

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕТЕРОСПЕРМИИ У *PLANTAGO MAJOR L.* (*PLANTAGINACEAE*)

Опарина Светлана Николаевна, кандидат биологических наук, доцент;
Пестова Наталия Юрьевна, кандидат химических наук, доцент
Ульяновский государственный педагогический университет
432063, г. Ульяновск площадь 100-летия со дня рождения В.И.Ленина, 4
8(8422)44-10-09, pestova1964@mail.ru

Ключевые слова: гетероспермия, гетеродиаспория, семенная кожура, экофизиология, органический покой, специализация, морфотип.

Дан критический анализ понятий «гетерокарпия» и «гетеродиаспория». Предлагается использовать понятие «гетеродиаспория» только в случаях формирования на одной особи генеративных диаспор, различающихся по способу диссеминации. Приводятся результаты сравнительно-морфологического анализа гетероспермии у *Plantago major L.*, зарегистрированной авторами впервые. В коробочках *P. major* формируются семена двух морфологических типов: округлые и треугольные, различающиеся по макро- и микроморфологическим признакам. Гетероморфные семена имеют также существенные экофизиологические различия, касающиеся глубины их покоя, всхожести, периода прорастания, требований к температурному и световому факторам. Разнотипные семена *P. major* различаются по уровню их морфологической и экологической специализации. Исходным типом являются треугольные семена, округлые – их дериваты.

Понятие и термин гетероспермия – формирование на одном растении морфологически различных семян – были введены в ботаническую литературу еще в 1898 году Nicotra [1]. Чуть раньше, в 1890 году, немецкий исследователь Эрнст Хут ввел в обиход понятие гетерокарпия, используя его в небольшой работе «О геокарпии, амфикарпии и гетерокарпии растений» [2]. Это исследование, а также работа F. Delprino [3], специально посвященная гетерокарпии, привлекли внимание многих ботаников к изучению этого феномена у цветковых растений.

Сложность и многогранность явления гетерокарпии, зарегистрированного к настоящему времени более чем в 30 семействах покрытосеменных, вызвали неопределенность и противоречия в самом понимании термина. Нередко гетерокарпией называются все случаи полиморфизма плодов, частей плода и семян, включая их внутривидовую, внутривидовую и топографическую изменчивость. Р.Е.Левиной и В.Ф.Войтенко было предложено понимать под гетеро-

карпией в широком смысле генетически обусловленное свойство вида покрытосеменных растений формировать на одной особи морфологически разнотипные генеративные диаспоры – целые плоды, части одного плода, семена и даже соплодия [4, 5]. В более поздней работе В.Ф.Войтенко, посвященной анализу понятия, терминологии и классификации гетерокарпии, автор ставит знак равенства между гетерокарпией в широком смысле и гетеродиаспорией. Последний термин, предложенный P. Muller-Scheider и M. Lhotska, также понимается авторами как синоним гетерокарпии [6]. Однако изначально и исходя из буквального понимания, понятия гетерокарпия и гетероспермия являются сугубо морфологическими и отражают именно феноменологическую сущность явления. Понятия же диаспора, генеративная диаспора и гетеродиаспория являются экологическими и относятся к области карпэкологии. Мы предлагаем отойти от трактовки гетерокарпии и гетеродиаспории как тождественных терминов и пони-

мать под генеративной гетеродиаспорией генетически обусловленное формирование на одной особи генеративных диаспор, различающихся по способу диссеминации. Гетерокарпные виды являются, на наш взгляд, гетеродиаспоричными, если морфологические структуры плодов, частей одного плода или семян обеспечивают им различные способы распространения. Существенную сложность представляют случаи, когда плоды, части плода или семена обладают довольно резкими морфологическими различиями, но их структуры, на первый взгляд, никак не связаны с диссеминацией.

Подобное проявление гетероспермии выявлено нами у *Plantago major* L. - травянистого кистекожного многолетника, имеющего космополитное распространение. Плод подорожниковых – коробочка, вскрывающаяся поперечной кольцевой щелью. В каждой коробочке формируется в среднем по 8 семян.

Материалом для исследования послужили сборы *P. major* из природных популяций в национальном парке «Самарская лука».

