

ГОСУДАРСТВЕННАЯ КОМИССИЯ СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР ПО  
ПРОДОВОЛЬСТВУ И ЗАКУПКАМ

Нижегородский сельскохозяйственный институт

Л.И. Созонова

**ПЛОД ОБЛЕПИХИ**

Закономерности развития и строения  
в связи с накоплением масла

Нижний Новгород, 1991

Книга содержит оригинальный материал о формировании структуры, динамике размерных и весовых показателей развивающегося плода облепихи, приведенный на фоне очерка об основных понятиях и терминологии современной карпологии. Особое внимание уделено закономерностям образования и накопления жировых включений и содержанию сырого жира в гипантии. Рассмотрение фактического материала сочетается с углубленным анализом литературы по соответствующим вопросам.

Автором выдвигаются концепции о роли составных частей плода облепихи в его собственном развитии и в жизнедеятельности растения в целом, делаются заключения о причинах накопления жира в гипантии плода облепихи, эволюционном, значении этого признака и связанных с ним характеристик плода.

Печатается по решению редакционно-издательского совета Нижегородского сельскохозяйственного института

Ответственный редактор профессор И.П. Елисеев

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор А.П. Меликян

доктор биологических наук, профессор Ю.Г. Тринклер

## СОДЕРЖАНИЕ

### ОТ РЕДАКТОРА

### ВВЕДЕНИЕ

### Часть 1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

#### Глава 1.1. О некоторых терминах и понятиях карпологии

##### 1.1.1. Определение понятия «плод»

##### 1.1.2. Представления о развитии и строении плода, карпологическая терминология

##### 1.1.3. Основные принципы описания и наименования плодов

#### Глава 1.2. Плоды лоховых (материалы научной литературы)

##### 1.2.1. Морфологическая природа и строение плода лоховых

##### 1.2.2. Эволюция плода в семействе лоховые

### Часть 2. ПЛОД ОБЛЕПИХИ (*HIPPOPHAE RHAMNOIDES* L.)

#### Глава 2.1. Некоторые вопросы развития плода облепихи

##### 2.1.1. Этапы формирования структурных элементов плода облепихи. Описание зрелого плода

##### 2.1.2. Формирование анатомической структуры плода облепихи

##### 2.1.2.1. Формирование анатомической структуры семени облепихи

##### 2.1.2.2. Формирование анатомической структуры перикарпия и гипантия. Образование жировых включений

##### 2.1.3. Рост плода облепихи

##### 2.1.3.1. Динамика размерных показателей

##### 2.1.3.2. Динамика массы, сухого вещества и жира гипантия

#### Глава 2.2. Результаты экспериментального изучения развития плода облепихи в условиях затемнения, дефолиации и кольцевания плодоносящего побега

#### Глава 2.3. Физиологические аспекты развития плода облепихи

##### 2.3.1. Трофика составляющих элементов – основа физиологической системы развивающегося плода. Общие представления о функциях частей плода в рамках сложившихся донорно-акцепторных отношений растения

##### 2.3.2. Развивающийся плод облепихи как динамическая структурно-функциональная система. Причина накопления жира в гипантии плода облепихи

#### Глава 2.4. Эволюционное значение масличности и других признаков плода облепихи

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

## **ОТ РЕДАКТОРА**

Исполнилось 140 лет с тех пор, как сибирский ученый С. Щукин выявил наличие масла в плодах облепихи. Об этом открытии он сообщил в Трудах Вольно-экономического общества в 1850 г.

Исследователи нашей страны после Великой Отечественной Войны усиленно занимались поиском природного сырья для производства витаминов. Особое внимание при этом было уделено облепихе, дикорастущие заросли которой занимают обширные площади в Сибири, Средней Азии, на Кавказе и южном побережье Балтийского моря.

В плодах облепихи, как было установлено, содержится комплекс витаминов и других биологически активных веществ. Но наиболее ценным из них оказалось облепиховое масло, нашедшее широкое применение в медицине. В 1955 г. на Бийском витаминном заводе в Алтайском крае впервые в мире была пущена промышленная установка по производству облепихового масла.

С целью обеспечения завода сырьем были широко развернуты исследования по селекции облепихи и разработке технологий вегетативного размножения ее зелеными черенками, а также агротехнике выращивания в условиях производственной культуры. Ведущая роль в решении поставленных задач принадлежит алтайским ученым из НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко.

Весьма трудным вопросом в селекционном процессе с облепихой оказалась проблема повышения масличности плодов, что определяет качество сырья и выход из него масла. В результате длительной селекции достигнуто значительное повышение массы плодов облепихи, однако масличность их не увеличилась, а во многих случаях снизилась.

Накопление липидов в гипантии плода, по-видимому, не является адаптивным признаком. Тем не менее, увеличение их количества может происходить за счет микроэволюционных процессов и в результате направленного искусственного отбора, как это имело место при длительней культуре, исчисляемой тысячелетиями, у маслины.

Успешное решение проблемы повышения масличности плодов облепихи немыслимо без проведения детальных анатомо-гистологических и биохимических исследований в ходе развития плода.

Впервые такие исследования были проведены в лаборатории отдела интродукции и селекции плодовых и ягодных растений опытной станции Нижегородского сельскохозяйственного института Л.И. Созоновой. Материалы ее исследований и составляют содержание весьма интересной книги «Плод облепихи. Закономерности развития и строения в связи с накоплением масла», находящейся сейчас в руках читателя.

Работа содержит оригинальный материал о формировании структуры, динамике размерных и весовых показателей развивающегося плода облепихи. Особое внимание уделено закономерностям образования и накопления жировых включений и содержанию сырого жира в гипантии. В ней глубоко раскрыты физиологические аспекты развития плода и отдельных его частей.

В существующих литературных источниках нередко встречается мнение, что укрупнение плодов сортовой облепихи связано с их повышенной оводненностью. В какой-то мере с этим можно согласиться. Однако в исследованиях автора настоящей работы показано, что отсутствуют значительные различия в содержании сухих веществ в гипантиях крупных и мелких плодов. Это можно объяснить повышенным накоплением в клетках при формировании более крупных плодов не только воды, но и сухих веществ нелипидной природы, причем в различных компартментах клетки, в том числе и в вакуоли. Исследования в этом направлении, по-видимому, следует продолжить.

Особая ценность книги состоит в том, что она богато иллюстрирована оригинальными рисунками, прекрасно выполненными автором.

В целом можно сказать, что настоящую работу следует считать весьма важным вкладом в науку, не имеющим аналогов как в отечественной, так и в зарубежной литературе по облепихе.

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение развития и строения плода облепихи – весьма серьезная научная проблема, имеющая как фундаментальные, так и прикладные аспекты.

В фундаментальном плане она касается вопроса о причинах и закономерностях образования и накопления жировых включений в клетках сочной плодовой мякоти, который в научной литературе остается дискуссионным. Облепиха – одно из немногих растений, накапливающих жирное масло в сочных частях плода. К тому же это – представитель отечественной флоры, доступный для детального изучения, в отличие от других растений с сочными маслячными плодами, в большинстве своем произрастающих в субтропических и тропических областях земного шара (маслина, авокадо и др.). Поэтому чрезвычайная важность углубленного изучения плода облепихи для решения указанного вопроса в дополнительной аргументации не нуждается.

Прикладной аспект проблемы теснейшим образом связан с решением важных народнохозяйственных задач – выведением сортов облепихи с высокомасличными плодами и увеличением производства целебного облепихового масла. Их выполнение в настоящее время идет чрезвычайно медленно, что неоднократно констатировалось учеными и производственниками. И одной из главных причин этого является совершенно недостаточная изученность плода облепихи как объекта селекционной и производственной деятельности.

Плоды лоховых, имеющие характерное строение, давно привлекли внимание исследователей. Их структура на морфологическом уровне интенсивно изучалась систематиками и карпологами [46, 205]. В результате была выяснена морфологическая природа частей плода *Elaeagnaceae* и предложено его новое, научно обоснованное название.

Однако, упомянутым работам, ставшим уже библиографической редкостью, не уделяется должного внимания со стороны исследователей. Это отнюдь не способствует необходимой унификации терминологии, понятий и представлений и порождает разночтения в литературе, посвященной облепихе.

Открытие облепихового масла в России в прошлом веке и его интенсивное использование в наши дни вызвало к жизни большое количество работ биохимического плана, касающихся, в частности, и маслячности плода облепихи [66, 87]. Однако, при этом ничтожно мало внимания уделялось материальной основе накопления масла – анатомической структуре плода и, особенно, ее формированию в процессе развития плода. Белым пятном оставался и вопрос о причинах (физиологических и, наконец, исторических) накопления масла в сочных частях плода облепихи, без чего невозможна выработка научно обоснованной стратегии и конкретных приемов селекционной работы, направленной на повышение маслячности плодов этого растения.

Посильное восполнение указанных пробелов в исследованиях облепихи и является целью настоящей работы.

Достижение поставленной цели решается выполнением следующих конкретных задач:

1. На фоне очерка о понятиях и терминологии современной карпологии – обобщение и критическое осмысление литературных данных о развитии к строению плода лоховых и его эволюции.
2. Изложение материалов оригинальных исследований автора о формировании структуры, динамике размерных и весовых показателей развивающегося плода облепихи. При этом особое внимание уделяется закономерностям образования и накопления жировых включений и содержанию сырого жира в гипантии плода.

3. Освещение результатов экспериментальной работы автора по изучению плодов облепихи, развившихся в различных условиях снабжения их ассимилятами листьев и собственного гипинтия.

4. Рассмотрение физиологических аспектов развития плода облепихи, предваряемое обстоятельным обзором литературы о фотосинтетической активности репродуктивной сферы, особенно развивающихся плодов и их частей, и ее значении в суммарной фотоассимиляции углерода растением. Выдвижение концепций о роли составляющих плода облепихи в его собственном развитии и в жизнедеятельности растения в целом.

5. Выявление причин накопления жира в гипантии плода облепихи, эволюционного значения этого признака и связанных с ним показателей.

6. Определение перспективной тематики последующих научных исследований, характеристика отдельных приемов селекционного отбора с целью повышения масличности плодов облепихи.

Автор выражает глубочайшую признательность строгим, но неизменно доброжелательным рецензентам – А.П. Меликяну и Ю.Г. Тринклеру, несмотря на занятость, прочитавшим рукопись и сделавшим весьма ценные замечания. Их советы очень помогли при подготовке окончательного варианта рукописи. Особую благодарность хочется высказать И.П. Елисееву за постоянное активное содействие в проведении исследований, за труд редактора. Воистину неоценима моральная поддержка коллег, друзей и близких, способствовавшая процессу подготовки и завершению настоящей работы.

## Часть 1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

### Глава 1.1. О НЕКОТОРЫХ ТЕРМИНАХ И ПОНЯТИЯХ КАРПОЛОГИИ

#### 1.1.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ «ПЛОД»

В современной учебной и научной литературе нет общепринятого определения понятия «плод». В наши задачи не входит исчерпывающий обзор состояния упомянутого вопроса. Однако, считаем нужным охарактеризовать его в том объеме, который необходим для лучшего восприятия материалов книги.

При формулировке понятия «плод» у разных авторов прослеживаются две полярные тенденции.

1. Первая из них – трактовки плода, суживающие это понятие.

А. Крайний случай в рамках указанной тенденции – понятие плода как производного пестика. С этой точки зрения образования, являющиеся производными сразу нескольких пестиков (при апокарпном полимерном гинецее) не могут называться плодами. Для их обозначения введен термин «сборный плод». Кроме того, у многих растений после опыления совместно с тканями завязи разрастаются и видоизменяются другие части цветка и даже нецветковые органы. В свете рассматриваемой концепции плода образования, сформировавшиеся описанным путем, именуется «ложными плодами».

Б. Рассмотрение плода как производного не отдельного пестика, а всего гинецея, устраняет необходимость выделения группы сборных плодов. Однако, это еще не делает понятие «плод» универсальным, т.к. остаются многочисленные «ложные плоды». Поэтому рассматриваемое понятие плода также следует отнести к узким.

Перечисленные трактовки плода, следствием которых является применение терминов «сборный плод» и «ложный плод», берут начало от исторического труда основоположника карпологии Дж. Гертнера [155]. Они сохраняются и в работах современных авторов, в том числе публикациях, посвященных лоховым [9, 125, 128].

2. Вторая тенденция заключается в поисках определения, которое полностью охватывало бы все разнообразие существующих в природе плодов. На разрешение именно этой задачи направлены работы ведущих отечественных ботаников – А.Л. Тахтаджана [119, 122 и др.], Н.Н. Кадена [42, 43 и др.], Р.Е. Левиной [66, 69 и др.] и других.

Наиболее лаконичное определение в русле рассматриваемой тенденции характеризует плод как зрелый цветок [41]. Р.Е. Левина [68] определяет плод как орган, развивающийся из цветка и содержащий семена. Она дает и более развернутое определение: «плод – это видоизмененный вследствие оплодотворения (или апомиксиса) гинецей одного цветка с прирастающими или сохраняющимися при гинецее другими частями цветка и соцветия» [69: с. 6].

Все приведенные выше определения отражают морфологические аспекты понятия «плод». Между тем, объективно существует и функциональная его сторона. Органически объединяет морфологическую и функциональную стороны понятия определение Н.Н. Кадена [43]. Он рассматривает плод как репродуктивный орган цветковых растений, образующийся из цветка вследствие опыления и функционирующий для созревания семян, их защиты и расселения.

В этом определении, на наш взгляд, кроме перечисления функций, создается представление о последовательной их смене в различные периоды жизнедеятельности плода.

Рассматривая определение понятия «плод» и в узком, и в широком смыслах, следует особо отметить, что не во всех формулировках плод называется органом растений.



Только в учебной литературе это часто преподносится как аксиома. В научных же трудах встречаются другие мнения.

Так, В.Н. Тихомиров [124] считает, что плод не является органом цветковых растений. Его нужно рассматривать как завершающий этап развития нескольких вполне самостоятельных органов. «Конечным этапом развития репродуктивных органов покрытосеменных растений» называют плод З.Т. Артюшенко и А.А. Федоров [3: с. 7]. Р.Е. Левина [69: с. 5] указывает, что «плод, свойственный только покрытосеменным, относительно других органов высших растений, представляет собой морфологическое новообразование.

### 1.1.2. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАЗВИТИИ И СТРОЕНИИ ПЛОДА, КАРПОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ

При огромном структурном разнообразии плодов существует, однако, возможность дать общий план их строения.

Важнейшей частью плода являются семена (или одно семя). Нормально развитых семян не имеют так называемые партенокарпические плоды, которые здесь не рассматриваются, поскольку не являются типичными плодами. Семена (семя) окружены различными по происхождению и строению образованиями. Именно эти структуры очень часто составляют основную массу плода и определяют его своеобразие.

Более детальное рассмотрение основных черт строения плода требует установления способов происхождения его частей, окружающих семена. Без такого рассмотрения невозможно правильное применение ряда ключевых терминов карпологии. Поэтому считаем необходимым дать краткий очерк развития плода, последовательно рассмотрев формирование всех его частей, включая и семена.

С нашей точки зрения, изучение плода без изучения семени неверно. Напротив, характеристика любого плода в любом аспекте должна начинаться с семени. Руководствуясь такими убеждениями, прежде всего, рассмотрим общие черты развития и строения семени цветковых растений.

Семена развиваются из семязачатков или, по устаревшей терминологии – семяпочек (нескольких или одного), которые располагаются на внутренней, морфологически верхней поверхности плодолистиков (также нескольких или одного), образующих гинецей.

Строение семязачатка покрытосеменных хорошо изучено и описано в литературе [105, 131, 219 и др.]. Он состоит:

а) из основной ткани – нуцеллуса, который может быть толстым, многослойным (крассинуцеллятные семязачатки) или тонким, однослойным (тенуинуцеллятные семязачатки). В настоящее время классификацию семязачатков по рассматриваемому признаку предложено основывать соответственно на наличии или отсутствии париетальной кроющей клетки [61]. Но необходимо отметить наличие большого количества исключений из указанного правила [95].

б) погруженного в нуцеллус зародышевого мешка

в) окружающих нуцеллус покровов – интегументов. Интегументов может быть два, наружный и внутренний (битегмальные или двупокровные семязачатки) или один (унитегмальные или однопокровные семязачатки). Интегументы охватывают нуцеллус или, в случае тенуинуцеллятного семязачатка – непосредственно зародышевый мешок не сплошным футляром, а образуют отверстие – микропиле, как правило зарастающее в процессе развития семени. Семязачаток прикреплен к плодолистку семяножкой –

фуникулуsom. Место прикрепления на плодолистике называется плацентой, а область соединения семязачатка с фуникулуsom именуется халазой. В семяножку входит проводящий пучок.

Относительно семяножки ось семязачатка может располагаться параллельно (атропные семязачатки) или под углом (кампилотропные семязачатки). Самый большой угол изгиба  $180^{\circ}$  (анатропные семязачатки).

На рис. 1 показан общий план строения краcсинуцеллятного, битегинального, анатропного семязачатка цветковых растений, характерного и для облепихи.

Необходимые представления о некоторых деталях анатомического строения семязачатка покрытосеменных даны в соответствующих главах специальной части настоящей книги.

Обычно после опыления и следующего за ним оплодотворения в семязачатке происходят структурные изменения, итогом которых является формирование семени. Основные этапы развития семян из краcсинуцеллятного и тенуинцеллятного семязачатков представлены на рис. 2.

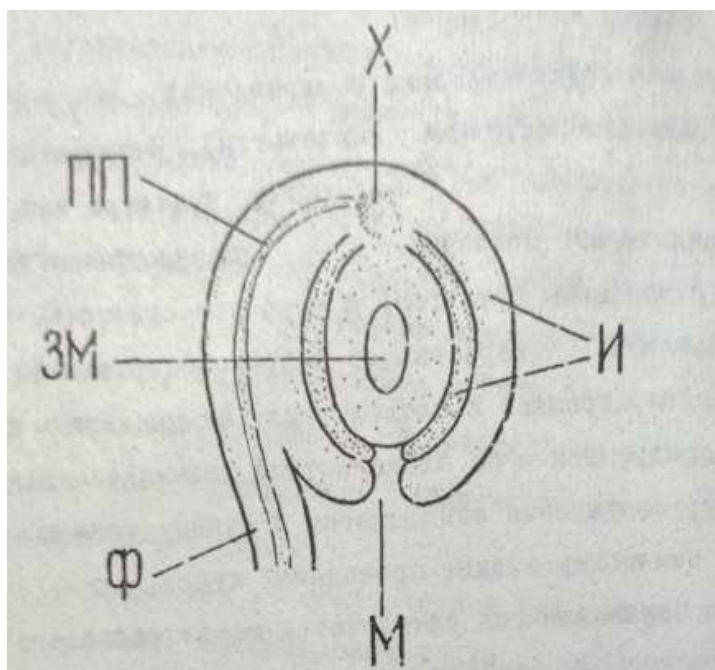


Рис. 1. СХЕМА СТРОЕНИЯ СЕМЯЗАЧАТКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

ЗМ – зародышевый мешок; И – интегументы; М – микропиле; ПП – проводящий пучок;  
Ф – фуникулуs; Х – халаза

В ходе развития семени из зародышевого мешка семязачатка образуется зародыш и питательная ткань – эндосперм. Зародыш ко времени созревания семени достигает различной степени развития [131, 185]. В случае хорошо дифференцированного зародыша в нем в морфологическом плане различают семядоли (две или одну), зародышевый корешок и почечку. Эндосперм в зрелом семени может быть представлен тканью различного объема или полностью отсутствовать, потребляясь в процессе формирования семени растущим зародышем. Нуцеллуs может также частично сохраняться в зрелом семени в качестве питательной ткани – перисперма или в ходе развития семени полностью расходоваться (рис. 2).

Из интегументов семязачатка формируется семенная кожура (рис. 2). Семенная кожура - спермодерма – в зрелом семени может представлять собой морфологически недифференцированное образование или состоять из хорошо различимых по ряду характеристик тканей в самых различных комбинациях: саркотесты – сочной, часто ярко

окрашенной ткани; склеротесты – твердой части семенной кожуры; микостесты – ослизняющей ткани; паренхотесты – ткани с признаками типичной паренхимы [75, 76]. В спермодерме встречаются и дериваты поименованных тканей.

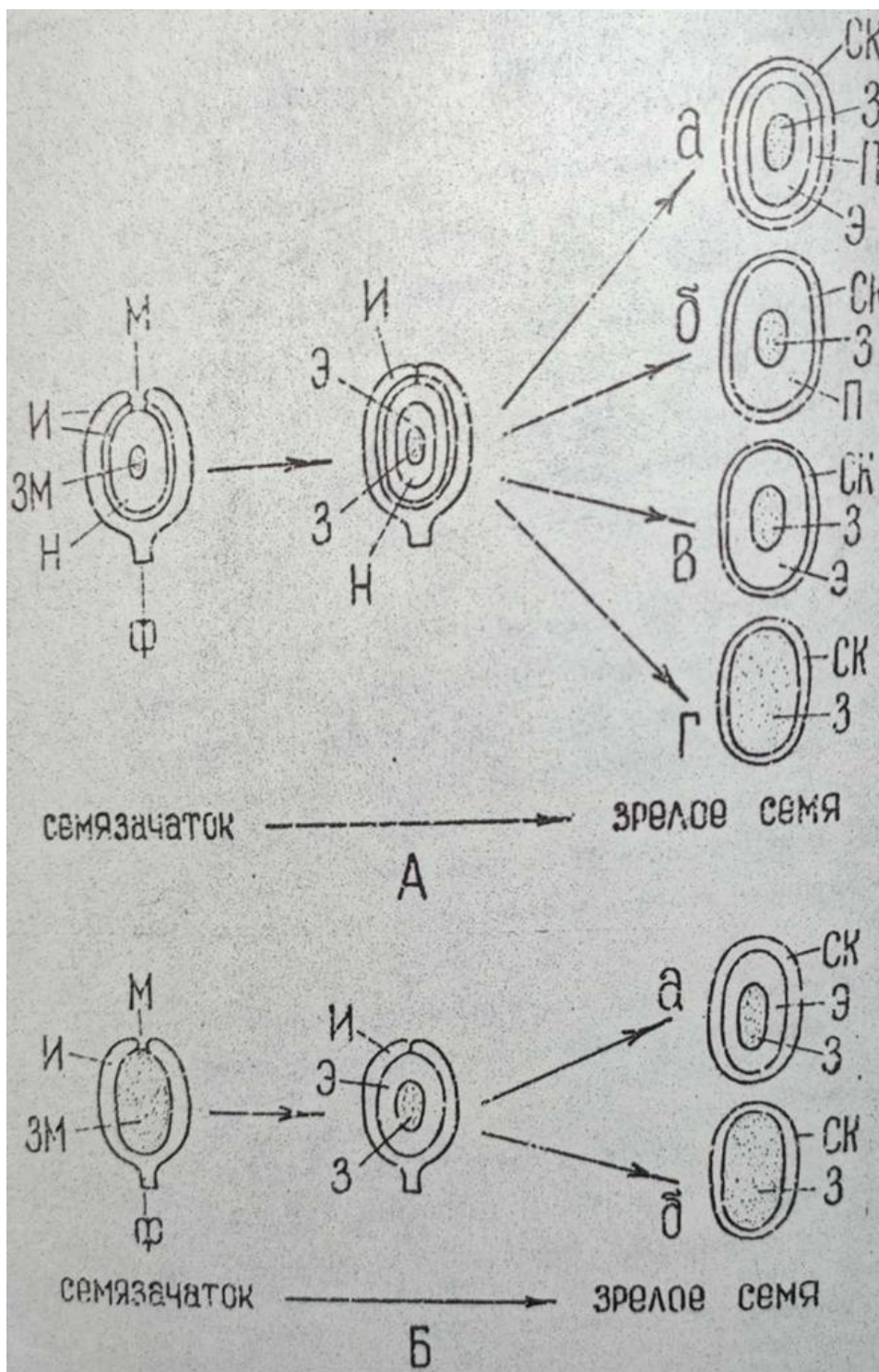


Рис. 2. СХЕМА РАЗВИТИЯ СЕМЕНИ ИЗ КРАССИНУЦЕЛЛЯТНОГО (А) И ТЕНУИНУЦЕЛЛЯТНОГО (Б) СЕМЯЗАЧАТКОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

а, б, в, г – типы семян; З – зародыш; ЗМ – зародышевый мешок; И – интегументы; М – микропиле; Н – нуцеллус; П – перисперм; СК - семенная кожура; Ф – фуникулус; Э – эндосперм

Особенности анатомической структуры семени и ее формирование в процессе развития плода освещены в последующих главах книги в объеме, необходимом для интерпретации фактического материала автора.

Основу будущего плода как целостного образования в цветке составляет гинецей, т.е. совокупность плодолистиков. Они могут быть свободными, не сросшимися друг с другом (апокарпный гинецей), в количестве от многих (полимерный апокарпный гинецей) до одного (мономерный апокарпный гинецей) или сросшимися (ценокарпный гинецей). В зависимости от способа срастания различают варианты ценокарпного гинецея – синкарпный, паракарпный, лизикарпный.

Однако в формировании плода может принимать участие не только гинецей. В этом случае части плода, окружающие семена у различных плодов формируются за счет стенки завязи совместно с другими частями цветка (цветоложе, околоцветник и др.) и даже нецветковыми органами (прицветники, кроющие листья и др.), а также различными образованиями с участием перечисленных структур (например, гипантий). Тогда уже в цветке может происходить срастание завязи с сохраняющимися при плоде органами, частями органов и новообразованиями, т.е., по терминологии К. Эзау [138], неплодолистиковыми тканями (нижняя завязь, из которой образуется нижний плод), или они остаются свободными, не нарушается их целостность и индивидуальность (верхняя завязь, верхний плод). Необходимо подчеркнуть, что срастание перечисленных структур, т.е. образование нижней завязи, имеет место только при ценокарпном гинецее.

Ко времени созревания плода ткани его частей, окружающих семена, или остаются живыми и часто значительно разрастаются (сочные плоды), или отмирают и образуют сухие структуры различной твердости (сухие плоды).

Часть зрелого плода, образованную завязью или завязью со сросшимися с ней структурами, принято называть перикарпием, т.е. околоплодником. У органов или частей органов, сохраняющихся, но в зрелом плоде не срастающихся с завязью, при описании плода оставляются собственные названия (например, «разросшаяся чашечка» «прицветнички, окружающие плод» и т.п.), В некоторых таксонах им даются специальные названия («мешочки» у осок, «антеций» у злаков и др.).

Из новообразований цветка, сохраняющихся в зрелом плоде, не редко встречается гипантий или цветочная трубка. А.Д. Имо [41] считает термин «гипантий» морфологически неопределенным. Действительно, его характеризуют как «базальную часть околоцветника, сросшуюся в трубку» [69; с.16]; как образование, возникающее при радиальном срастании спайнолистной чашечки, спайнолепестного венчика и тычинок [91]; как структуру с участием цветоложа [41] и т.д.

Для обозначения внесеменных частей плода, имеющих любое происхождение, нередко применяется термин «стенка плода» [38, 138].

Дать общий план строения внесеменных структур плода хотя бы на морфологическом уровне, т.е. без рассмотрения их клеточного строения, чрезвычайно трудно, если вообще возможно. Вопрос наиболее разработан для типичного перикарпия. В перикарпии описывают слои, хорошо отличающиеся друг от друга при визуальной оценке: наружный – экзокарпий или эпикарпий, средний – мезокарпий и внутренний – эндокарпий. Но необходимо отметить, что перикарпий морфологически дифференцирован далеко не у всех плодов, его имеющих.

Выделение перечисленных слоев исторически сложилось при изучении плодов, перикарпий которых является производным только стенки завязи. В этом случае

генетическое происхождение экзо-, мезо- и эндокарпия строго определено, что видно на рис. 3.



Рис. 3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЗОН ПЕРИКАРПИЯ КОСТЯНКИ МИНДАЛЯ ПО Z. ANTONI (цит. по [136])

При образовании перикарпия из стенки завязи и приросших к ней неплодолистиковых тканей происхождение рассматриваемых зон будет, несомненно, иным, причем, различным в зависимости от набора названных тканей. Попытки унификации описаний перикарпия таких плодов с помощью терминов «экзокарпий», «мезокарпий» и «эндокарпий» с учетом генетического происхождения слагающих эти слои тканей обсуждены Г.В. Шибакиной [136], Они приводят к усложнению терминологии. Например, вводится термин «мезэндокарпий» и др. Причем, для установления происхождения тканей приходится рассматривать не только зрелый плод, но и его развитие, что не всегда возможно для карполога.

Существует и другая тенденция – употребление обсуждаемых наименований слоев перикарпия лишь в морфологическом смысле и только при описании зрелого плода [69, 136, 138].

В работах сельскохозяйственного и технологического содержания часто говорится о кожуре (кожице) и мякоти сочного плода. Кожура плода – более или менее плотное и прочное поверхностное образование, часто легко отделяющееся от сочной, мягкой мякоти. По понятиям пловодов и определениям многих учебников в состав кожуры плода входят эпидерма и подстилающая колленхима, Т.А. Платонова [94] считает, что понятию кожуры плодов соответствует морфологический термин «эпикарпий». Термины «кожура плода» и «мякоть плода» широко применяются при первичной визуальной оценке плодов.

Анатомическое строение внесеменных частей плода обычно характеризуют с помощью общепринятых в анатомии растений диагнозов тканей и клеток [69, 138].

Новый подход к изучению и описанию анатомической структуры плодов предложен в работах Б.Т. Матиенко, выдвинувшего концепцию о карпогистологических типах [73, 74], и других исследователей [34, 56, 103 и др.]. Б.Т. Матиенко [74: с. 5] указывает, что «все гистологическое разнообразие плодов сводится к определенным анатомическим типам, которые названы карпогистологическими типами. Они имеют различную гистологическую зональность околоплодника». «Под карпогистологической зоной понимается слой (группа) клеток из состава плода, представленный, как правило, самостоятельной тканью с определенной структурно-функциональной характеристикой, стабилизированной частными приспособлениями плода и передающейся потомству» [74: с.5-6]. Введено также понятие гистологической подзоны, которая определяется как «часть гистологической, зоны, имеющая все основные характеристики зоны и отличающаяся несущественными второстепенными особенностями» [73: с. 8]. Такие



второстепенные особенности – это, например, размеры клеток, толщина клеточных оболочек и т.п.

Если применять описанные понятия и терминологию, то наиболее просто устроенная часть плода, окружающая семена, имеет три гистологические зоны: наружный эпидермис, основную паренхиму и внутренний эпидермис. У высокодифференцированных плодов число гистологических слоев доходит до 4-6 [74].

### 1.1.3. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ОПИСАНИЯ И НАИМЕНОВАНИЯ ПЛОДОВ

Детальное изучение морфологической природы, сопровождающиеся исчерпывающими описаниями плода, обычно проводится в узкокарпологических исследованиях. Описания делаются с соблюдением специальных канонов, о чем дают представление соответствующие рекомендации [78].

В работах ботанического, сельскохозяйственного, технологического и т.п. содержания, каким-либо образом касающихся плодов растений различных таксонов, принято давать краткие описания (морфологические характеристики) этих плодов, включающие название типа гинецея, указание на наличие или отсутствие срастания его с другими частями цветка и иными структурами, на консистенцию околоплодника и т.п. Такие описания плодов по существу являются прикладными и делаются возможно более лаконичными. Кроме описаний, приводятся названия плодов.

Подобные описания нередко встречаются и в литературе, посвященной облепихе. К сожалению, они отличаются большим разнообразием суждений о морфологической природе и наименовании плода [9, 17, 104, 106, 125 и др.]. Указанный факт не способствует созданию правильных представлений о плоде облепихи у широкого круга специалистов, работающих с новой культурой.

