УДК 582.341:581.332:581.4

БОТАНИКА

К МОРФОЛОГИИ СПОР ВИДОВ SPHAGNUM L.

I. СЕКЦИИ SPHAGNUM, RIGIDA, SQUARROSA, SUBSECUNDA

Н. И. Филина, В. Р. Филин

С помощью сканирующего электронного микроскопа изучена скульптура спородермы 11 видов из 4 секций. Основными элементами скульптуры являются микробугорки, микробородавки и более крупные агрегаты из микробугорков и микробородавок. Рисунок дистальной поверхности обусловлен утолщениями слоя В экзины и характером скульптуры. Выделено два морфологических типа спор — тип Sphagnum (виды секций Sphagnum, Rigida, Subsecunda) и тип Squarrosa (виды секции Squarrosa).

The sporoderm sculpture of 11 species belonging to 4 sections has been studied by the scanning electron microscope. Principal sculpture elements are microtuberculates, microverrucoses and more great aggregates consisting of microtuberculates and microverrucoses. The drawing of distal space is caused by different thickness layer B of exine and sculpture character. Two morphological spore types are distinguished — Sphagnum-type (species of sections Sphagnum, Rigida, Subsecunda) and Squarrosa-type (species of section Squarrosa).

Среди мхов наиболее заметную роль в жизни природы и в хозяйственной деятельности человека играют представители рода Sphagnum, составляющего монотипное семейство Sphagnaceae. Неудивительно поэтому, что сфагновые мхи издавна привлекают внимание исследователей. Но и до сих пор среди ботаников имеются существенные разногласия по таким вопросам, как происхождение и объем рода и родственные связи составляющих его видов. Одни исследователи [2, б, 7, 18, 32] считают сфагновые мхи очень древней группой, другие [25] — сравнительно молодым таксоном. Эдди [21] полагает, что палеоботанических данных, указывающих на связь Sphagnales с остальными мхами, нет, а Жовет-Аст [29] и Робинсон [31] к древнейшим сфагновым относят палеозойских представителей Protosphagnales, морфология которых указывает [8] на возможную связь сфагновых с Bryopsida. Еще сравнительно недавно известный сфагнолог Исовийта [28] констатировал, что борьба популярных в первой половине XX в., но диаметрально противоположных взглядов Варнсторфа и Эндрюса на понимание границ видов (а соответственно и объема рода) * вроде бы завершилась разумным компромиссом — признанием того, что род включает 150—200 видов. Но цифры, приведенные в последних крупнейших мировых сводках по систематике растений — свыше 300 видов [1] и 100—120 видов [36], вновь возвращают нас к ситуации, характерной для первой половины XX в.

В систематике сфагновых фактически сохранился тот подход к выявлению связей видов, который был выработан еще во второй половине прошлого века и сущность которого охарактеризована Л. И. Савич-Любицкой [10] следующим образом: «Сфагнологи разных стран, принимая основные подразделения видов на группы, дают их в разнообразных сочетаниях, руководствуясь большей частью морфолого-анатомическими признаками и ограничиваясь ими, не останавливаясь на более глубоком анализе родственных отношений групп в отношении друг друга» (с. 61). И хотя все исследователи исходят в основном из анализа анатомо-морфологических особенностей побега, число и ранг выделяемых при этом групп различны. Если, например, Варнсторф [37] предла-

* В монографии Варнсторфа [37] перечислено 342 вида, согласно Эндрюсу [14], число видов в роде вряд ли превышает 100.

гал делить род Sphagnum на 2 секции — монотипную Inophloea с подсекцией Cymbifolia и включающую 9 подсекций секцию Lithophloea, то Эндрюс [14] выделял в пределах рода 2 подрода — монотипный Inophloea и состоящий всего из 2 секций подрод Lithophloea; большую часть подсекций Варнсторфа Эндрюс включил в секцию Squarrosa.

