawes Ch. 2003. Protein transport in plant cells: in and out of the Golgi // Ann. Bot. Vol.92. No.2. P.167–180.
- Newcomb W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Canad. J. Bot. Vol.51. No.5. P.863–878.
- Newcomb W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Canad. J. Bot. Vol.51. No.5. P.879–890.
- Newcomb W., Steeves T.A. 1971. *Helianthus annuus* embryogenesis: embryo sac wall projection before and after fertilization // Bot. Gaz. Vol.132. No.4. P.367–371.
- Ng S.C., Corlett R.T. 2000. Comparative reproductive biology of the six species *Rhododendron* (*Ericaceae*) in Hong Kong, South China // Canad. J. Bot. Vol.78. No.2. P.221–229.
- Nicholas A., Bajinath H. 1994. A consensus classification for the order *Gentianales* with additional

- details on the suborder *Apocynineae* // Bot. Rev. Vol.60. P.440–482.
- Nikiticheva Z.I. 1983. The suspensor structure in some angiosperms // Proc. VII Int. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants», High Tatra (Račková dolina), June 14–17, 1982. Bratislava. P.279–282.
- Nikiticheva Z.I. 1992. Dynamics of seed structure development in angiosperms // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.401–402.
- Nikiticheva Z.I., Shamrov I.I. 2002a. Archesporium // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.112–114.
- Nikiticheva Z.I., Shamrov I.I. 2002b. Integumentary tapetum // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.122–124.
- Niklas K.J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? // Biol. Rev. Vol.79. No.4. P.871–889.
- Noher de Halac I. 1979. Fine structure of nucellar cells during development of the embryo sac in *Oenothera biennis* L. // Ann. Bot. Vol.45. No.5. P.515–521.
- Noren C.O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothea conspicua* Lindl. // Svensk Bot. Tidskr. No.2. P.101–122.
- Norstog K. 1974. Nucellus during early embryogeny in barley: fine structure // Bot. Gaz. Vol.135. No.1. P.97–103.
- Nörmer C. 1881. Beitrag zur Embryoentwicklung der Gramineen: PhD Thesis. Regensburg. 35 S.
- O'Donnel M.E., Bawa K.S. 1993. Gamete selection and patterns of ovule and seed abortion // Curr. Sci. Vol.65. No.3. P.214–219.
- Oehler E. 1927. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen // Planta. Bd 3. Hf.4. S.641–733.
- Olesen P., Bruun L. 1990. A structural investigation of the ovule in sugar beet, *Beta vulgaris*: Integuments and micropyle // Nordic J. Bot. Vol.9. No.5. P.499–506.
- Oliver F.W. 1903. The ovules of the older gymnosperms // Ann. Bot. Vol.17. No.67. P.451–476.
- Oliver F.W. 1909. On *Physostoma elegans*, Williamson, an archaic type of seed from the Palaeozoic rocks // Ann. Bot. Vol.23. P.73–116.
- Oliver F.W., Scott D.H. 1904. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron* // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Vol.197B. P.193–247.
- Olsson O. 1967. Embryological studies in the *Orchidaceae*. The genus *Hetaeria* // Svensk Bot. Tidskr. Bd 61. Hf.1. S.33–42.
- Oparka K.J., Gates P. 1981. Transport of assimilates in the developing caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.). Ultrastructure of the pericarp vascular bundle and its connections with the aleurone layer // Planta. Vol.151. P.561–573.
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics // Taxon. Vol.18. No.2. P.121–133.
- Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain) // Nordic J. Bot. Vol.17. No.6. P.639–648.
- Paliwal R.L. 1956. Morphological and embryological studies in some *Santalaceae* // Agra Univ. J. Res., Sci. Vol.5. No.1. P.193–284.
- Palm B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen: Diss. Stockholm. 185 S.
- Palser B.F., Philipson W.R., Philipson M.N. 1985. The ovary, ovule and megagametophyte in *Rhododendron* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. Vol.43. No.1. P.133–160.
- Palser B.F., Philipson W.R., Philipson M.N. 1971. Embryology of *Rhododendron*. Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R. yunnanense* // J. Indian Bot. Soc. Vol.50A. P.172–188.
- Palser B.F., Rouse J.L., Williams E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (*Ericaceae*) // Bot. Gaz. Vol.151. No.1. P.73–87.

- Panchaksharappa M.G. 1962. Embryological studies in some members of the *Zingiberaceae* // Plant embryology: A symposium / Council of Scientific and Industrial Research. New Dehli. P.224–238.
- Panchaksharappa M.G., Syamasundar J. 1975. A cytological study of ovule development in *Dipcadi montanum* Dalz. // Cytologia. Vol.40. No.2. P.141–149.
- Pant D.D. 1992. Evolutionary significance of ancient seeds and cupules // Current concepts in seed biology. Calcutta. P.21–29.
- Parameswaran N. 1959. A contribution to the embryology of *Therioophonum minutum* Engl. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.50. No.1. P.15–25.
- Payer J.B. 1857. Traite d'organogenie comparée de la fleur. T.1–2. Paris. 785 p.
- Penot M. 1965. Étude du rôle des appels moléculaires dans la circulation libérienne // Thèses Fac. Sci. Univ. Strasbourg. P.1–49.
- Penot M. 1966. Étude de la migration orientée du ^{14}C dans le liber de *Tradescantia viridis* // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.262. P.874–877.
- Periasamy K. 1962a. Studies on seeds with ruminant endosperm. II. Development of rumination in the *Vitaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. Vol.56. No.1. P.13–26.
- Periasamy K. 1962b. The ruminant endosperm: development and types of rumination // Plant embryology: A symposium / Council of Scientific and Industrial Research. New Dehli. P.62–74.
- Periasamy K. 1977. A new approach to the classification of angiosperm embryos // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.86. No.1. P.1–12.
- Periasamy K., Swamy B.G.L. 1961. Studies in the *Annonaceae*. II. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana* // J. Indian Bot. Soc. Vol.40. No.2. P.206–216.
- Peterson R.L., Scott M.G., Miller S.L. 1979. Some aspects of carpel structure in *Caltha palustris* L. (*Ranunculaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.66. P.334–342.
- Philbrick C.T., Anderson G.J. 1987. Implications of pollen/ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms // Syst. Bot. Vol.12. No.1. P.98–105.
- Philipson M.N. 1981. The haustorial synergids of *Cortaderia (Gramineae)* at maturity // Acta Soc. Bot. Poloniae. Vol.50. No.1–2. P.151–160.
- Philipson W.R. 1974. Ovular morphology and the major classification of the dicotyledons // Bot. J. Linn. Soc. Vol.68. No.1. P.89–108.
- Philipson W.R. 1977. Ovular morphology and the classification of dicotyledons // Pl. Syst. Evol. Suppl.1. P.123–140.
- Pigney L.P. 1995. Postfertilization causes of differential success of pollen donors in *Erythronium grandiflorum (Liliaceae)*: nonrandom ovule abortion // Amer. J. Bot. Vol.82. No.5. P.578–584.
- Pijl L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Berlin etc.: Springer-Verlag. 214 p.
- Pilger R. 1935. *Santalaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. Bd 16b. S.52–91.
- Pimienta E., Polito V.S. 1982. Ovule abortion in «Nonpareil» almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D.A. Webb) // Amer. J. Bot. Vol.69. No.6. P.913–920.
- Planchon J.E. 1845. Développement et caracteres des vrais et des faux arilles // Ann. Sci. Nat., Bot. T.3. P.275–312.
- Plantefol L. 1948. Fondements d'une theorie florale nouvelle: l'ontogenie de la fleur // Ann. Sci. Nat., Bot. Sér.2. P.35–182.
- Pollock E.G., Jensen W.A. 1967. Ontogeny and cytochemistry of the chalazal proliferating cells of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. // New Phytol. Vol.66. No.3. P.413–417.
- Popham R.A. 1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants // Ohio J. Sci. Vol.51. P.249–270.

- Popham R.A., Chan A.P. 1952. Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey // Amer. J. Bot. Vol.37. No.6. P.476–484.
- Poppendieck H.-H. 1987. Evolution and classification of seed plants // Progr. Bot. P.296–342.
- Prakash S. 1963. Morphological and embryological studies in the family *Loranthaceae*. X. *Barathranthus axanthus* (Korth.) Miq. // Phytomorphology. Vol.13. No.1. P.97–103.
- Prantl K. 1875. Untersuchungen zur Morphologie der Gefasskryptogamen // Flora. Hf.1. S.1–73.
- Prantl K. 1881. An elementary text-book of botany. 2nd ed. London: W. Swan Sonnenschein and Allen. 344 p.
- Prasad K. 1974. Gametophyte, structure and development of seed in *Eruca sativa* Mill. // J. Indian Bot. Soc. Vol.54. No.1. P.24–33.
- Prasad K. 1977. The development and structure of basal body in the ovule and seed of certain species of *Cruciferae* // Bot. Jahrb. Syst. Bd 98. Hf.2. S.266–272.
- Prasad K. 1979. Morphology and histochemistry of the nucellus and endosperm in certain species of *Cruciferae* // Bot. Jahrb. Syst. Bd 100. Hf.4. S.536–541.
- Puri V. 1952. Floral anatomy in relation to taxonomy // Agra Univ. J. Res. Vol.1. P.15–35.
- Puri V. 1970. The angiosperm ovule // Proc. 57th Indian Sci. Congr. Kharagpur: Press Address. P.1–36.
- Qui Y.-L., Chase M.W., Les D.H., Parks C.R. 1993. Molecular phylogenetics of the *Magnoliidae*: cladistic analysis of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL* // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.80. P.587–606.
- Raj B. 1970. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — *Buckleya lanceolata* Sieb. et Zucc. // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 46. Hf.2. S.193–207.
- Raj B. 1972. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. XIII. *Choretrum lateriflorum* R.Br. // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 120. Hf.1–2. S.143–154.
- Raju M.V. 1961. Morphology and anatomy of *Saururaceae*. I. Floral anatomy and embryology // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.48. No.2. P.107–124.
- Ram M. 1959a. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. 2. *Exocarpus*, with a discussion on its systematic position // Phytomorphology. Vol.9. No.1. P.4–19.
- Ram M. 1959b. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. III. *Leptomeria* R. Br. // Phytomorphology. Vol.9. No.1. P.20–33.
- Ramji M.V., Padmanabhan D. 1965. Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. I. Ovule and carpel // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.62. No.5. P.215–223.
- Randolf L.F. 1936. Developmental morphology of the caryopsis in maize // J. Agric. Res. Vol.53. No.12. P.881–916.
- Rao K.S., Nagaraj M. 1982. Studies in *Gentianaceae*. Embryology of *Swertia minor* (*Gentianaceae*) // Canad. J. Bot. Vol.60. No.2. P.141–151.
- Rao P.R.M., Sood S.K. 1979. Embryology of *Habenaria densa* (*Orchidaceae*) // Bot. Not. Vol.132. No.2. P.146–148.
- Rappaport J., Satina S., Blakeslee A.F. 1950. Extracts of ovular tumors and their inhibition of embryo growth in *Datura* // Amer. J. Bot. Vol.37. No.8. P.586–595.
- Rathore R.K.S., Singh R.P. 1968. Embryological studies in *Brassica campestris* var. Yellow Sarson Prain // J. Indian Bot. Soc. Vol.47. No.3–4. P.341–349.
- Rauch K. 1936. Cytologische-embryologische Untersuchungen an *Scurrula atropurpurea* Dans. und *Dendrophthoe pentandra* Miq. // Ber. Schweiz. Bot. Ges. Bd 45. No.1. S.5–61.
- Rauch W., Scholch H.F. 1965. Weitere Untersuchungen an *Didieraceen*. 2. Teil. Infloreszenz-, blutenmorphologische und embryologische Untersuchungen mit Ausblick auf die systematische Stellung der *Didieraceen* // Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss. No.3. 227 S.
- Rembert D.H. Ovule ontogeny, megasporogenesis, and early gametogenesis in *Trifolium repens* (*Papilionaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.44. P.483–488.
- Rice K.A., Donogue M.J., Olmstead R.G. 1997. Analyzing large data sets: *rbcL* 500 revised // Syst.