Сравнительно-морфологический анализ семян в коробочках *P. major* выявил существование у этого вида гетероспермии: в каждой коробочке формируются семена двух морфологических типов, условно обозначенные нами как треугольные и округлые. Расположение семян в соцветии подчиняется определенной закономерности: в коробочках из апикальной и базальной зон колоса образуются только треугольные семена, в коробочках из средней зоны соцветия отмечен диморфизм семян. Соотношение округлых и треугольных семян в этих плодах составляет примерно 1:1, а общее соотношение треугольных и округлых семян в соцветии – 2:1.

Треугольные семена (Рис. 1а). Длина – $2,67 \pm 0,21$ мм; ширина – $1,61 \pm 1,16$ мм; толщина – $0,72 \pm 0,10$ мм; вес – $0,46 \pm 0,16$ мг. Семена имеют ромбическую форму, клиновидно сужены к основанию и косо усеченные сверху, асимметричные, трехгранные. Спинная поверхность выпуклая, усеченно-клиновидная. Три боковых грани сходятся к

рубчику под острыми углами. Проксимальная грань (прилегающая к перегородке коробочки) вытянуто-ромбическая, вогнутая. Две дистальные грани более или менее ромбические, слегка выпуклые, сходятся с проксимальной под острыми углами. Поверхность семян грубо продольно сетчатоморщинистая. Семена темнокоричневые, в области рубчика светлые, матовые. Рубчик слегка сдвинут к основанию семени, выпуклый, вытянуто-овальный.

Округлые семена (Рис. 1б). Длина – $2,60 \pm 0,14$ мм; ширина – $0,93 \pm 0,18$ мм; толщина – $1,66 \pm 0,18$ мм; вес – $0,40 \pm 0,2$ мг. Семена в очертании более или менее овальные, на верхушке косо усеченные, асимметричные. Спинная поверхность ромбическая, выпуклая, к верхушке заостренная, в основании семени более или менее овальная, более широкая, чем у предыдущего морфотипа. Проксимальная грань к основанию вытянуто-овальная, в верхней части суженная, слегка выпуклая. Две дистальные грани сходятся с проксимальной, образуя тупой сглаженный край, они более или менее треугольные, прямые или слегка вогнутые. Поверхность семян мелко продольно бороздчатая, окраска – темнокоричневая. Рубчик округлый или слегка овальный.

Результаты сравнительно-анатомического изучения покровов семян *P. major* приводятся ниже. Предварительно отметим, что семенная кожура у подорожниковых образуется наружной и внутренней эпидермой единственного интегумента, кроме того, у них отмечена микоспермия – обильное выделение слизи наружной эпидермой семенной кожуры.

Треугольные семена (Рис. 2а, 3а). Толщина спермодермы $0,035 - 0,037$ мм. Экзотеста образована слизью, радиальные размеры слизистого слоя более или менее одинаковы по всей окружности среза и составляют $0,015$ мм. Эндотеста представлена пигментным слоем, образованным мелкими палисадными клетками, имеющими более или менее одинаковую высоту. Радиальные размеры клеток – $0,015 - 0,02$ мм, тангенциальные – $0,0075$ мм. Клетки на $1/2 - 1/3$ объема заполнены дубильными веществами

(флабофенами). В целом палисадный слой равномерный, наружные тангенциальные и радиальные оболочки клеток равномерно утолщены в большей степени.

Округлые семена (Рис. 2б, 3б). Толщина спермодермы 0,05 – 0,055 мм. Экзотеста образована слизью, толщина слоя – 0,01 мм. Слизистый слой неравномерный по окружности среза, что определяется высотой кле-

ток пигментного слоя. Последний (эндотеста) образован палисадными клетками с извилистыми стенками. Радиальные размеры клеток очень варьируют: 0,04 – 0,015 мм, так что на поперечном срезе пигментный слой имеет пильчатое очертание. Тангенциальные размеры клеток – 0,01 – 0,012 мм. Клетки эндотесты полностью заполнены флабофенами. Радиальные и внутренние

Таблица 1

Прорастание гетероморфных семян *Plantago major* L. свежесобранных и после 6 и 8 месяцев сухого хранения