В связи с этим следует отметить, что проблема номенклатуры плодов в карпологии далеко не разрешена. Преобладает тенденция: группам плодов, имеющих одинаковые морфологические характеристики (различными авторами такие группы именуются типами, видами и т.д., что связано с неразработанностью классификации плодов), стараются дать названия, давно вошедшие в научную и учебную литературу (ягода, костянка и т.п.). Р.Е. Левина специально указывает, что уточнение, пополнение и усовершенствование номенклатуры – процесс постепенный и медленный. Только при этом условии новые наименования будут жизненны и устойчивы, т.к. всякий неологизм проходит через «лингвистический отбор» [69; с.20].

Трудности и разногласия в наименовании многих плодов в конечном итоге вытекают из недостаточной их изученности. Поэтому краткое описание и наименование плода должны основываться не на умозрительных заключениях, а на глубоком знании его морфологической природы.

## Глава 1.2. ПЛОДЫ ЛОХОВЫХ (МАТЕРИАЛЫ НАУЧНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ)

Плодам растений семейства лоховых – *Elaeagnaceae* Juss. посвящена обширная литература, что связано с их интенсивным хозяйственным использованием. Семейство включает три рода: лох – *Elaeagnus* L., шефердия – *Shepherdia* Nutt. и облепиха – *Hippophae* L. [21, 123, 205]. Многие представители каждого из родов, и дикорастущие, и культурные, являются ценными плодовыми и лекарственными растениями. Как видно уже из обзоров и библиографий [36, 54, 86 87, 101], используемые человеком плоды лоховых в основном и изучаются в этом направлении: определяется содержание и

динамика биологически активных веществ, оценивается варьирование различных хозяйственно значимых признаков в зависимости от факторов внешней среды и т.п.

Морфологические признаки плодов часто приводятся в описаниях растений семейства лоховых в природе, в селекционных коллекциях, в промышленных насаждениях. При этом обычно характеризуется масса 100 плодов и 1000 семян, цвет, размеры, форма плодов и т.п. Нередко дается название плода и оценивается его морфологическая природа.

Цель настоящей главы – обобщение разрозненных сведений о плодах *Elaeagnaceae*, создание целостных представлений об уже изученных разными авторами закономерностях развития, строения, о морфологической природе плода лоховых. Все это создаст основу для более глубокого понимания и правильной интерпретации материалов, изложенных в последующих разделах книги.

### 1.2.1. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА И СТРОЕНИЕ ПЛОДА ЛОХОВЫХ

Цветки лоховых (рис. 4.) полигамные (обоеполые или тычиночные, мужские – у видов *Elaeagnus*) и двудомные (у *Shepherdia* и *Hippophae*) с простым чашечковидным околоцветником. У лоха и шефердии они чаще всего четырехчленные, но могут быть и пяти-, и шестичленными; у облепихи – двухчленные [46, 54, 57, 58, 59, 123, 205].

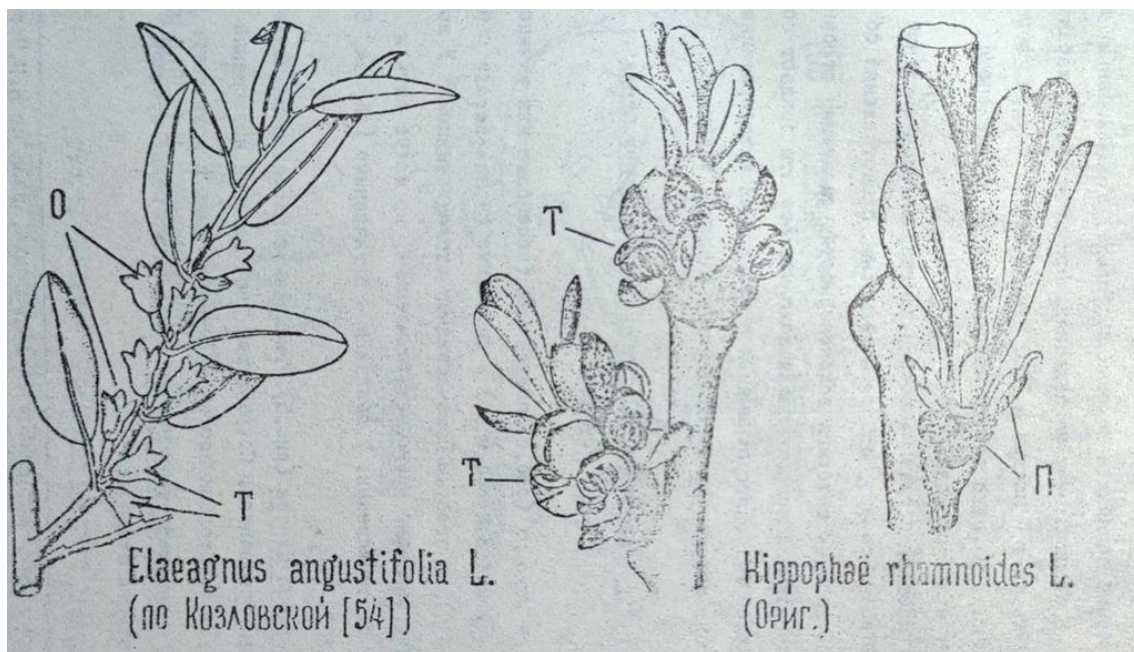


Рис. 4. ЦВЕТКИ ЛОХОВЫХ

О – обоеполые цветки, П – пестичные цветки, Т – тычиночные цветки

Тычиночные цветки (рис.5). Тычиночные цветки лоха имеют редуцированную завязь. Сохраняется лишь длинный нитевидный стилодий, т.е. столбик пестика. Тычинки, чаще в количестве четырех, с очень короткими нитями прикреплены между зубцами спайнолистного околоцветника.

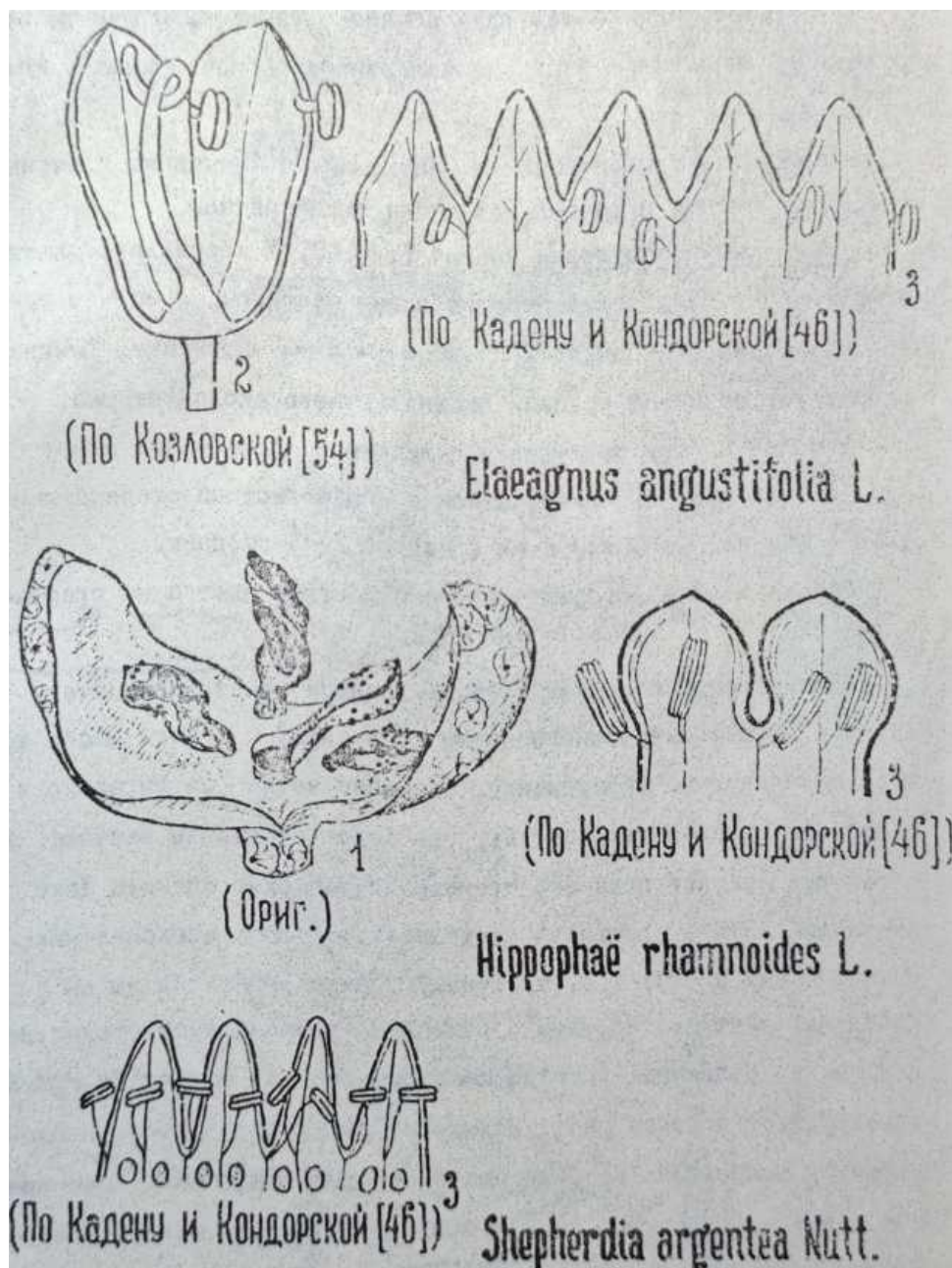


Рис. 5. СТРОЕНИЕ ТЫЧИНОЧНЫХ ЦВЕТКОВ ЛОХОВЫХ

1 – внешний вид; 2 – продольный разрез; 3 – схема развернутого гипантия

У мужского цветка шефердии обычно 8 тычинок, и они расположены у основания зубцов спайнолистного околоцветника и между ними.

Мужские цветки облепихи в центре имеют 4 тычинки с очень короткими нитями и раздельнолистный околоцветник.

Обоеполые и пестичные цветки (рис. 6). У обоеполого цветка лоха гинецей представлен обычно одним пестиком, в завязи которого – одна семяпочка, а андроцей – четырьмя тычинками. Тычинки располагаются между зубцами спайнолистного околоцветника.

Женские цветки шефердии и облепихи в норме также имеют один пестик с одним семязачатком и спайнолистный околоцветник с четырьмя (*Shepherdia*) или двумя (*Hippophae*) зубцами.

Стенка завязи лоховых с другими частями цветка не срастается.



Рассмотрение строения цветков лоховых показывает, что у всех их, кроме тычиночного цветка облепихи в нижней части имеется бокаловидное образование. Особенно четко оно выражено в обоеполых и пестичных цветках, где окружает завязь пестика. У обоеполых цветков лоха его происхождение можно оценить даже визуально. Это сросшиеся основания листочков околоцветника и тычиночных нитей, т.е. типичный гипантий. Имеется ли он в пестичных цветках шефердии и облепихи, где андроцей отсутствует? Мнения различных авторов по этому вопросу обсуждают К.Н. Кадей и В.Р. Кондорская [46]. Исходя из результатов своих исследований, доказавших вторичность отсутствия андроцея у пестичных цветков *Shepherdia* и *Hippophae*, указанные авторы утверждают, что можно говорить о гипантии у всех спайнолистных цветков лоховых. Гипантий здесь возникает в результате срастания в филогенезе и совместного роста в онтогенезе оснований чашелистиков и тычинок. Гипантий лоховых аппендикулярен, а цветоложе принимает участие лишь в формировании основания гипантия [46: с. 115].

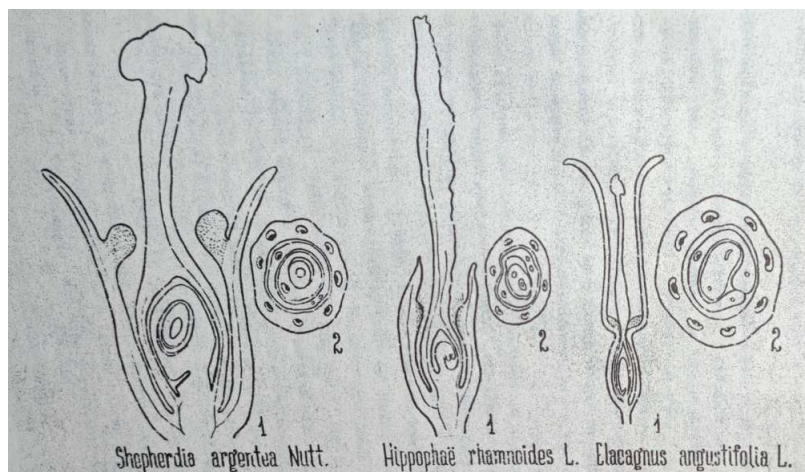


Рис. 6. СТРОЕНИЕ ОБОЕПОЛЫХ И ПЕСТИЧНЫХ ЦВЕТКОВ ЛОХОВЫХ (ПО КАДЕНУ И КОНДОРСКОЙ [46])

1 – продольные разрезы; 2 – поперечные разрезы

Переходя к освещению материалов о развитии и строении плода лоховых, отметим, что в настоящей главе рассматриваются лишь морфологические аспекты указанных вопросов. Изучение анатомического строения, образующее значительную часть исследований автора, совместно с обзором соответствующей литературы составляет содержание одной из последующих глав.

Изложение материала, приведенное ниже, последовательно касается развития семени, развития стенки плода и строения зрелого плода.

Семя лоховых развивается из анатропного крассинущеллятного двупокровного семязачатка. Семязачаток обычно один в завязи пестика и прикреплен к основанию плодолистика [46, 57, 205]. После опыления и следующего за ним оплодотворения из интегументов образуется семенная кожура, нуцеллус постепенно рассасывается, используя на нужды формирующихся эндосперма и зародыша, возникший эндосперм ко времени созревания семени полностью (*Elaeagnus*) или частично (*Shepherdia*, *Hippophae*) потребляется растущим зародышем. Зародыш в зрелом семени *Elaeagnaceae* массивный, дифференцированный на крупные семядоли, корешок и почечку [54, 57, 109]. Общее представление о структурном разнообразии семян лоховых дает рис. 1П (приложения).

Завязь лоховых в ходе развития плода приобретает вид очень тонкого перепончатого мешочка [46, 57, 205].

Что касается гипантия, то у лоха и шефердии в зрелом плоде сохраняется его нижняя часть, а верхняя вместе с листочками околоцветника отсыхает. У облепихи сохраняется весь гипантий с засохшими зубцами околоцветника на вершине (рис. 7) [46, 205]. Видоизменение гипантия в ходе развития плода у представителей родов семейства лоховых происходит по-разному [46, 108, 109, 205]. У облепихи и шефердии он превращается в сочное, ярко окрашенное бокаловидное образование, снаружи и со стороны перикарпия покрытое более или менее плотной кожурой.

В толще его проходят 6 (у облепихи) или 8 (у шефердии) проводящих пучков (рис. 7). Гипантий лоха ко времени созревания плода дифференцируется на внутреннюю твердую и наружную сочную с плотной поверхностной кожурой части (рис. 7). Толщина и консистенция этих частей варьируют у видов рода. Проводящие пучки в числе восьми расположены в твердой части гипантия и образуют продольные ребра на ее внешней поверхности, граничащей с сочной частью и обнажающейся при механическом удалении тканей последней. Твердая часть гипантия лоха по структуре весьма сходная с косточкой, т.е. видоизменением внутренних слоев околоплодника, по комплексу морфологических признаков различна у разных видов рода *Elaeagnus* (рис. 1П). В литературе она не получила специального наименования. Для обозначения указанного образования мы употребляем название «косточка» с обязательным использованием кавычек [108, 109, 115].

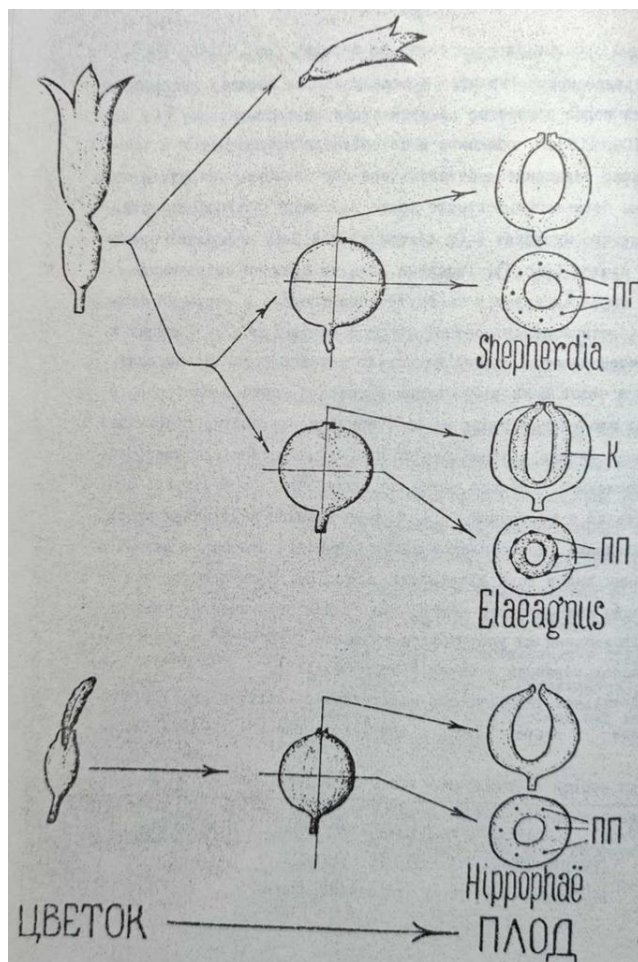


Рис. 7. ОСОБЕННОСТИ ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ГИПАНТИЯ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ПЛОДА У РОДОВ СЕМ. ЛОХОВЫХ

К – «косточка», ПП – проводящие пучки

Детальное рассмотрение материалов о развитии плода *Elaeagnaceae* в итоге позволяет критически оценить суждения исследователей о его морфологической природе и назначении.

Ряд авторов, специально занимающихся этими вопросами [44, 45, 46], характеризует плод лоховых как верхний, апокарпный, мономерный, одно-, редко двусеменной, с пленчатым перикарпием и с оболочкой из гипантия. Ими же предлагается и новое название плода лоховых – сфалерокарпий или лохоплодник. Причем, для плода лоха – сфалерокарпий (лохоплодник) костянковидный, а для облепихи и шефердии – сфалерокарпий (лохоплодник) ягодовидный.

Автор настоящей книги в своих работах считает правомерным использовать именно такие представления о морфологической природе плода лоховых как наиболее аргументированные и приведенное выше его название. Здесь очевидна необходимость введения нового наименования, т.к. своеобразие плода *Elaeagnaceae* не дает возможности использовать для его обозначения ни одно из традиционных названий плодов.

### 1.2.2. ЭВОЛЮЦИЯ ПЛОДА В СЕМЕЙСТВЕ ЛОХОВЫЕ

Обзор материалов научной литературы о плодах *Elaeagnaceae* был бы неполным без рассмотрения вопросов, касающихся эволюции плода в пределах семейства. При этом особый интерес представляет такой хозяйственно значимый признак, как накопление жирного масла в гипантии.

Как уже указывалось, по мнению ряда авторов основные функции плода заключаются в обеспечении воспроизведения, защиты потомства и его успешного расселения [13, 43, 69]. Следовательно, совершенствование любого плода, в том числе и сочного, необходимо связывать с выработкой механизмов более эффективного выполнения указанных функций. Именно по трем перечисленным пунктам легко группируются обобщения различных исследователей, касающиеся выявления магистральных направлений эволюции плода.

Непосредственно отвечающие за воспроизведение зародыш и питательные ткани семени цветковых растений эволюционировали в направлении формирования хорошо дифференцированного зародыша с запасом питательных веществ в его семядолях и связанного с этим уменьшения и полного исчезновения специальных питательных тканей (эндосперма, перисперма) к созреванию семени [120, 121].

Защита зрелого семени в сочном плоде, как известно, осуществляется или спермодермой, а в случае ее морфологической дифференциации – плотными ее тканями, представляющими собой склеротесту, или окружающими семя структурами, образующими стенку плода. В последнем варианте очень часто эту функцию выполняют соответствующим образом видоизмененные слои околоплодника, т.е. косточка. А.Л. Тахтаджян [121] указывает, что во многих линиях эволюции покрытосеменных растений с невскрывающимися плодами наблюдается постепенное упрощение спермодермы, и роль защиты переходит к околоплоднику.

Одним из способов расселения потомства у растений является эндозоохория, т.е. распространение зачатков поедающими плоды животными, чаще всего птицами. С приспособлением к эндозоохории связывается возникновение любых сочных плодов [67, 59, 75, 83, 121, 178]. Причем, сочные и в большинстве своем ярко окрашенные ткани, аттрактанты, служащие приманкой для животных, у плодов различных систематических групп покрытосеменных имеют разное происхождение. У многих примитивных цветковых

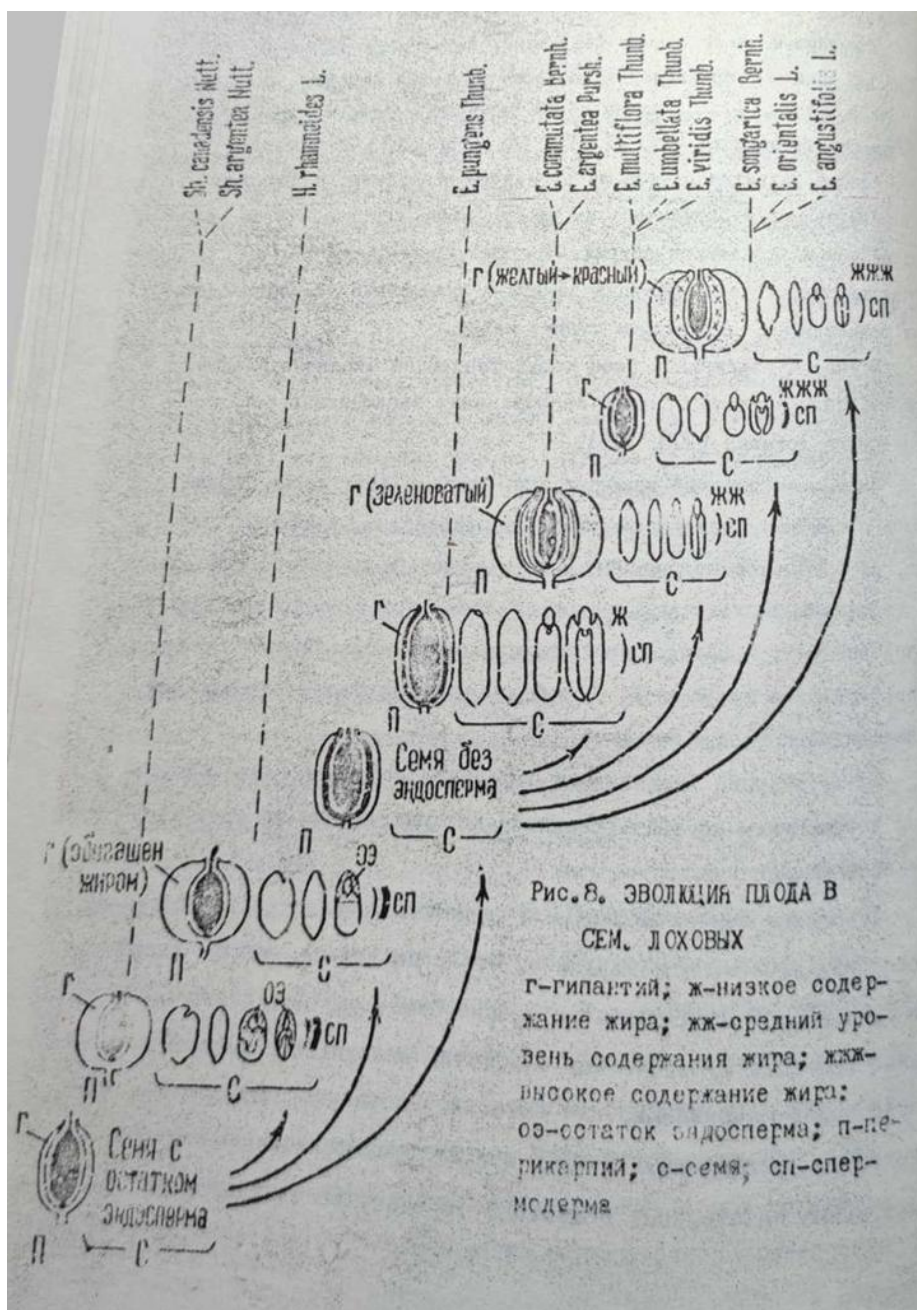


– это часть семенных покровов, так называемая саркотеста [67, 75, 76, 121]. В процессе эволюции функция привлечения распространителей переходит к перикарпию, что приводит к образованию в нем сочных, ярко окрашенных пищевых тканей [212].

Упомянутые эволюционные тенденции, касающиеся передачи функций защиты и привлечения распространителей от одних частей плода к другим – проявление общей закономерности, отмеченной рядом исследователей [10, 11, 12, 56, 185, 200]. Отсутствие или слабое развитие одного из элементов комплекса, включающего покровы семени и окружающие их части плода, компенсируется усложнением и утолщением других. Прогрессивным здесь следует считать переключение функций защиты и расселения со спермодермы к элементам, образующим стенку плода.

С учетом изложенных выше общих тенденций эволюции плодов разработаны представления о направлениях эволюционного развития плода лоховых [108, 115].

За гипотетический исходный тип плода *Elaeagnaceae* принят плод с семенем, содержащим остаток эндосперма, и стенкой плода, образованной несросшимися перикарпием и гипантием (рис. 8).



Описанный плод, как предполагается, эволюционировал в двух направлениях: к образованию сфалерокарпия ягодовидного (роды *Shepherdia* и *Hippophae*) и формированию сфалерокарпия костянковидного (род *Elaeagnus*).

Сфалерокарпий ягодовидный представляется нам более архаичным в сравнении со сфалерокарпием костянковидным по следующим соображениям.

1. Зрелые семена шефердии и облепихи содержат остаток эндосперма, причем, у шефердии он более массивный, чем у облепихи (рис. 1П). В этой связи интересно отметить, что в отношении семян шефердии и, особенно, облепихи, имеющих зародыши с гораздо более массивными, чем остатки эндосперма, семядолями, естественно предположить утрату эндоспермом функции основного вместилища питательных веществ и передачу ее семядолям.

И.А. Мишулина [79, 80] и И.И. Елисеев и И.А. Мишулина [30] установили, что в семенах облепихи содержатся все три формы запасных органических веществ: крахмал, белки и жиры. Но количество их неодинаково. По нашим данным [108] в семени облепихи без спермодермы (т.е. в зародыше и остатке эндосперма) содержится от 16 до 23% жира (табл. 1). Микрохимическая реакция с суданом III показывает, что жир сосредоточен в семядолях. По мнению В.Д. Кретовича [62] жиры как запасные питательные вещества в эволюционном плане имеют большое преимущество перед углеводами и белками. Все оказанное, на наш взгляд, подтверждает мысль об утрате остатком эндосперма *Hippophae* функции хранилища питательных веществ. Из них в этой ткани у облепихи обнаружен в незначительных количествах лишь крахмал [77], а основные запасы питательных веществ откладываются в семядолях.

2. Семенная кожура шефердии и облепихи отличается значительной толщиной. Морфологически она дифференцирована на слои: наружный, твердый – склеротесту и внутренний, мягкий – паренхотесту. В семени шефердии ко времени его созревания клетки паренхотесты сохраняют свою структурную целостность, а у облепихи деформируются и частично разрушаются, в результате чего внутренние слои спермодермы *Hippophae* становятся рыхлыми, рассыпчатыми. У представителей обсуждаемых родов различен и цвет паренхотесты: зеленоватый у шефердии и бурокоричневый у облепихи. Значительная толщина и твердость склеротесты зрелых семян *Shepherdia* и *Hippophae* указывает на защитную роль семенной кожуры.

3. Сочная часть плода, представляющая собой гипантий, у рассматриваемых родов семейства лоховых по морфологическим признакам идентична. По цвету и консистенции в гипантии шефердии и облепихи выделяются слои: наружный – плотный, кожистый, наиболее интенсивно окрашенный, легко удаляющийся со зрелого плода; средний – самый массивный, сочный, бледный и внутренний – тонкий, пленчатый, с промежуточной интенсивностью окраски, трудно отделяющийся от среднего слоя. Поскольку перечисленные слои по происхождению не являются частями перикарпия, очевидно, что термины экзо- мезо- и эндокарпий к ним неприменимы. Их можно именовать соответственно экзогипантием, мезогипантием и эндогипантием.

Таким образом, структура плода шефердии и облепихи имеет некоторые различия. Кроме того, по нашим данным, различен здесь и химизм гипантия, в частности, его маслячность (табл. 2).

Таблица 1. Содержание сырого жира во внутренней части семени\* у представителей семейства лоховых

Образцы для анализа	Содержание сырого жира, % в сухом веществе, $M \pm t_{M}$
Род <i>Elaeagnus</i> L.	
<i>E. pungens</i> Thunb	3,61 ± 0,31
<i>E. cemmutata</i> Bernh.	23,24 ± 1,98
<i>E. argentea</i> Pursh.	23,54 ± 2,00
<i>E. viridis</i> Thunb.	31,23 ± 2,65
<i>E. angustifolia</i> L.	31,40 ± 2,67
<i>E. umbellata</i> Thunb.	32,61 ± 2,78
<i>E. multilora</i> Thunb.	33,00 ± 2,80
<i>E. orientalis</i> L.	34,88 ± 2,98
Род <i>Hippophae</i> L. популяции	
долины реки Темник	16,74 ± 0,71
-//- Хенчик	18,50 ± 0,78
-//- Катунь	18,63 ± 0,80
-//- Дунай	21,43 ± 0,91
-//- Ванч	18,97 ± 0,81
-//- Шахдара	23,43 ± 1,00
-//- Сулак	22,22 ± 0,95
-//- Зеленчук	22,60 ± 0,97
побережья Балтийского моря	21,97 ± 0,94
побережья озера Иссык-Куль	17,87 ± 0,76

\* - внутренняя часть семени представлена у лоха – зародышем, у облепихи – зародышем с остатком эндосперма

Разница настолько значительна, что соответствующие показатели находятся в разных порядках чисел.

Все сказанное позволяет выделить две ветви (или уровня) эволюционного развития сфалерокарпия ягодовидного (рис. 8) и признать по ряду признаков плод облепихи в эволюционном плане более продвинутым, нежели плод шефердии.

Возникновение в филогенезе сфалерокарпия костянковидного рассматривается как шаг на качественно новую, высшую ступень эволюции плода *Elaeagnaceae*. Аргументируется это несколькими фактами

1. Зрелые семена представителей рода *Elaeagnus* не имеют эндосперма. Зародыш с массивными семядолями в качестве запасных питательных веществ у большинства видов накапливает жиры. По нашим данным, сравнительно низкой масличностью обладают из исследованных видов рода лишь семена *E. pungens* Thunb. (табл. 1). Это совпадает с сообщением R. Hegnauer о том, что у семян некоторых лохов Юго-Восточной Азии основное запасное вещество – крахмал,

Таблица 2. Содержание сырого жира в гипантии (роды *Shepherdia* и *Hippophae*) и в сочной части гипантия (род *Elaeagnus*) плодов представителей семейства *Elaeagnaceae*

Образцы для анализа	Содержание сырого жира, % в сухом веществе
Род <i>Shepherdia</i> Nutt.	
<i>Sh. argentea</i> Nutt.	3,58
Род <i>Hippophae</i> L.	
<i>H. rhamnoides</i> L. (сорта сибирского происхождения)	
Щербинка-2	17,4
Приокская	18,5
Великан	18,9
Чуйская	24,0
Катунская-24	32,6
Род <i>Elaeagnus</i> L.	
<i>E. orientalis</i> L.	1,24
<i>E. argentea</i> Pursh.	3,92
<i>E. pungens</i> Thunb.	7,18

2. Семенная кожура лохов тонкая, морфологически недифференцированная.