- Biol. Vol.46. P.554–563.
- Richard L.C.M. 1808. Demonstrations botaniques ou analyse du fruit considere en générale. Paris. 111 p.
- Rietsema J., Satina S., Blakeslee A.F. 1954. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol.40. P.424–431.
- Robards A.W., Lucas W.J. 1990. Plasmodesmata // Annual Rev. Pl. Physiol. Pl. Molec. Biol. Vol.41. P.369–419.
- Robinson-Beers K., Pruitt R.E., Gasser C.S. 1992. Ovule development in wild-type *Arabidopsis* and two female sterile mutants // Pl. Cell. Vol.4. P.1237–1249.
- Rocén Th. 1927. Zur Embryologie der Centrospermen: Diss. Uppsala. 184 S.
- Rodkiewicz B. 1967. Walls with callose in the megaspores and hypostase of ovules of *Antirrhinum majus* observed in a fluorescence microscope // Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol. Vol.15. No.5. P.493–495.
- Rogers S.O., Bonnett H.T. 1989. Evidence for apical initial cells in the vegetative shoot apex of *Hedera helix* cv. Goldheart // Amer. J. Bot. Vol.76. No.4. P.539–545.
- Rošň W. 1949. Endosperm development in *Campanulaceae* and closely related families // Bot. Not. Hf.2. S.137–147.
- Rost T.L., Lersten N.R. 1970. Transfer aleurone cells in *Setaria lutescens* (*Gramineae*) // Protoplasma. Vol.71. No.4. P.403–408.
- Roth I. 1957. Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* und ihre morphologische Bedeutung // Flora. Bd 145. Hf.1–2. S.212–235.
- Rudall P.J. 1997. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics // Bot. Rev. Vol.63. No.2. P.140–181.
- Sachs J. 1874. Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwertigen Stand der Wissenschaft. Leipzig: W. Engelmann. 928 S.
- Saini H.S., Lalonde S. 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity // J. Crop Prod. Vol.1. P.223–248.
- Saini H.S., Westgate M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought // Advances Agron. Vol.68. P.59–96.
- Saint-Hilaire A. de. 1841. Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie vegetale, la terminologie, la botanique comparée, l'examen de la valeur des caracteres dans les diverses familles naturelles. Paris: P.-J. Loss. 930 p.
- Samuelsson G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornes types // Svensk Bot. Tidskr. Bd 7. Hf.2. S.97–188.
- Sastri R.L.N. 1955. Structure and development of nutmeg seeds // Curr. Sci. Vol.24. No.5. P.172–173.
- Sastri R.L.N. 1962. Studies in *Lauraceae*. III. Embryology of *Cassytha* // Bot. Gaz. Vol.123. No.3. P.197–206.
- Sastri R.L.N. 1969. Comparative morphology and phylogeny of the *Ranales* // Biol. Rev. Vol.44. No.3. P.291–319.
- Satina S. 1945. Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development und structure of the ovule // Amer. J. Bot. Vol.32. No.1. P.72–81
- Satina S., Rappaport J., Blakeslee A. F. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura* // Amer. J. Bot. Vol.37. P.576–586.
- Sato S.-I. 1986. Changes in the distribution of iron during embryo sac of *Hemerocallis middendorffii* var. *esculenta* // Jap. J. Genet. Vol.61. P.83–87.
- Sato Y. 1976. Embryological studies of some cornaceous plants // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Ser.4 (Biol.). Vol.37. No.2. P.117–130.
- Sattler R. 1974. A new approach to gynoecial morphology // Phytomorphology. Vol.24. No.1–2. P.22–34.

- Scheckler S.E. 1985. Seed plant diversity in the Late Devonian (Fammenian) // Amer. J. Bot. Vol.72. P.900–906.
- Schellenberg G. 1932. Über Systembildung und über die Reihe der *Santalales* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd 50A. S.345–378.
- Schemske D.W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica // Biotropica. Vol.12. No.3. P.169–181.
- Schleiden M.F. 1837. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen // Arch. Naturgesch. (Wiegmann). Jahrg.3. Bd 1. S.289–320.
- Schleiden M. 1839. Über die Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen // Verh. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Natüf. Bd 11. S.27–58.
- Schleiden M. 1843. Grundzuge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze. T.2. Morphologie. Organologie. Leipzig: W. Engelmann. 564 S.
- Schmid E. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* // Beih. Bot. Centralbl. Bd 20. Abt.1. S.175–299.
- Schmidt A. 1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten // Bot. Arch. Bd 8. Hf.1–2. S.345–404.
- Schmitz F. 1872. Die Blüten-Entwicklung der Piperaceen // Bot. Abh. Morphol. Physiol. Bd 2. Hf.1. S.1–74.
- Schnarf K. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten // Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Bd 94. S.211–275.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger. 689 S.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 354 S.
- Schneider E. 1978. Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. IX. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. // Bot. Gaz. Vol.139. No.2. P.223–230.
- Schneitz K. 2000. The genetic analysis of ovule development // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б. Батыгина. Т.3. СПб.: Мир и семья. С.370–378.
- Schneitz K., Hulskamp M. Pruit R.E. 1995. Wild-type development in *Arabidopsis thaliana*: light microscope study of cleared whole-mount tissue // Plant J. Vol.7. No.5. P.731–749.
- Schulz P., Jensen W.A. 1966. Ultrastructure and histochemistry of the chalazal proliferating cells in the ovule of *Capsella bursa-pastoris* // Amer. J. Bot. Vol.53. No.6. P.605–615.
- Schulz P., Jensen W.A. 1968. *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. Vol.55. No.7. P.807–819.
- Schulz P., Jensen W.A. 1969. *Capsella* embryogenesis: the suspensor and the basal cell // Protoplasma. Vol.67. P.139–163.
- Schulz P., Jensen W.A. 1971. *Capsella* embryogenesis: The chalazal proliferating tissue // J. Cell Sci. Vol.8. P.139–163.
- Schulz P., Jensen W.A. 1977. Cotton embryogenesis: The early development of the free nuclear endosperm // Amer. J. Bot. Vol.64. P.384–394.
- Schweiger J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen // Flora. Bd 94. S.339–379.
- Schwere S. 1896. Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen // Flora. Bd 82. Hf.1. S.32–66.
- Scott D.H., Maslen A.J. 1907. The structure of palaeozoic seeds, *Trigonocarpus Parkinsoni*, Brongniart, and *Trigonocarpus Veri*, sp.nov. I // Ann. Bot. Vol.21. No.81. P.89–134.
- Sedgley M. 1989. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (*Symphyomyrtus*) // Bot. Gaz. Vol.150. No.3. P.271–280.

- Serrato-Valenti G., Cornara L., Modenesii P., Profumo P. 1991. The aril of the *Strelitzia reginae* Banks seed: structure and histochemistry // Ann. Bot. Vol.67. No.6. P.475–478.
- Shah C.K. 1963. The life history of *Juncus bufonius* Linn. // J. Indian Bot. Soc. Vol.42. No.2. P.238–251.
- Shamanna S. 1954. A contribution to the embryology of *Olaix wightiana* Wall. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.39. No.6. P.249–256.
- Shamanna S. 1955. A contribution to the embryology of *Opilia amentacea* Roxb. // Curr. Sci. Vol.24. No.5. P.165–167.
- Shamrov I.I. 1991. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. Vol.41. No.3–4. P.213–229.
- Shamrov I.I. 1992. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.501–502.
- Shamrov I.I. 1996a. Genealogical and dynamic approaches to embryo study // Abstr. «Plant embryogenesis workshop». Hamburg, Germany. P.26.
- Shamrov I.I. 1996b. Ovule development and significance of its features for *Gentianaceae* systematics // Opera Bot. Belg. Vol.7. P.113–118.
- Shamrov I.I. 1996c. Problem of periodization in ovule and seed development // Abstr. Int. Conf. «Reproductive biology 96 in systematics, conservation and economic botany», Royal Botanic Gardens, Kew. P.53.
- Shamrov I.I. 1997. Nucellus typification and ovule classification // Bull. Polish Acad. Sci. Biol. Sci. Vol.45. No.2–4. P.1–10.
- Shamrov I.I. 1998. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. Vol.120. No.3. P.377–407.
- Shamrov I.I. 2000a. Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.42. No.1. P.61–67.
- Shamrov I.I. 2000b. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.42. No.2. P.9–20.
- Shamrov I.I. 2002a. Ovule and seed in *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) with peculiar developmental pattern of endothelium formation // Acta Biol. Cracov. Ser. Biol. Vol.44. No.1. P.79–90.
- Shamrov I.I. 2002b. Ovular primordium // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.101–103.
- Shamrov I.I. 2002c. Integument // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.118–121.
- Shamrov I.I. 2002d. Integumental epidermis // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.121–122.
- Shamrov I.I. 2002e. Integumental parenchyma // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.124–125.
- Shamrov I.I. 2002f. Operculum // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH, USA): Science Publishers. Vol.1. P. 125–126.
- Shamrov I.I. 2002g. Micropylar collar // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH, USA): Science Publishers. Vol.1. P.126.
- Shamrov I.I. 2002h. Obturator // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.128–130.
- Shamrov I.I. 2002i. Chalaza // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH, USA): Science Publishers. Vol.1. P.130–132.
- Shamrov I.I. 2002j. Funiculus // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.132.