Морфотип	Хранение	Характеристика прорастания	Условия прорастания			
			Переменное освещение, T=0-5°C	Переменное освещение, T=5-10°C	Переменное освещение, T=20°C	Темнота, T=25°C
Треугольные семена	Свежесобр. ан.	Кол-во проросш. семян, шт.	2	8	10	0
		Всхожесть, %	5	20	25	0
		Период прорастания, дни	20	10	23	0
	6 месяцев	Кол-во проросш. семян, шт.	0	0	2	0
		Всхожесть, %	0	0	5	0
		Период прорастания, дни	0	0	1	0
	8 месяцев	Кол-во проросш. семян, шт.	0	35	31	0
		Всхожесть, %	0	87,5	77,5	0
		Период прорастания, дни	0	6	4	0
Округлые семена	Свежесобр. ан.	Кол-во проросш. семян, шт.	1	9	26	0
		Всхожесть, %	2,5	22,5	65	0
		Период прорастания, дни	1	9	23	0
	6 месяцев	Кол-во проросш. семян, шт.	3	0	2	0
		Всхожесть, %	7,5	0	5	0
		Период прорастания, дни	3	0	1	0
	8 месяцев	Кол-во проросш. семян, шт.	0	34	38	0
		Всхожесть, %	0	85	95	0
		Период прорастания, дни	0	6	4	0

тангенциальные стенки имеют U-образные утолщения. Семена обоих морфотипов имеют мясистый эндосперм и сравнительно небольшой зародыш.

Изучение покоя и прорастания семян проводилось в лабораторных условиях. Интактные семена проращивались в чашках Петри свежесобранные и после 6 и 8 месяцев сухого хранения. Условия опытов были следующими: 1) переменное освещение, $t=0-5^{\circ}\text{C}$; 2) переменное освещение, $t=5-10^{\circ}\text{C}$; 3) переменное освещение, $t=20^{\circ}\text{C}$; 4) полная темнота, $t=20^{\circ}\text{C}$. Опыты закладывались в 4 повторностях по 20 семян в каждой для каждого морфотипа.

Результаты проращивания свежесобранных семян, после 6 и 8 месяцев сухого хранения приводятся в таблице 1.

Свежесобранные семена обоих морфотипов при переменном освещении и $t = 20^{\circ}\text{C}$ показали разную всхожесть: у округлых семян она составила 65%, у треугольных - только 25% при одинаковом периоде прорастания. Темнота ингибирует прорастание семян, то есть семена обоих морфотипов являются светостимулируемыми. Температуры холодной стратификации также подавляют прорастание семян обоих морфотипов, однако реакция округлых семян оказывается более выраженной: их всхожесть при $t=0-5^{\circ}\text{C}$ понизилась на 62,5%, а при $t=5-10^{\circ}\text{C}$ на 42,5%. У треугольных семян эти показатели составили соответственно 20% и 5%.

После 6 месяцев сухого хранения семена обоих морфотипов находятся в состоянии глубокого органического покоя. При всех режимах проращивания они либо не прорастают совсем, либо дают единичные проростки. Температуры $0-5^{\circ}\text{C}$ влияют на всхожесть только округлых семян, что свидетельствует об их менее глубоком покое и более выраженной реакции на условия проращивания.

Через 8 месяцев сухого хранения, то есть ко времени появления проростков в природных ценопопуляциях, семена обоих морфотипов демонстрируют высокую, но неодинаковую всхожесть. Округлые семена прорастают дружно и дают 95% проростков, прорастание треугольных семян более

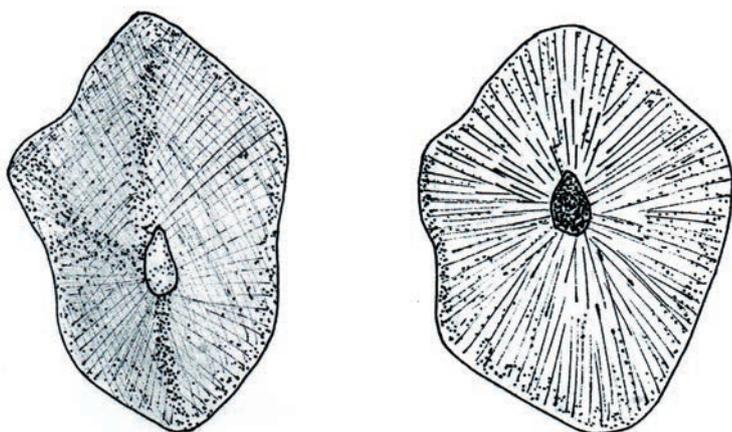
растянуто во времени и их максимальная всхожесть составила только 77,5%. Семена разных морфотипов демонстрируют также разные требования к температурным условиям. Холодная стратификация при $5-10^{\circ}\text{C}$ оказывается благоприятной для прорастания треугольных семян, повышая их всхожесть на 10%, и неблагоприятной для округлых: их всхожесть понизилась на 10%.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о существовании у *P. major* гетероспермии, которая выражается в формировании в пределах одного плода семян двух морфологических типов: треугольных и округлых. В каждом соцветии существует строгая локализация моноспермных (содержащих только треугольные семена) и гетероспермных коробочек. Последние формируются только в средней части колоса.