3. В гипантии лоха различается несколько морфологически обособленных слоев: кожистая, интенсивно окрашенная наружная кожура; слабо окрашенная мякоть; косточка. Новое для лоховых образование – косточка, возникает за счет одревеснения стенок клеток внутренней части гипантия – внутренних слоев клеток паренхимы и внутреннего эпидермиса. Формирование косточки, наряду с уменьшением мощности и упрощением структуры спермодермы, свидетельствует об имеющей место передаче функции защиты зародыша от семенной кожуры гипантию. У видов рода *Elaeagnus* найдена обратная зависимость между мощностью спермодермы и стенки косточки (рис. 9), подтверждающая высказанное соображение.

В пределах рода *Elaeagnus* сфалерокарпий костянквидный представлен целым веером форм, различающихся степенью своей эволюционной продвинутости. Основные тенденции его эволюционного развития – переход от запасаения в семядолях углеводов к накоплению жиров, формирование более прочной и структурно специализированной косточки, видоизменение консистенции мякоти (рис. 8).

Относительно особо интересующей нас масличности гипантия автором установлено, что в сочной его части у лохов содержание жира весьма незначительно (табл. 2). Об этом свидетельствуют и данные научной литературы. Т.Г. Гаджиева и С.Ш. Мамедов, например, обнаружили, что в мучнистой части плодов *E. angustifolia* и *E. caspica* соответственно содержится 0,32 и 0,92% масла [15].

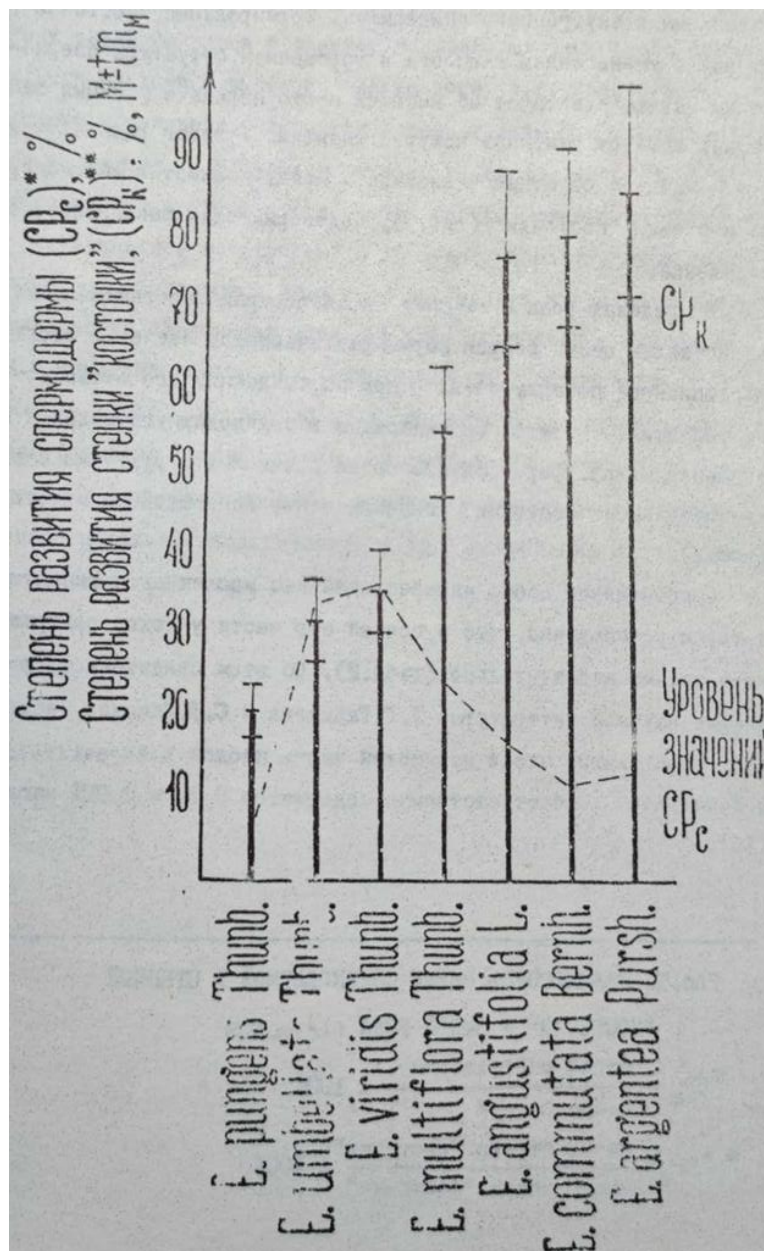


Рис. 9. ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СПЕРМОДЕРМОЙ И СТЕНКОЙ КОСТОЧКИ 7 ВИДОВ РОДА *ELAEAGNUS*

SP<sub>c</sub> – масса спермодермы/масса семени \* 100%

SP<sub>k</sub> – масса стенки косточки/масса целой косточки \* 100%

В заключении изложения представлений об основных направлениях эволюции плода в семействе *Elaeagnaceae* особо отметим, что плодами с высокой, хозяйственно значимой масличностью гипантия обладают лишь представители рода *Hipporhae*. Признак этот явно не связан ни с одной из изученных структурных особенностей плода. Отдельными авторами высказывались соображения о возможной биологической роли повышенного содержания жира в сочных частях плода облепихи (привлечение плодоядных птиц [205], обеспечение плавучести и несмачиваемости при гидрохорном распространении семян [104]). Но вопрос этот остается полностью открытым и настоятельно требует детальной разработки в многочисленных аспектах. Важнейший из них – выявление причин (исторических, физиологических, экологических и др.) накопления масла в гипантии плода облепихи.



## Часть 2. ПЛОД ОБЛЕПИХИ (*HIPPOPHAE RHAMNOIDES L.*)

### Глава 2.1. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РАЗВИТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Для облегчения восприятия материала настоящей главы, посвященной вопросам развития плода облепихи, изученным автором, необходимо объяснение ряда употребляемых здесь терминов и понятий. В основу их большей частью положены представления Ф. Уоринга и И. Филлипса – известных специалистов в области роста и дифференцировки растений [127].

Термин «развитие» применяется нами для обозначения всего комплекса изменений, через которые проходит плод за время своего существования. В соответствии с таким определением развитие плода можно рассматривать на разных уровнях и в различных аспектах.

Первая возможность предполагает исследование развития плода на уровне клеток, тканей, частей плода и плода в целом как единого образования; вторая – морфологический, физиологический, биохимический и другие подходы к изучению развития плода.

В этой связи уместно пояснить позиции автора при использовании термина «морфогенез». В буквальном смысле слова термин этот означает «возникновение формы в живом организме» [127: с.9]. Но под формой можно подразумевать не только внешний вид, но и внутреннюю организацию на уровне клеток, тканей и т.д. Нами под морфогенезом, а применительно к плоду как отдельной части растения, или даже органу растения – органогенезом, понимается формирование внешнего вида и внутреннего строения плода без рассмотрения его клеточной, т.е. анатомической структуры. Разумеется, использованная трактовка понятий «морфогенез» и "формирование анатомической структуры", основанная на классическом разграничении предметов изучения морфологии и анатомии растения, в какой-то мере искусственна. Однако, это представляется необходимым для обеспечения логической последовательности изложения материала и исключения разночтений.

Одним из аспектов изучения развития плода является исследование его роста. Термин «рост» характеризует количественные изменения, происходящие во время развития [127, с.11]. Происходящие изменения можно фиксировать визуально и просто описывать их основные черты. Однако более важно изучение роста плода с помощью измерений его параметров. Это открывает возможность использования математических критериев оценки полученных результатов и тем самым поднимает исследования на более высокий уровень, уменьшая элемент субъективности.

Самыми распространенными показателями, фиксирующимися при изучении роста сочного плода, являются его линейные размеры [23, 127, 138). Однако, по мнению Ф. Уоринга и И. Филлипса [127] измерение роста просто как увеличения линейных размеров явно недостаточно для сложных систем. В этом случае предпочтительней изучать изменение сухого веса, который отражает действительное количество вновь образованного органического материала. Но необходимо помнить, что сухой вес тканей может увеличиваться и за счет накопления запасных веществ, таких, как крахмал и жиры, а не только за счет роста, т.е. увеличения количества живой материи – строительного материала для растущих клеток и тканей.

В процессе развития плода имеют место не только количественные, но и качественные изменения, часть из которых обозначается специальными терминами.

Так, в процессе развития происходит формирование из меристематических клеток различных типов клеток, тканей и их комплексов. Для обозначения таких изменений применяется термин «дифференцировка» [127].

«Созревание» – понятие, которое нередко встречается применительно к развитию плода. Это процесс перехода из меристематического во взрослое состояние [127]. Например, созревание клетки означает прекращение делений, увеличение в размерах, вакуолизацию. Общеизвестными и часто применяемыми критериями зрелости сочного плода является приобретение им устойчивой и обычно отличной от зеленой окраски поверхности (ботаническая зрелость) и достижение оптимальных значений комплекса признаков, определяющих хозяйственное использование плода (полная зрелость). Необходимо помнить, что критерии эти скорее агрономические и технологические, чем физиологические. Их широкое употребление при обсуждении фундаментальных проблем может считаться правомерным лишь в существующих условиях недостаточной разработанности системы понятий современной карпологии.

«Старение» трактуется нами как комплекс необратимых изменений деградиционного характера, в конечном итоге приводящих к прекращению жизнедеятельности.

Качественные изменения, происходящие в процессе развития, можно представить как отдельные его фазы, последовательно сменяющие друг друга. Для периода развития клетки они общеизвестны: меристематическое состояние, растяжение, дифференцировка, функционирование во взрослом состоянии, старение. Необходимо особо подчеркнуть, что границы перечисленных фаз, или качественных состояний клетки, весьма условны,

В отношении сочного плода, в том числе и плода облепихи, мы имеем твердую уверенность в невозможности даже приблизительного разграничения фаз развития его как целостного образования. Дело в том, что основные части плода, т.е. семя и окружающие его структуры имеют различную физиологическую природу. Ритм их развития чаще всего не совпадает. Говоря о фазах развития плода, например о его созревании, традиционно имеют в виду внесеменные структуры, образующие плодовую мякоть. Семена в таких случаях обычно не рассматриваются, хотя речь и идет о плоде в целом.

С учетом многокомпонентности плода лоховых и ожидаемого несовпадения во времени фаз развития семени, перикарпия и гипантия, изложение материала по изученным вопросам развития плода облепихи в настоящей главе строится в определенной последовательности: отдельно рассматривается семя, а затем – перикарпий и гипантий. В итоге обсуждается соотношение изученных процессов, дающее представление об их протекании на уровне плода в целом.

### 2.1.1. ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ. ОПИСАНИЕ ЗРЕЛОГО ПЛОДА.

Для изучения формирования плода облепихи были выбраны сорта Масличная, Катунская-24, Чуйская, Великан, Щербинка-2 и селекционные формы сеянец Масличной и сеянец Катунской-24. Перечисленные сорта и формы имеют общее (сибирское) происхождение. Они близки по срокам созревания, но их плоды различны по величине, форме, содержанию жирного масла и др.

Изучение строения плода на морфологическом уровне проводилось в несколько сроков в течение вегетационного периода. В среднюю пробу, отбираемую для исследования, включались неповрежденные плоды с южной стороны кроны модельных деревьев, в ее среднем ярусе, с двухлетних побегов, на возможно одинаковом расстоянии от центральной оси кроны.

Для непосредственного исследования в каждый срок из средней пробы без специального выбора, произвольно отделялось не менее 5-ти плодов, Они изучались под микроскопом

МБС-9 целыми и разрезанными в продольной и поперечной плоскостях. По мере необходимости проводилось вычленение семени, Рисунки выполнялись с применением окулярной сетки.

Анализ полученного фактического материала, который представлен в приложениях, рис. 2П, позволяет наметить основные этапы формирования плода облепихи по морфологическим признакам его структурных элементов – семени, перикарпия и гипантия (рис.10).

#### **Этапы развития семени:**

I. Семязачаток (рис. 10: Ic). Семя облепихи развивается из анатропного, крассинуцеллярного, двупокровного семязачатка.

При наблюдении в нативном состоянии и на продольном и поперечном разрезах в семязачатке *Hipporhae* различаются семяножка, нуцеллус и интегументы, наружный и внутренний, образующие микропиле. У семяножки свободным остается лишь основание, прикрепленное к плаценте. Остальная же часть полностью срастается с наружным интегументом, образуя с ним единое целое. Поэтому проводящий пучок фуникулуса проходит в толще наружного интегумента.

Для удобства рассмотрения и интерпретации фактического материала здесь к далее мы различаем в семязачатке, а затем и в семени облепихи покровы (соответственно интегументы и спермодерму) и внутреннюю часть. «Внутренняя часть семязачатка (семени)» – это термин, специально введенный для обозначения всей совокупности образований, окруженных покровами. В разные периоды развития семени качественные и количественные характеристики данной совокупности, очевидно, будут различными.

II. Зеленое семя (рис. 10: IIc). Семя, мягкое, зеленого цвета. На его разрезе четко видны интегументы – наружный, дифференцированный на бесцветный поверхностный и зеленый глубинный слои, и внутренний, бесцветный.

Внутренняя часть семени представлена эндоспермом, наиболее мощным на микропиллярном конце и образующим тяж в сторону халазы, остатком нуцеллуса на халазальном конце, вокруг тяжа эндосперма и недифференцированным овальным зародышем. Цвет образований, входящих во внутреннюю часть семени, от белого до слегка желтоватого.

III. Семя на начальных стадиях изменения окраски (рис. 10: IIIc). Семя плотное. На поверхности его – коричневые пятна. Такая окраска постепенно охватывает всю поверхность семени, начиная с микропилусного конца.

На разрезах семени кожица между интегументами не просматривается, т.е, можно говорить об их производном – семенной кожуре. Семенная кожуря разделена на плотную прозрачную склеротесту и подстилающую ее паренхотесту. Паренхотеста зеленая, с отдельными участками, окрашенными в бурые тона.

Внутренняя часть семени состоит из хорошо развитого зародыша, имеющего корешок, почечку и массивные семядоли, и остатка эндосперма, в виде колпачка, охватывающего корешок, и обращенных к нему оснований семядолей.

IV. Зрелое семя (рис. 10: IVc). Семя твердое, интенсивно окрашенное в коричневый цвет разнообразных оттенков. По сравнению с предыдущим этапом несколько изменена спермодерма: слой, который был назван паренхотестой, здесь окрашен в темно-коричневый цвет (он и определяет цвет семени, просвечивая через прозрачную склеротесту) и по консистенции сухой, рассыпчатый, мучнистый, т.е., по существу, является дериватом паренхотесты.

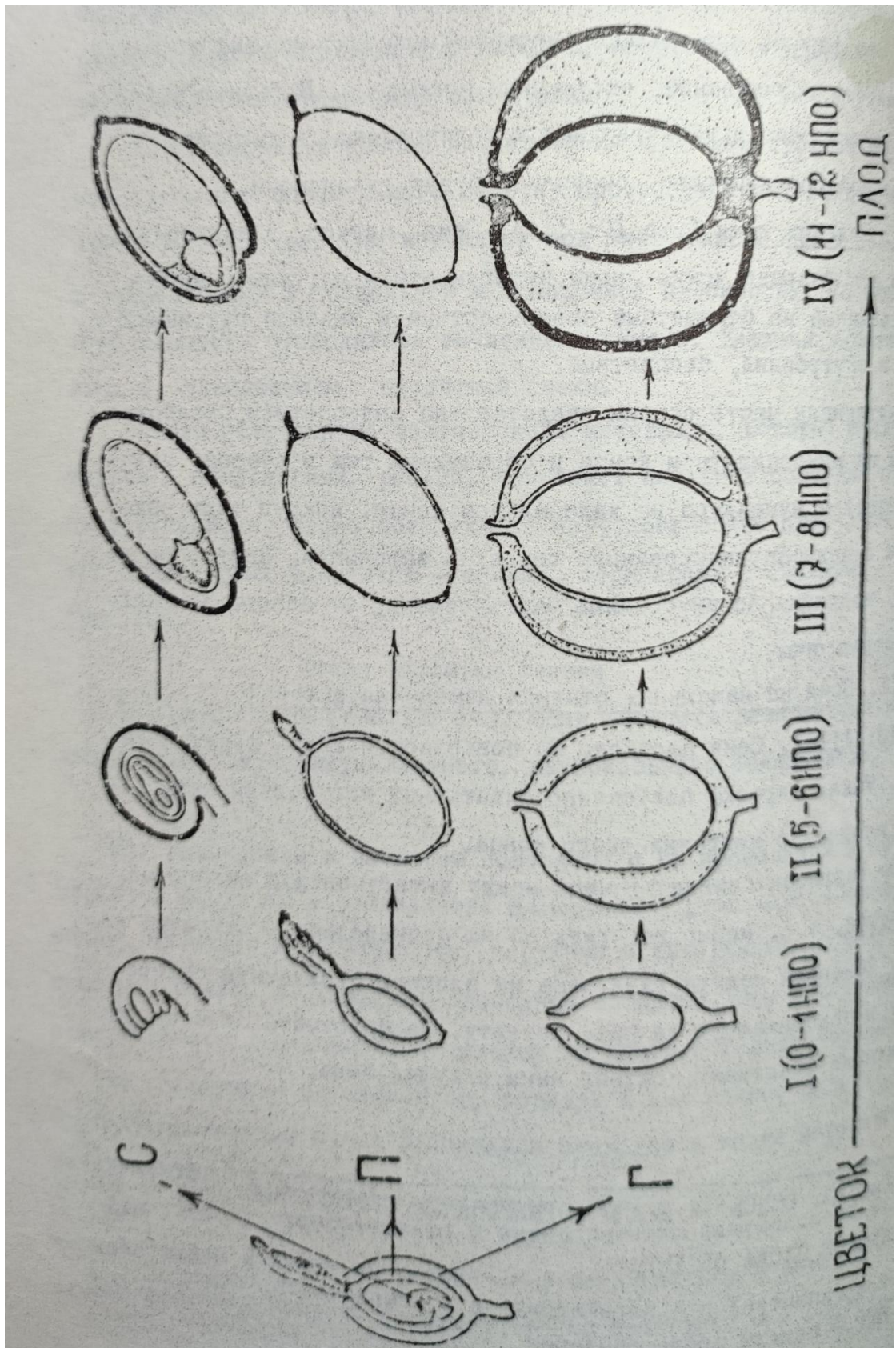


Рис. 10. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Г – гипантий, П – паренхима, С – семязачаток, семя, НПО – неделя после опыления

Характеристики внутренней части семени остаются теми же, что и на предыдущем этапе.

#### **Этапы развития гипантия:**

I. Гипантий цветка (рис. 10: Iг). Гипантий цветка облепихи представляет собой морфологически недифференцированное образование зеленого цвета. На разрезах видны 6 проводящих пучков, ориентированных в его толще параллельно оси цветка.

В ходе формирования плода развивающийся гипантий проходит этапы, по временным границам совпадающие с описанными для семени.

II. Зеленый гипантий (рис. 10: IIг). Гипантий зеленый, разделенный на слои по интенсивности окраски. На разрезах различаются: наружный слой, темно-зеленый – экзогипантий; срединный, светло-зеленый, в котором проходят проводящие пучки – мезогипантий; внутренний, темно-зеленый – эндогипантий.

III. Зеленый, дифференцированный гипантий (рис. 10: IIIг). Гипантий зеленый, дифференцированный на слои по интенсивности их окраски и консистенции. По интенсивности окраски слои гипантия различаются так же, как и на предыдущем этапе. По консистенции экзогипантий и эндогипантий довольно плотные, пленчатые. Первый можно снять, отделив от мезогипантия. Мезогипантий сочный.

IV, Гипантий зрелого плода (рис 10: IVг). Слои гипантия меняют окраску на цвет зрелого плода (от желтого до красного) и различаются по интенсивности этой окраски и по консистенции. Более ярко окрашены поверхностные слои, особенно экзогипантий. Мякоть значительно более бледная. Различия по консистенции слоев аналогичны проявившимся на предыдущем этапе.

#### **Развитие перикарпия:**

В цветке облепихи стенка завязи относительно толстая, темно-зеленая (рис. 10: Iп). По мере формирования плода она растягивается и утончается, вначале сохраняя зеленую окраску (рис, 10: IIп), а затем становится пленчатой, бесцветной (рис. 10: IIIп, IVп),

В целях создания основы для унификации различного рода характеристик плодов и семян облепихи в работах разнообразного содержания считаем нужным дать здесь развернутые списания плода и семени *Hippophae rhamnoides* L. Они составлены в соответствии со специально разработанными для таких описаний схемами [78] и существующей карпологической терминологией. При этом учтены дополнительные признаки, присущие лоховым, но сознательно упущены размерные параметры. Характеристика на видовом уровне требует учета их вариабельности, для чего необходимы специальные исследования, далекие от задач настоящей книги.

#### **Описание зрелого плода:**

Плод облепихи апокарпный, мономерный, односемянный, нескрывающийся, с сочным гипантием и пленчатым перикарпием, не срастающимися друг с другом. Преобладающая форма плода округлая и овальная; цвет – от желтого до красного разнообразных оттенков и интенсивности; поверхность гладкая, блестящая, на вершине и у основания плода имеется чешуйчатое белое опушение.

Наружную сочную часть плода образует гипантий, дифференцированный на слои: экзогипантий – плотный, пленчатый, интенсивно окрашенный; мезогипантий – сочный, бледно окрашенный, с пятью параллельными длиной оси плода проводящими пучками; эндогипантий – тонкий, пленчатый, имеющий промежуточную (по сравнению с перечисленными слоями) интенсивность окраски. Внутренняя поверхность гипантия (т.е. поверхность его эндогипантия) гладкая, матовая. На вершине плода в гипантии имеется отверстие, окруженное со стороны эндогипантия белыми короткими волосками.

Перикарпий в виде пленчатого полупрозрачного мешочка окружает семя. На его вершине имеется засохший столбик пестика серовато-бурого цвета.

### **Семя облепихи.**

Форма семени, определяющаяся по соотношению длины и ширины и ориентации диаметра, квалифицирующегося как ширина, на длинной оси семени (посередине, ниже середины, выше середины) [78], у облепихи бывает чаще всего от округлой до продолговатой.

Поверхность семени гладкая, блестящая, коричневая (разнообразных оттенков и интенсивности окраски). На обеих сторонах семени – продольные бороздки, причем, на одной из сторон бороздка обычно выражена значительно лучше. Бороздки на поверхности семени облепихи – не что иное как вмятины от проводящих пучков плодолистика, центрального пучка и сближенных краевых. В результате определенной ориентации семязачатка в полости завязи и растяжения плодолистика растущим семенем более плотные ткани проводящих пучков сильнее сопротивляются растяжению и вдавливаются в еще не отвердевшую поверхность спермодермы, оставляя на ней отпечатки. Отпечатки фиксируются при формировании твердой склеротесты.

При описании очертания семени рекомендуется различать его вершину и основание [78]. При этом семенной рубчик, след прикрепления семени к семеножке или плаценте, считается основанием семени [78: с.48]. Нам представляется более определенным в морфологическом аспекте говорить о микропилярном и халазальном концах семени.

Микропилярный конец семени облепихи имеет характерные двувершинные очертания. Между вершинами располагается семенной рубчик. В области семенного рубчика на поверхности семени никаких структур не просматривается. На разрезах обнаруживается рубчиковый след – отверстие в саркотесте, заполненное тканью, по внешним параметрам аналогичной той, что подстилает твердый наружный слой семенной кожуры. По происхождению заполняющая часть рубчикового следа представляет собой остатки разрушенного и сдавленного проводящего пучку фуникулуса.

Семешов незаметен, т.к. семеножка полностью срастается с наружным интегументом.

След микропиле отсутствует (микропиле зарастает на ранних стадиях развития семени).

След халазы просматривается на разрезах семени в виде небольшого уплотнения более темного цвета в толще тканей, подстилающих склеротесту. Между ним и склеротестой в халазальном конце семени нередко имеется полость.

Семенная кожура состоит из двух слоев: твердого, прозрачного – склеротесты и мягкого, рассыпчатого, бурых тонов – остатков паренхотесты. При снятии кожуры с семени – часть рыхлого слоя остается на поверхности зародыша и эндосперма, часть удаляется со склеротестой.

Семя облепихи имеет остаток эндосперма, в виде колпачка, окружающий корешок зародыша и часть семядолей. Он достаточно мягкий, с гладкой поверхностью, серовато-белого цвета. Перисперма нет.

Зародыш осевой, хорошо дифференцированный. Цвет его желтовато-белый. Семядоли две, массивные, мясистые, довольно мягкие, от округлых до продолговатых, свободные. Почечка расположена между семядолями, маленькая, недифференцированная, округлая. Зародышевый корешок толстый, прямой, продолговатый, слегка уплощенный и заостренный к вершине.



## 2.1.2 ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Изучение формирования анатомической структуры плода облепихи в процессе его развития проводилось у тех же сортов и форм, которые использовались для исследования формирования плода. Схема отбора образцов плодов также не отличалась от той, что приведена в разделе 2.1.1.

Срезы для приготовления анатомических препаратов делались со свежих плодов. Первоначально готовились неокрашенные препараты в водной среде. В процессе изучения они, по мере необходимости, подкрашивались 0,1%-ным водным раствором метиленового синего. Препараты длительного хранения получались после фиксации неокрашенных или подкрашенных метиленовым синим срезов на предметных стеклах 96%-ным этанолом с последующей промывкой их водой и заключением в глицерин.

Жировые включения выявлялись на срезах действием 0,5%-ного спиртового раствора Судана III.

Изготовленные препараты изучались под микроскопом МБР-3. Зарисовка производилась с применением окулярной сетки. Для выполнения рисунков из серии срезов не менее чем с 5-ти плодов выбирались наиболее удачные и типичные для данного срока.

Как известно, в качественном отношении анатомическое строение растений – признак весьма консервативный. В основных своих деталях в пределах ботанического вида он, как правило, константен. В отношении сочных плодов это, в частности, доказано работами Б.Т. Матиенко и других исследователей его школы [74].

По нашим данным, у изученных сортов и форм облепихи анатомическая структура плода в основных чертах также абсолютно идентична. Варьируют лишь второстепенные детали. Например, при неизменной последовательности различных этапов формирования структуры частей плода не вполне совпадают их временные границы, различной бывает абсолютная величина клеток и т.п. Поэтому, чтобы не усложнять рассмотрение фактического материала, считаем оптимальным описывать формирование анатомической структуры плода облепихи на примере одного из изученных сортов, а именно – плодов сорта Масличная, экстраполируя основополагающие заключения и выводы на плоды вида *Hippophae rhamnoides* L. в целом.

Ниже последовательно приведены соответствующие данные по составным частям плода облепихи – семени, перикарпию и гарантию.

### 2.1.2.1. ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕМЕНИ ОБЛЕПИХИ

Иллюстративный материал об анатомическом строении семени облепихи на различных этапах его развития представлен на рис.11-13 и в приложениях, рис. ЗП. При детальном описании и обсуждении этого материала, приведенном ниже, в семени последовательно рассматриваются покровы и внутренняя часть. Конкретное содержание указанных понятий дано ранее в разделе 2.1.1.

В середине мая, по истечении 1-2-х недель после опыления (рис. 11: I), семязачаток облепихи сорта Масличная имел два интегумента – наружный и внутренний. Более мощным выглядел наружный интегумент. На поперечных срезах, в самом тонком участке, он был образован 5-6-ю слоями клеток. В толще наружного интегумента формировался проводящий пучок, в месте прохождения которого толщина интегумента была увеличенной в 3-4 и более раз.

На поперечных срезах наружного интегумента выделялись наружный (верхний) и внутренний (нижний) эпидермисы, клетки которых были бесцветными, и паренхима между ними, имевшая темно-зеленую окраску.

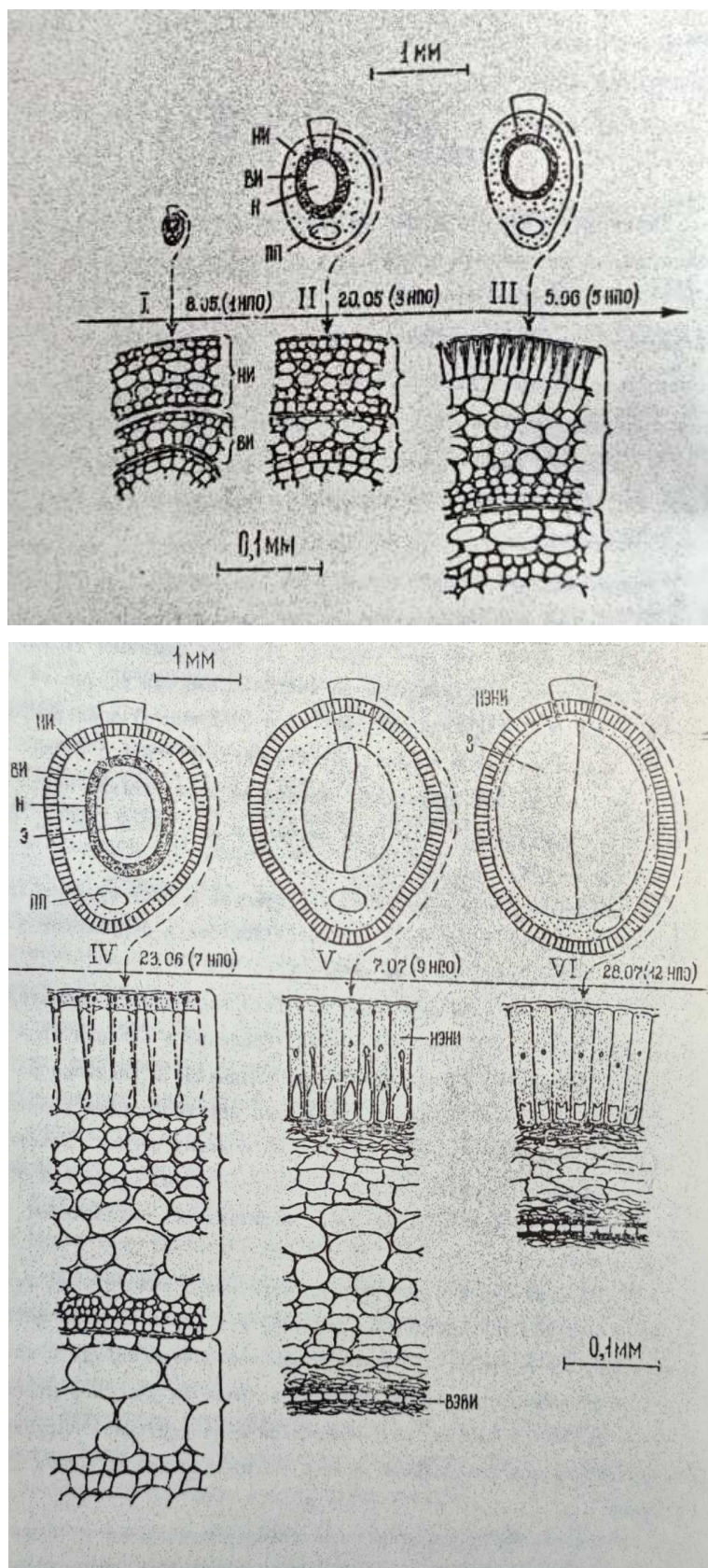


Рис. 11. ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕМЕНИ ОБЛЕПИХИ (СОРТ МАСЛИЧНАЯ, 1987 г.)