- Shamrov I.I. 2002k. Postament // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.135–136.
- Shamrov I.I. 2002m. Podium // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.1. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.137.
- Shamrov I.I. 2004. Identity criteria of ovule structures in the light of embryological evidence // Мат-лы X шк. теор. морфологии. Киров. С.135–140.
- Shamrov I.I. 2006. Evolutionary aspects of endosperm development // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol.2. Enfield (NH, USA): Science Publishers. P.162–169.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003a. Critical stages of ovule and seed development // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.45. No.1. P.167–172.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003b. Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development // Ботан. журн. Т.88. № 12. С.37–61.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003c. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) under industrial pollution // Мат-лы IV Міжнар. наук. конф. «Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку». Донецьк: ТОВ «Лебідь». С.169–171.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Lakshmi Sita G., Batygina T.B. 1992. The peculiarity of ovule development in *Santalum album* (*Santalaceae*) // Abstr. XII Int. Symp. Columbus, USA. P.62.
- Shannon J.C., Poeter G.A., Knievel D.P. 1986. Phloem unloading and transfer of sugars into developing corn endosperm // Proc. Int. Conf. «Phloem transport», New York. Vol.1. P.265–277.
- Sheridan W.F., Avalkina N.A., Shamrov I.I., Batygina T.B., Golubovskaya I.N. 1996. The *mac1* gene: controlling the commitment to one meiotic pathway in maize // Genetics. Vol.142. No.3. P.1009–1020.
- Sheridan W.F., Clark J.K. 1993. Mutational analysis of morphogenesis of the maize embryo // Plant J. Vol.3. P.347–358.
- Sheridan W.F., Neuffer M.G. 1980. Defective kernel mutants of maize. II. Morphological and embryo culture studies // Genetics. Vol.95. P.945–960.
- Sheridan W.F., Neuffer M.G. 1981. Maize mutants altered in embryo development // Levels of genetic control in development / Eds. S. Subtelney, U. Abbot. New York: Alan R. Liss. P.1137–1156.
- Sheridan W.F., Neuffer M.G. 1982. Maize developmental mutants // J. Heredity. Vol.73. P. 318–329.
- Shuraki Y.D., Sedgley M. 1996. Fruit development of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity // Austral. J. Bot. Vol.44. No.1. P.35–45.
- Silk W.K. 2006. Moving with the flow: what transport laws reveal about cell division and expansion // J. Pl. Res. Vol.119. No.1. P.23–29.
- Singh M., Bhalla P.L., Malik C.P. 1979. Peroxidase localization during embryogenesis in *Tropaeolum majus* // Phytomorphology. Vol.29. No.3–4. P.306–309.
- Singh R.P. 1968. Structure and development of seeds in *Euphorbiaceae: Melanthesa rhamnoides* Wt. // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 45. Hf.1. S.127–133.
- Singh S., Wallis B. 1992. The ovarian transmitting tissue in *Lilium regale* // Int. J. Pl. Sci. Vol.153. No.2. P.205–211.
- Skottsberg C. 1913. Morphologische und embryologische Studien über die *Myzodendraceae* // Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd 51. S.34–46.
- Smith F.H., Smith E.C. 1942 (1943). Floral anatomy of the *Santalaceae* and some related forms // Oregon State Monogr. No.5. P.1–93.
- Soejima A. 1990. The histogenesis of integuments in some species of *Menispermaceae* // Bot. Mag. (Tokyo). Vol.103. No.1070. P.209–216.
- Sogo A., Tobe H. 2006. Mode of pollen-tube growth in pistils of *Myrica rubra* (*Myricaceae*): a comparison with related families // Ann. Bot. Vol.97. No.1. P.71–77.

- Solbrig O.T. 1976. On the relative advances of cross- and self-fertilization // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.63. No.2. P.262–276.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Nickrent D.L. et al. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.84. P.1–49.
- Sood S.K. 1986. Gametogenesis, integuments initiation and embryogeny in three spesies of *Habenaria* (*Orchidaceae, Orchideae*) // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.96. No.6. P.487–494.
- Sood S.K., Shan N. 1987. Gametogenesis, embryogeny and pericarp of *Rhynchostylis retusa* Blume (*Epidendreae, Orchidaceae*) // Phytomorphology. Vol.37. No.4. P.307–316.
- Souignes R. 1907. Développement et structure du tégument seminal chez les Solanacées // Ann. Sci. Nat., Bot. Sér.9. T.6. P.1–24.
- Souignes R. 1937. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. VII. Les lois du développement. Paris: Hermann. 94 p.
- Souignes R. 1939. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. X. Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (Partie générale). Paris: Hermann. 95 p.
- Sporne K.P. 1969. The ovule as an indicator of evolutionary status in angiosperms // New Phytol. Vol.68. P.555–566.
- Sporne K.R. 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons // Phytomorphology. Vol.4. No.3–4. P.275–278.
- Stebbins G.L. 1974. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge (MA, USA): Belknap Press of Harvard Univ. Press. 380 p.
- Steffen K. 1955. Kern- und Nucleolen Wachstum bei endomitotischer Polyploidisierung (Ein Beitrag zur karyologischen Anatomie von *Pedicularis palustris* L.) // Planta. Bd 45. S.379–394.
- Stefureac I.I., Tâbăcaru C. 1982. Certains aspects de l'embriologie chez le noyer en relation avec la famille des *Juglandaceae* // Rev. Roumaine Biol., Sér. Biol. Vég. T.27. No.2. P.105–110.
- Stenar H. 1925. Embryologische Studien I und II: I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen: Diss. Upsala. 137 S.
- Stenar H. 1933. Zur Embryologie der *Agapanthus*-Gruppe // Bot. Not. S.520–530.
- Stenar H. 1938. Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench // Bot. Not. S.515–527.
- Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions // Annual Rev. Ecol. Syst. Vol.12. P.253–279.
- Sterling C. 1963. The affinities of *Princepia* (*Rosaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.50. No.7. P.765–783.
- Steyn E.M.A., Robbertse P.J., Smith D. 1993. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the «Fuerte» avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion // Sexual Pl. Reprod. Vol.6. No.1. P.87–97.
- Stockard Ch.R. 1921. Developmental rate and structural expression: an experimental study of twins, double monsters and single deformities, and interaction among embryonic organs during their origin and development // Amer. J. Anat. Vol.28. P.115–226.
- Stolt K.A.H. 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen // Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd 61. No.14. S.1–56.
- Stolt K.A.H. 1927. Über die Embryologie von *Gentiana prostrata* Hank und die Antipoden der Gentianaceen // Bot. Not. S.225–242.
- Stopes M. 1905. On the double nature of the cycadean integument // Ann. Bot. Vol.19. No.13. P.561–566.
- Strasburger E. 1872. Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena: Fischer. 135 S.
- Strasburger E. 1879. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena: Fischer. 173 S.
- Strasburger E. 1902. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen // Jahrb. Wiss. Bot. Bd 37. Hf.3. S.477–526.

- Stushnoff C., Palser B.F. 1969. Embryology of five *Vaccinium* taxa including diploid, tetraploid, and hexaploid species or cultivars // *Phytomorphology*. Vol.19. P.312–331.
- Subramanyam K. 1949. An embryological study of *Lobelia pyramidalis* Wall, with special reference to the mechanism of nutrition of the embryo in the family *Lobeliaceae* // *New Phytol.* Vol.48. No.3. P.365–373.
- Subramanyam K. 1960a. Nutritional mechanism of the seed. I. Nutritional mechanism of the embryo sac // *J. Madras Univ. Sect.B.* Vol.30. P.29–44.
- Subramanyam K. 1960b. Nutritional mechanism of the seed. II. Nutritional mechanism of the embryo // *J. Madras Univ. Sect.B.* Vol.30. P.45–56.
- Subramanyam K., Narayana L.L. 1968. Floral anatomy and embryology of *Primula floribunda* Wall. // *Phytomorphology*. Vol.48. No.1. P.105–113.
- Summer M.J. 1989. Development of the megagametophyte central cell of *Brassica campestris* // *Amer. J. Bot.* Vol.76. No.6. P.60.
- Summer M.J., Van Caesele L. 1989. The ultrastructure and cytochemistry of egg apparatus of *Brassica campestris* // *Canad. J. Bot.* Vol.67. No.1. P.177–190.
- Sung S.-S., Sheih W.J., Geiger D.R., Black C.C. 1994. Growth, sucrose synthase, invertase activities of developing *Phaseolus vulgaris* L. fruits // *Pl. Cell Envir.* Vol.17. P.419–426.
- Svedelius N. 1902. Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen // *Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. Bd 28. No.4. S.1–16.*
- Svensson H.G. 1925. Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Boraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endosperm bildung. Uppsala. 176 S.
- Svensson H.G. 1926. Zytologische-embryologische Solanaceen Studien. 1. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger* // *Svensk Bot. Tidskr. Bd 20. Hf.3. S.420–434.*
- Svoma E. 1998a. Seed morphology and anatomy in some *Annonaceae* // *Pl. Syst. Evol.* Vol.209. No.3–4. P.177–204.
- Svoma E. 1998b. Studies on the embryology and gynoecium structures in *Drimys winteri* (*Winteraceae*) and some *Annonaceae* // *Pl. Syst. Evol.* Vol.209. No.3–4. P.205–229.
- Swamy B.G.L. 1947. On the life history of *Vanilla planifolia* // *Bot. Gaz.* Vol.108. P.449–456.
- Swamy B.G.L. 1949. Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny // *Amer. Midl. Naturalist.* Vol.41. No.1. P.184–232.
- Swamy B.G.L. 1960. Contributions to the embryology of *Cansjera rheedi* // *Phytomorphology*. Vol.10. No.4. P.397–409.
- Swamy B.G.L., Ganapathy P.M. 1957. On endosperm in dicotyledons // *Bot. Gaz.* Vol.119. No.1. P.47–50.
- Swamy B.G.L., Krishnamurty K.V. 1970. On the so-called endothelium in the monocotyledons // *Phytomorphology*. Vol.20. No.3. P.262–269.
- Swamy B.G.L., Parameswaran N. 1963. The helobial endosperm // *Biol. Rev.* Vol.38. No.1. P.1–50.
- Swamy B.G.L., Periasamy K. 1964. The concept of the conduplicate carpel // *Phytomorphology*. Vol.14. No.2. P.319–327.
- Szujko-Lacza J. 1978. Hypostase, embryonic sac and endosperm in *Anethum graveolens* L., and in various families // *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.* Vol.29. No.3. P.255–271.
- Takao S. 1968. A study in the development of embryo sac in *Impatiens textori* // *Bot. Mag. (Tokyo)*. Vol.48. P.310–317.
- Takaso T., Bouman F. 1984. Ovule ontogeny and seed development in *Potamogeton natans* (L.) (*Potamogetonaceae*), with a note of campylotropous ovule // *Acta Bot. Neerl.* Vol.33. No.4. P.519–533.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press. 643 p.