Макроморфологические различия гетероморфных семян отчетливо выражены и касаются количественных показателей (длины, ширины, толщины и веса) и качественных характеристик. Треугольные семена крупнее и тяжелее округлых. Качественные различия касаются объемной формы семян, скульптуры и окраски их поверхности, размеров и формы рубчика.

Микроморфологические различия разнотипных семян затрагивают общую толщину семенной кожуры, толщину и распределение слизистого слоя экзотесты, размеров клеток и характера распределения пигментного слоя эндотесты, утолщения стенок клеток эндотесты и их заполненности флабофенами.

Морфологические различия гетероморфных семян *P. major* сопровождаются их экофизиологическими различиями. Треугольные семена характеризуются более глубоким покоем, их всхожесть даже при оптимальных температурах значительно ниже, а период прорастания более растянут, чем у округлых. Для прорастания треугольных семян оптимальными являются температуры $5-10^{\circ}\text{C}$, для округлых - 20°C . Физиологические процессы, связанные с преодолением покоя и прорастанием, у округлых семян



А Б

Рис. 1. - Диморфизм семян *Plantago major*

А - треугольное семя, Б - округлое семя

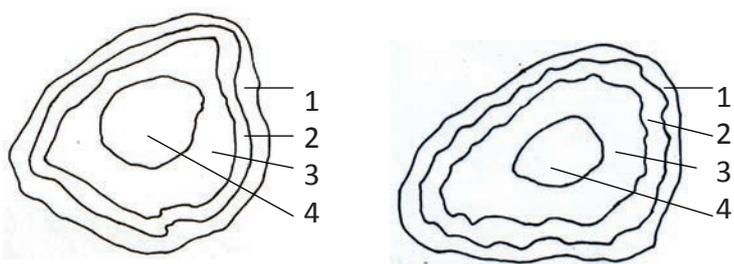
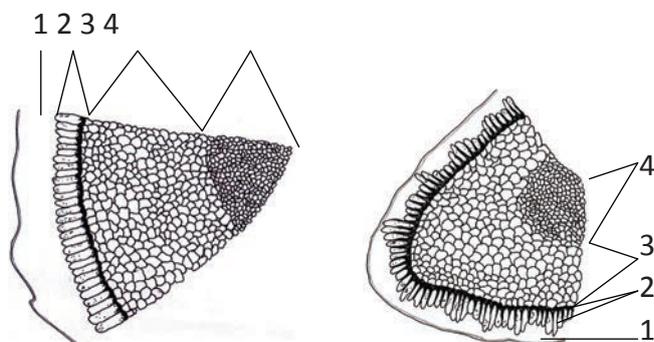


Рис. 2. - Схема поперечного сечения разнотипных семян *Plantago major*

А - треугольное семя, Б - округлое семя, 1 - экзотеста (слизистый слой), 2 - эндотеста (пигментный слой), 3 - эндосперм, 4 - зародыш



А Б

Рис. 3. - Фрагмент семенной кожуры *Plantago major*

А - треугольное семя, Б - округлое семя, 1 - экзотеста (слизистый слой), 2 - эндотеста (пигментный слой), 3 - эндосперм, 4 - зародыш

выглядят более подвижными, семена активнее реагируют на внешние условия повышением или понижением всхожести и дружности прорастания и изменением периода прорастания.