З – зародыш, Н – нуцеллус, ПП – проводящий пучок, НИ – наружный интегумент, ВИ – внутренний интегумент, НЭНИ наружный эпидермис наружного интегумента, ВЭВИ – внутренний эпидермис внутреннего интегумента, НПО – недели после опыления, 8.05-26.07 – даты отбора проб



Внутренний интегумент в обсуждаемый срок наблюдений состоял в толщину из 3-4-х слоев клеток. Выделялся крупными разлетами клеток его внутренний эпидермис. Содержимое всех клеток внутреннего интегумента было бесцветным.

Ко второй половине мая (рис. 11: II) было отмечено утолщение интегументов: наружного – за счет начавшегося удлинения в радиальном направлении клеток верхнего (наружного) эпидермиса и увеличения размеров паренхимных клеток; внутреннего – за счет деления клеток паренхимы, вследствие чего толщина внутреннего интегумента в этот срок составила 4-5 слоев клеток, и разрастания некоторых из них.

Проводящий пучок в наружном интегументе в этот срок наблюдений состоял из проводящих элементов ксилемы и окружающих мелких недифференцированных клеток (рис. 3П).

К первой половине июня (рис. 11: III) наблюдалось значительное утолщение наружного интегумента, особенно в области проводящего пучка. На срезах выделялись вытянутые в радиальном направлении клетки наружного эпидермиса наружного интегумента. Отмечено появление многоконтурности их боковых стенок. Заметно увеличенными в размерах были и клетки паренхимы. Среди них обособились субэпидермальные слои, отличающиеся таблитчатой фермой клеток.

Проводящий пучок в наружном интегументе в начале июня был уже полностью сформированным (рис. 3П). Его можно классифицировать как концентрический. Расположенные в центре сосуды с довольно широкими просветами окружены кольцом из участков проводящих элементов флоэмы, перемежающихся мелкоклеточной паренхимой, клетки которой большей частью расположены радиальными рядами.

В обсуждаемый срок были значительно увеличенными и растянутыми в тангентальных плоскостях клетки внутреннего интегумента, особенно его паренхимы. В клетках внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента Суданом III выявлялись мелкие и обильные жировые включения. Внутренний эпидермис очень плотно смыкался с подстилающими его клетками нуцеллуса. Поэтому на препаратах граница названных образований выглядела как резко вычерченная ломаная линия (рис. 3П).

К концу июня (рис. 11. IV) наблюдалось дальнейшее увеличение толщины наружного интегумента. На поперечных срезах его были удлиненны в радиальном направлении в 3-4 раза по сравнению с предыдущим сроком наблюдений клетки наружного эпидермиса. Рельефно выступала многоконтурность боковых стенок упомянутых клеток. В наружных частях эпидермальных клеток на препаратах были замечены овальные образования, представлявшие собой перерезанные отростки соседних клеток. В полостях эпидермальных клеток у наружных и частично радиальных их стенок наблюдались отложения, утолщающие изнутри клеточные стенки. При приготовлении препаратов они хорошо окрашивались водным раствором метиленового синего.

В паренхиме наружного интегумента в конце июня своей формой выделялись субэпидермальные слои клеток 4-5 под наружным и 2 – под внутренним эпидермисом. Судя по их расположению относительно правильными радиальными рядами можно заключить, что образовались они за счет деления клеток под эпидермисами в тангентальных плоскостях.

Во внутреннем интегументе, имевшем те же качественные особенности, что и в предыдущий срок наблюдения, были заметно увеличенными в размерах клетки паренхимы.

В первую неделю июля (рис. 11: V) было отмечено дальнейшее видоизменение клеток верхнего эпидермиса наружного интегумента. Полости его клеток от наружных стенок и верхних частей радиальных стенок на 3/4 высоты внутрь оказались заполненными

веществом, хорошо окрашивающимся водным раствором метиленового синего. Таким образом, упомянутые участки клеточных стенок оказались значительно утолщенными. Более того, эти утолщения в верхних частях клеток сливались так, что образовывался сплошной конгломерат, заполняющий 3/4 высоты клетки. В нем наблюдались небольшие пустоты. Полости сохранялись лишь в нижних (внутренних) частях клеток.

Наружный эпидермис в обсуждаемый срок подстилался слоем разрушенной и сдавленной паренхимы, окрашенной в коричневые тона. По направлению к внутренним частям интегумента степень деградации его паренхимы уменьшалась. В средней его части обнаруживались неповрежденные крупные клетки.

В обсуждаемый срок были выявлены следы деструктивных процессов и в области внутреннего интегумента. Живыми и неповрежденными оставались лишь клетки внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента, содержащие обильные жировые включения и на поперечных срезах отличающиеся прямоугольными очертаниями (рис. 3П). Со стороны интегумента и со стороны нуцеллуса они были окружены разрушенными и сдавленными клетками. Граница между внутренним и наружным интегументами не просматривалась, т.к. к обсуждаемому сроку процессы разрушения охватывали весь внутренний интегумент (кроме его внутреннего эпидермиса, что указано выше), прилежащий к нему внутренний эпидермис наружного интегумента и часть его паренхимы.

Описанные выше процессы, приведшие к стиранию границ между интегументами, дают основание говорить с этого срока уже о семенной кожуре как едином, вполне сформировавшемся образовании.

В этот срок наблюдений отмечено частичное разрушение клеток, окружающих проводящий пучок спермодермы (рис. 3П).

Изменения, происшедшие в семенной кожуре к концу июля (рис. 11: VI), сводились к уменьшению полостей клеток верхнего эпидермиса за счет продолжающегося утолщения их стенок. В нижней четверти клеток такие полости на поперечных срезах приобрели прямоугольные очертания. Продолжался процесс разрушения и сдавливания паренхимы между эпидермисами семенной кожеры, которые, как уже указывалось, являются производными наружного эпидермиса наружного интегумента и внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента.

К концу июля, по нашему мнению, семенная кожера у облепихи сорта Масличная была в основных частях полностью сформированной. В августе отмечалось лишь некоторое увеличение степени сдавливания остатков паренхимы между эпидермисами и дальнейшее разрушение тканей проводящего пучка (рис. 3П).

Что касается внутренней части семязачатка облепихи, то в период опыления она была представлена многоклеточным нуцеллусом, изодиаметрические клетки которого окружали зародышевый мешок. Зародышевый мешок располагался в микропиллярной области семязачатка, поэтому на поперечных срезах с центральной части завязи он не был виден (рис. 11).

Процессы, происходящие во внутренней части семязачатка в последующие периоды, включали формирование клеточного эндосперма с частичным разрушением нуцеллуса и рост зародыша, сопровождавшийся потреблением части эндосперма и остатков нуцеллуса. На рис. 12 видна характерная зона лизиса, образующаяся в результате описанных процессов между эндоспермом и нуцеллусом. Для облепихи характерно, что даже окончательно сформированный эндосперм не бывает массивным. Полностью потребляя нуцеллус в микропиллярной области семязачатка, он образует по направлениям к халазе тяж в центре нуцеллярной ткани.

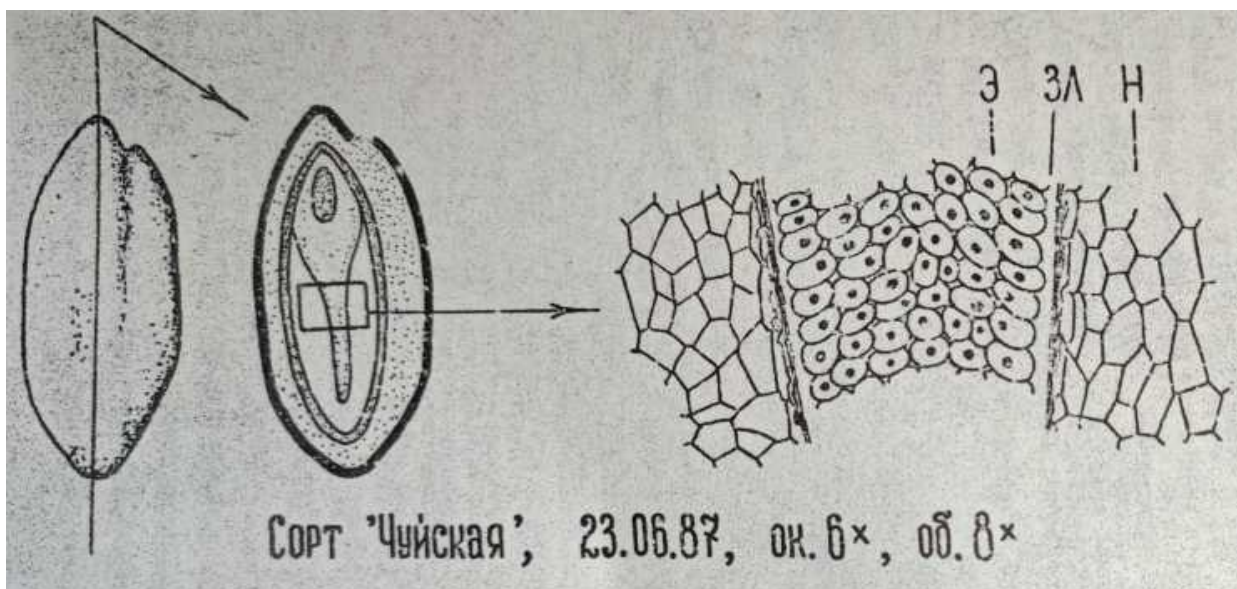


Рис. 12. ЗОНА ЛИЗИСА МЕЖДУ ЭНДОСПЕРМОМ И НУЦЕЛЛУСОМ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ СЕМЕНИ ОБЛЕПИХИ

ЗЛ – зона лизиса, Н – нуцеллус, Э – эндосперм

Зародыш на ранних стадиях развития был локализован в микропиллярной области семязпочки и поэтому не обнаруживался на поперечных срезах с центральной ее области (рис. 11). По мере роста он образовывал семядоли, удлиняющиеся в сторону халазы. При этом происходило потребление тяжа эндосперма и окружающих его остатков нуцеллуса. В результате описанных процессов внутренняя часть семязачатка преобразовывалась в массивный зародыш, состоящий из корешка, почки и двух семядолей, и остаток эндосперма, в виде колпачка, окружавший корешок и состоящий из изодиаметрических клеток. Это – типичные структуры внутренней части зрелого семени облепихи.

Исходя из задач работы, анатомическая структура зародыша здесь не рассматривается.

Необходимо отметить, что особенности развития зародыша и эндосперма облепихи, описанные выше, в основном согласуются с данными В.Р. Кондорской, изучавшей эти вопросы [57]. Напротив, формирование и строение семенной кожуры трактуется рядом авторов иначе, чем в настоящей работе [9, 128]. Существующие разногласия мы объясняем тем, что указанными авторами специально не изучалось развитие семенной кожуры из интегументов семязачатка, а все выводы делались на основании исследования зрелого семени. Таким путем весьма трудно с достаточной степенью точности установить происхождение а, значит, и дать правильные наименования тканей, слагавших спермодерму.

Структурные изменения, выявленные при изучении формирования обменной кожуры и внутренней части семени облепихи Масличная в качественном отношении абсолютно совпадают с таковыми у других изученных сортов и форм. Идентична и последовательность их прохождения. Несколько варьируют лишь временные рамки. Все это, по нашему мнению, дает возможность экстраполировать изложенный материал на плоды облепихи крушиновидной как ботанического вида.

Резюмируя изложенное выше, отметим, что семенная кожура облепихи формируется из двух интегументов семязачатка с видимым преобладанием по объему наружного интегумента. Как указывается в литературе, это характерно для большинства покрытосеменных, в том числе и для представителей семейства лоховых [57, 111, 131].

В ходе развития семени облепихи интегументы и их составляющие претерпевают существенные изменения.

Наружный эпидермис наружного интегумента формирует твердую наружную часть семенной кожуры. В зрелом семени он состоит из удлинненных в радиальном направлении клеток. Пустота располагается в нижней четверти эпидермальной клетки, а верхние 3/4 ее заполнены веществом, которое откладывается в процессе утолщения наружной и радиальных стенок в их верхних концах. В этом сплошном слое вследствие неравномерности отложения остаются пустоты. Схематически последовательность утолщения стенок эпидермальных клеток представлена на рис. 13:А. На поверхности эпидермальных клеток образуется довольно мощная кутикула.

Описанные процессы в общих чертах типичны для многих покрытосеменных [131] и свидетельствуют о защитных функциях наружного эпидермиса сформированной семенной кожуры облепихи.

Характерна форма наружных эпидермальных клеток семенной кожуры облепихи. На основании проведенных исследований можно составить вполне конкретные представления о формообразовании эпидермальной клетки в процессе развития семени, что схематически изображено на рис. 13: Б.

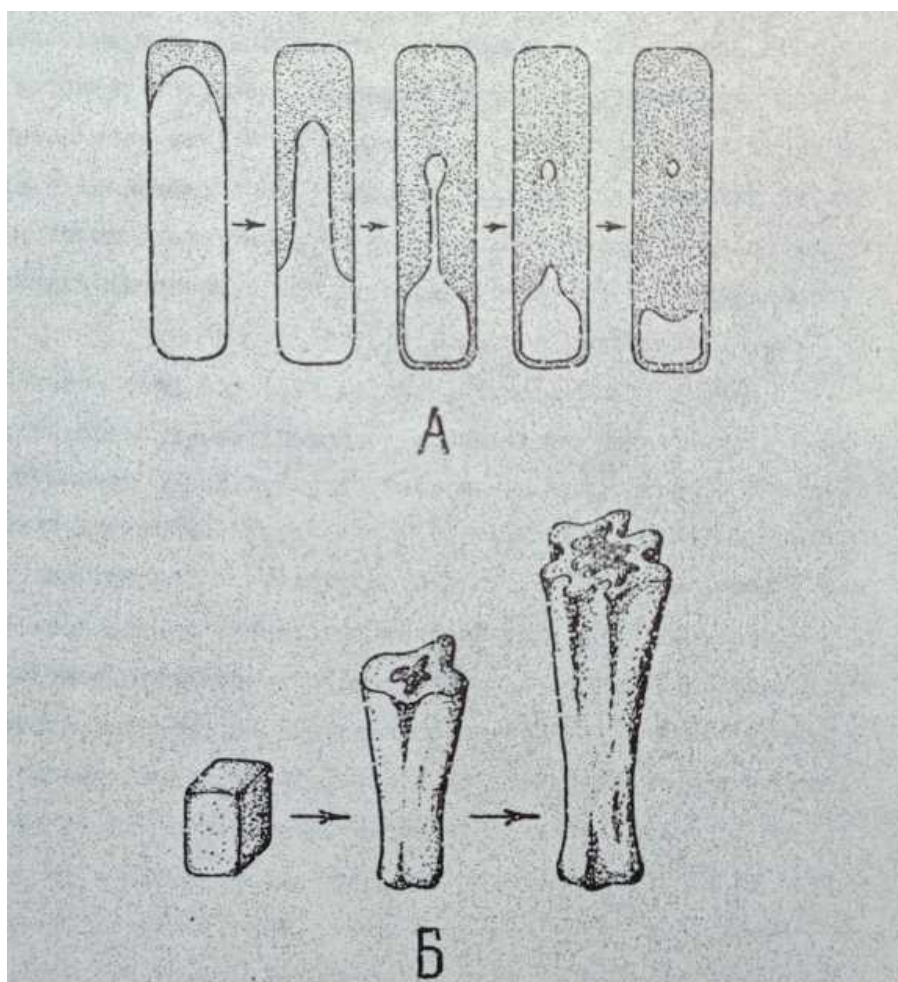


Рис.13. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ КЛЕТОК НАРУЖНОГО ЭПИДЕРМИСА СПЕРМОДЕРМЫ В ХОДЕ РАЗВИТИЯ СЕМЕНИ ОБЛЕПИХИ

А - последовательность утолщения стенок эпидермальных клеток;

Б – формообразование эпидермальной клетки

Н.В. Цингер [131] указывает, что наиболее важным видоизменением внутреннего эпидермиса семенных покровов является превращение его в железисто-секреторный слой (так называемый интегументальный тапетум, или эндотелий). По современным представлениям у семенных растений интегументальный тапетум осуществляет длительное снабжение питанием мегаспоры, развивающиеся на материнской особи [149].

К числу анатомических признаков, которые дают основание считать внутренний эпидермис железистой тканью, относятся густота плазмы эпидермальных клеток, деструктивные изменения в прилежащих тканях интегумента, причем, эти явления дегенерации убывают по мере удаления от внутреннего эпидермиса [131].

В семенных покровах облепихи внутренним эпидермисом является внутренний эпидермис внутреннего интегумента семязачатка. Выявленные в его клетках жировые включения, подобных которым не обнаружено в других клетках внутреннего и в наружном интегументе, а также характерная таблитчатая форма клеток значительно облегчают наблюдения за этим эпидермисом в ходе развития семени. Сопоставление приведенных выше данных с тестом Н.В. Цингер дает основание утверждать, что сохраняющийся в семенной кожуре зрелого семени облепихи внутренний эпидермис внутреннего интегумента в ходе развития семени функционирует как интегументальный тапетум. Разрушенные же клетки, подстилающие его с внутренней стороны – не что иное как остатки нуцеллуса, использованные и сдавленные растущим зародышем.

Как констатировано Н.В. Цингер [131], наиболее распространенным типом анатомической структуры семенной кожуры покрытосеменных является комбинация эпидермисов с более или менее разрушенными остатками интегументальной паренхимы. У лоховых, отмечает она, наблюдается сдавливание клеток в обоих интегументах.

В процессе формирования семенной кожуры облепихи, как показали наши исследования, процессы деструкции распространяются внутрь интегументов от внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента, о чем говорилось выше, и от наружного эпидермиса наружного интегумента. Факт потребления содержимого клеток интегументальной паренхимы говорит с том, что она являетсяместилищем питательных веществ. Наличие подобной функциональной нагрузки интегументальной паренхимы убедительно доказано Н.В. Цингер [131] на многочисленных примерах – семенах цветковых растений, D.R. Murray [183] на семенах бобовых и другими авторами [221, 222]. Направленность процессов деструкции интегументальной паренхимы у облепихи показывает, что содержимое ее клеток идет на формирование зародыша (через эндотелий) и наружного эпидермиса семенной кожуры.

Процессы деструкции, имеющие место в паренхиме наружного интегумента в ходе формирования спермодермы облепихи, захватывают и ткани проводящего пучка, по которому транспортируются пластические вещества внутрь семени. На наш взгляд, разрушение проводящего пучка является у облепихи механизмом изоляции семени от материнского растения, после чего внутренние перестройки и перераспределение веществ в нем происходят автономно, уже вне связи со стенкой плода.

Наши наблюдения и выводы весьма созвучны с обобщениями некоторых исследователей [25, 215], указывающих на то, что у покрытосеменных запас трофических веществ, необходимых для развития семени во время эмбриогенеза, находится вне семязачатка. Поэтому имеет место механизм, обеспечивающий доставку питательных веществ в нужном направлении. По мнению M. Westoby & B. Rice [223] исторически возникшие у семенных растений интегументы выполняют функцию не защиты семязачатка от внешних воздействий, а ограничителя потока питательных веществ.

Интегументы всегда формируются из тканей материнского растения, в результате чего и осуществляется жесткий контроль за затратами на развитие потомства.

Итак, нарушение связи с материнским растением – ключевое событие в развитии семени облепихи и плода в целом. Рассмотрение данных по формированию анатомической структуры семени облепихи показывает, что к этому времени она оказывается полностью сформированной: образовалась семенная кожура, а во внутренней части семени – эндосперм и зародыш. Далее, уже в условиях изоляции от материнского растения, происходит рост зародыша и достижение им той стадии развития, которая характерна для зрелого семени лоховых. В соответствии с этим мы склонны выделить в развитии семени облепихи фазы становления и созревания. Представление об их временных границах в ходе развития плода дает рис. 16.

В результате описанных процессов, квалифицированных нами как деструкционные, по нашим наблюдениям, под наружным эпидермисом спермодермы образуется слой из сдавленных остатков паренхимных клеток, окрашенный в коричневые тона. Подстилающая прозрачная эпидермис, он определяет цвет семени облепихи.

Темная окраска большинства семян, по данным ряда авторов [34, 98, 131 и др.], зависит от того, что в процессе созревания кожура их пропитывается разнообразными пигментами. Химический состав этих темноокрашенных веществ далеко не всегда известен, но многочисленные исследования позволяют отнести их к группе танноидов, возникающих в семенной кожуре на последних стадиях развития семени. Дубильные вещества широко распространены в эпидермисах и паренхиме интегументов покрытосеменных.

В этой связи представляют также интерес исследования И.А. Ильиной [40], касающиеся пигментации семени масличного льна. Источником пигментации изученных этим автором сортов льна являются продукты разрушения хлоропластов, которые содержатся в молодой семенной кожуре этого растения. Уместно отметить, что зеленые пластиды в интегументах семязачатков – отнюдь не редкое для покрытосеменных [131, 138, 221, 222].

По нашим наблюдениям, паренхима наружного интегумента семязачатка облепихи первоначально также имеет темно-зеленую окраску, обусловленную наличием хлоропластов. Наиболее интенсивна окраска субэпидермальных слоев клеток, количество которых на ранних этапах развития спермодермы значительно увеличивается, особенно под верхним эпидермисом наружного интегумента. Таким образом, установленный И.А. Ильиной источник пигментации семени, по нашему мнению, имеет место и у облепихи.

#### 2.1.2.2. ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЕРИКАРПИЯ И ГИПАНТИЯ. ОБРАЗОВАНИЕ ЖИРОВЫХ ВКЛЮЧЕНИЙ

В первые дни после опыления (рис. 14: I) гипантий плода облепихи сорта Масличная на поперечных срезах в промежутках между проводящими пучками состоял из 7-9-ти слоев клеток. В ней различались однослойные эпидермисы, наружный и внутренний, и многослойная паренхима между ними. В местах прохождения пучков количество слоев паренхимных клеток было увеличенным. В проводящих пучках обнаруживались хорошо дифференцированные проводящие элементы ксилемы (рис. 4П, приложения).



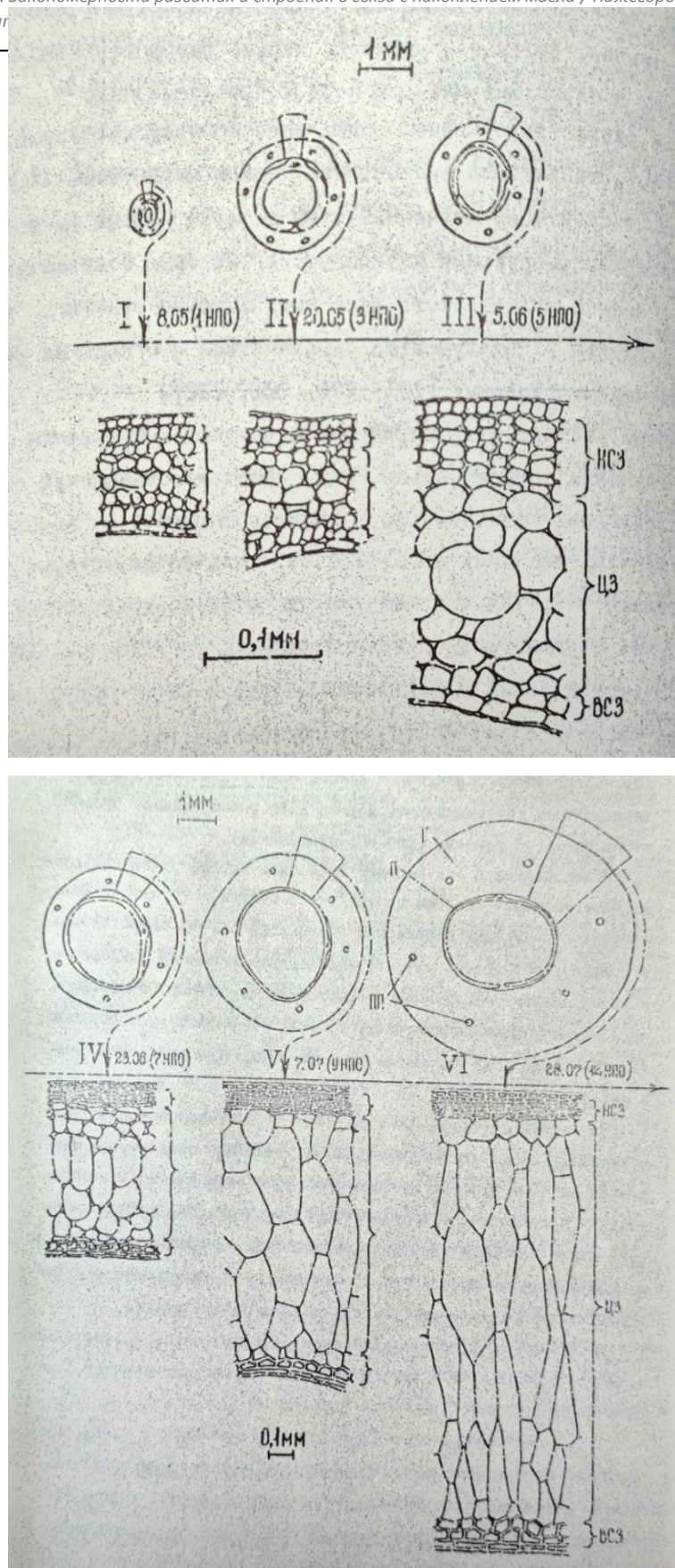


Рис. 14. ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГИЛАНТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ (СОРТ МАСЛИЧНАЯ, 1987 г.)

Г – гилантий; П – перикарпий; ПП – проводящие пучки; НСЗ, ВСЗ, ЦЗ – субэпидермальные и центральная зоны паренхимы гилантия; 8.05-28.07 – даты сбора плодов; НПО – недели после опыления

В перикарпии в обсуждаемый срок были хорошо различимы проводящие элементы ксилемы центрального сосудистого пучка. Между проводящими пучками перикарпий состоял из 5-6-ти слоев клеток в толщину, образующих однослойные верхний и нижний эпидермисы и расположенную между ними многослойную паренхиму. В местах прохождения проводящих пучков, особенно в области центрального, толщина перикарпия превышала таковую между пучками более чем в три раза (рис. 5П).

Во второй половине мая (рис. 14: II) отмечалось увеличение количества слоев клеток паренхимы под верхним эпидермисом гипантия за счет деления субэпидермального слоя клеток в тангентальных плоскостях. В результате под верхним эпидермисом обнаруживалось 2-3 слоя клеток, расположенных довольно правильными радиальными рядами. Заметно увеличивалось и количество недифференцированных клеток вокруг сосудов проводящих пучков.

В перикарпии в обсуждаемый срок также отмечено возрастание количества паренхимных клеток в области проводящих пучков, особенно центрального (рис. 5П).

В первой половине июня (рис.14: III) количество слоев выделяющихся на препаратах клеток паренхимы под верхним эпидермисом гипантия достигло 4-6-ти. На поперечных срезах они имели характерную таблитчатую ферму и располагались преимущественно радиальными рядами. Все клетки гипантия, особенно клетки внутренних его областей, увеличивались в объеме по сравнению с предыдущими сроками наблюдений.

Проводящие пучки гипантия в рассматриваемый срок наблюдений были полностью сформированными. Их можно отнести к концентрическим: сосудистые элементы, расположенные в центре пучка, окружены кольцом из участков проводящих элементов флоэмы, перемежающихся мелкоклеточной паренхимой (рис. 4П).

В начале июля обращала на себя внимание окраска гипантия на срезе. 4-5 слоев таблитчатых клеток под верхним и 1-2 слоя аналогичных клеток под нижним эпидермисом были темно-зелеными, содержали значительное количество хлоропластов. Внутренние округлые крупные клетки выглядели светло-зелеными, эпидермисы – бесцветными. Весьма показательным был характер поглощения этими клетками красителя – водного раствора метиленового синего – при прижизненной окраске среза: они окрашивались быстро и интенсивно. Клетки под эпидермисами воспринимали краситель более медленно и менее интенсивно.

В данный срок и предыдущие сроки наблюдений жир в клетках гипантия спиртовым раствором Судана III не обнаруживался.

В перикарпии в начале июня был полностью сформированным центральный проводящий пучок. В краевых пучках проводящие элементы флоэмы не просматривались, сосудистые элементы имели малый просвет. На участках между пучками отмечалось разъединение паренхимных клеток, образование пустот (рис. 5П).

В описанные сроки наблюдений эпидермисы перикарпия были бесцветными, паренхимные клетки – темно-зелеными. В последующие сроки констатировалось дальнейшее утончение перикарпия, утрата живого содержимого его клеток, превращение этой части плода в полупрозрачную пленку, в которой между эпидермисами разбросаны деформированные мертвые остатки паренхимных клеток (рис. 5П).

В конце июня (рис. 14. IV) наблюдалось значительное увеличение клеток внутренних областей гипантия. Они были заметно удлиненными в радиальном направлении. Таблитчатые клетки под верхним эпидермисом были растянуты в тангентальных плоскостях. Отмечено значительное утолщение стенок клеток, особенно тангентальных, у эпидермисов гипантия, 4-5-ти слоев клеток под верхним одним слоем под нижним эпидермисом. Утолщения клеточных стенок хорошо поглощали водный раствор



метиленового синего. Крупные клетки внутренних частей гипантия, напротив, окрашивались названным красителем значительно слабее, чем в предыдущие сроки, и в них спиртовым раствором Судана III выявлялись мелкие капли жира.

В начале июля (рис. 14: V) констатировано дальнейшее увеличение клеток внутренних областей гипантия. В них выявлялось относительно больше включений жира, чем в предыдущий срок.

К концу июля (рис. 14: VI) отмечено дальнейшее разрастание клеток внутренних областей гипантия, их удлинение в радиальном направлении, значительное количество в них жировых включений, которые выявляются Суданом III, но видны и на неокрашенных препаратах как блестящие капли, заполняющие клетки.

Эпидермальные клетки и клетки субэпидермальных слоев были в рассматриваемый срок сильно растянутыми в тангентальных плоскостях, а их стенки – значительно утолщенными. В клетках под наружным эпидермисом (4-5 слоев) на неокрашенных препаратах были видны довольно крупные округлые маслянистые тельца ярко оранжевого цвета. Такие же образования, но более светлые и редкие, содержались и в клетках 1-2 слоев под внутренним эпидермисом гипантия.

В августе в структуре плода облепихи сорта Масличная отмечались количественные изменения, связанные с дальнейшим растяжением клеток гипантия.

При изучении препаратов эпидермисов гипантия (рис. 4П) были сделаны следующие наблюдения. В конце мая – начале июня на наружном и внутреннем эпидермисах гипантия были выявлены устьица. С самых ранних этапов развития плода на наружном эпидермисе гипантия наблюдалось сильное развитие трихомного аппарата. Трихомы на начальных стадиях своего развития представляли собой звездчатые грибообразные волоски, покрывавшие всю наружную поверхность гипантия в несколько ярусов. Снаружи возвышались самые «старые» трихомы с большим диаметром «шляпки», под ними – более молодые. Молодые трихомы состояли из живых клеток с различимыми ядрами. Они хорошо поглощали водный раствор метиленового синего. У старых волосков клетки были мертвыми, пустыми. По мере роста плода трихомы становились более редкими и у зрелого плода сохранялись преимущественно на вершине и у основания.