- Taylor D.W. 1991. Angiosperm ovules and carpels: their characters and polarities, distribution in basal clades, and structural evolution // Postilla. Vol.208. P.1–40.
- Taylor T.N., Millay M.A. 1981. Morphological variability of Pennsylvanian *Lycopodioid* seed ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol.32. P.27–62.
- Thomas H.H. 1935. On the concepts of plant morphology // New Phytol. Vol. 34. No.2. P.113–121.
- Thorne J.H. 1985. Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds // Annual Rev. Pl. Physiol. Vol.36. P.317–343.
- Tiagi B. 1965. Development of the seed and fruit of *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. // Canad. J. Bot. Vol.43. No.12. P.1511–1521.
- Tilton V.R. 1980a. Aberrant ovules in angiosperms: A review of selected examples and new observations on *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) // Proc. Iowa Acad. Sci. Vol.87. P.23–28.
- Tilton V.R. 1980b. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperms ovules // Canad. J. Bot. Vol.58. P.2059–2066.
- Tilton V.R., Horner H.T. 1980. Stigma, style and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and their function in reproductive process // Amer. J. Bot. Vol.67. No.7. P.1113–1131.
- Tilton V.R., Lersten N.R. 1981. Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. III. Nucellus and megagametophyte // New Phytol. Vol.88. No.3. P.439–457, 459–476, 477–504.
- Tilton V.R., Mogensen H.L. 1979. Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization // Phytomorphology. Vol.29. No.3–4. P.338–350.
- Tilton V.R., Wilcox L.W., Palmer R.G., Albertsen M.C. 1984. Stigma, style and obturator of soybean, *Glycine max* (L.) Herr. (*Leguminosae*) and their function in the reproductive process // Amer. J. Bot. Vol.71. No.4. P.676–686.
- Titova G.E., Batygina T.B. 1996. Is the embryo of Nymphaealean plants (*Nymphaeales* s. l.) a dicotyledonous? // Phytomorphology. Vol.46. No.2. P.171–190.
- Titova G.E., Shamrov I.I., Batygina T.B. 1993. Comparative embryology of *Nymphaeales* s. l. in relation to phylogeny and taxonomy // Abstr. XV Int. Bot. Congr. Yokohama. P.235.
- Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A. 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyle // Bull. Polish Acad. Sci. Vol.45. No.2–4. P.81–92.
- Tiwari S.C., Bouman F., Kapil R.N. 1977. Ovule ontogeny in *Tropaeolum majus* // Phytomorphology. Vol.27. No.4. P.350–358.
- Tobe H., Raven P.H. 1985. The histogenesis and evolution of integuments in *Onagraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol.72. No.3. P.451–468.
- Tokuoka T., Tobe H. 2001. Ovules and seeds in subfamily *Phyllanthoideae* (*Euphorbiaceae*): structure and systematic implications // J. Pl. Res. Vol.114. No.1113. P.75–92.
- Tokuoka T., Tobe H. 2003. Ovules and seeds in *Acalyphoideae* (*Euphorbiaceae*): structure and systematic implications // J. Pl. Res. Vol.116. No.5. P.355–380.
- Tomlinson P.B. 1969. On the morphology and anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (*Hydrocharitaceae*). III. Floral morphology and anatomy // Bull. Mar. Sci. Vol.19. P.286–305.
- Torshilova A.A., Titova G.E., Batygina T.B. 2003. Female reproductive structures and seed development in *Dioscorea nipponica* Makino (*Dioscoreaceae*) // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.45. No.1. P.149–154.
- Traub M. 1881. Observations sur les Loranthacées. 1. Développement des sac embryonnaires dans le *Loranthus sphaerocarpus*. 2. Embryogénie du *L. sphaerocarpus* // Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. T.2. Pt 1. P.54–76.
- Traub M. 1882. Observations sur les Loranthacées // Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. T.3. Pt 1. P.184–190.

- Treviranus G.R. 1805. Biologie oder Phylosophie der lebenden Natur. Bd 3. Göttingen: Johann Friedrich Rower. 226 S.
- Troll W. 1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt // *Planta*. Bd 6. Hf.2. S.255–276.
- Troll W. 1939. Die morphologische Natur der Karpelle // *Chron. Bot.* Bd 5. Hf.1. S.38–41.
- Tucker S.C., Kantz K. 2001. Open carpels with ovules in *Fabaceae* // *Int. J. Pl. Sci.* Vol.162. No.5. P.1065–1073.
- Tukey H.B. 1933. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium* // *Bot. Gaz.* Vol.94. No.3. P.433–468.
- Tung S.D.H., Ye X.L., Yeung E.C., Zee S.Y. 1999. Ultrastructural aspects of megasporogenesis in *Cymbidium sinense (Orchidaceae)* // *Lindleyana*. Vol.14. No.4. P.178–192.
- Turpin P. 1806. Memoire sur l'organe par lequel le fluide fécondant peut s'entreprendre dans l'ovule des végétaux // *Ann. Mus. Hist. Nat.* T.7. P.199–211.
- Umeda A., Imaichi R., Kato M. 1994. Ovular development and morphology of the outer integument of *Magnolia grandiflora (Magnoliaceae)* // *Amer. J. Bot.* Vol.81. P.361–367.
- Vallade J. 1989. Embryogenesis and research of fundamental morphogenetic processes // Some aspects and actual orientation in plant embryology: Dedicatory volume to Prof. A. Lebigue / Eds. J. Paré, M. Bugnicourt / Université Picardie, Amiens, France. P.171–187.
- Van der Heiden E., Bouman F. 1988. Studies in *Annonaceae*. X. Seed anatomy of the *Annona* group // *Bot. Jahrb. Syst.* Bd 110. S.117–135.
- Van Dongen J.T., Ammerlaan A.M.H., Wouterlood M. et al. 2003. Structure of the developing pea seed and post-phloem transport pathway of nutrient // *Ann. Bot.* Vol.91. No.6. P.729–737.
- Van Haan H.R.M. de. 1920. Contribution to the knowledge of the morphological value and phylogeny of ovule and its integuments // *Rec. Trav. Bot. Neerl.* T.17. P.219–324.
- Van Heel W.A. 1970. Distally lobed integuments in angiosperm ovules // *Blumea*. Vol.18. No.1. P.67–70.
- Van Heel W.A. 1971. The distally lobed inner integument of *Hernandia peltata* Meissn. in DC. (*Hernandiaceae*) // *Blumea*. Vol.19. No.2. P.147–148.
- Van Heel W.A. 1982. Note on the structure of developing seeds of *Knema* and *Horsfieldia (Myristicaceae)* // *Blumea*. Vol.28. No.1. P.53–60.
- Van Heel W.A., Bouman F. 1972. Notes on early development of the integuments in some *Juglandaceae* together with some general questions on the structure of angiosperm ovules // *Blumea*. Vol.20. No.1. P.157–159.
- Van Tieghem Ph. 1893. Sur la structure de la fleur des *Nuytsia* et *Gaiadendron*, comparée a celle des Loranthacées parasites // *Bull. Soc. Bot.* T.40. P.341–361.
- Van Tieghem Ph. 1898. Structure des quelques ovules et parti qu'on peut pour améliorer la classification // *J. Bot. France*. T.12. No.13–14. P.197–220.
- Van Tieghem Ph. 1901. L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables // *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)*. T.7. No.8. P.412–418.
- Van Tieghem Ph. 1902. L'hypostase dans le fruit et dans la graine // *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)*. T.8. No.1. P.43.
- Van Tieghem Ph. 1903. Sur l'hypostase // *Ann. Sci. Nat., Bot. Sér.8*. T.17. P.347–362.
- Van Went J.L. 1989. Integumentary tapetum in *Impatiens walleriana* ovules // Some aspects and actual orientation in plant embryology: Dedicatory volume to Prof. A. Lebigue / Eds. J. Paré, M. Bugnicourt / Université Picardie, Amiens, France. P.271–279.
- Vasilyeva V.E. 1992. Comparison of the early stages of lotus seed development *in situ* and *in vivo* / Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.590–591.

- Vasilyeva V.E., Batygina T.B., Titova G.E. 1987. Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology. Vol.37. No.4. P.349–358.
- Vasilyeva V.E., Titova G.E., Ermakov J.P., Morozova N.M., Chochya K.A. 1988. Time and space concordance of the growth, differentiation and metabolism in the developing seed of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Sexual reproduction in higher plants. Proc. 10th Int. Symp. Siena, Italy / Eds. M. Cresti, P. Gori, E. Pacini. Berlin etc.: Springer-Verlag. P.487.
- Vassilyev A.E., Lobkov P.A. 1990. Filiform apparatus of synergids: structure and functions // Abstr. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, USSR, July 3–7, 1990. P.129.
- Vaughton G. 1993. Nonrandom patterns of fruit set in *Banksia spinulosa* (Proteaceae): interovary competition within and among inflorescens // Int. J. Pl. Sci. Vol.154. No.2. P.306–313.
- Vazart B., Vazart J. 1965. Intrastructure de l'ovule du Lin, *Linum usitatissimum* L. I. L'assise jaquette ou endotholium // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. T.261. No.11. P.2927–2930.
- Venkata Rao C. 1953. Contributions to the embryology of *Sterculiaceae*. V // J. Indian Bot. Soc. Vol.32. No.4. P.208–238.
- Venkatenswarlu J., Prakasa Rao S. 1972. Embryological studies in some *Combretaceae* // Bot. Not. Vol.125. No.2. P.161–179.
- Ventura M. 1938. Osservazioni embriologiche su *Arechavaletaria uruguayensis* Speg. // Ann. Bot. (Rome). T. 21. No.3. P.527–533.
- Venturelli M. 1981. Embriologia de *Struthanthus vulgaris* (Loranthaceae — Loranthoideae) // Kurtziana. T.14. P.73–100.
- Venturelli M., Bouman F. 1986. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae) // Acta Bot. Neerl. Vol.35. No.4. P.497–516.
- Vesque J. 1878. Développement du sac embryonnaire des phanerogames angiospermes // Ann. Sci. Nat. Sér.6. T.6. P.237–285.
- Vij S.P., Kaur P., Bhanwra R.K. 1999. Embryological studies in *Epipactis gigantean* (Orchidaceae) // Lindleyana. Vol.14. No.3. P.160–167.
- Vijayaraghavan M.R., Dhar U. 1976. *Scytometalum tieghemii* — embryologically unexplored taxon and affinities of the family *Scytometalaceae* // Phytomorphology. Vol.26. No.1. P.16–22.
- Vijayaraghavan M.R., Jensen W.A., Ashton M.E. 1972. Synergids of *Aquilegia formosa* — their histochemistry and ultrastructure // Phytomorphology. Vol.22. No.2. P.144–159.
- Vijayaraghavan M.R., Misra G., Saxena P. 1988a. Nutrient transport during embryonic development in angiosperm plants // Sci. Progr. Oxford. Vol.72. P.467–480.
- Vijayaraghavan M.R., Misra G., Sujata V. 1988b. Wandlabyrinth in the embryo sac of *Nigella damascena* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci., Pl. Sci. Vol.98. No.4. P.261–268.
- Vijayaraghavan M.R., Neeru Seth, Alka Jain. 1988c. Ultrastructure and histochemistry of angiosperm embryo sac — an overview // Proc. Indian Natl. Sci. Acad., Pt B. Vol.54. No.1. P.93–110.
- Vijayaraghavan M.R., Padmanabhan N. 1969. Morphology and embryology of *Centaurium ramosissimum* Druce and affinities of the *Gentianaceae* // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 46. Hf.1. S.15–37.
- Vijayaraghavan M.R., Prabhakar K. 1981. Ontogenetical and histochemical studies on chalazal proliferating tissue in *Iberica amara* and *Alyssum maritimum* // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 56. Hf.1. S.7–17.
- Vijayaraghavan M.R., Prabhakar K. 1984. The endosperm // Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin etc.: Springer-Verlag. P.319–376.
- Vishnyakova M.A. 1991. Callose as an indicator of sterile ovules // Phytomorphology. Vol.41. No.3–4. P.245–252.
- Von Teigman I., Van Wyk A.E. 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance // Bot. J. Linn.