Изучение гетерокарпии в различных таксо-

нах цветковых растений позволило к настоящему времени выявить следующую общую закономерность: у гетерокарпного вида в пределах одной особи сочетаются, как правило, генеративные диаспоры, разные по уровню морфологической и экологической специализации. Обычно на одной особи формируются диаспоры исходного типа и более специализированные, несущие в своих структурах признаки вторичности и являющиеся дериватами первых. *P. major* в этом отношении не является исключением. Полученные данные свидетельствуют о том, что округлые семена являются более специализированными, производными от треугольных. В этом нас убеждают следующие факты: во-первых, округлые семена формируются только в определенной зоне соцветия, в то время как треугольные - во всех коробочках без исключения; во-вторых, округлых семян формируется в два раза меньше, чем треугольных; в-третьих, структура семенной кожуры у округлых семян более дифференцирована и специализирована. Это проявляется в организации пигментного слоя и заполненности его флавофенами. Последним принадлежит важная роль в удержании влаги [7], а U-образные утолщения клеточных оболочек, выраженные именно у округлых семян, способствуют более рациональному ее распределению при прорастании зародыша. Округлые семена экологически более пластичны, что подтверждается их поведением в прорастании с варьирующими световым и температурными факторами.

Семена *P. major*, отчетливо различающиеся по морфологическим и экофизиологическим параметрам, тем не менее распространяются одинаково: они осыпаются из коробочки и фиксируются на почве при помощи слизи или приклеиваются к агентам диссеминации. То есть при ярко вы-

раженной гетероспермии *P.major* тем не менее не может быть отнесен к гетеродиа-споричным видам. Подобное проявление гетероспермии характеризует самый низкий уровень адаптивной специализации гетерокарпного вида.

Библиографический список

1. Nicotra L. Eterocarpia ed eterospermia/ L.Nicotra // Bull.Soc.Bot.ital., 1898.- T.12.- P.213 – 216
2. Huth E. Ueber geocarpe, amphicarpe und heterocarpe Pflanzen/ E.Huth// Samml. Naturwis.- Votr., 1890.- Bd.3.- № 10. S.1 – 32
3. Delpino F. Eterocarpia ed eteromercarpia nelle Angiospermae/ F.Delpino// Mem. R. Accad. Sci. Instituto Bologna., 1894.- T.4.- Ser.5.- P.27 – 68
4. Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология/ В.Ф.Войтенко// Ботанический журнал.- М., 1989.- Е.74.- №3.- С.281 – 297
5. Левина Р.Е., Войтенко В.Ф. Гетерокарпия или разноплодие/ Р.Е.Левина// Природа.- М., 1975.- №5.- С.87 – 95
6. Muller-Schneider P., Lhotska M. Zur Terminologie der Verarbeitungbiologie der Blütenpflanzen/ P. Muller-Schneider// Folia Geobot et Phytotaxon., 1971.- Vol.6.- № 4.- P. 407 – 417
7. Меликян А.П. Некоторые современные аспекты исследования семян цветковых растений/ А.П.Меликян// Теоретическая и прикладная карпология. Кишинев, 1989. С.24 - 27

УДК 633.256

ФЕРМЕНТАТИВНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЭТАНОЛА В ПЛОДОВО-ЯГОДНЫХ ВИНАХ И СОКАХ

Владимир Андреевич Сибирный, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

ФГОУ ВПО «Ульяновская государственная сельскохозяйственная академия»

e-mail: vladimir_sibirnyi@yahoo.com

Гончар Михаил Васильевич, доктор биологических наук, профессор, Институт биологии клетки НАН Украины, 79005, Львов, ул. Драгоманова, 14/16 Телефон: (0322) 72-8508; *e-mail: myg52@yahoo.com*

Ключевые слова: алкоголь, ферментативное определение, алкогольоксидаза, плодово-ягодные вина, соки

Работа посвящена использованию ферментного набора «Алкотест» для определения содержания этанола в плодово-ягодных винах и соках. Такой метод значительно дешевле по сравнению с другими ферментативными методами благодаря низкой стоимости препарата алкогольоксидазы (АО), полученной из мутантного штамма метилотрофных дрожжей *Hansenulapolyomorpha*C-105 (*gcr1 catX*) с нарушенной катаболитной репрессией синтеза АО. Компоненты исследованных напитков не оказывают негативного влияния на результаты определения, что подтверждено методом газовой хроматографии.

Введение

Тесты на наличие этанола и определе-

ние его содержания играют важную роль в контроле процессов брожения и сертифи-