В заключении изложения фактического материала отметим, что анатомические признаки гипантия были качественно идентичными у всех изученных сортов и форм, о чем свидетельствует рис. 4П, наглядно представляющий данные, полученные автором при изучении этой наиболее ценной в хозяйственном отношении части плода облепихи. Отмеченное справедливо и для другой составляющей плода – перикарпия.

Итак, проведенные исследования еще раз подтвердили, что сочная мякоть плода облепихи формируется из гипантия, сохраняющегося при плоде. Судя по его анатомической структуре, гипантий в основном своем объеме образован членами простого околоцветника. Это вполне согласуется с данными ряда исследователей [46, 205],

В настоящем разделе впервые детально прослежено развитие анатомической структуры гипантия в ходе развития плода. Необходимо отметить, что в литературе встречаются лишь отрывочные сведения по этому вопросу. Так, М.С. Servettaz [205] указывает, что трубка, окружающая пестик, у облепихи имеет около 12-ти слоев клеток в толщину. При созревании плода она утолщается. Но утолщение происходит только за счет разрастания клеток мезофилла. Они сильно увеличиваются радиально, разъединяются. Содержимое их меняется. Таким образом, трубка становится сочной. Ц. Жамсран [32] при формировании сочной части плода облепихи различает два периода клеточного деления гипантия с одновременным увеличением объемов его срединных клеток и разрастания

отдельных мезофильных клеток. К началу второго периода, по его мнению, сформировываются основные элементы зародыша, К концу этого периода происходит физиологическое созревание плода. Внешний его показатель – приобретение плодом характерной для него окраски.

Некоторые авторы отмечают наличие в зрелом плоде облепихи субэпидермальных слоев клеток, отличающихся от остальных клеток паренхимы гипантия. Например, М.С. Servettaz [205] сообщает о 2-х наружных субэпидермальных слоях клеток, удлиненных тангентально и ставших колленхимными. За счет них образуется плотная наружная кожа плода. А.А. Никитин и И.А. Панкова [84] указывают, что субэпидермальный слой плода облепихи под его наружным эпидермисом состоит из одного, редко – 3-х слоев клеток и несколько колленхиматичен. В.В. Фаустов [128] считает, что в зрелых плодах облепихи довольно четко выделяются 2 ряда прозенхимных и 1 ряд эпидермальных клеток, причем по своим размерам клетки первого названного слоя значительно мельче расположенных рядом клеток сочного гипантия.

Настоящими исследованиями установлено, что под эпидермисами гипантия плода облепихи формируется слой клеток, отличающихся от других клеток паренхимы. Под внутренним эпидермисом это 1-2 слоя, под наружным – 4-6 слоев. Под наружным эпидермисом такие слои формируются за счет деления в тангентальных плоскостях субэпидермального слоя клеток на начальных этапах развития плода. На последующих этапах они растягиваются параллельно поверхности плода, становясь уплощенными. Происходит утолщение их стенок, особенно тангентальных, вследствие чего они становятся колленхимными.

Исходя из сказанного, мы предлагаем различать в паренхиме гипантия гистологические зоны: наружную (или верхнюю) субэпидермальную, внутреннюю (или нижнюю) субэпидермальную и центральную (рис. 14).

Выделяет субэпидермальные зоны паренхимы гипантия не только форма клеток, но и цвет. На ранних этапах развития плода они ярко-зеленые, что объясняется содержанием значительного количества, хлоропластов, у зрелого плода красно-оранжевые за счет превращения хлоропластов в хромопласты. Наличием клеток с окрашенными пластидами под прозрачным наружным эпидермисом обусловлен цвет плода.

Клетки центральной зоны паренхимы гипантия имеют следующие особенности. При развитии плода не замечено увеличения их числа, зато объемы их постоянно растут. Первоначально эти клетки светло-зеленые расположены довольно рыхло. Они быстро поглощают водный раствор метиленового синего, интенсивно окрашиваясь. Уже через месяц после опыления в их цитоплазме появляются мелкие бесцветные капли масла. Содержимое клеток становится светлее. С течением времени количество жировых включений возрастает, раствор красителя воспринимается клетками хуже. В зрелом плоде клетки центральной зоны паренхимы гипантия сильно увеличены, вокруг проводящих пучков лучеобразно ориентированы. В них замечено значительное количество жировых включений различной величины, часто сливающихся между собой при изготовлении препаратов.

Специально рассмотрим, какие именно образования в клетках гипантия плода облепихи могут являться вместилищами, точнее – материальными носителями облепихового масла.

Прежде всего уместно уточнить, что облепиховое масло представляет собой сложный комплекс липидов и веществ, растворенных в них – каротиноидов, токоферолов и др., извлекаемых в основном из сочной части плода облепихи различными, в зависимости от применяемой технологии, экстрагентами. Таким образом, для плода облепихи технологическое понятие масличность совпадает с биохимическим понятием

«содержание сырого жира». Сырым жиром при анализе растительного материала принято называть диэтиловый или петролейный экстракты после удаления растворителя [31].

Многими авторами учебной и научной литературы по ботанике признается, что жирные масла в виде липидных капель имеются в клетках огромного большинства растений. Их относят к разряду включений – компонентов клетки, представляющих собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, или конечные его продукты.

Большинство включений растительной клетки видимы в световой микроскоп. Располагаются включения либо в гиалоплазме и органоидах, либо в вакуоли клетки [13, 138, 140 и др.].

Что касается жировых включений, то под световым микроскопом они выглядят как сферические тельца, сильно преломляющие свет [13, 138, 140] и окрашивающиеся определенным образом Суданом III и некоторыми другими красителями [18, 90, 98, 138]. Относительно локализации липидных капель в растительной клетке известно следующее. Во-первых, описываются липидные капли в цитозоле. Они лишены какой-либо ограничивающей мембраны и могут, таким образом, рассматриваться как естественные компоненты коллоидного раствора гиалоплазмы [13, 18, 138, 140]. Для нас представляет интерес, что такого типа жировые включения описаны в клетках сочной мякоти некоторых плодов: арбуза [55], маслины, представителей семейств кизиловых и жимолостных [84].

Каковы же причины образования липидных капель в цитозоле растительной клетки? Существует мнение, что по мере роста растения в его тканях накапливаются естественные ингибиторы, действие которых противоположно действию гетероауксина, ускоряющего рост. Если гетероауксин способствует превращению органических кислот в цикле Кребса и преобразованию жиров в сахара, то упомянутые ингибиторы тормозят эти процессы. Таким образом, в растении с помощью ингибиторов создаются условия, при которых обмен веществ идет в сторону синтеза жиров [150].

На накопление липидов в цитозоле клетки, связанное с торможением ростовых процессов, указывает многие авторы. Считается, что таким образом, например, обеспечиваются условия для формирования устойчивости к низким температурам. Эту точку зрения подтверждает выявленная динамика содержания основных запасных питательных веществ, крахмала и жиров, в связи с ритмом ростовых процессов в течение года. В клетках различных тканей и органов древесных растений в осенне-зимний период значительно повышается содержание жира на фоне снижения содержания крахмала [18, 189, 220].

Естественно предположить, что подобное накопление липидных капель в цитозоле растительной клетки будет происходить и при ее старении, которое также характеризуется замедлением и полным прекращением ростовых процессов. Однако, в отличие от случая, описанного выше, указанный процесс в стареющих клетках в естественных условиях, очевидно, необратим.

Во-вторых, накопление липидных капель (осмиофильных глобул, пластоглобул) происходит в строме хлоропластов. Это может быть связано с их старением, и в этом случае указанное явление предложено называть липофанерозом [130]. При этом количество пластоглобул во внутреннем пространстве хлоропласта по мере старения возрастает, что сопровождается деструкцией хлорофилла и гран тилакоидов. В конце концов, содержащее липидной природы, окрашенное растворенными в нем каротиноидами, целиком заполняет полость, ограниченную наружной мембраной пластиды, освободившуюся от полностью разрушенных элементов внутренней структуры. Такие образования выглядят как пузырьки, окруженные мембраной, с однородным маслянистым содержимым от желтого до красного цвета [13, 16, 63, 65, 138, 140, 143, 172

и др.]. Они описаны в мякоти сочных плодов растений ряда семейств: тыквенных, яблоневых, цитрусовых и др. [55, 73, 74, 102, 162].

Накопление пластоглобул в стромах хлоропластов, кроме старения, может быть связано и с сезонным ритмом развития растения и являться обратимым. Это наблюдалось, например, в вечнозеленых листьях и плодах цитрусовых в периоды их зимнего пожелтения и весеннего зеленения. В связи с описанным явлением некоторые исследователи предполагают, что пластоглобулы могут служить депо разрушенного материала пластид и быть источниками регенерации хлоропластов весной [173, 179].

Пластиды, возникающие из хлоропластов путем описанных выше изменений, традиционно называются хромопластами. Как известно, общепринятая классификация пластид, основывается на признаке их цветности. Встречаются и другие названия рассматриваемых пластид, а именно каротинопласты (или каротиноидопласты [71, 72, 74]; геронтопласты [130, 204]. Это, на наш взгляд, свидетельствует, что существующая классификация пластид явно устарела и нуждается в кардинальном пересмотре с учетом современных данных о структуре и функциях названных органелл растительной клетки. Вариант новой классификации каротиноидопластов, встречающихся в сочных плодах, уже предложен Б.Т. Матиенко [74].

Целый ряд исследователей описывает специальные органеллы растительной клетки, осуществляющие синтез и накопление липидов, преимущественно в форме триглицеридов. Они называются по-разному: олеопласты, жировые тельца, сферосомы и т.д. [22, 138]. Приняв один из терминов, назовем, «сферосомы», отметим, что они характеризуются как производные эндоплазматического ретикула, образующиеся в основном путем отшнуровывания от его пузырьков. В зависимости от локализации синтеза триглицеридов сформировавшиеся органеллы обладают поверхностными мембранами 2-х типов: двухслойной элементарной и однослойной. К настоящему времени не выработано единой точки зрения о механизмах образования сферосом и даже об их функциях. Синтез триглицеридов, как предполагается, может являться лишь одной из сторон жизнедеятельности рассматриваемых органелл. Существующие теории биогенеза сферосом в клетках запасющих тканей семян систематизированы Т.К. Белоус (рис. 14а).

Имеются сообщения, что при накоплении жиров в сферосомах синтез этих соединений осуществляется другими органеллами – никросомами, как это происходит, например, в семенах арахиса. Сферосомы же в этом случае только запасают липиды [213]. Сферосомы обычно описываются в запасющих тканях семян. Указывается, что липиды, синтезированные и запасенные в них, предназначаются для поддержания роста растения в период между прорастанием семени и развитием необходимого уровня фотосинтетической способности. В сферосомах зачастую присутствует липаза, которая очень активна в период прорастания. Жиры гидролизуются до жирных кислот и глицерина, которые затем переносятся в другие компартменты клетки для дальнейшей утилизации [22]. Имеются указания и на нахождение сферосом в клетках мякоти некоторых сочных плодов, например, авокадо [22].

Считаем нужным специально отметить, что отдельные авторы называют сферосомами не специализированные органеллы, а липидные капли в гиалоплазме клетки за их округлые очертания [13].

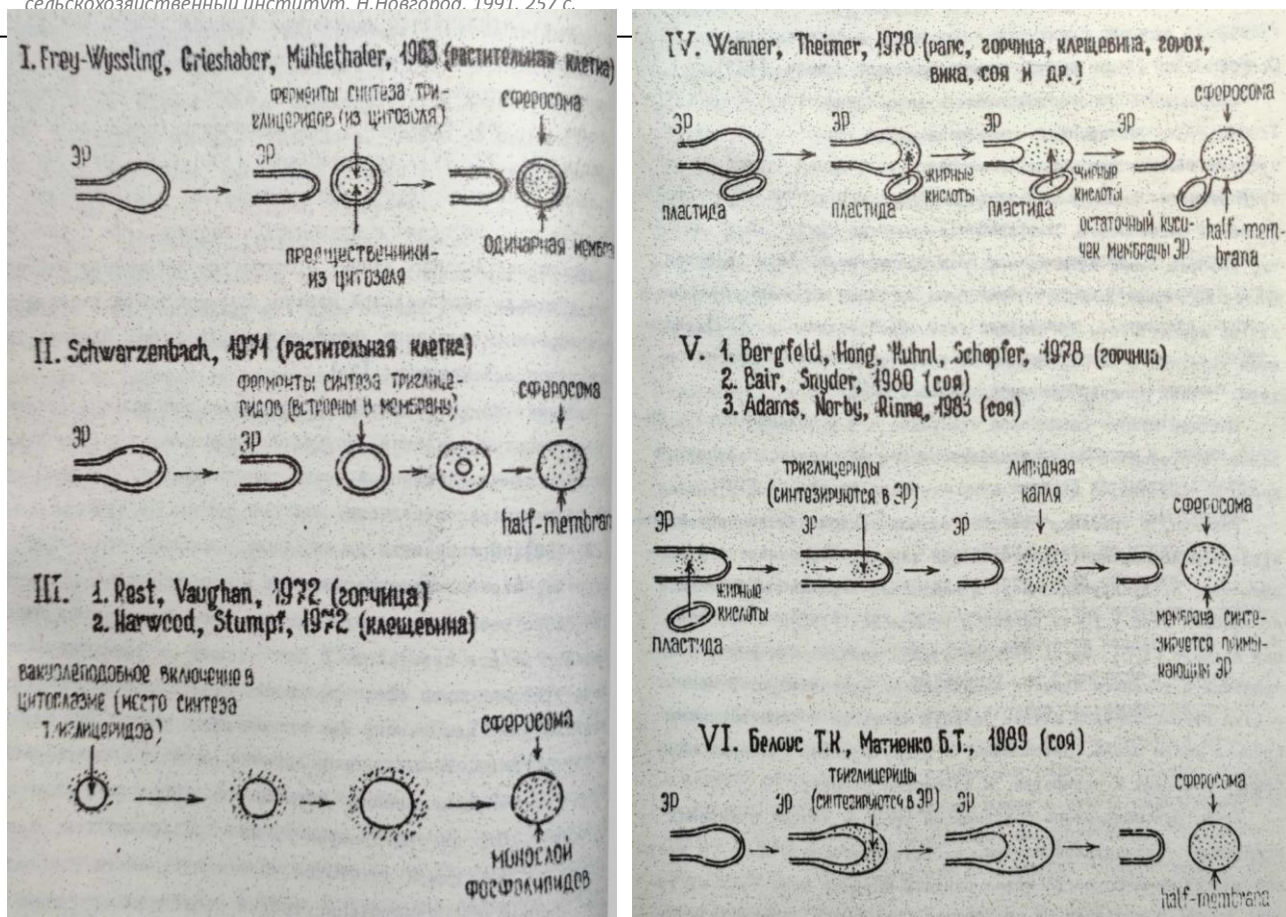


Рис. 14а. СХЕМЫ БИОСИНТЕЗА СФЕРОСОМ

Наконец, в-третьих, известны случаи накопления липидов в вакуолярном компартменте растительной клетки. Это выявлено у идиобластов, продуцирующих масло и найденных в различных тканях, по крайней мере, у 10-ти семейств раналиевых [198] и в мезокарпии авокадо [196]. Здесь первоначальная локализация масла в цитоплазме с течением времени сменяется на вакуолярную. В полностью сформированной клетке большую часть ее объема занимает крупная капля масла. Цитоплазма, к этому времени лишенная мембран, смещается к периферии, к клеточной стенке.

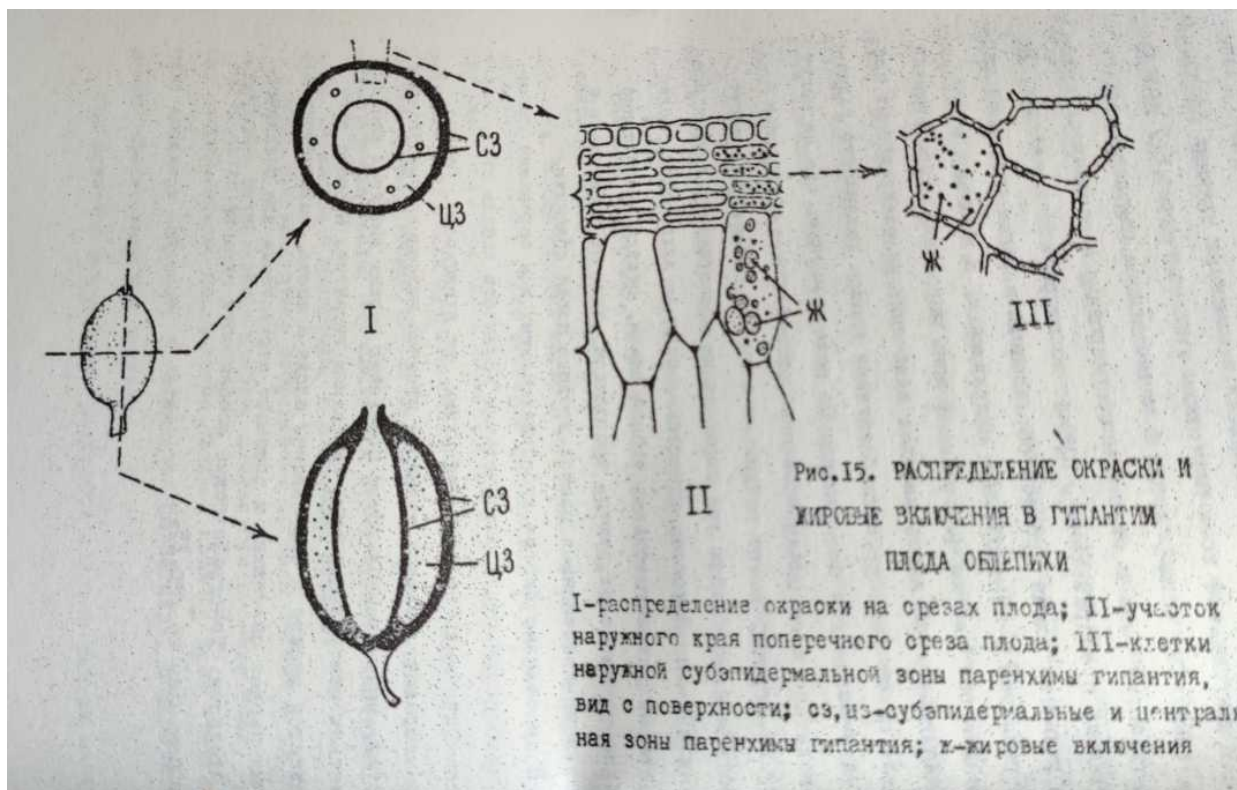
Итак, руководствуясь современным уровнем знаний о жировых включениях растительной клетки, охарактеризованном выше, в клетках частей сочного плода можно ожидать наличие всех трех их типов; капель в цитозоле, в органеллах (пластидах, специализированных сферосомах) и в вакуоли.

Как показано в настоящем разделе и в более ранних наших публикациях [110, 116], жировые включения в развивающемся плоде облепихи первоначально выявляются в наиболее крупных срединных клетках центральной зоны паренхимы гипантия через 6-7 недель после опыления, тогда, когда в качественном отношении структура гипантия была в основном сформирована и начинаются количественные преобразования, прежде всего растяжение клеток. По мере развития плода процесс образования жировых включений распространяется в центробежном направлении, в конечном итоге охватывая все клетки центральной зоны паренхимы. Образующиеся и накапливающиеся здесь жировые включения на неокрашенных препаратах имеют вид округлых блестящих капель различного размера, разбросанных в цитоплазме. По нашему мнению они не могут причисляться к специализированным органеллам – сферосомам – т.к., во-первых, имеют различную величину, во-вторых, могут сливаться между собой при окрашивании препаратов и других операциях с ними. Наконец, сферосомы, судя по литературе, более характерны для питательных тканей семян, откуда накопленные ресурсы затем



используются проростком, чего не происходит с веществами внесеменных частей зрелого плода облепихи.

В цитоплазме клеток субэпидермальных зон паренхимы гипантия накопления столь значительных количеств капель жира, как в клетках центральной зоны паренхимы, не происходит. Однако, здесь обращает на себя внимание процесс видоизменения зеленых пластид, начинающийся позже появления первых липидных капель в клетках центральной зоны паренхимы гипантия. Процесс этот выражается внешне в окрашивании плода в цвета, характерные для зрелых плодов облепихи, и означает наступление его ботанической зрелости. Топографические особенности окраски плода облепихи показаны на рис.15.



При наблюдении под световым микроскопом хромопласты, овальные окрашенные тельца в клетках субэпидермальных зон паренхимы гипантия, в сумме занимают значительный объем, заполнены маслянистым, т.е. хорошо преломляющим свет, красно-оранжевым содержимым. После обесцвечивания этанолом оно скрашивается Суданом III, что подтверждает его липидную природу. По нашему мнению, есть все основания считать хромопласты субэпидермальных зон, наряду с липидными каплями в цитозоле, источниками сырого жира мякоти плода облепихи (облепихового масла).

Итак, как следует из сказанного выше, в сочной мякоти (паренхиме гипантия) плода облепихи формируется два типа жировых включений, имеющих различное происхождение. Происхождение их в конечном итоге обуславливает различия по форме, размерам, топографии, окраске и другим признакам.

Каков же физиологический смысл происходящих в гипантии в ходе развития плода изменений и прежде всего накопления в нем жира? Результаты анатомических исследований, приведенные выше, а также материалы, опубликованные ранее [110, 114, 116, 209], позволяют рассматривать гипантий плода облепихи как ассимилирующий орган. Посылком к такому утверждению служит наличие в клетках гипантия фотосинтетического аппарата и присутствие в этом органе механизмов газообмена в виде устьиц и трихом. По современным представлениям трихомы могут являться



структурами, осуществляющими активную транспирацию непосредственно через свою поверхность. Особенно эффективен этот процесс в молодых растущих органах, устьичный аппарат которых еще находится в стадии формирования [38]. Наблюдения за трихомами поверхности развивающегося плода облепихи, результаты которых изложены выше, демонстрируют наличие у них именно такой функции.

Характер гистологической зональности паренхимы гипантия показывает, что собственно фотосинтезирующими являются клетки субэпидермальных зон, в первую очередь наружной. Клетки центральной зоны обнаруживают признаки способности к депонированию и транспортировке веществ к проводящим пучкам. К таким признакам мы относим характерную ориентацию клеток в толще зоны и вокруг проводящих пучков и направление их растяжения в процессе развития плода. Возможны здесь, по-видимому, и промежуточные преобразования транспортируемых веществ.

Гипантий, как ассимилирующий орган служит дополнительным донором ассимилятов для развивающегося семени.

Смысл изменений, которые наблюдаются в гипантии ходе развития плода, с учетом только что обоснованной его физиологической роли, заключается в формировании тканей, их активной жизнедеятельности и последующих метаморфозах, связанных со старением. В связи с этим предлагается выделять фазы развития гипантия: 1) становление топографических зон, охватывающее период от цветения до окончания клеточных делений в субэпидермальных зонах паренхимы гипантия; 2) созревание, включающее период активной жизнедеятельности тканей гипантия, сопровождающейся растяжением их клеток и заканчивающееся окрашиванием плода, т.е. ботанической зрелостью; 3) старение, характеризующееся нарастанием деградационных процессов в клетках гипантия (рис. 16). Разумеется, границы фаз в значительной мере условны и перекрываются.

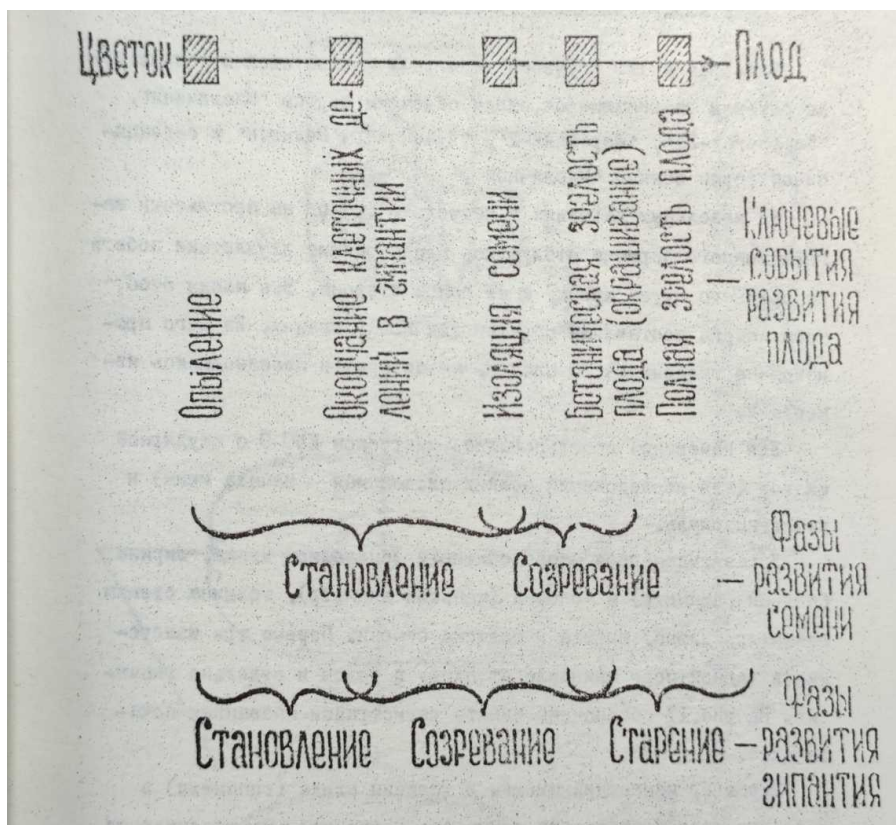


Рис. 16. ФАЗЫ РАЗВИТИЯ СЕМЕНИ И ГИПАНТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

### 2.1.3. РОСТ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

#### 2.1.3.1. ДИНАМИКА РАЗМЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Материалом для изучения размерных показателей в разные годы служили развивающиеся плоды облепихи Сортов Масличная, Катунская-24, Щербинка-2, Чуйская, Великан и селекционной формы сеянец Масличной.

На модельных деревьях в несколько сроков на протяжении вегетационного периода отбирались плодоносящие двухлетние побеги из среднего яруса кроны с ее южной стороны. Все плоды отобранного побега составляли образец для исследования. Из него произвольно выделялось 10 плодов, на которых и производились измерения.

Для измерений использовались микроскоп МБС-9 с окулярной шкалой (для исследований мелких плодов мая – начала июня) и штангенциркуль.

У развивающегося плода облепихи измерялись длина, ширина (больший диаметр) и толщина (меньший диаметр), толщина стенки гипантия, длина, ширина и толщина семени. Первые три измерения в равной мере принадлежат плоду в целом и отдельно гипантию. На рис. 17 обозначены пункты регистрации названных показателей.

Характер изменений ширины и толщины плода (гипантия) в ходе развития практически одинаков. Незначительно различаются лишь абсолютные значения этих величин. Поэтому на соответствующих графиках отражался лишь один из названных показателей – ширина плода (гипантия).

Полученный цифровой материал подвергался обработке с применением методов вариационной статистики [35]. При этом для каждого показателя вычислялись среднее арифметическое –  $M$  и доверительные интервалы его значений -  $\pm tm_M$ , что и фиксировалось на графиках.

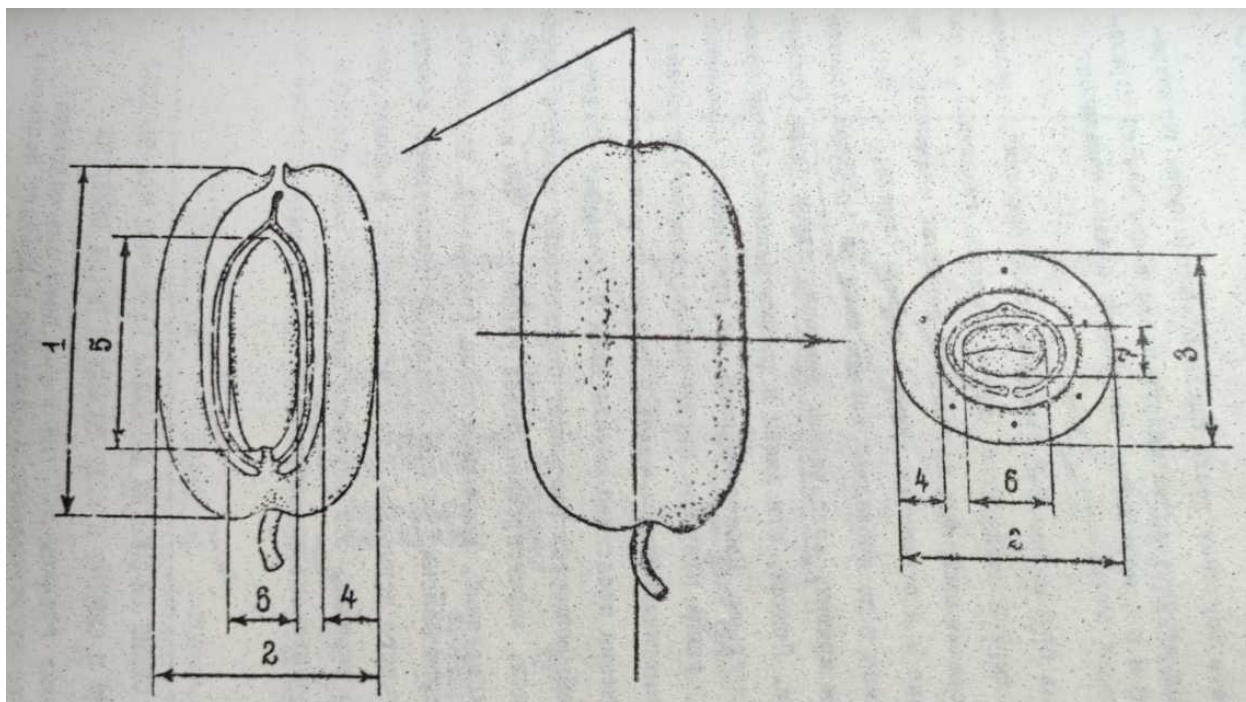


Рис. 17. ПУНКТЫ РЕГИСТРАЦИИ РАЗМЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

1 – длина плода (гипантия); 2 – ширина плода (гипантия); 3 – толщина плода (гипантия); 4 – толщина стенки гипантия; 5 – длина семени; 6 – ширина семени; 7 – толщина семени

Результаты изучения роста плода облепихи путем регистрации размерных характеристик целого плода и его частей отражены на рис. 18 и в приложениях, рис. 6П. Их анализ показывает следующее...

В мае на протяжении 2-2,5 недель после опыления увеличение длины и ширины плода (т.е. длины и ширины гипантия), а также толщины стенки гипантия происходит довольно медленно. То же констатировано и в отношении длины и ширины семени.

С конца мая и до последней декады июня на графиках заметен резкий подъем кривых, описывающих динамику длины плода (гипантия) и семени. Причем, эти линии в рассматриваемые сроки практически параллельны. Несколько ниже, по сравнению с описанными показателями, темпы прироста ширины плода (гипантия) и ширины семени и значительно ниже – толщины стенки гипантия.

На протяжении последней недели июня и до начала августа, когда у изученных сортов наступает ботаническая зрелость (окрашивание) плодов, зафиксировано более умеренное, чем в предыдущий период наблюдений удлинение плода (гипантия). Что касается всех размеров семени, то при детальном рассмотрении обнаружено, что немного повышаясь или стабилизируясь в начале рассматриваемого периода, эти величины несколько уменьшаются к его концу. Значительно увеличиваются в июле темпы прироста ширины плода (гипантия) и толщины стенки гипантия.