- Soc. Vol.105. P.211–237.
- Voronova O.N., Shamrov I.I., Batygina T.B. 2003. Ovule morphogenesis in normal and mutant *Zea mays* // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.45. No.1. P.155–160.
- Waller D.W. 1979. The relative costs of self- and cross fertilized seeds in *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.66. No.2. P.313–320.
- Wallis B. 1992. Ultrastructure of the ovarian transmitting tissue in *Lilium regale* // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. SPb.: Nauka. P.607–608.
- Walton J. 1949. An ovuliferous fructification of lower carboniferous age from Dunbartonshire // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol.61. Pt 3. P.719–728.
- Walton J. 1952. L'évolution des téguments et de la protection du sporange // Année Biol. Sér.3. T.28. Fasc.5–6. P.129–133.
- Walton J. 1953. Evolution of the ovule in pteridosperms // Advancem. Sci. Vol.10. P.223–230.
- Wang N., Fisher D.B. 1994. The use of fluorescent tracers to characterize the port-phloem transport pathway in maternal tissues of developing wheat grains // Pl. Physiol. Vol.104. P.17–27.
- Ward H.M. 1880. A contribution to our knowledge of the embryo sac in angiosperms // J. Linn. Soc. Bot. London. Vol.17. No.104–105. P.519–546.
- Wardlaw C.W. 1955. Embryogenesis in plants. London: Methuen. 391 p.
- Wareing P.F., Phillips J.D.J. 1978. The control of growth and differentiation in plants. New York; Toronto. 347 p.
- Warming E. 1873. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh. Morphol. Physiol. Bd 2. Hf.2. S.1–90.
- Warming E. 1874. Bemerkungen über das Eichen // Bot. Zeitung. Bd 32. No.30. S.465–470.
- Warming E. 1878. De l'ovule // Ann. Sci. Nat., Bot. Sér.6. T.5. P.175–266.
- Warming E. 1913. Observations sur la valeur systématique de l'ovule // Mindeskr. Japet. Steenstr. København. T.24. P.1–45.
- Werker E. 1997. Seed anatomy. Berlin; Stuttgart. 424 p.
- Westermaier M. 1890. Zur Embryologie der Phanerogamen insbesondere über die sogenannten Antipoden // Nova Acta Leop. Bd 57. No.1. S.1–30.
- Wettstein R. 1934. Handbuch der systematischen Botanik. Wien. 345 S.
- White P.R. 1928. Studies on the banana: an investigation of the floral morphology and cytology of certain types of the genus *Musa* // Zeitschr. Zellf. Mikroskop. Anat. Bd 7. Hf.5. S.673–733.
- Wiens D., Calvin C.L., Wilson C.A. et al. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants // Oecologia. Vol.71. No.5. P.501–509.
- Wiger J. 1935. Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simaroubaceae* and *Burseraceae*. Lund. 130 S.
- Willemse M.T.M., Bednara J. 1979. Polarity during megasporogenesis in *Gasteria verrucosa* // Phytomorphology. Vol.29. No.1. P.156–165.
- Willemse M.T.M., Franssen-Verheijen M.A.W. 1983. Ovular development // Proc. VII Int. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants», High Tatra (Račková dolina), June 14–17, 1982. Bratislava. P.177–181.
- Willemse M.T.M., Van Went J.L. 1984. The female gametophyte // Embryology of angiosperms / Ed. B.M. Johri. Berlin et al.: Springer-Verlag. P.159–196.
- Williamson P.S., Moseley M.F. 1989. Morphological studies of the *Nymphaeaceae* sensu lato. XVII. Floral anatomy of *Ondinea purpurea* subspecies *purpurea* (*Nymphaeaceae*) // Amer. J. Bot. Vol.76. P.1779–1794.
- Wilms H.J. 1980. Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot. Neerl. Vol.29. No.4. P.243–260.
- Wilms H.J. 1981. Ultrastructure of the developing embryo sac of spinach // Acta Bot. Neerl. Vol.30. No.1–2. P.75–99.

- Winkler H. 1941. Versehen wir das Gynözeum der Angiospermen schon? // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd 27. Hf.2. S.242–267.
- Wittich P.E. 1998. Seed development and carbohydrates: PhD Thesis. Wageningen. 178 p.
- Wojtaszek P. 2000. Genes and plant cell walls: a difficult relationship // Biol. Rev. Vol.75. No.3. P.437–475.
- Wolf F.T. 1940. Macrosporogenesis and the development of the embryo sac in *Yucca aloifolia* // Bull. Torrey Bot. Club. Vol.67. P.755–761.
- Wood C.E. 1959. The genera of the *Nymphaeaceae* and *Ceratophyllaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arbor. Vol.40. No.1. P.94–112.
- Worsdell W.C. 1904. The structure and morphology of the ovule. An historical sketch // Ann. Bot. Vol.18. P.57–86.
- Wunderlich R. 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 106. No.3–4. S.203–293.
- Wunderlich R. 1967. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiäten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Österr. Bot. Zeitschr. Bd 114. No.4–5. S.383–483.
- Xiao D., Yuan Z. 2006. Embryogenesis and seed development in *Sinomanglietia glauca* (*Magnoliaceae*) // J. Pl. Res. Vol.119. No.2. P.163–166.
- Yakovlev M.S., Yoffe M.D. 1957. On some peculiar features in the embryogeny of *Paeonia* // Phytomorphology. Vol.7. No.1. P.74–82.
- Yamada T., Imaichi R., Kato M. 2001. Developmental morphology of ovules and seeds of *Nymphaeales* // Amer. J. Bot. Vol.88. No.6. P.963–974.
- Yamada T., Imaichi R., Kato M. 2003. The outer integument and funicular outgrowth complex in the ovule of *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) // J. Pl. Res. Vol.116. No.3. P.189–198.
- Yamazaki T. 1963. Embryology of *Mitrosacme alsinoides* var. *indica* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., Ser.4, Biol. Vol.29. P.201–205.
- Yamazaki T. 1982. Recognized types in early development of the embryo and the phylogenetic significance in the dicotyledons // Acta Phytotax. Geobot. Vol.33. P.400–409.
- Yang C.-F., Sun S.-G., Guo Y.-H. 2005. Resource limitation and pollen source (self and outcross) affecting seed production in two lousewords, *Pedicularis siphonantha* and *P. longifolia* (*Orobanchaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol.147. No.1. P.83–89.
- Yeung E.C., Law S.K. 1989. Embryology of *Epidendrum ibaguense*. I. Ovule development // Canad. J. Bot. Vol.67. No.8. P.2219–2226.
- Yeung E.C., Law S.K. 1997. Ovule and megagametophyte development in orchids // Orchid biology: reviews and perspectives / Eds. J. Arditti, A.M. Pridgeon. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. Vol.7. P.31–73.
- Yeung E.C., Zee S.Y., Ye X.L. 1994. Embryology of *Cymbidium sinense*: ovule development // Phytomorphology. Vol.44. No.1. P.55–63.
- Young E.C., Watson L. 1970. The classification of dicotyledons; a study of the upper levels of the hierarchy // Austral. J. Bot. Vol.18. No.3. P. 387–433.
- Yu F.-L., Zhao J., Liang S.-P., Yang H.-Y. 1999. Ultracytochemical localization of calcium in the gynoecium and embryo sac of rice // Acta Bot. Sin. Vol.41. No.2. P.125–129.
- Zaman B. 1950. The embryology of *Juncus prismatocarpus* Br. and *J. effusus* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol.31. No.4. P.223–234.
- Zavaleta-Mancera H.A., Engleman E.M. 1991. Anatomía de la semilla de *Casimirae edulis* (*Rutaceae*), «zapote blabco», durante su desarrollo // Bol. Soc. Bot. Mexico. Vol.51. P.67–81.
- Zeng C.L., Wu X.M., Wang J.B. 2006. Seed coat development and its evolutionary implications in diploid and amphidiploid *Brassica* species // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. Vol.48. No.2. P.15–25.

- Zhang Z.-j., Zheng G.-j. 1988. Translocation of uranin within the living ovules of vanilla // Acta Bot. Sin. Vol.30. No.5. P.490–493.
- Zhinkina N.A., Shamrov I.I. 1997. Embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (*Campanulaceae*) // Bull. Polish Acad. Sci. Biol. Ser. Vol.45. No.2–4. P.119–133.
- Zhou S.L., Hong D.Yu., Pan K.Yu. 1999. Pollination biology of *Paeonia jishanensis* T. Hong & W.Z. Zhao (*Paeoniaceae*), with special emphasis on pollen and stigma biology // Bot. J. Linn. Soc. Vol.130. No.1. P.43–52.
- Zimmerman M., Pyke G. H. 1988. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set // Amer. Naturalist. Vol.131. No.5. P.723–738.
- Zimmermann W. 1965. Die Telomtheorie. Stuttgart: Fischer. 236 S.
- Zinger N.V., Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1966. Application of histochemical techniques to the study of embryonomic processes in certain orchids // Phytomorphology. Vol.16. No.2. P.111–124.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Андроцей 42
Антиподы 37
Ариллоид 95
Ариллус 95
Археспорий 68
— многоклеточный 68
— одноклеточный 68
— потенциально многоклеточный 69
- Гетеропиле 114
Гетероспермия 225
Гинецей 42
— апокарпный 42
— лизикарпный 42
— паракарпный 42
— синкарпный 42
— ценокарпный 42
Гипостаза 86
- Завязь 42
Зародыш 23
Зародышевый мешок, принципы классификации типов развития 22
- Интегумент 90
— внутренний 93, 267
— наружный 91, 267
— средний 95
— типы формирования 99
— — дермальный 103
— — дермально-субдермальный 105
— — субдермальный 105
Интегументальный тапетум 94, 108
- Критические стадии развития семязачатка и семени 140, 141, 145, 178
Кроющая клетка см. Parietalная клетка
- Мегаспорангий 57, 264
Мегаспороцит 68
Микропиле 114
Микропиларный воротничок 116
Морфологическая природа семязачатка 260
- Нуцеллус 57, 264
Нуцеллярный колпачок 65
- Обтуратор 134
— овулярный 135
— — интегументальный 135
— — нуцеллярный 135
— — фуникулярный 135
— овариумный 135
— — париетальный 135
— — плацентарный 135
— — плодолистиковый 135
— — септальный 135
Оперкулум 116
- Паренхима
— интегумента 113
— нуцеллуса 70
Париетальная клетка 69
Париетальная ткань 69
Периоды развития семязачатка и семени 140, 146
- Перисперм 72
Плацента 46
Плацентация 47
Плацентохалаза 134
Плодолистик 42
Подийум 78
Постамент 77
Постаменто-подийум 83
Примордий семязачатка 47
- Рафе 93
Рыльце 42
- Семенная кожа 94
Семя 13, 22
Семязачаток 13
— аберрантный 188, 221
— фертильный 188
— морфологические типы 17
— — амфитропный 17, 22
— — анатропный 274