В течение 2-3-х недель августа, вплоть до наступления полной зрелости плодов, вновь значительно возрастает длина плода (гипантия), но менее интенсивно – ширина плода (гипантия) и толщина стенки гипантия. Продолжают несколько уменьшаться размеры семени, в конце концов стабилизируясь.

При сравнении в целях последующего обсуждения полученных нами данных со сведениями о размерных показателях роста сочных плодов растений других таксонов, имеющимися в литературе, необходимо учитывать следующее... Ранее уже указывалось, что термин «рост плода» понимается по-разному: как изменение количественных характеристик в течение всего развития плода (именно такой точки зрения придерживается и автор настоящей книги) и как определенная стадия развития, на которой происходит растяжение клеток внесеменных составляющих плода, образующих его сочную часть. Во втором случае кривые роста вычерчиваются только для периода развития, предшествующего старению. Они всегда являются сигмоидными, поскольку отражают общебиологическую закономерность роста всех клеток, органов, целых растений [23, 138].

Общеизвестно, что рост плодов типа костянки и некоторых других описывается более сложными, чем сигмоидные, кривыми, имеющими два пика. Т.е. зависимость роста от времени, прошедшего со дня опыления (завязывания плода), здесь носит циклический характер [138, 176, 177]. Для сочных плодов других типов характерны типичные сигмоидные кривые роста.

Такие различия, на наш взгляд, могут быть связаны с описанной выше различной трактовкой понятия «рост плода».

Кроме того, наш опыт работы с плодами типа костянки (сем. кизилевые и жимолостные) показывает, что фаза старения околоплодника наступает у них когда плоды находятся на материнском растении. Плод, считающийся созревшим в технологическом и потребительском отношении, физиологически пребывает уже на стадии старения. Приведенные в литературе кривые роста плодов типа костянки даются без указания на это обстоятельство.



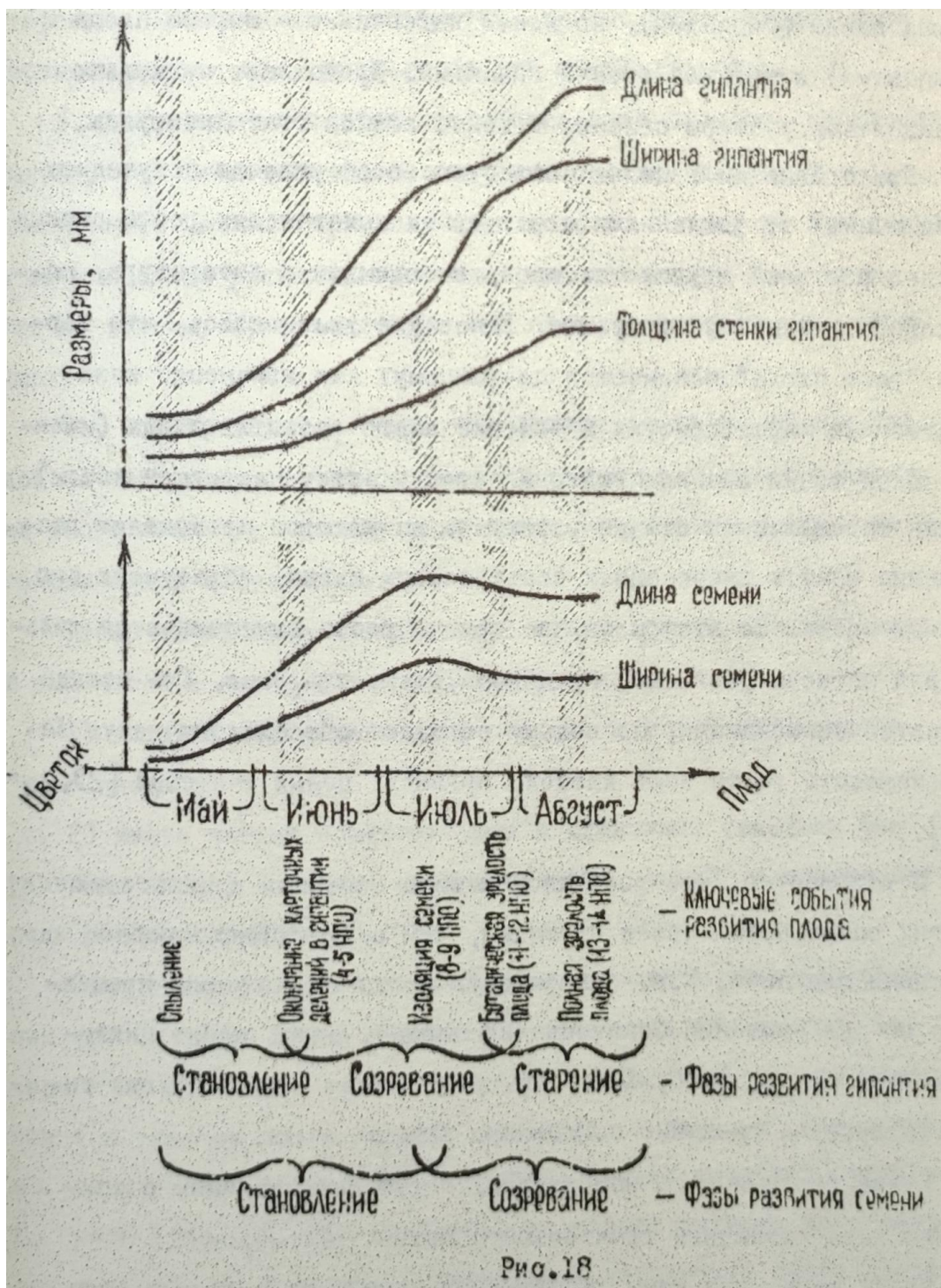


Рис. 18. ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ДИНАМИКИ РАЗМЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГИПАНТИЯ И СЕМЕНИ В ХОДЕ РАЗВИТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Календарные границы событий и фаз даны для облепихи сибирского происхождения в условиях г. Нижнего Новгорода

У других сочных плодов потребительская зрелость наступает раньше, чем физиологическое старение околоплодника. В качестве примера можно привести плод яблони. К тому же при искусственном сборе урожая дозревание ряда плодов, в частности, той же яблони, происходит уже вне связи с материнским растением.

Все это приводит к тому, что кривые роста указанных плодов не охватывают всего периода их развития в нашей трактовке этого понятия. Поэтому полученные графики несопоставимы с таковыми для косточковых.

Итак, вычерчивая и анализируя кривые роста сочного плода, в том числе и плода облепихи, необходимо:

- 1) заранее определить свою позицию в трактовке понятия «рост плода»;
- 2) иметь четкие представления о временных границах фаз развития плода, а точнее – основных его частей, в первую очередь околоплодника.

Означенные убеждения и побудили нас провести сопоставление кривых роста плода облепихи и отдельных его частей, вычерченные на основе трактовки роста как количественных изменений в течение всего периода развития, с данными, полученными при изучении формирования морфолого-анатомической структуры плода (рис.18). Это позволило не только выявить закономерности роста, но и судить о конкретных механизмах роста плода облепихи.

Прежде чем перейти к рассмотрению выявленных механизмов, следует отметить, что все полученные кривые, с нашей точки зрения, подчиняются общебиологической закономерности роста живой материи на любых уровнях ее организации, т.е. в целом носят сигмоидный характер. Выделяющийся на первый взгляд график, отражающий динамику длины плода (гипантия), легко разбивается на два, каждый из которых представляет собой типичную S-образную кривую роста. Цикличность рассматриваемой зависимости, по нашему мнению, свидетельствует о существовании различных механизмов удлинения плода на протяжении его развития.

Перейдем к выводам о конкретных механизмах роста плода облепихи. Поскольку рассматривается такой аспект роста как увеличение размеров плода и его составляющих, основная задача заключается в нахождении сил, обеспечивающих растяжение в том или ином направлении.

Параллельный ход кривых роста по длине гипантия и семени со времени опыления до прекращения связи семени с материнским растением свидетельствует, что в этот период развития главной силой, обеспечивающей удлинение плода, является удлинение семени. То же можно сказать и о ширине плода, увеличивающейся в рассматриваемый период в основном вслед за расширением семени. Однако в этот процесс вносит вклад и начавшееся утолщение стенки гипантия.

Если обратиться к данным о формировании анатомической структуры плода облепихи, то в рассматриваемый период развития плода входит фаза становления структуры гипантия и часть фазы его созревания. Определяющим процессом первой являются интенсивные клеточные деления (конечно, с последующим растяжением клеток вплоть до следующего деления), а второй – разрастание клеток. Поскольку растущее семя растягивает гипантий, под действием этой силы клетки гипантия в рассматриваемый период развития первоначально уплощены в тангентальных плоскостях. Однако, в фазу созревания, наряду с указанной силой, все более проявляется и сила, растягивающая стенку гипантия в радиальном направлении. Ее появление, на наш взгляд, обусловлено следующим... На анатомических препаратах уже в первую половину периода созревания видно начинающееся радиальное удлинение клеток центральной зоны паренхимы гипантия и их веерообразная ориентация вокруг проводящих пучков. Это, очевидно, связано с выполнением клетками центральной зоны паренхимы гипантия функции транспорта веществ от субэпидермальных зон паренхимы гипантия к его проводящей системе. Направленность транспорта – основа определенной ориентации клетки и ее

цитоплазматических структур. Весьма вероятно генетическая закрепленность такой ориентации.

В период от прекращения связи семени с материнским растением до приобретения плодом характерной для него окраски, представляющий собой завершающую половину фазы созревания гипантия, констатирована стабилизация, а затем и некоторое сокращение размеров семени. Таким образом, уже не действует главная сила, до этого периода удлинявшая гипантий. И только продолжающееся разрастание клеток центральной зоны паренхимы гипантия в обсуждаемый период незначительно увеличивает его длину.

Однако клетки центральной зоны паренхимы гипантия в рассматриваемый период разрастаются преимущественно с растяжением в радиальном направлении. Это и является основной силой, утолщающей стенки гипантия, а, следовательно, и увеличивающей ее диаметр (ширину).

Важно помнить, что описанные явления наблюдаются в условиях прекращения связи семени с материнским растением, т.е. нарушения оттока веществ в него по проводящей системе гипантия. Таким образом, причина разрастания клеток центральной зоны паренхимы – их перегрузка поступающими из субэпидермальных зон, но не оттекающими в семя веществами. Сохранение генетически обусловленного направления удлинения – свидетельство того, что на данном этапе развития гипантия «заполняется» ориентированная для транспорта цитоплазма и свободное пространство клетки.

В заключительный период развития плода облепихи, фазу старения гипантия, отмечено дальнейшее, хотя незначительное, уменьшение размеров семени. Впрочем, еще раньше, сразу после изоляции от материнского растения, изменение размеров семени перестало быть движущей силой роста гипантия. В обсуждаемый период рост гипантия продолжается, а затем стабилизируется. Перед стабилизацией особенно возрастают, по сравнению с предыдущим периодом, темпы удлинения гипантия. Рост его в ширину, напротив, замедляется. С чем это может быть связано? Старение клеток субэпидермальных зон паренхимы гипантия означает прекращение их фотосинтетической деятельности а, следовательно, и поступления ассимилятов в клетки центральной зоны паренхимы. Однако, сохраняется возможность притока веществ в эти клетки по проводящей системе плода от корней и листьев. В условиях затухания синтетической деятельности цитоплазмы и за счет деградационных процессов в ней в результате произошедших старческих изменений, происходит увеличение центральной вакуоли. По законам физики под действием увеличивающейся вакуоли сильно вытянутые на предыдущих этапах развития в радиальном направлении клетки центральной зоны паренхимы гипантия будут округляться. Отсюда – сила, удлиняющая гипантий, а также и несколько расширяющая его. Противодействует ей сила упругости экзогипантия и эндогипантия, состоящих из клеток субэпидермальных зон с сильно утолщенными по типу колленхимы стенками и эпидермисов, стенки клеток которых также утолщены. Рост плода продолжается до достижения равновесия названных сил.

### 2.1.3.2. ДИНАМИКА МАССЫ, СУХОГО ВЕЩЕСТВА И ЖИРА ГИПАНТИЯ

При рассмотрении динамики весовых показателей развивающегося плода облепихи – массы и содержания сухого вещества – мы руководствовались рядом соображений...

Масса плода и его составляющих, являясь интегральной величиной, отражающей содержание и воды, и сухих веществ, недостаточно информативна при познании закономерностей роста плода. Однако, это общепринятый показатель, зачастую определяющий интенсивность хозяйственного использования плодов. Естественно



предпочтение в практике сельского хозяйства плодов более крупных, удобных для сбора, более привлекательных при потреблении в свежем виде. Поэтому изучение динамики массы плода облепихи весьма ценно в прикладном плане.

Сухое вещество плода на протяжении его развития неоднородно и по составу, и по физиологическому значению компонентов. В него может входить не только строительный материал, из которого состоят клетки, но и временно депонированные в них вещества, а также запасные вещества. Только первые являются истинной основой активного роста живого, т.е. его новообразования, другие же вызывают пассивное растяжение клеток, благодаря своей осмотической активности или увеличению собственного объема в цитоплазме.

Данные о динамике массы плода облепихи и его сухого вещества в абсолютных значениях весовых единиц, полученные автором, представлены графически на рис. 19 и в приложениях, рис. 7П. Они получены при исследовании в разные годы плодов облепихи сортов Катунская-24 и Новость Алтая, а также селекционных форм сеянец Масличной и Саянская 11-1.

Образцы плодов для анализа отбирались так же, как описано в разделе 2.1.3.1. Масса плода и его частей определялась взвешиванием на торсионных весах, а сухой вес – применением сушки при 105°C до постоянного веса [31].

К обсуждению материала привлекаются и данные автора о содержании жира гипантии развивающегося плода облепихи. Содержание сырого жира определялось методом обезжиренного остатка [31] с применением в качестве экстрагента серного эфира.

Анализ полученного фактического материала позволяет констатировать, что масса и сухое вещество целого плода, начиная устойчиво возрастать с середины июня, через 4-5 недель после опыления, достоверно стабилизируются во второй половине августа.

Масса и сухое вещество целого плода складываются из одноименных величин семени и гипантия.

Масса семени, выходя на плато, в начале июля, в августе несколько снижается. Сухое вещество семени стабилизируется к концу июля.

Кривые, отражающие динамику массы и сухого вещества гипантия, параллельны таковым целого плода.

Выявленные тенденции в изменении массы и сухого вещества плода облепихи и его составляющих совпадают с описанными в литературе [5, 7, 30, 79],

Сопоставление полученных при изучении содержания сухого вещества семени и гипантия графиков с данными о формировании морфолого-анатомической структуры гипантия плода облепихи и временными границами фаз этого процесса (рис. 19) позволяет высказать целый ряд соображений.

Во-первых, обнаруживается противоречие между установленными сроками стабилизации сухого вещества семени и его массы. Исходя из выявленного времени прекращения (или, по крайней мере, первоначально нарушения) связи семени с материнским растением, после которого не происходит увеличения размеров семени и его массы вследствие отсутствия притока веществ, естественно было бы ожидать с этого времени и стабилизацию сухого вещества семени. Однако, по нашим данным, она наступает позже. Причину этого мы склонны видеть в погрешностях методики, примененной нами при определении сухого веса семени. Дело в том, что сушке до постоянного веса подвергались целые семена. Образование же плотной семенной кожуры, которое заканчивается после изоляции семени перед окрашиванием плодов, способствует устойчивому сохранению влаги в семени даже при его нагревании до 105°C. Это должно

приводить к некоторому завышению результатов при определении содержания сухого вещества в семени.

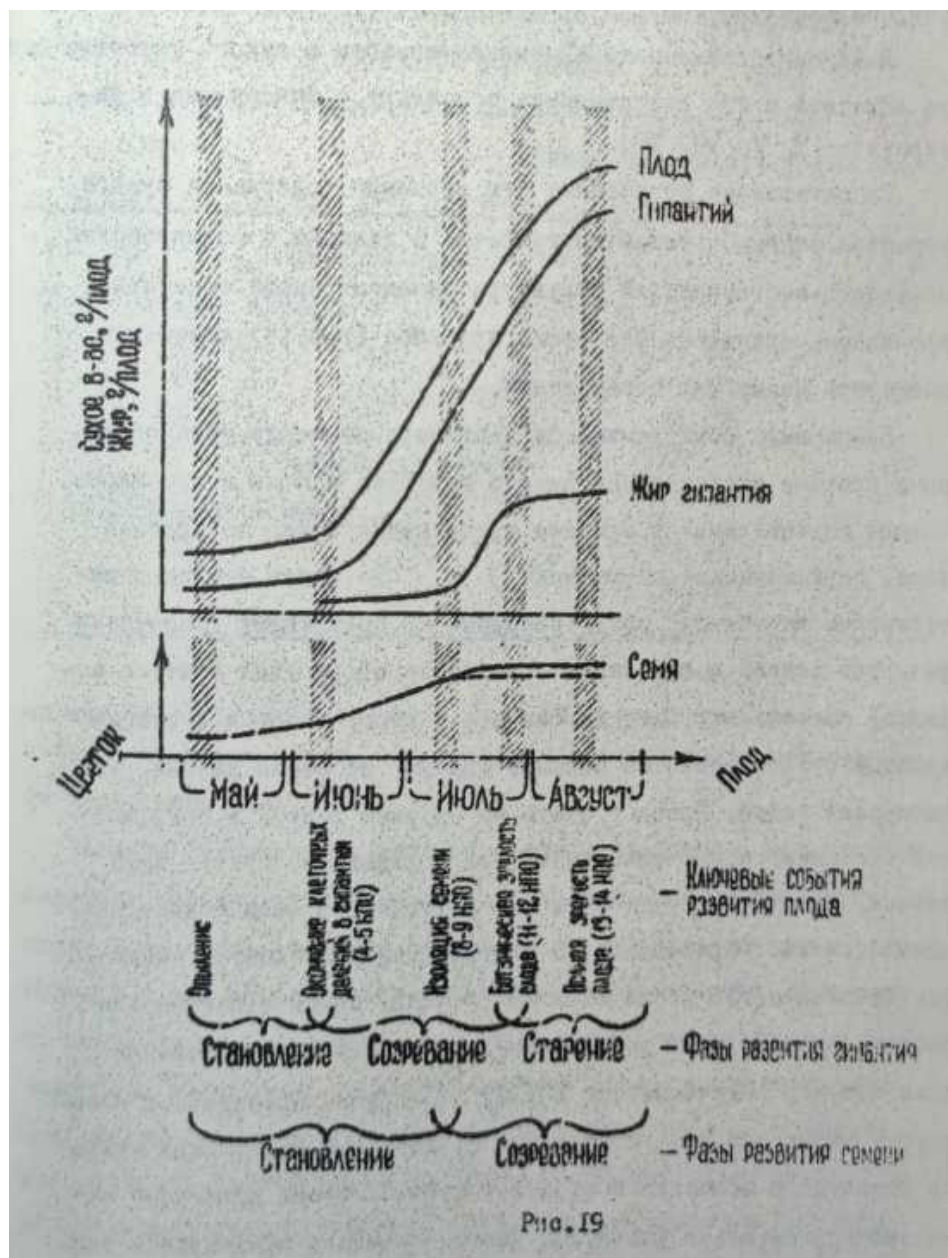


Рис. 19. ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ДИНАМИКИ СОДЕРЖАНИЯ СУХОГО ВЕЩЕСТВА СЕМЕНИ И ГИПАНТИЯ И ЖИРА ГИПАНТИЯ В ХОДЕ РАЗВИТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Календарные границы событий и фаз даны для облепихи сибирского происхождения в условиях г. Нижний Новгород

Высказанное предположение проверено нами экспериментально (табл. 3). Поэтому считаем правомочным внести коррективы в ход кривой, отражающей в обобщенном виде динамику сухого вещества семени (рис. 19, пунктирная линия). Основываясь на нашем опыте, при подобных исследованиях рекомендуем расчленять семя.

Анализ фактического материала свидетельствует, что прирост сухого вещества гипантия плода облепихи на разных фазах его развития происходит, по-видимому, за счет действия различных факторов и имеет неодинаковое физиологическое значение. В период от опыления до изоляции семени, т.е. в фазу становления и начало фазы созревания плода, когда идет образование новых клеток, формирование

внутриклеточных структур, утолщение клеточных стенок в субэпидермальных зонах гипантия, можно рассматривать прирост сухого вещества как образование нового строительного материала, как свидетельство активного роста клеток, тканей, гипантия в целом.

Таблица 3. Результаты определения содержания сухого вещества в семенах облепихи в связи со способом подготовки материала к анализу

Образцы	Содержание сухого вещества, %
Целые семена	
Сорт Новость Алтая	
1	94,22
2	95,68
3	95,02
Размолотые семена	
Сорт Новость Алтая	
1	89,99
2	90,98

Период от изоляции семени до окрашивания плода, заключительный этап созревания, характеризуется бурным приростом сухого вещества гипантия. Однако этот прирост происходит в основном за счет накопления жира, о чем свидетельствует ход соответствующих кривых (рис. 19; 7П).

Увеличение сухого вещества гипантия продолжается и в фазу старения плода, после его окрашивания. Это, по нашему мнению, следствие поступления веществ из русла проводящей системы растения, часть из которых может идти на синтез жиров, а часть обеспечивает пополнение содержимого вакуоли.

Материалы настоящего раздела, дополняя сведения о материальных носителях облепихового масла, полученные при изучении анатомической структуры гипантия, позволяют существенно расширить представления о формировании маслячности плода облепихи как интегрального биохимического показателя.

Как уже говорилось, под маслячностью плода облепихи понимается содержание в нем сырого жира, в основном жира гипантия. Масличность – это интегральный признак. Во-первых, нами установлено, что он имеет неоднородную структурную основу. Найдено по крайней мере два вида материальных носителей облепихового масла. Во-вторых, в образовании масла, по-видимому, принимают участие, наряду с ассимилятами листьев, и вещества, образующиеся в результате фотосинтетической деятельности самого плода.

Вывод о том, что образование масла в клетках центральной зоны паренхимы гипантия плода облепихи – это механизм выключения из обмена веществ клетки избыточных ассимилятов подтверждается нашими данными о динамике содержания жира в гипантии развивающегося плода. Отметим, что выявленные тенденции в основном согласуются с описанными в литературе [4, 5, 6, 7]. Наибольшая скорость накопления жира отмечена в период после изоляции семени и до окрашивания плода, т.е. на заключительных этапах фазы созревания гипантия (рис. 19). Как показано выше, в указанный период в клетки центральной зоны паренхимы гипантия поступают ассимиляты из клеток субэпидермальных зон. Считаем, что в условиях активной фотосинтетической деятельности названных зон поток ассимилятов от них будет здесь более значительным, чем поступление таковых из листьев. Это объясняется отсутствием у гипантия мощного

аттрагирующего потенциала, каким обладают, по современным представлениям о донорно-акцепторных отношениях растений, лишь молодые, активно растущие клетки, ткани, органы. Поэтому именно фотосинтанты самого гипантия являются основным материалом для образования жира в рассматриваемый период. Но по мере ослабления фотосинтетической активности клеток субэпидермальных зон паренхимы гипантия усиливается доля поступления в центральную зону органических веществ из флоэмного русла проводящей системы растения, т.е. ассимилятов листьев. Очевидно, это должны быть транспортные формы углеводов. Несомненно, они также участвуют в формировании жировых включений центральной зоны паренхимы гипантия.

В связи с обсуждением вопроса о динамике накопления жира в гипантии плода облепихи хотелось бы отметить сведения о повышении масличности плода облепихи при его перезревании на дереве или длительном хранении. Подобная информация не раз звучала на совещаниях различного уровня по проблеме изучения облепихи и облепихового масла. Явление это, на наш взгляд, обусловлено с одной стороны, увеличением полноты извлечения накопленных липидов в результате деградации структуры клеток гипантия на поздних этапах его старения и, с другой стороны, входением в состав извлекаемой липидной фракции компонентов разрушенных в результате старения биологических мембран клеток гипантия.

## Глава 2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ РАЗВИТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ В УСЛОВИЯХ ЗАТЕМНЕНИЯ, ДЕФОЛИАЦИИ И КОЛЬЦЕВАНИЯ ПЛОДОНОСЯЩЕГО ПОБЕГА

Вывод о наличии фотосинтетической активности гипантия плода облепихи, вытекающий из материалов предыдущих глав книги, поднимает ряд вопросов, ответы на которые необходимы для более глубокого познания закономерностей развития плода этого растения и формирования его масличности.

Прежде всего, возникает вопрос о значении фотосинтетической активности гипантия для формирования самого плода и его частей, особенно сочных, накапливающих масло. Но на этот вопрос невозможно ответить, не рассматривая параллельно влияние на развитие плода и его составляющих других частей растения, в первую очередь листьев.

Таким образом, перед исследователем встает классическая проблема познания донорно-акцепторных отношений растения. При изучении различных сторон названных отношений важно четко обозначить их конкретные объекты. В случае с формированием плодов облепихи главные доноры, т.е. органы, в которых происходит образование органического вещества в процессе фотосинтеза – это зеленые листья и, как показано нами – гипантии плодов. Основные акцепторы, интересующие нас – развивающиеся семена. Необходимо выяснить: 1) каков вклад гипантия плода в формирование семени наряду с вкладом листьев; 2) насколько велико значение гипантия как донора ассимилятов для развития самого гипантия и соответственно какое участие принимают в этом листья.

Ответ на поставленные вопросы в общем виде уже дан нами, а именно: установлено, что гипантий является фотосинтезирующим органом, что отток веществ из него осуществляется в развивающееся семя, т.е. гипантий, наряду с листьями, может рассматриваться как донор ассимилятов. После изоляции семени продуцируемые гипантием фотосинтанты остаются в нем самом, в значительной мере обуславливая его старение и накопление жира. Поступление ассимилятов листьев в гипантий, конечно, также имеет место, но особенно значимо оно в сравнении с потоком фотосинтантов самого гипантия, преимущественно при отсутствии или ослаблении встречного потока веществ из этого органа в семя соответственно на ранних и поздних этапах его развития.

Однако освещена лишь качественная сторона проблемы. Следующая ступень – получение количественных характеристик перечисленных процессов, что и явилось основной задачей исследований, описанных в настоящей главе.

Изучение количественных аспектов донорно-акцепторных отношений предполагает экспериментальную работу. Зачастую в основе подобных экспериментов лежат простые приемы: затенение, удаление доноров или акцепторов, кольцевание, т.е. нарушение оттока по флоэмному руслу проводящей системы. После таких операций изучаются разнообразные показатели и делаются выводы о различных сторонах донорно-акцепторных отношений растения [48, 135, 144, 154, 161, 163, 180, 211, 217].

Для решения поставленной задачи был осуществлен эксперимент, заложенный по следующей схеме...

У модельных деревьев облепихи сортов Масличная, Катуская-24 и селекционной формы сеянец Масличной на приростах прошлого года несущих обрастающие побеги с развивающимися плодами, в начале июня, т.е. по завершении фазы становления гипантиев, нижние части веток освобождали от листьев и закрывали фольгой, затемняли. Таким образом, на верхних и нижних частях выбранных веток плоды развивались соответственно на свету (вариант Ic) и в темноте (вариант It).

На других приростах того же возраста и в те же сроки удаляли все листья (вариант II), а на третьих производили кольцевание коры в их основании (вариант III). В качестве контроля использовались нормальные неповрежденные приросты прошлого года с формирующимися плодами.

Экспериментальные и контрольные ветки выбирались в среднем ярусе кроны, на южной ее стороне.

В какие условия в отношении снабжения ассимилятами были поставлены развивающиеся плоды в описанных вариантах опыта?

**Варианты Ic и It.** В соответствии с установленной многими исследователями закономерностью отток ассимилятов из зрелых листьев-доноров в репродуктивную фазу развития растения осуществляется по флоэме к молодым растущим листьям – в восходящем направлении и к развивающимся плодам – в нисходящем направлении. В названных процессах участвуют листья соответствующих порядков [39, 138, 181]. Поэтому естественно полагать, что развивающиеся плоды облепихи могут получать ассимиляты от расположенных выше их зрелых листьев обрастающих побегов и полностью сформированных нижних листьев ростовых побегов.

Именно указанные листья, разумеется, по достижении ими необходимой степени развития, по логике, способны создать питающий плоды нисходящий ток пластических веществ (рис. 20). Такой точки зрения мы и придерживаемся, хотя в литературе по облепихе [9] укоренилось мнение, что снабжение развивающихся плодов осуществляется лишь листьями обрастающих побегов, а ростовые побеги работают на подготовку растения к зиме и формирование урожая будущего года.

Некоторыми исследователями выявлены отдельные факты, частично подтверждающие указанное мнение. Например, И.П. Елисеев и В.Г. Игошина [28] установили, что удаление листьев обрастающих побегов в течение вегетационного периода приводит к формированию плодов меньшей массы в сравнении с плодами веток, не подвергшихся дефолиации. Однако, это не значит, что обсуждаемое утверждение уже получило весомое обоснование, подтвержденное достаточным фактическим материалом.

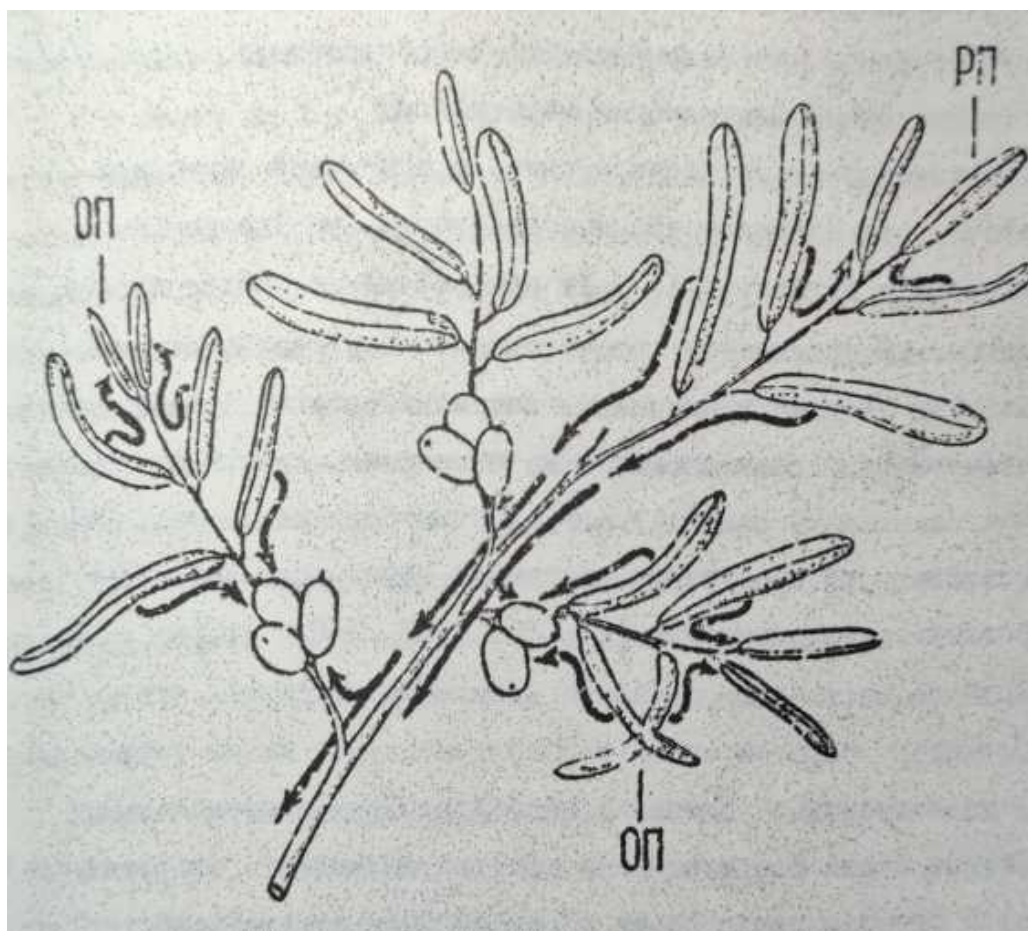


Рис.20. ОБЛАСТИ ЛИСТОВОЙ СФЕРЫ РАСТЕНИЯ ОБЛЕПИХИ, СНАБЖАЮЩИЕ АССИМИЛЯТАМИ РАЗВИВАЮЩИЕСЯ ПЛОДЫ

РП – ростовой побег; ОП – обрастающие побеги; стрелочками показаны направления движения ассимилятов

Возвращаясь к схеме эксперимента, считаем возможным прогнозировать, что снижение количества листьев на экспериментальной ветке в вариантах Ic и It при неизменном числе плодов, потребляющих их ассимиляты, влечет за собой усиление оттока из оставшихся листьев и повышение интенсивности их фотосинтеза. Поэтому плоды, развивающиеся на экспериментальной ветке, не должны испытывать недостатка в пластических веществах. Подобные явления при применении частичной дефолиации наблюдались многими исследователями [24, 157, 180, 218 и др.].

Исходя из сказанного, считаем возможным полагать, что плоды верхней, открытой части экспериментальной ветки (вариант Ic) развивались в условиях, весьма близких к нормальным. Плоды нижней части (вариант It), получая ассимиляты из русла проводящей системы ветки, в то же время были лишены веществ, продуцируемых их собственными гипантиями, т.к. в них в темноте фотосинтез был подавлен.

**Вариант II.** Плоды в варианте II, развиваясь на ветках, подвергшихся полной дефолиации, не получали (или, в расчете на помощь листьев других веток, получали значительно меньше, чем в норме) ассимилятов листьев, но зато в полной мере использовали вещества, образуемые собственными гипантиями.

**Вариант III.** Он отличался формированием плодов в условиях нарушения оттока из целой ветки, т.е. избытка ассимилятов листьев.



Плоды с экспериментальных и контрольных ветвей снимались во второй половине августа, по достижении ими потребительской зрелости. У плодов и их составных частей определялись размеры, масса, содержание сухих веществ и жира с применением соответствующих методик, охарактеризованных в разделе 2.1.3. Как видно на рис. 21, значительное влияние на размеры и массу гипантия плода облепихи у всех исследованных образцов оказывает затемнение развивающегося плода и лишение его ассимилятов листьев несущей ветки (варианты Iт и II). В обоих случаях наблюдается достоверное снижение рассматриваемых характеристик гипантия по сравнению с контролем. Об этом наглядно свидетельствует высота соответствующих столбцов диаграмм с нанесенными на них границами доверительных интервалов. Нужно отметить, что с контрольными сопоставимы плоды в варианте Ic. Во всех случаях их показатели практически не отличаются от таковых у плодов, развившихся в нормальных условиях.

Нарушение оттока ассимилятов из ветки, формирующей плоды (вариант III), или не отражается на размерах и массе гипантия (рис. 21 А), или же приводит к развитию плодов с более крупным к тяжелым гипантием (рис. 21 Б, В).

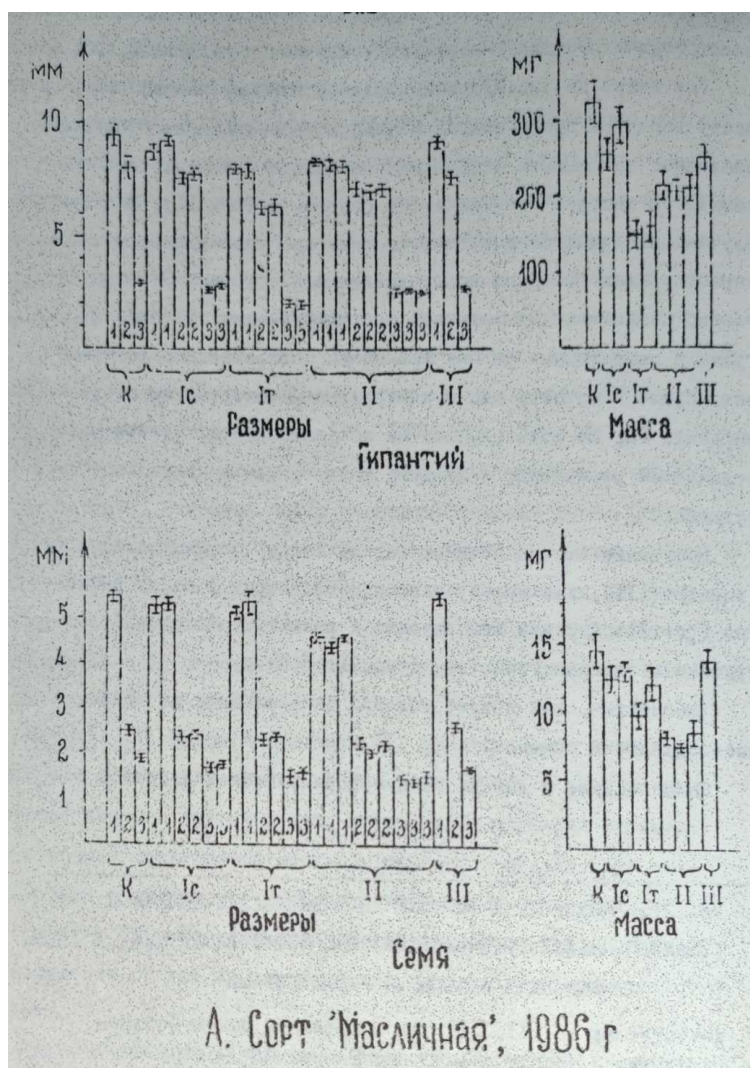


Рис. 21. РАЗМЕРНЫЕ И ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕНИ И ГИПАНТИЯ ПЛОДОВ ОБЛЕПИХИ, РАЗВИВШИХСЯ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ СНАБЖЕНИЯ АССИМИЛЯТАМИ

К – контроль; Ic, Iт, II, III – варианты опыта; 1 – длина, 2 – ширина, 3 – толщина (семени и стенки гипантия)

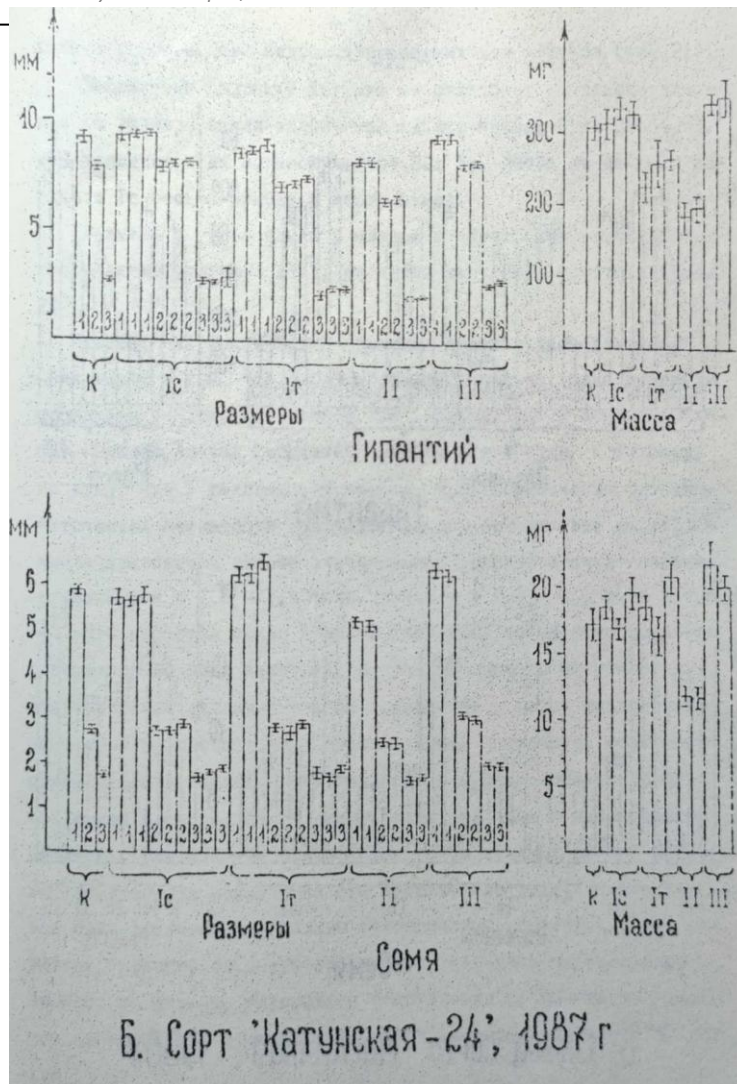


Рис. 21 - продолжение

Рассмотрим, как влияют условия эксперимента на названные показатели семян.

Самые мелкие и легкие семена формируются у плодов в варианте II, т.е. при недостатке ассимилятов листьев (рис. 21). Затемнение (вариант It) или не оказывает заметного влияния на размеры семян экспериментальных плодов (рис. 21 А, В), или приводит к их повышению (рис. 21 Б). Масса же семян в варианте It весьма близка к контрольной.

Размеры и масса семян у плодов с веток, подвергшихся кольцеванию (вариант III), остаются на уровне контроля (рис. 21)

Приведенный фактический материал подтверждает сделанный ранее вывод о том, что в формировании гипантия плода облепихи принимают участие ассимиляты как листьев, так и самого гипантия. Причем, вклад последнего весьма высок судя, к примеру, по тому, что в условиях затенения, т.е. ограничения фотосинтетической активности, рассматриваемого органа, его размеры и масса изменяются весьма значительно: толщина стенки гипантия уменьшается в 1,2-1,4 раза, масса - в 1,2-2,0 раза и т.п.

Что касается сухих веществ гипантия, то их относительное содержание во всех вариантах опыта практически не меняется. Несущественны различия в этом показателе и между исследованными образцами (табл. 4).

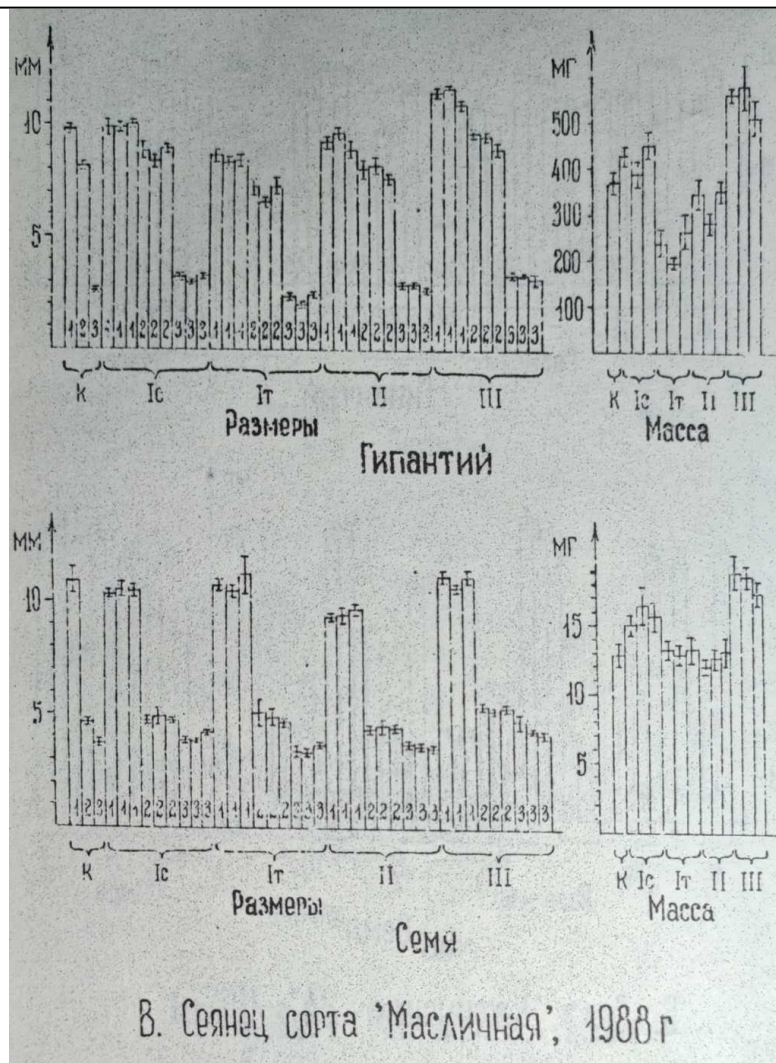


Рис. 21 – продолжение

Следовательно, абсолютное содержание сухих веществ гигантия одного плода в зависимости от условий, созданных в опыте, будет меняться так же, как и масса целого гигантия. Постоянство относительного содержания сухого вещества гигантия при изменениях его абсолютного содержания в вариантах опыта, кажется нам вполне закономерным, поскольку, как известно, уровень оводненности клеток различных растительных тканей, во-первых, обусловлен генетически и, во-вторых, зависит от снабжения клеток водой, а не фотоассимилятами [23, 127, 146; 174].

Содержание жира в сухом веществе гигантия, выраженное в % у плодов, развившихся в темноте (вариант It), у всех исследованных образцов достоверно ниже, чем у контрольных плодов. Вариант II по этому показателю от контроля не отличается, а вариант III или ниже контроля, или также находится на его уровне (табл. 4). Накопление сухого вещества в виде масел, одного из видов органических веществ, т.е. соединений, выведенных из обмена, зависит, помимо генетической обусловленности, от физиологического состояния клетки и уровня снабжения ее ассимилятами. Так как именно последнее условие и меняется в вариантах опыта, то казалось бы объяснима низкая масличность плодов, развившихся в условиях затемнения (вариант It): здесь не хватает ассимилятов самого гигантия. Вместе с тем недостаток фотосинтантов листьев в варианте II не влечет за собой снижения относительного содержания масел, а их избыток в варианте III не обеспечивает повышения этого показателя и даже снижает его в сравнении с контролем (у сорта Катунская-24, табл. 4).



Таблица 4. Содержание сухих веществ и жира в гипантии плодов облепихи, развившихся в различных условиях снабжения ассимилятами

Варианты опыта	Масса гипантия одного плода, мг; $M \pm t_{mM}$	Содержание сухого вещества, %; $M \pm t_{mM}$	Содержание сырого жира в сухом веществе, %; $M \pm t_{mM}$
Сорт Масличная, 1986 г.			
Контроль	320,73±26,87	9,42±3,66	28,27±2,45
Ic	271,81±19,52	10,40±0,65	26,22±0,65
It	152,92±19,66	10,54±0,60	19,55±1,76
II	207,72±15,43	11,50±2,15	29,51±0,60
III	249,72±16,08	-	-
Сорт Катунская-24, 1987 г.			
Контроль	305,97±17,27	10,00±1,42	29,87±1,03
Ic	325,97±19,03	11,15±2,75	32,01±1,15
It	248,11±23,86	7,10±4,73	25,41±1,76
II	189,47±20,03	10,17±0,77	28,43±2,28
III	343,69±20,40	11,31±1,59	22,54±2,38
Сеянец Масличной, 1988 г.			
Контроль	373,67±23,62	11,82±0,75	34,86±1,69
Ic	429,27±29,77	12,42±0,73	37,66±2,62
It	235,08±26,79	12,23±0,52	23,80±0,95
II	329,31±28,70	12,87±1,55	33,72±4,79
III	553,61±42,05	13,01±0,73	39,30±2,74

Отмеченное обстоятельство, на наш взгляд, свидетельствует о возможной качественной неравноценности вкладов фотосинтетических систем гипантия и листьев в структуру сухого вещества гипантия. По-видимому, собственная фотосинтетическая активность обеспечивает накопление больших количеств жира, чем работа листьев, в результате которой формируется больше соединений нелипидной природы.

Обращает на себя внимание и различная степень воздействия экспериментальных факторов на показатели плодов изученных сортов и форм облепихи. Так, затемнение плодов вызвало уменьшение массы их гипантиев у сорта Масличная в 2 раза, а у сорта Катунская-24 и сеянца Масличной соответственно в 1,2 и 1,5 раза (табл. 4). Удаление листьев меньше влияло на размеры и массу гипантия плодов у сорта Масличная и сеянца Масличной, нежели затемнение плодов, а у сорта Катунская-24 наблюдалось обратное соотношение (рис. 2Т) и т.д. Вес это, на наш взгляд, может быть вызвано различным соотношением вкладов фотосинтетического аппарата гипантия и листьев в формирование гипантия у разных сортов и селекционных форм облепихи.

Итак, полученный экспериментальный материал свидетельствует о следующем...

1. Фотосинтетическая активность гипантия плода облепихи вносит существенный вклад в формирование названного органа. При этом величина вклада варьирует у сортов и селекционных форм.

2. Вклад гипантия в формирование собственного сухого вещества качественно отличается от такового листьев, обеспечивая более высокую масличность плода.
3. В формировании семян, напротив, относительно больше участвуют ассимиляты листьев, нежели гипантия.

## Глава 2.3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Познание закономерностей накопления масла в гипантии плода облепихи, раскрытие сути названного явления, столь необходимое для выработки стратегии практической работы по повышению масличности плодов этого ценного лекарственного растения, невозможно без четких представлений о физиологии развивающегося плода облепихи.

Материал предыдущих глав подводит к выводу о том, что развивающийся плод облепихи – сложная, динамичная структурно-функциональная система. С уверенностью можно полагать, что функциональным фактором, объединяющим структурные элементы системы, прежде всего, является их трофика. Именно названная характеристика зачастую рассматривается как связующее звено практически всех уровней организации живого вещества [53, 126].

### 2.3.1. ТРОФИКА СОСТАВЛЯЮЩИХ ЭЛЕМЕНТОВ – ОСНОВА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ПЛОДА. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФУНКЦИЯХ ЧАСТЕЙ ПЛОДА В РАМКАХ СЛОЖИВШИХСЯ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫХ ОТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЯ

Зеленые растения обладают способностью синтеза органических веществ из неорганических с использованием солнечной энергии. Эволюция растений во многом обусловлена выработкой механизмов наиболее эффективного использования солнечной энергии для образования органического вещества [37, 85, 93, 107, 185, 201]. Поэтому определение роли в этом процессе, места в сложившихся донорно-акцепторных отношениях по логике должно являться центральным моментом функциональной характеристики растительного организма и различных его составляющих, в том числе и плода и его частей.

Указанное положение принималось во внимание при разработке выдвигаемых далее в настоящей главе концепций о физиологической роли структурных элементов развивающегося плода облепихи и механизмах их взаимодействия.

Основным органом растения, осуществляющим фотосинтез, традиционно считается лист. Однако перспективным направлением эволюции следует признать выработку множественного обеспечения функций, что увеличивает эффективность гомеостаза. Следствием этого является множественность механизмов реализации функционального результата [70].

В отношении функции фотосинтеза выявлено немало фактов, подтверждающих приведенное утверждение.

Так, доказано наличие фотосинтетического аппарата и процесса фотосинтеза в корневой системе: корнях водного папоротника [224], в воздушных корнях орхидей – облиственных [169], безлистных [226], с укороченным стеблем [151]. В воздушных корнях некоторых орхидей протекает практически вся фотосинтетическая ассимиляция углерода. У ряда других высших растений характеризующихся наличием подобной деятельности корней, она в различной мере дополняет таковую листьев и других органов.

Функция фотосинтеза присуща и стеблю, причем, его роль в суммарной фотоассимиляции углерода растением, так же, как и корней. различна у разных видов растений [33, 62, 118, 147, 155, 184, 195, 216].

Выявлена фотосинтетическая активность репродуктивных органов покрытосеменных и их составных частей.

Например, достаточно эффективной бывает ассимиляционная деятельность околоцветника. Н.В. Первухина [91], в связи с отсутствием данных по физиологии околоцветника, для освещения ряда вопросов привлекает соответствующий материал по цветковым чешуям злаков. Она отмечает, что природа этих органов спорна, но независимо от установления точных гомологий они являются верхними листьями, непосредственно связанными с репродуктивной сферой. Поэтому сведения по физиологии цветковых чешуй злаков существенны для познания роли стерильных органов репродуктивной сферы в метаболизме цветка [91: с. 94]. Вслед за Н.В. Первухиной мы считаем возможным, обсуждая ассимиляционную активность околоцветника, привести данные о таковой цветочных чешуй злаков. Наличие в них процесса фотосинтеза доказано многими авторами [19, 86, 89, 92, 95, 117, 137, 141, 142, 156, 164, 197, 208]. В работах ряда исследователей отмечается, что за счет ассимиляционной деятельности колоса, а в нем – преимущественно цветковых чешуй, создается от 10 до 50-70% урожая зерна [88, 164, 197].

Кроме злаков доказано наличие фотосинтетической активности околоцветников представителей целого ряда семейств [152, 91, 20, 225].

Рассматривая фотосинтетическую активность околоцветника, необходимо учитывать, что ее величина у разных видов растений варьирует в зависимости от деталей строения околоцветника, в частности, от размеров чашелистиков и лепестков, содержания в них хлоропластов определенного строения [91]. Чаще всего активно фотосинтезирующими составляющими двойного околоцветника являются чашелистики, пластиды которых имеют идентичную морфологию с таковыми листьев. Хлоропласты не зеленых, а разнообразно скрашенных лепестков содержат весьма ограниченное количество хлорофилла и не могут играть существенной роли в фотосинтетических процессах цветка. Они способствуют гидролитическим реакциям, содействуя перемещению углеводов по тканям цветка [1, 91].

Второй момент, на который следует обратить внимание при обсуждении сведений о фотосинтетической активности околоцветника – рассмотрение этого явления в динамике, в процессе жизнедеятельности цветка от бутона до завязывания плода. Так, Н.В. Первухина [91] отмечает, что в лепестках зеленые пластиды, как правило, наблюдаются лишь в период бутонизации. А в работе К. Williance, G.W. Kooh, H.A. Mooney [225] установлено, что у *Diplacus uarantiacus* (*Scrophulariaceae*), кустарника из Северной Америки, самый весомый вклад в фотосинтез цветка большую часть жизни вносит чашечка. Однако, в период завязывания плода доля участия завязи становится близкой вкладу чашечки. Кроме того, авторами показано, что за счет фотосинтеза цветка этого растения покрывается 18-25% его общей потребности в углероде.

Собственный фотосинтетический аппарат формируется также и в других органах репродуктивной сферы; фиброзном слое пыльников, нуцеллусе и интегументах семязачатков покрытосеменных [49, 51, 52]. Фотосинтетическая функция хлоропластов здесь, по-видимому, содействует оптимизации условий развития целостных генеративных органов, обеспечивает энергией, ассимилятами, кислородом развивающиеся гаметы, питательные ткани и зародыш семян, служит для удовлетворения энергетических потребностей транспорта ассимилятов из листьев в репродуктивные органы [51].



Изложенный материал убедительно свидетельствует о том, что фотосинтетическая деятельность растения в целом по природе своей интегральна. В нее вносят вклад самые различные органы. Соотношение таких вкладов может быть весьма различным и определяется, прежде всего, генетическими факторами. Можно с уверенностью предполагать и влияние условий внешней среды.

В связи с тематикой настоящей книги нас особенно интересует фотосинтетическая активность развивающегося плода.

По заключению А.А. Прокофьева [99] у многих растений плоды на ранних фазах развития обладают зеленой окраской и фотосинтезируют, некоторые из них сохраняют ассимилирующую ткань и в зрелом состоянии (с. 7). Фотосинтетическая активность изучена у плодов табака [2], хлопчатника [64], мака [97, 100], гороха [133, 210] и других растений.

Если рассматривать основные составляющие плода, то становится очевидным, что наибольшее количество работ посвящено фотосинтетической активности околоплодника.

Ряд зарубежных авторов [210], изучая долю участия листочков, прилистников и стенок боба гороха в формировании семян, пришли к выводу, что в ходе развития плода все большую роль в процессе снабжения семян пластическими веществами начинают играть его стенки. Фотосинтез стенок бобов гороха на протяжении практически всего периода развития наблюдали D.M. Harvey et al. [166]. Фиксировался значительный расход фотоассимилятов перикарпия гороха развивающимися семенами [133]

I.S. Shaoran et al. [207] исследовали фотосинтетические характеристики стенок плода нута в течение всего периода формирования бобов. Фотосинтез стенок бобов на протяжении развития семян обеспечивает около 20% сухого вещества образующихся семян. При введении меченой углекислоты в полость боба 90% ее количества фиксируют стенки плода. Подобные процессы изучены и у сои [202].

Показательно, что отток ассимилятов из фотосинтезирующих стенок плодов бобовых наблюдается не только в семена, но и в другие органы.

Так, экспорт из плода гороха составляет 1,14% от фиксированного  $^{14}\text{C}$  на коротком дне, а на длинном – несколько больше. Самая значительная часть метки обнаруживается в других развивающихся плодах и зрелых листьях. Экспорт из плода происходит, по-видимому, по ксилеме [165].

У сои часть (примерно 3,5%) всего  $^{14}\text{C}$  усвоенного фотосинтезирующими бобами, оттекает из них в другие органы. Метка из плода распространяется в пределах части растения, испытывающей влияние аттрагирующей способности плода [47].

Интенсивная ассимиляционная деятельность стенок плода гороха, сои и других бобовых, как считают некоторые авторы, обусловлена наличием в них фермента ФЕП-карбоксилазы, активность которой превышает таковую РБФ-карбоксилазы в листьях. Упомянутый фермент начинает работать в генеративных органах только после цветения [167, 188].

Доказана фотосинтетическая активность околоплодника зерновки пшеницы. Установлено, что ее снижение отрицательно сказывается на скорости аккумуляции крахмала в эндосперме. Влияние это, по мнению авторов, опосредовано кислородом, генерирующимся в околоплоднике в процессе фотосинтеза [192]. Фотосинтетическая активность перикарпия зерновок хлебных злаков – озимой ржи, пшеницы, тритикале и др., проявляющаяся в период их развития, констатирована Е.В. Кириченко [50, 51].

Фотоассимиляция  $\text{CO}_2$  присуща и околоплоднику лимона. Она находится на высоком уровне у зеленых и повторно позеленевших плодов и затухает у пожелтевших [179]. Активно фотосинтезирует также зеленая кожура плода грейпфрута [229].

Дополнительными донорами фотоассимилятов для развивающихся плодов и семян у ряда растений являются структуры неплодолистикового происхождения, сохраняющиеся при зрелом плоде. Примером может служить зеленая чашечка при плодах *Solanum melongena* L., удаление которой у развивающегося плода приводит к уменьшению его размеров и изменениям биохимического состава [182].

Что касается других частей плода, то в литературе встречаются весьма немногочисленные сведения об ассимиляционной активности развивающегося семени. Этот процесс обнаружен у ячменя [175], у рапса [214]. У нута при введении в полость боба меченой углекислоты 10% ее фиксируется семенами [207].

У некоторых растений-хлорамбриофитов рассматривалась способность зеленых зародышей к фотосинтезу. Такие зародыши формируют полноценный фотосинтетический аппарат [139, 148, 190], но, по-видимому, в естественных условиях не проявляет ассимиляционной активности. Так, зародыши *Cyamopsis tetragonaloba* Thub., имеющие зеленую окраску, не фотосинтезируют *in vivo*? хотя *in vitro* способны к фотосинтезу со скоростью, близкой к таковой у зеленых листьев [194].

Рассмотрение данных литературы о фотосинтетической активности развивавшихся плодов и их составных частей убедительно свидетельствует о недостаточной изученности этого вопроса, особенно у сочных плодов. Относительно последних имеющиеся сведения более чем скудны.

Представления авторов о значении развивающегося плода как фотосинтезирующего органа преимущественно однозначны. Наряду с листьями он рассматривается как донор ассимилятов, причем, относительно малоэффективный, для формирующегося семени; как регулятор своего газового режима, осуществляющий реассимиляцию углекислоты, выделяемой при дыхании. Значение фотосинтеза плода для формирования его околоплодника или тканей другого происхождения, образующих стенку плода, что особенно важно в отношении сочных плодов, совершенно не выяснилось. В этой связи еще раз следует подчеркнуть, что, как правило, изучался фотосинтез плодов, не имеющих сочных тканей. Тем не менее, вывод, сделанный отдельными авторами [97, 99, 100], о том, что основное питание семян и плодов происходит за счет ассимилятов, поступающих из листьев, безоговорочно принимается за основу при изучении физиологических аспектов развития сочных плодов и формирования их урожая. Возможное значение в этом собственной ассимиляционной активности плодов совершенно не учитывается.

Стенка плода и ткани семенной кожуры в процессе развития плода способны не только к автономному синтезу органических веществ из неорганических и потреблению фотосинтантов листьев. Здесь может происходить и временное накопление ассимилятов, полученных обоими вышеназванными путями, и различные их преобразования. Одной из важнейших функций рассматриваемых частей плода также является перемещение веществ в формирующиеся питательные ткани семени. J.H. Thoru [215] на примере работ многих авторов показывает, что выход ассимилятов из флоэмы и их утилизация формирующимся зародышем и запасными тканями семени разделены в пространстве и времени. Поэтому наличие структурной и биохимической специализации материнских тканей, обеспечивающей вход ассимилятов из флоэмного русла в апопласт семядолей, или эндосперма и возвращение избыточной воды в ксилему является обязательной для всех растений.

О наличии перечисленных функций у околоплодника свидетельствуют данные J.S. Pate et al. [193], установивших, что сырой вес, содержание сухого вещества, углерода, азота в створках развивающегося боба люпина сначала возрастают, а затем падают из-за оттока веществ в семена.

Аналогичная картина наблюдалась в развивающихся стручках рапса; содержание белка, крахмала и растворимых сахаров в околоплоднике уменьшалось в целом синхронно с увеличением содержания этих веществ в семенах [199].

Изучение процесса старения листьев и стенок плодов капусты привело A.K. Bismas and S.K. Mandal [145] к выводу, что стенки плодов служат промежуточным запасующим органом.

Исследование накопления и распределения элементов питания в плодах клещевины показало, что от 6 до 28%, Zn, P, Cu, Mn оттекает из перикарпия (внесеменной части плода) в созревающие семена. На ранних фазах формирования плодов концентрация элементов питания выше в капсуле, чем в семенах. В зрелых плодах их содержание выше в семенах. Однако, автор исследований считает, что большинство элементов питания капсулы так и не реутилизируется [170].

Установлено, что сегменты корзинки подсолнечника, содержащие формирующиеся семена, накапливают  $H^3$ -сахарозу и  $C^{14}$ -амино-масляную кислоту первоначально в околоплодниках семян. Затем по апопласту происходит разгрузка метаболитов в эндосперм и зародыш [228].

H. Huang and Y. Qui [171] изучили динамику сухого и сырого веса плодов и их частей – перикарпия, покровов семени, ариллуса и зародыша *Litchi chinensis* Sonn. При этом обнаружено прямое положительное влияние перикарпия и семенной кожуры на размеры ариллуса, отрицательная корреляция между характеристиками ариллуса и зародыша. Сделанное авторами обсуждение распределения ассимилятов между частями плода в ходе его развития вплотную подводит к заключению о запасующей и передаточной роли перикарпия и семенной кожуры в развитии плода. Относительно изучения различными авторами обсуждаемых функций у покровов семени также можно привести немало примеров.

R.M. Gifford and J.H. Thorn [159] выявили высокую концентрацию сахарозы в апопласте семенной кожуры развивающихся семян сои, сравнимую с таковой в семядолях.