- — гемитропный 274
- — кампилотропный 17, 22, 274
- — ортотропный 274
- типы по положению в завязи 19
- — антитропный 20
- — апотропный 19
- — восходящий 19
- — нисходящий 19
- — плевротропный 20
- — приподнимающийся 19
- — синтропный 20
- — эпитропный 20
- типы по строению нуцеллуса 57
- — краcсинуцеллятный 57, 61
- — медионуцеллятный 61
- — тенуинуцеллятный 57, 61
- типы по строению халазы 124
- — лептохалазальный 130
- — мезохалазальный 130
- — пахихалазальный 128
- — перихалазальный 130
- типы по строению фуникулуса 18, 132
- — афуникулярный 134, 278
- — гипертропный 19
- — сессильный 134, 278
- — фуникулярный 132, 277
- — цирцилотропный 19
- типы по числу интегументов 91
- — атегмальный 91
- — битегмальный 91, 277
- — унитегмальный 91
- Семяножка см. Фуникулус
- Семяпочка см. Семязачаток
- Синергида 216
- нитчатый аппарат 216
- Стилодий 42
- Столбик 42
- Транспорт метаболитов 188, 220
- пути 198, 213, 217
- — апикальный 216
- — базальный 215, 217
- — латеральный 215, 218
- Фуникулус 132
- Халаза 124
- лептохалаза 125, 130
- мезохалаза 125, 128
- пахихалаза 125
- перихалаза 125, 130
- Хилум 132
- Центральная клетка зародышевого мешка 215
- Эволюционные тенденции в развитии
- интегумента 117
- нуцеллуса 89
- obtуратора 137
- семязачатка 282
- фуникулуса 137
- халазы 137
- Экзостом 114
- Эмбриогенез, принципы классификации типов 23
- Эндосперм 26
- Эндоспермогенез, принципы классификации типов 26
- Эндостом 114
- Эндотелий см. Интегументальный тапетум
- Эпидерма нуцеллуса 65
- Эпидерма интегумента 107
- Эписпаза 67

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
PREFACE	9
Глава 1. ОРГАНИЗАЦИЯ И ТИПИЗАЦИЯ СТРУКТУР СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ	13
Принципы организации и типизации структур семязачатка и семени	13
Типизация структур семязачатка и семени	17
Глава 2. СТРУКТУРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕМЯЗАЧАТКА	42
Примордий семязачатка	47
Нуцеллус	57
Классификация семязачатков по развитию и строению нуцеллуса	57
Строение и специализация тканей нуцеллуса	65
Эволюционные аспекты развития нуцеллуса	89
Интегумент	90
Разнообразие семязачатков по числу интегументов	91
Формирование интегумента	99
Строение и специализация тканей интегумента	107
Эволюционные аспекты развития интегумента	117
Халаза	124
Фуникулус	132
Обтуратор	134
Эволюционные аспекты развития халазы, фуникулуса и обтуратора	137
Глава 3. КРИТИЧЕСКИЕ СТАДИИ В РАЗВИТИИ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ	140
Периодизация развития семязачатка и семени	140
Критические стадии в развитии семязачатка и семени	141
Глава 4. ТРАНСПОРТ МЕТАБОЛИТОВ И ПРИЧИНЫ ОБРАЗОВАНИЯ АБЕРРАНТНЫХ СЕМЯЗАЧАТКОВ И СЕМЯН	188
Аберрантные семязачатки и семена	188
Пути поступления веществ в развивающийся семязачаток	198
Пути поступления веществ в зародышевый мешок	213
Пути поступления веществ в развивающееся семя	217
Транспорт веществ в аберрантных семязачатках и семенах	220
Возможные факторы и причины образования аберрантных семязачатков и семян	221

Глава 5. ЗНАЧИМОСТЬ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ	
СЕМЯЗАЧАТКА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ	228
Семейство <i>Ceratophyllaceae</i>	229
Семейство <i>Gentianaceae</i>	231
Семейство <i>Juncaceae</i>	238
Семейство <i>Hamamelidaceae</i>	240
Семейство <i>Orchidaceae</i>	241
Порядок <i>Santalales</i>	249
Глава 6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	259
Морфологическая природа семязачатка и его структур	260
Эволюционные направления в развитии семязачатка	271
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	292
CONCLUSION	295
ЛИТЕРАТУРА	298
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	347

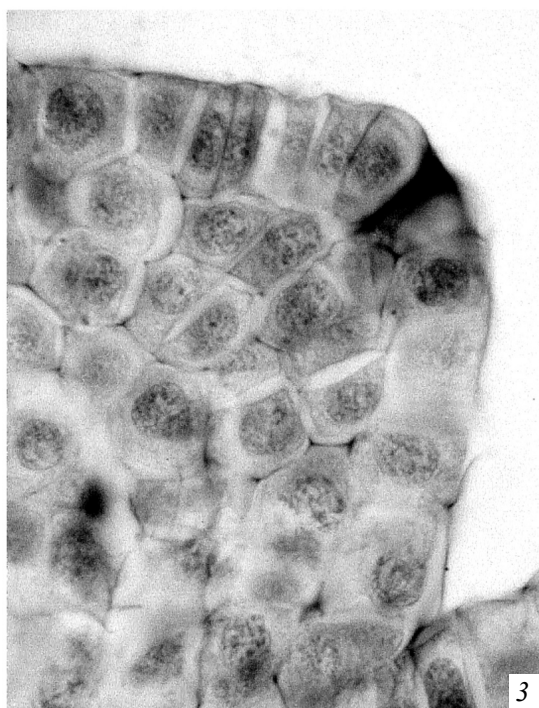
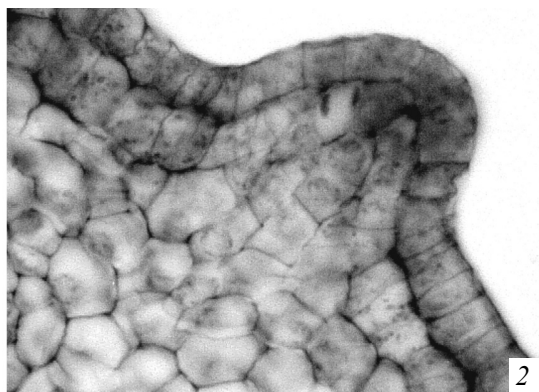
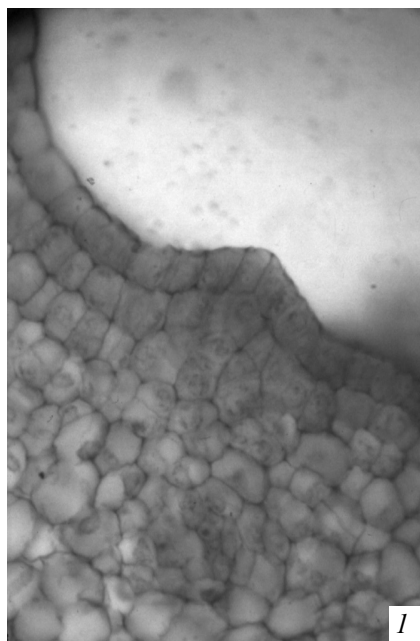


Таблица I. Формирование примордия семязачатка на плаценте.

1–3 — инициация примордия семязачатка за счет делений клеток различных слоев плаценты: 1, 2 — антиклинальных делений в субэпидермальном слое и периклинальных делений в третьем слое у *Gentiana cruciata*, 3 — периклинальных делений в субэпидермальном слое у *Paeonia lactiflora*.

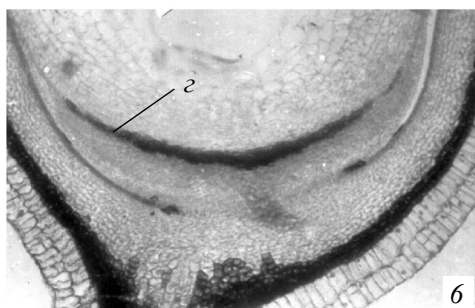
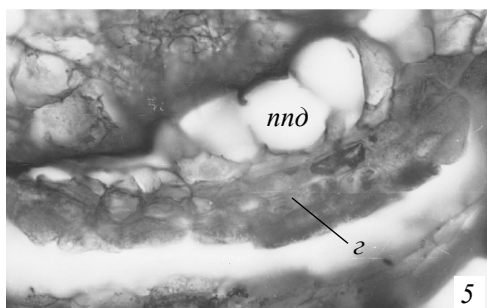
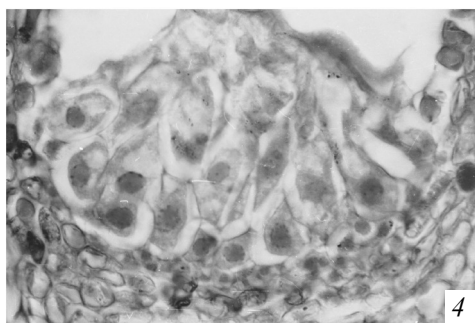
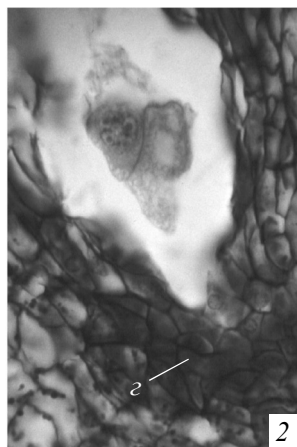
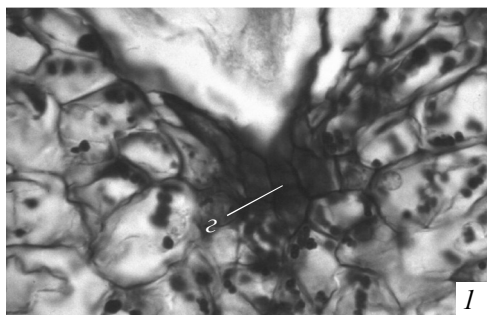


Таблица II. Специализированные структуры семязачатка и семени.

1, 2 — гипостаза на стадии зрелого зародышевого мешка у *Gentiana cruciata* (1) и *Swertia iberica* (2); 3–5 — формирование постаменто-подима и гипостазы у *Capsella bursa-pastoris* на стадиях развития зародыша: 3 — раннего глобулярного, 4 — сердцевидного, 5 — зрелого; 6 — гипостаза в зрелом семени *Ceratophyllum demersum*; z — гипостаза, nnd — постаменто-подиум.