Изучена кинетика оттока сахарозы из покровов семени этого растения [160]. При этом выявлены три фазы процесса. Средняя скорость стационарного оттока, присущего последней фазе, равна величине притока сахарозы. Стационарный отток сахарозы обеспечивает прирост сухого вещества зародыша.

I.P. Wolswinkel [227] наблюдал процесс оттока растворимых веществ из спермодермы гороха. Констатирован факт поглощения сахарозы из апопласта семенной кожуры.

В семенной кожуре фасоли выявлены и детально исследованы клеточные структуры, осуществляющие перенос первичных продуктов фотосинтеза от проводящей системы к семядолям по апопласту и симпласту, сосуды паренхимы, ультраструктуры семенной паренхимы и др. [187].

В заключении приведенного выше обзора считаем нужным особо выделить следующее...

При рассмотрении частей плода в контексте их трофических взаимоотношений необходимо учитывать:

- 1) возможность продуктивной фотосинтетической активности внесеменных структур и покровов семени;

2) участие названных частей плода в проведении ассимилятов (и собственных, и поступающих из других органов растения в рамках сложившейся системы донорно-акцепторных отношений) к формирующимся питательным тканям семени, их временном депонировании и преобразованиях.

Огромное разнообразие плодов, существующее в природе, дает основание полагать, что и структурная организация, и динамика, и доленое соотношение указанных процессов весьма различны в разных таксонах цветковых растений.

### 2.3.2. РАЗВИВАЮЩИЙСЯ ПЛОД ОБЛЕПИХИ КАК ДИНАМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА. ПРИЧИНА НАКОПЛЕНИЯ ЖИРА В ГИПАНТИИ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

С учетом всего изложенного выше попытаемся построить рабочую модель развивающегося плода облепихи. Его можно представить в качестве структурно-функциональной системы, состоящей из нескольких элементов или даже подсистем. Основные из них – гипантий, интегументы, внутренняя часть семязачатка (семени). Элементы мультифункциональны. На различных этапах жизнедеятельности системы доминируют разные их функции. Однако, основополагающими, системообразующими мы считаем трофические связи элементов (подсистем).

В рамках трофических связей внутренняя часть семязачатка (семени) в целом является акцептором веществ, поступающих сюда от доноров (определенных органов растения) и использующихся здесь на формирование питательных тканей семени и зародыша. Одним из весьма продуктивных доноров у облепихи, наряду с листьями, по нашим заключениям, является гипантий. Интегументы семязачатка выступают в роли связующего звена между акцепторами и донорами, обеспечивая, направляя и регулируя поток питательных веществ.

Кроме того, систему можно назвать открытой, поскольку ее жизнедеятельность связана с поступлением веществ из внешней среды.

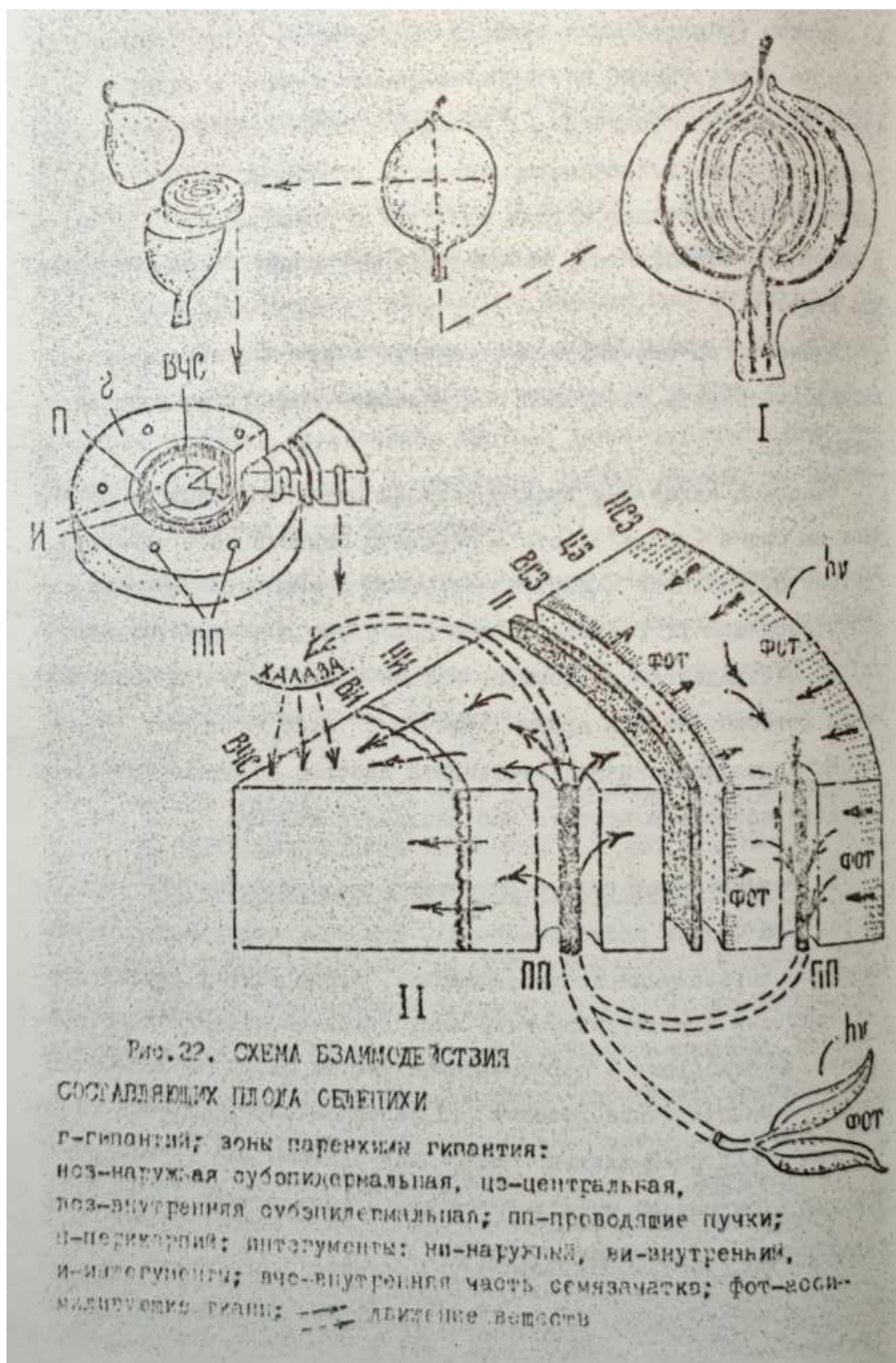
Основные механизмы взаимодействия элементов системы отражены на схеме (рис. 22). Это – передача веществ по проводящей системе от гипантия к внутренней части семязачатка (семени) (по проводящей же системе в плод поступают и ассимиляты листьев) и непосредственный контакт клеток и зон паренхимы при движении фотосинтантов и других веществ в толще гипантия.

На протяжении жизнедеятельности системы мы последовательно выделяем несколько качественно различных этапов.

1. Формирование структуры интегументов и гипантия (1 ... 5-6 недели после опыления). Основным содержанием этапа является образование ассимиляционных, проводящих и других тканей гипантия и интегументов за счет ресурсов материнского растения. В эти сроки в перечисленных частях плода наблюдаются интенсивные клеточные деления. В результате формируется гипантий как донор ассимилятов, проводящая система для транспорта веществ и паренхима интегументов как промежуточноеместилище поступающих в семязачаток веществ.

2. Обеспечение пластическими веществами развивающегося семени (5-6 ... 7-8 недели после опыления). Этому этапу присуща активная ассимиляционная деятельность гипантия, приток по проводящей системе ассимилятов из гипантия и листьев в интегументы семязачатка. В интегументах происходит дальнейшее разрастание паренхимы, особенно паренхимы наружного интегумента, за счет продолжающихся делений клеток и их последующего растяжения. Паренхима осуществляет временное депонирование веществ. Последующий их отток из интегументов во внутреннюю часть

семязачатка через эндотелий сопровождается разрушением тканей, заключенных между пограничными эпидермисами. При этом разрушается и структура проводящего пучка, входящего в семязачаток, что приводит к разрыву связи семени с другими частями плода и, следовательно, прекращению оттока веществ в него.



3. Функционирование после изоляции семени. (7-8 ... 11-12 недели после опыления). В указанный период работа фотосинтетического аппарата гипантия некоторое время продолжается, но уже без оттока ассимилятов в семя. В результате возникает перегрузка ассимилятами клеток центральной зоны паренхимы гипантия, прежде всего клеток, окружающих проводящие пучки. С течением времени процесс распространяется в центробежном направлении, охватывая все клетки зоны. В связи с этим в клетках



центральной зоны паренхимы гипантия начинает функционировать один из универсальных механизмов выведения избыточных веществ из обмена – синтез жиров.

Нарушение оттока из клеток субэпидермальных зон также приводит к их старению. Основное его последствие в фотосинтезирующих клетках – изменение пластид: они превращаются в хромопласты, имеющие здесь вид пузырьков, заполненных окрашенным содержимым липидной природы, и перестают функционировать как органеллы, осуществляющие фотосинтез.

4, Функционирование в условиях выключения фотосинтетического аппарата гипантия, (После 11-12 недель после опыления). В гипантий по проводящей системе продолжают поступать ассимиляты листьев, хотя этот поток не слишком интенсивен в соответствии с умеренным аттрагирующим потенциалом зрелого, закончившего свой рост органа. Это приводит к дальнейшему разрастанию клеток гипантия, центральной зоны его паренхимы, по-видимому, за счет продолжающегося синтеза сухих веществ и заполнения вакуолярного компартмента. Процесс, очевидно, ограничивается пределами растяжения субэпидермальных и эпидермальных клеток, образующих кожуру плода. На завершающих стадиях этапа наступает мацерация клеточных стенок в центральной зоне паренхимы гипантия, деформация его клеточной структуры.

Таким образом, основными функциональными причинами накопления масла в сочной части плода облепихи мы считаем создание избытка ассимилятов в клетках гипантия в значительной мере в результате его собственной активной фотосинтетической деятельности и раннего прекращения оттока в семя. Выключение избыточных веществ из обмена у облепихи происходит путем синтеза жиров.

#### Глава 2.4. ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ МАСЛИЧНОСТИ И ДРУГИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДА ОБЛЕПИХИ

Выяснив физиологические причины накопления масла в гипантии плода облепихи, весьма логично задаться вопросом, представлявшим очередное белое пятно в наших знаниях об этом растении.

Суть вопроса состоит в том, чтобы выяснить значение масличности плода *Hipporphae* в историческом становлении вида, а конкретнее – рассмотреть факторы, обеспечившие отбор и закрепление в процессе эволюции растения плодов именно с такими характеристиками, какие описаны нами выше.

Фактический материал, представленный в предыдущих главах книги, и данные различных авторов, приведенные в соответствующей литературе, свидетельствуют, что в мякоти плода облепихи накапливается значительно большее количество веществ разнообразной химической природы, вплоть до высококалорийных масел. Эти ресурсы с потерей плодов совершенно утрачиваются растением. Биологический смысл столь непроизводительных потерь у облепихи серьезному обсуждению не подвергался, хотя в общем виде названная проблема чрезвычайно интересует исследователей, работающих с облепихой, пусть даже они непосредственно не касаются изучения плодов.

Итак, чем же может оправдываться ежегодное накопление и последующая потеря значительных количеств органических веществ с созревшими плодами у облепихи?

Разрастание гипантия и превращение его в сочное образование может рассматриваться как формирование пищевых тканей, привлекающих плодоядных птиц. В названном качестве гипантий мог закрепиться в процессе эволюции, подобно аналогичным образованиям сочных плодов других таксонов цветковых.

Как известно, привлечению биоагентов способствует не только и даже не столько определенная консистенция внесеменных частей плода, сколько его окраска. Названный фактор, по логике вещей, должен обеспечивать выработку и функционирование определенных механизмов окраски плода. Известно по крайней мере два способа окрашивания растительных тканей, которые по отдельности или в различных комбинациях наблюдаются и у сочных плодов: окраска с помощью пигментов пластид (хлорофиллов, каротиноидов) и с помощью пигментов клеточного сока (антоцианов).

У плода облепихи, как списано в предыдущих разделах книги, имеет место первый из указанных способов. Причем, следует отметить общеизвестный факт наличия в природных популяциях этого растения особей с плодами самой разнообразной окраски, от светло-желтой до темно-красной. Отсутствие выровненности по рассматриваемому признаку не позволяет считать его адаптивным, а тем более основным признаком, обусловившим закрепление плода облепихи со всем комплексом его характеристик в ходе исторического становления вида.

Таковыми признаками, по нашему мнению, могли явиться обильное плодоношение и, что главное – способность плодов сохраняться на ветках продолжительное время после полного созревания, даже вплоть до следующего вегетационного периода.

Последняя особенность встречается и у других растений. Так, она свойственна представителям семейства кизилых, причем, как правило, тем, которые обладают плодами голубых тонов, менее привлекательными для птиц в сравнении с красными [153]. R.H. Eyde [153] заключает, что эти плоды потребляются теми видами птиц, которые мигрируют вне основных волн перелетов, в ходе которых используются самые привлекательные плоды. Голубые плоды кизилых – это то, что остается. Птицы, мигрирующие в другие сроки, в условиях уже значительно уменьшившегося количества съедобных плодов, вынуждены потреблять все оставшиеся. Поэтому цвет плодов здесь решающего значения не имеет.

Мы склонны считать, что подобный механизм закрепления определенного круга распространителей семян свойственен и облепихе.

Способность к ежегодному обильному плодоношению, второй признак, обеспечивающий, по нашему мнению, репродуктивную миграцию вида *Hippophae*, мог исторически сформироваться и закрепиться у облепихи с возникновением и последующим повышением эффективности фотосинтетической деятельности дополняющего листа донора ассимилятов – гипантия. Его ассимиляты идут на формирование, прежде всего, семени, но вместе с тем и внесеменных частей плода. Причем, доля участия дополнительных фотосинтезирующих органов, гипантиев, в формировании урожая, наряду с таковой листьев, настолько значительна, что обильное плодоношение не мешает параллельному продуцированию веществ для закладки урожая следующего года, осуществляемому листовой сферой. Поэтому солидный уровень самообеспечения плодов ассимилятами делает безболезненной для растения потерю большого количества синтезированных в ходе вегетационного периода веществ с созревшими плодами.

Неизбежным следствием перегрузки собственными ассимилятами и ассимилятами листьев, возникающей в гипантии вследствие прекращения оттока в семя, является функционирование в его клетках механизмов выключения, изоляции избыточных веществ от биохимических процессов, происходящих в клетке, в рамках саморегуляции ее жизнедеятельности. Здесь так же, как и в случае с окрашиванием плодов, имеет место способ, уже хранившийся в арсеналах природы – синтез относительно инертных в биохимическом отношении жиров.

Уместно отметить, что в пользу высказанного утверждения свидетельствует факт, отмеченный рядом исследователей [4, 5, 6, 81, 104]; если в семенах облепихи

накапливаются липиды преимущественно высокой степени ненасыщенности, то в гипантии, напротив – насыщенные, т.е. наиболее инертные. Это объясняется определенной биологической ролью этих соединений в гипантии, раскрытой выше.

Каковы же эволюционные тенденции плода *Hippophae*?

Функционирование гипантия как дополнительного донора ассимилятов для развивающегося семени, что мы рассматриваем как ароморфоз в эволюции вида *Hippophae*, несомненно, предполагает существование тенденции к повышению эффективности фотосинтетической деятельности названного органа.

Из наших исследований вытекает весьма существенный вывод: вклад гипантиев плодов в формирование урожая у разных сортов и форм облепихи, очевидно, различен. С эволюционной точки зрения более продвинутыми следует считать формы с большим вкладом гипантия за счет его более продуктивной фотосинтетической деятельности. А поскольку, как показано нами, собственные ассимиляты обеспечивают накопление больших количеств жира в его паренхиме, то совершенно однозначно, что названные формы будут отличаться и повышенной масличностью плодов.

Величина вклада гипантиев плодов в формирование семян, что в конечном итоге обуславливает и вклад в формирование самих гипантиев, определяется генетически закрепленным типом донорно-акцепторных отношений растения. Вопрос этот у облепихи нуждается в детальных исследованиях.

При константном уровне вклада гипантиев в развитие семян и внесеменных частей плодов некоторое повышение эффективности работы гипантия как донора ассимилятов для развивающегося семени в пределах естественной вариабельности признака может быть достигнуто несколькими путями. В растительном мире они универсальны. На наш взгляд, основные из них:

- 1) повышение интенсивности фотосинтеза гипантия при неизменной его структурной организации;
- 2) увеличение рабочей поверхности фотосинтезирующего органа за счет увеличения его объема и оптимизации его формы.

Рассмотрение первого пути требует детального знания ультраструктуры, биохимии и физиологии пластид гипантия, что в настоящее время совершенно не изучено.

Во втором пути увеличение объема предполагает тенденцию к разрастанию гипантия. Как это отражается на интересующем нас признаке – его масличности?

Нужно отметить, что вопрос о связи масличности плода облепихи с его величиной (характеризуемой размерами или массой) оживленно обсуждается в литературе по облепихе [8, 26, 27, 29, 60, 129]. Однако, окончательного разрешения он пока не получил.

На основании материалов настоящей книги можно утверждать, что рассматриваемый путь повышения эффективности деятельности гипантия как донора ассимилятов для развивающегося семени неизбежно повлечет (при прочих равных условиях) снижение масличности этого органа. Дело в том, что с увеличением объема органа его поверхность при неизменной форме растёт гораздо медленнее. Возрастание объема характеризуется рядом чисел, возведенных в куб, а поверхности – рядом чисел, возведенных в квадрат. У гипантия плода облепихи, таким образом, с увеличением его объема значительно увеличивается центральная зона паренхимы, чем фотосинтезирующие субэпидермальные. В результате при формировании сухого вещества гипантия после отключения семени на больший объем центральной зоны паренхимы приходится относительно меньше собственных ассимилятов этого органа. А именно они, как показано нами, обеспечивают накопление больших количеств жира в гипантии.

Увеличение количества ассимилятов, продуцируемых гипантием для развивающегося семени, возможно при изменении формы плода, связанном с увеличением его поверхности. Известно, что форма шара характеризуется наименьшей поверхностью при заданном объеме. Следовательно, в обсуждаемом плане более перспективны удлиненные, боченковидные плоды облепихи. При прочих равных условиях (интенсивность фотосинтеза субэпидермальных зон гипантия, величина плода) продолговатые плоды, в сравнении с округлыми, накопят и больше жира в гипантии. Ход рассуждения здесь аналогичен приведенному выше для первого случая.

И еще об одной черте жизнедеятельности растения облепихи, могущей, по нашему мнению, влиять на масличность его плодов. Она прямо не связана с рассматриваемыми тенденциями, но может представлять интерес в прикладном плане. Это – календарные сроки созревания семян. Чем дальше к началу осени, к началу сентября в Нечерноземной зоне СССР они сдвигаются, тем менее благоприятным по экологическим факторам, влияющим на процесс фотосинтеза (спектральный состав солнечного света, температура воздуха и т.п.), становится период развития плода после изоляции семени, в течение которого происходит накопление основных количеств жира в гипантии. Это не может не отразиться отрицательно на масличности плода.

В научной литературе, в дискуссиях на Всесоюзных и региональных совещаниях, посвященных проблеме изучения облепихи и облепихового масла, снижение масличности плода этого растения у крупноплодных сортов, полученных селекционерами, часто связывают с повышением оводненности тканей гипантия – сочной части плода.

Таблица 5. Некоторые характеристики плодов облепихи в связи с их масличностью.

Материал для анализов	Масса 1 плода, мг, $M \pm t_{mM}$	Масса гипантия 1 плода, мг; $M \pm t_{mM}$	Содержание сухих в-в в гипантии, %, $M \pm t_{mM}$	Содержание сырого жира в сухом в-ве гипантия, %, $M \pm t_{mM}$
Катунская-24 (1987 г.)	307,00±28,52	285,57±27,35	11,73±0,90	32,58±0,42
Масличная (1986 г.)	335,21±31,85	320,73±26,87	9,42±3,66	28,27±2,45
С-ц Масличной (1988 г.)	386,62±25,20	373,67±24,65	11,82±0,75	25,97±0,65
Приокская (1987 г.)	650,90±53,65	628,03±13,89	11,45±0,40	18,54±4,21
Чуйская (1987 г.)	779,61±24,53	754,93±55,94	11,94±0,73	24,04±2,54
Щербинка-2 (1987 г.)	785,53±20,96	765,04±58,31	12,10±0,99	17,37±0,43
Великан (1987 г.)	946,30±29,51	919,53±84,05	7,21±1,20	18,94±3,05

На повышение оводненности тканей гипантия обязательно указывается и при рассмотрении развития плода облепихи, особенно заключительных стадий развития, предваряющих полное созревание плода.

Таблица 6. Некоторые характеристики плодов облепихи в связи с их масличностью (пересчет на 1 плод)

Материал для анализов	В одном плоде, мг, М:			
	семя	вода гипантия	сухие в-ва гипантия – нелипиды	сырой жир гипантия
Катунская-24 (1987 г.)	21,39	252,07	21,63	11,87
Масличная (1986 г.)	14,48	290,52	23,13	7,08
С-ц Масличной (1988 г.)	12,95	329,50	33,35	10,82
Приокская (1987 г.)	20,20	556,12	58,58	13,33
Чуйская (1987 г.)	24,68	664,87	67,78	22,36
Щербинка-2 (1987 г.)	20,46	672,47	77,10	15,47
Великан (1987 г.)	26,79	853,23	52,82	13,48

Таблица 7. Некоторые характеристики плодов облепихи в связи с их масличностью (пересчет на 100 г плодов)

Материал для анализов	Кол-во плодов в навеске 100 г., шт.	В 100 г плодов, г (%), М			
		семена	вода гипантия	сухие в-ва гипантия – нелипиды	сырой жир гипантия
Катунская-24 (1987 г.)	325,77	6,97	82,12	7,04	3,87
Масличная (1986 г.)	298,32	4,32	86,67	6,90	2,11
С-ц Масличной (1988 г.)	258,65	3,35	85,23	6,62	2,80
Приокская (1987 г.)	154,27	3,12	85,79	9,03	2,06
Чуйская (1987 г.)	128,27	3,17	85,28	8,68	2,87
Щербинка-2 (1987 г.)	127,31	2,60	85,61	9,82	1,97
Великан (1987 г.)	105,91	2,83	90,37	5,58	1,42

Исходя из материалов, приведенных в настоящей работе, указанную точку зрения следует признать весьма упрощающей действительное положение вещей. В этих случаях совершенно не учитывается, что вместе с поступлением воды в вакуолярный компартмент, представленный у клетки на стадии роста растяжением одной большой центральной вакуолью, идет и процесс прироста сухих веществ. Понятие «сухое вещество» по сути своей интегрально. Оно включает разнообразные соединения цитоплазмы (конституционные, запасные и т.д.), вещества, растворенные в клеточном соке, материал клеточных стенок и др. В растущей клетке, где имеют место процессы синтеза, повышение содержания сухих веществ неизбежно. Благодаря процессам поступления воды и накопления сухих веществ, идущим параллельно, относительное содержание сухих веществ (выраженное, например, в %) в живой клетке меняется в весьма ограниченных пределах (10-15%). В предыдущих главах это убедительно показано в отношении развивающегося плода облепихи. Здесь считаем нужным продемонстрировать указанные явления в связи с формированием крупных плодов у некоторых сортов и селекционных форм по сравнению с таковыми, имеющими мелкие плоды.



В таблицу 5 сведены данные о массе плодов, их гигантиев и процентном содержании сухого вещества и сырого жира в гигантиях у сортов и селекционных форм облепихи. Изученные сорта и формы расположены в таблице по возрастанию массы плода. В качестве эталона для сравнения выбран относительно мелкоплодный, но высокомасличный сорт Катунская-24. Для удобства анализа приведенных материалов произведен пересчет ряда показателей на 1 плод (табл. 6) и на 100 г плодов (табл. 7).

Данные таблицы 6 показывают, что вместе с повышением абсолютного содержания воды гигантия в крупном плоде в сравнении с мелким происходит и повышение содержания сухих веществ, не относящихся к сырому жиру. В большинстве рассматриваемых случаев растет и абсолютное содержание сырого жира, и масса семени.

Суммарным результатом этих процессов является то, что в равной навеске плодов у сортов крупноплодных доля семян и жира уменьшается, а доля воды и сухих веществ нелипидного происхождения в большинстве случаев увеличивается (табл. 7). Нужно подчеркнуть, что увеличение доли воды (по сравнению с Катунской-24 у сортов Приокская, Чуйская, Щербинка-2 и сеянца Масличной – в 1,04 раза, у сорта Масличная - в 1,05 раза, у сорта Великан – в 1,10 раза) часто менее значительно, чем увеличение доли сухих веществ нелипидной природы (у сеянца Масличной, сортов Щербинка-2, Приокская, Чуйская соответственно в 1,22, 1,23, 1,28 и 1,39 раза). Рассмотрение приведенных материалов, на наш взгляд, позволяет дополнительно акцентировать внимание на следующих существенных для селекционеров, моментах...

1. Важнейший показатель, который необходимо учитывать при оценке масличности плода облепихи – относительное (в %) содержание сырого жира гигантия в сухом веществе этой части плода. Перспективными для получения высокомасличных сортов следует считать селекционные формы, у плодов которых обсуждаемый показатель достаточно высок в сравнении с сортами, выбранными в качестве эталонных.

2. Отбирая крупноплодные, пусть даже не обладающие высокой масличностью, но достаточно урожайные формы, можно достичь того, что сбор масла с определенной площади насаждений не будет уступать и даже превысит таковой для сортов мелкоплодных. Однако, указанный путь нельзя назвать перспективным, поскольку полученное количество масла будет сопровождаться увеличенным количеством веществ нелипидной природы (включая и воду, и сухие вещества), которые поневоле придется непроизводительно транспортировать на перерабатывающие предприятия.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Настоящая работа, вызванная к жизни положением дел в исследованиях облепихи и облепихового масла в СССР и за рубежом к началу 90-х гг., охватывает до сих пор слабо изученные вопросы развития и строения плода облепихи в связи с его редкой в мире растений способностью накапливать масло в сочной внесеменной части. На познание именно этого явления были направлены особые усилия при изучении морфолого-анатомических и физиологических аспектов развития плода облепихи. Именно этих вопросов автор считает необходимым еще раз коснуться и в заключении книги.

Итак, накопление масла в гигантии плода облепихи в конечном итоге обусловлено ролью этого образования в системе донорно-акцепторных отношений растения. По нашему мнению, в период развития плода гигантий функционирует как дополнительный и весьма продуктивный донор ассимилятов для формирующегося семени. После характерной для облепихи достаточно ранней изоляции семени от материнского растения вследствие разрушения проводящего пучка фуникулуса, продуцируемые гигантием фотосинтанты, наряду с поступающими сюда ассимилятами листьев, остаются в нем самом, перегружая

клетки его паренхимы и вызывая их старение. В этих условиях включается и активно действует механизм выведения избыточных веществ из обмена – синтез жиров.

Характер гистологической зональности паренхимы гипантия являющийся следствием функциональной разнокачественности паренхимных клеток, обуславливает формирование двух видов жировых включений. В собственно фотосинтезирующих клетках субэпидермальных зон – это определенным образом видоизмененные вследствие старения хлоропласты, структуры, состоящие из наружных мембран пластид, заполненных содержимым липидной природы, окрашенным растворенными в нем каротиноидами. В клетках центральной зоны, выполняющих функции проведения ассимилятов от субэпидермальных зон к проводящим пучкам и временного депонирования веществ, это капли масла в цитозоле.

Фотосинтетическая активность гипантиев плодов облепихи означает наличие у растения дополнительных доноров ассимилятов для развивающихся семян, наряду с традиционными донорами – листьями, и значительное самообеспечение при развитии самих гипантиев. В историческом плане это позволило облепихе занять неблагоприятные для многих других растений местообитания с относительно бедными почвами и формировать ежегодные обильные урожаи, способствующие успешной репродуктивной миграции вида.

Указанные особенности плода, закрепившиеся в процессе эволюции, имели следствием накопление значительных количеств разнообразных веществ, включая и жиры, в плоде и их непроизводительную потерю с созревшими плодами, что мы рассматриваем как издержки эволюционного процесса.

Выявленная эволюционная тенденция на повышение эффективности полезной для растения фотосинтетической деятельности гипантия неизбежно сказывается и на его масличности. Достигнутый уровень знаний в соответствующих областях исследований облепихи позволил детально рассмотреть в настоящей работе лишь два способа реализации указанной тенденции – увеличение площади фотосинтезирующей поверхности гипантия путем увеличения его объема и оптимизации формы. Первый из них, в соответствии с определенным соотношением поверхности и объема геометрического тела, наряду с увеличением площади фотосинтезирующих субэпидермальных зон, вызывает гораздо более значительное по темпам разрастания центральной зоны паренхимы гипантия. Поэтому после изоляции семени на больший объем гипантия будет приходиться относительно меньше его собственных ассимилятов, а значит, в конечном итоге – накапливаться меньше жира.

Оптимизация формы гипантия (т.е. и плода в целом), направленная на увеличение площади его поверхности при неизменном объеме, означает возникновение плодов, отличных от круглых, т.к. для шара характерна наименьшая поверхность при заданном объеме. Это, очевидно, будут удлинённые плоды. В соответствии с приведенными при обсуждении первого пути рассуждениями, масличность таких плодов при прочих равных условиях должна быть более высокой в сравнении с таковой плодов шарообразных.

Завершая работу, считаем нужным особо и настоятельно отметить, что интегральный характер масличности плода облепихи предполагает множественность факторов, влияющих на указанный признак. Существующий уровень знаний пока не позволяет выявить эти факторы в полном объеме, без чего невозможно и решение соответствующих практических вопросов.

Однако, автору представляется своевременным выделить некоторые критерии отбора перспективных форм при селекции облепихи, направленной на повышение масличности плодов, наряду с увеличением их массы. В этом случае внимание селекционеров должно быть обращено на плоды, форма которых отлична от шарообразной, с возможно более

высоким процентным содержанием жира в сухом веществе гипантия. Необходимо также отбирать формы с достаточно высокой урожайностью. Сочетание перечисленных приемов в конечном итоге позволит существенно ослабить последствия пока непреодолимого снижения масличности при увеличении массы плода облепихи, а именно – получать эквивалентные количества масла с равных площадей в сравнении с сортами мелкоплодными. Но следует признать, что лишь первые два приема действительно интенсифицируют процесс создания высокомасличных сортов. Последний же прием ведет, наряду с увеличением количества масла, собираемого с определенной площади насаждений, к увеличению массы нелипидных соединений.

По глубокому убеждению автора, основанному на материалах настоящей работы, для разрешения насущной проблемы повышения масличности плода облепихи в ее фундаментальных и прикладных аспектах, на повестку дня должно быть поставлено детальное изучение особенностей донорно-акцепторных отношений растения облепихи и закономерностей фотосинтетической деятельности гипантия плода этого растения.

Закономерности, выявленные при изучении развития, строения плода облепихи и формирования жировых включений в его гипантии, при ближайшем рассмотрении оказались весьма распространенными, а подчас и универсальными в растительном мире. Поэтому естественно предположить существование в отечественной флоре других растений, имеющих сочные масличные плоды. Предположение это подтверждается, в частности, исследованиями, начатыми автором. Нахождение указанных растений, их всестороннее изучение и вовлечение в сферу хозяйственной деятельности весьма способствовало бы снижению общего дефицита растительных масел в нашей стране, а, возможно, и недостатка масел медицинского назначения, который в настоящее время далеко не покрывается производимым облепиховым маслом.