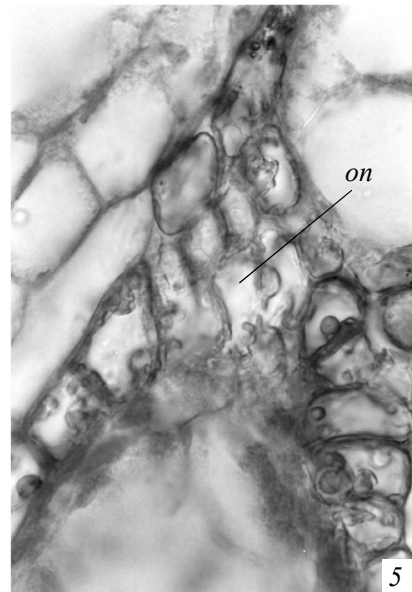
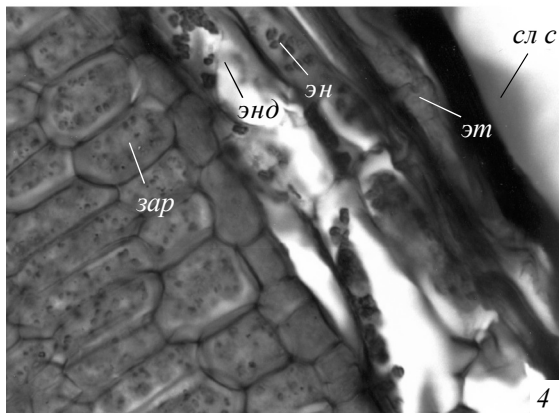
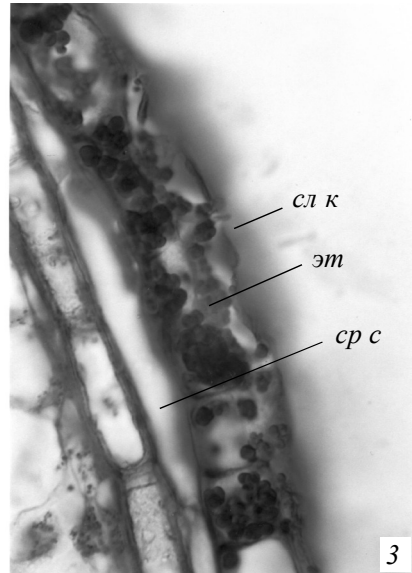
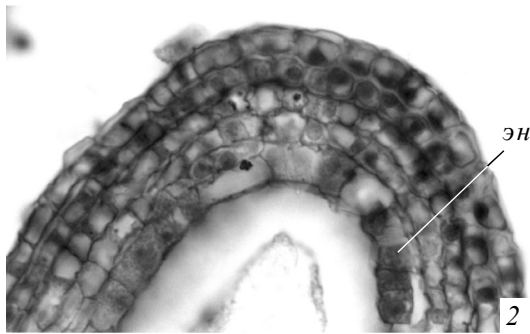
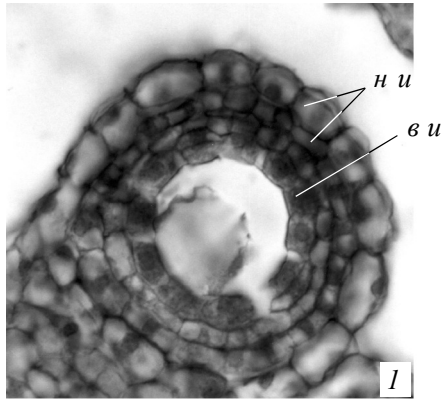


Таблица III. Строение интегументов и семенной кожуры у *Capsella bursa-pastoris*.

1 — на стадии сформированного зародышевого мешка, видны деления в клетках внутренней эпидермы внутреннего интегумента, отделяющие клетки эндотелия; 2 — на ценоцитной стадии развития эндосперма; 3 — на стадии сердечковидного зародыша; 4, 5 — в зрелом семени; в и — внутренний интегумент, зар — зародыш, н и — наружный интегумент, оп — оперкулум, сл к — слизистые клетки, ср с — средний слой, эн — эндотелий, энд — эндосперм, эт — эндотеста.

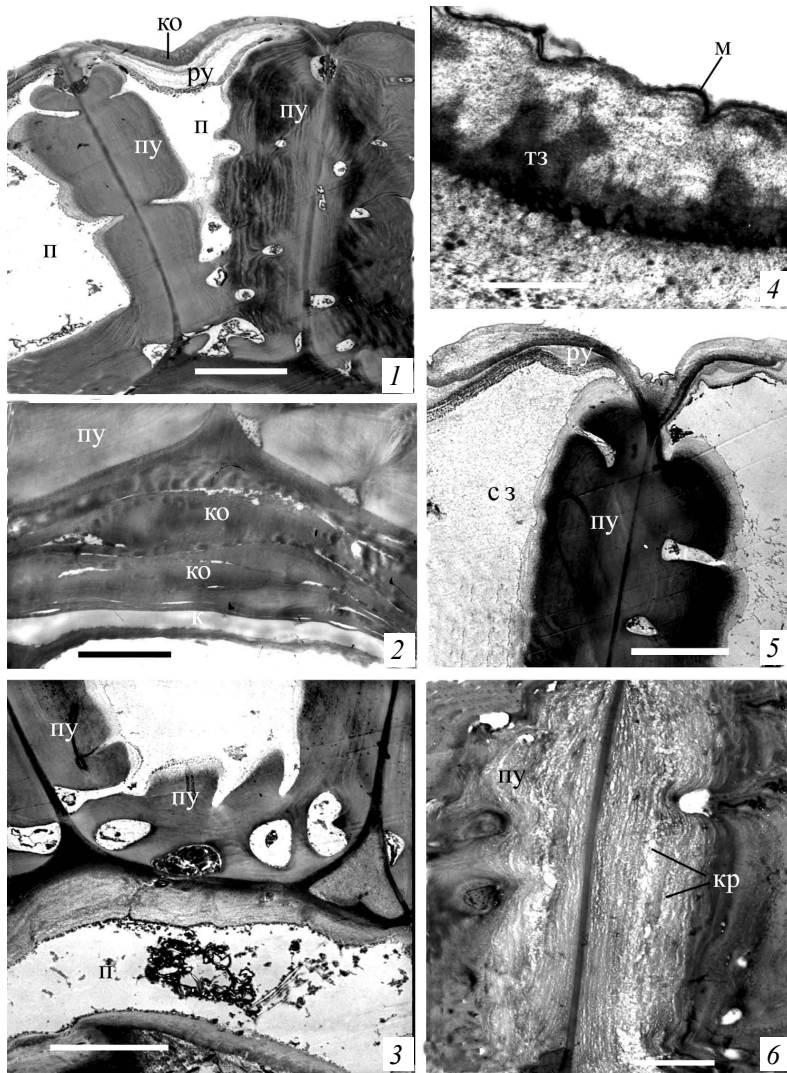


Таблица IV. Ультраструктура клеток семенной кожуры у *Vaccinium myrtillus* (по: Ани-симова и др., 2005).

1 — общий вид клетки экзотесты; 2 — облитерированные клетки субэпидермального слоя; 3 — фрагмент полости клетки субэпидермального слоя; 4 — фрагмент наружной периклиальной клеточной стенки экзотесты; 5 — фрагмент наружной периклиальной и антиклиальной клеточных стенок с утолщениями; 6 — фрагмент антиклиальной клеточной стенки после обработки плавиковой кислотой, видны электроносветлые участки, в которых находятся соединения кремния; *к* — кутикула, *к о* — клеточная оболочка, *к р* — места отложения соединений кремния, *м* — мембрана, *п* — полость клетки, *п у* — плотное вторичное утолщение, *р у* — рыхлое вторичное утолщение, *с з* — светлая зона, *т з* — темная зона. Масштабная линейка: 1, 3, 5 — 10 мкм, 2, 6 — 5 мкм, 4 — 1 мкм.

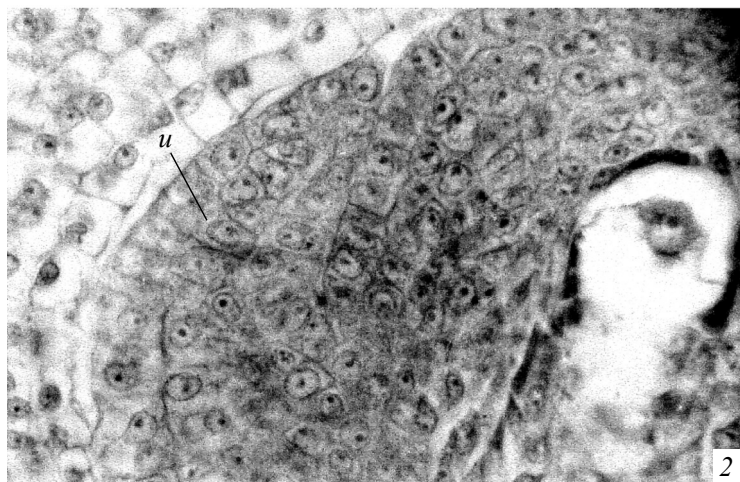
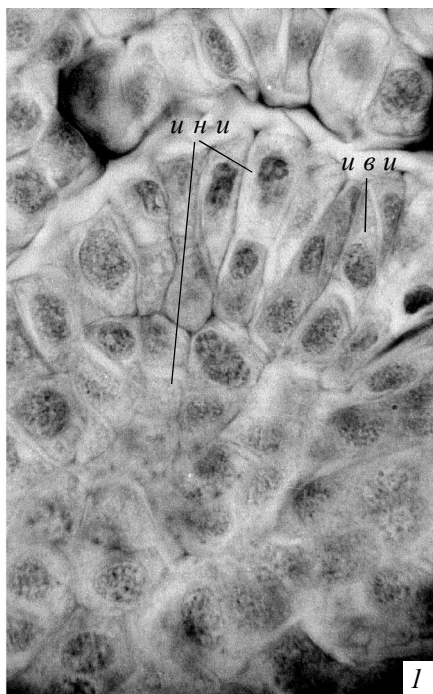


Таблица V. Ранние стадии формирования интегументов дермального и субдермального происхождения.

1 — выделение инициалей интегументов у *Paonia lactiflora*: эпидермальных (внутренний интегумент) и эпидермальных и субдермальных (наружный интегумент); 2 — единственный интегумент у *Ceratophyllum demersum*, образованный эпидермальными (верхняя часть) и субэпидермальными (нижняя часть) инициалами; и — интегумент, и в и — инициали внутреннего интегумента, и н и — инициали наружного интегумента.

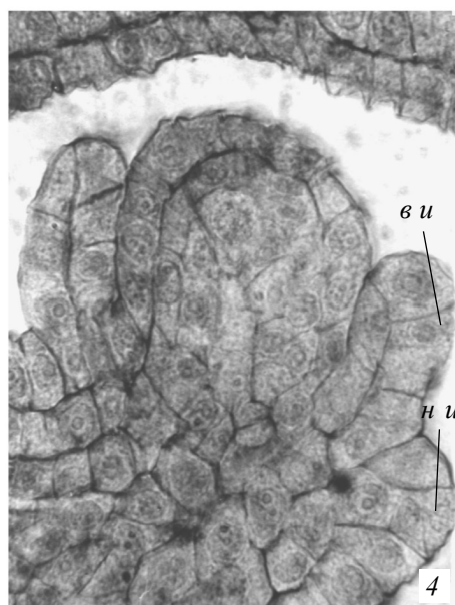
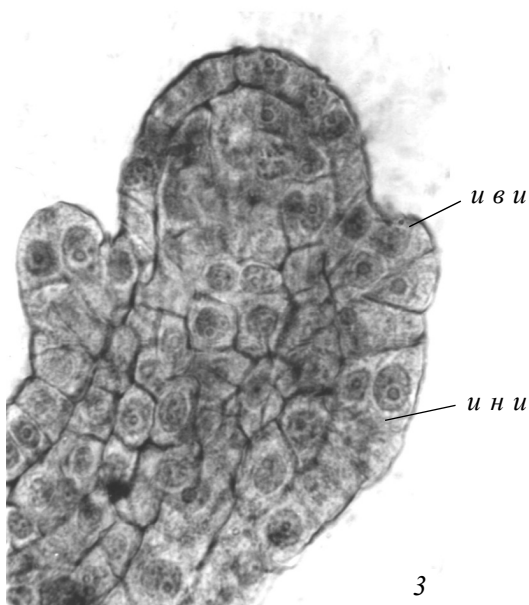
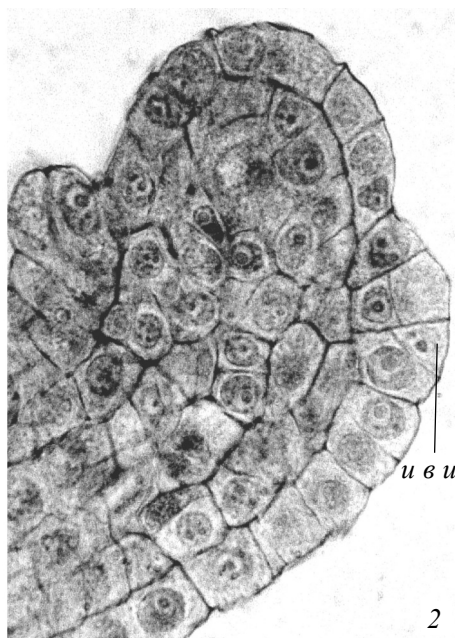
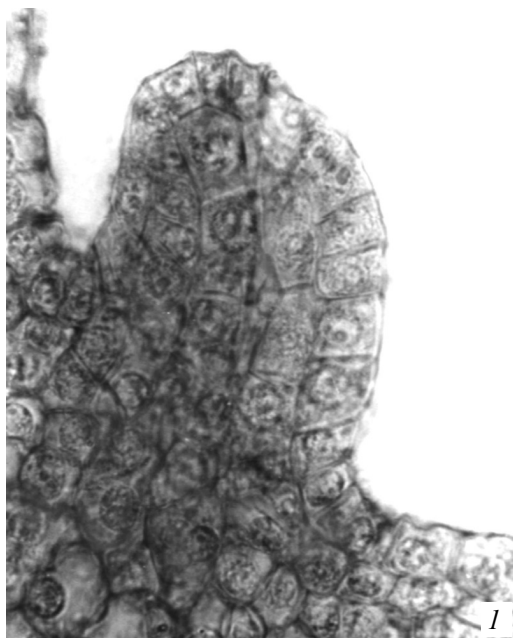


Таблица VI. Ранние стадии формирования интегументов дермального происхождения. 1–4 — стадии формирования интегументов у *Nymphea gigantea*; в и — внутренний интегумент, и в и — инициалы внутреннего интегумента, и н и — инициалы наружного интегумента, н и — наружный интегумент.

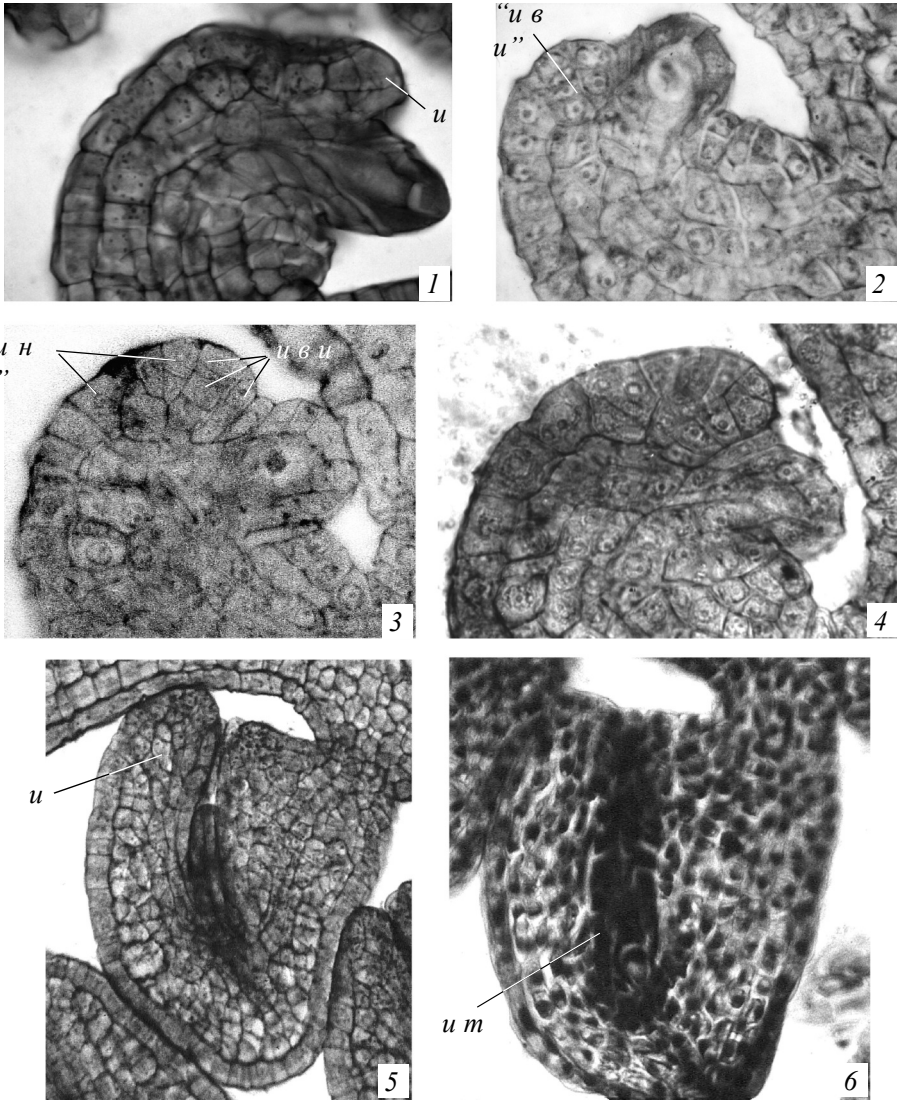


Таблица VII. Ранние стадии развития интегумента у *Gentiana cruciata* (1, 6) и *Swertia iberica* (2–5).

1 — начальные стадии развития интегумента на базе эпидермальных инициалей, располагающихся в два слоя; 2–4 — формирование единственного интегумента из общей инициальной зоны подобно тому, как возникают внутренний и наружный интегументы дермального происхождения в битегмальном семязачатке; 5 — наружная и внутренняя области интегумента, образованные различными инициалами; 6 — семязачаток на стадии функционирующей мегаспоры, начало дифференциации интегументального тапетума, клетки которого интенсивно окрашиваются на белки; и — интегумент, «и в и» — инициали условно внутреннего интегумента, «и н и» — инициали условно наружного интегумента, и т — интегументальный тапетум.

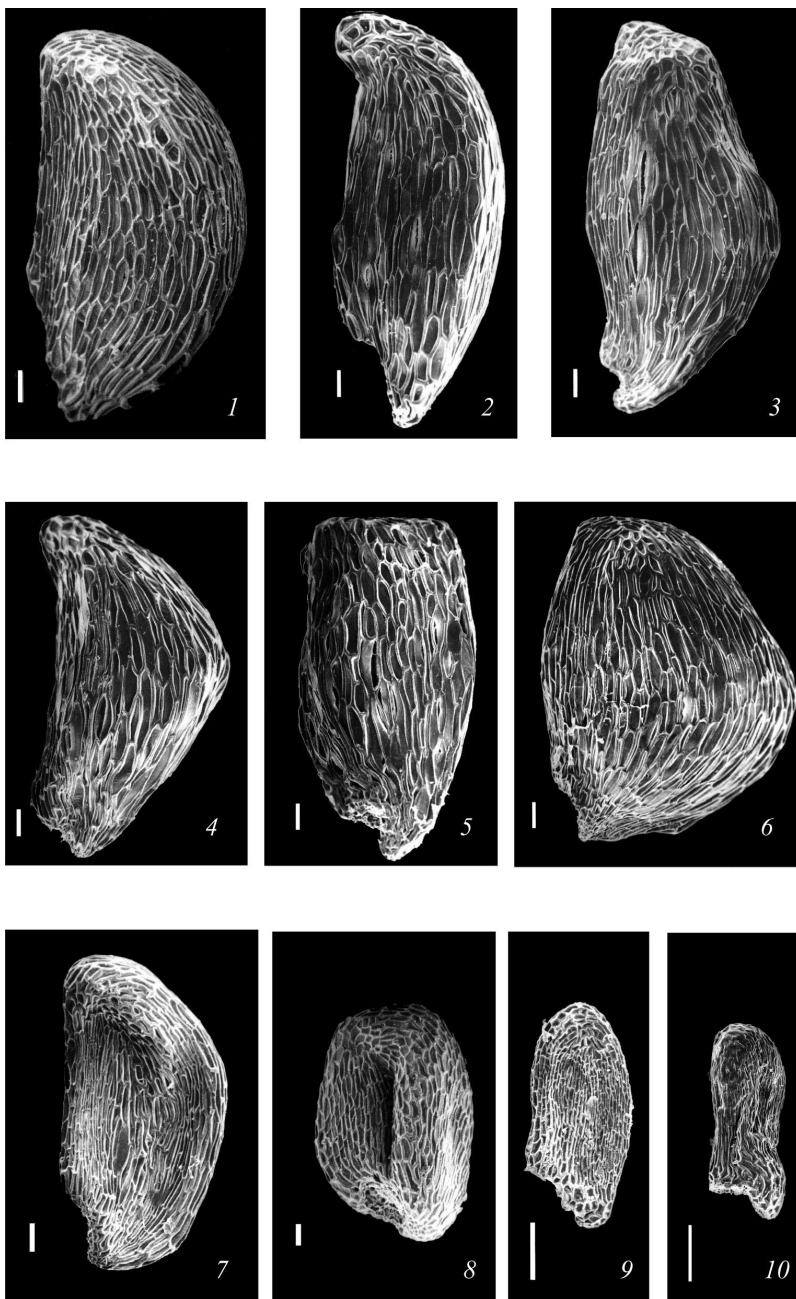


Таблица VIII. Морфология семян у *Vaccinium myrtillus* (по: Анисимова и др., 2005).

1–10 — внешний вид семян крупной (1–6), средней (7, 8) и мелкой (9, 10) фракций. Масштабная линейка — 100 мкм.