В новейшей системе рода, предложенной Эдди [19], восстановлены, но уже в другом статусе, все подсекции системы Варнсторфа. Эдди делит род на 4 подрода, из которых 3 монотипны — Sphagnum, Rigida и Homophyllum, а четвертый — Isocladus — включает определенно 6 секций: Subsecunda, Cuspidata, Acutifolia, Squarrosa, Insulosa, Polyclada. Эдди не исключает того, что секция Acutifolia, возможно, заслуживает выделения в качестве подрода; положение секции Mucronata, как он предполагает, можно будет уяснить после дополнительных исследований. На разработанной Эдди схеме возможных филогенетических связей видов тропической Азии современные виды берут начало от существовавшей уже, вероятно, в карбоне предковой группы, давшей начало подроду Homophyllum и группе, названной Эдди «Eu-Sphagnum». Последняя, в свою очередь, дала начало типовой секции подрода Subsecunda, от которой независимо друг от друга образовались секции Cuspidata и Acutifolia. Подрод Rigida связан с ядром секции Subsecunda через S. robinsonii Warnst. Подрод Sphagnum, который многие исследователи [10, 14] рассматривают как наиболее примитивный в роде, Эдди, вслед за некоторыми бриологами, считает наиболее продвинутым, выводя его через секцию Acutifolia от Subsecunda. Давно известный сфагнологам факт отсутствия четких границ между некоторыми секциями был хорошо проиллюстрирован Эдди [21] при изучении естественной, преимущественно южноафриканской группы S. capense, представителей которой в свое время относили к подсекциям Acutifolia, Cuspidata, Mucronata и Subsecunda системы Варнсторфа. Выделенная Эдди в пределах группы S. capense подгруппа S. davidii наиболее близка, по его мнению, к тому архетипу, который обитал на территории Гондваны и дальнейшая эволюция которого привела к появлению не только современной группы S. capense, но и видов секций Acutifolia, Cuspidata и Subsecunda.

Описанная ситуация, сложившаяся в систематике сфагновых, свидетельствует о недостаточной разработке основ системы этой специфической группы мхов.

Безусловно, в уточнении связей входящих в род видов большую помощь может оказать изучение особенностей видообразования в пределах Sphagnum. Не отрицая важной роли цитогенетических, биохимических и экологических исследований в систематике сфагновых, мы полагаем, что для уяснения происхождения и эволюции, а в конечном счете и для построения филогенетической системы рода следует полнее использовать возможности традиционного для бриологии сравнительно-морфологического метода. В этом отношении представляется целесообразным подробно исследовать споры как структуры, более консервативные, чем положенные в основание большинства современных систем и связанные в значительной мере с поддержанием вегетативной жизни растения морфолого-анатомические особенности побега.

Результаты исследований морфологии спор противоречивы. Некоторые авторы [3—5, 9, 33, 34] считают, что с помощью светового микроскопа отдельные виды или группы видов можно идентифицировать по спорам. В то же время при изучении спор 11 видов секции Cuspidata [13] с помощью сканирующего электронного микроскопа существенных различий между видами по спорам обнаружить не удалось. Для получения дополнительной информации и решения вопроса о диагностической и таксономической значимости морфологии спор мы предприняли изучение спор распространенных в СССР видов Sphagnum с помощью электронного микроскопа. Особое внимание при этом было обращено

на скульптуру спородермы. Как выяснилось при предварительных исследованиях, скульптура у молодых и зрелых спор существенно различается, поэтому для палиноморфологической характеристики были использованы лишь зрелые споры, взятые от свежесобранных или гербарных образцов.

Так как при созревании коробочки сфагна активно выбрасывают споры, у собранных в природе образцов отделяли зрелые коробочки, которые помещали в пакетики из кальки, откуда затем можно брать необходимое количество спор. Споры либо прикрепляли к металлическому столику микроскопа лаком, либо помещали их в каплю 70 % -ного этанола. У гербарных образцов брали вскрывшиеся коробочки, кусочки которых с оставшимися на их внутренней стенке спорами приклеивали лаком наружной стороной к столику. Специально проведенные опыты показали, что даже при жестком ацетолизе скульптура поверхности зрелых спор существенно не меняется и лишь в очень редких случаях отслаиваются небольшие участки наружного слоя спородермы. Устойчивость внешнего слоя спородермы к воздействию ацетолизной смеси отмечала также А. С. Грязева [3, 4]; напротив, Э. И. Хантимер [13] указывала, что этот слой при ацетолизе разрушается.

Образцы изучали с помощью сканирующих микроскопов HSM-2A и Hitachi S-405A в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского университета (МГУ). Просмотрев по 2—3 образца каждого вида, мы установили, что скульптура спородермы зрелых спор — признак довольно константный. Ниже приводится перечень образцов, споры которых изображены на рисунках. Названия видов и порядок расположения секций даны по Исовийта [28]; в ряде случаев внесены номенклатурные изменения, согласно «Index Muscorum» [38]. Все изученные образцы хранятся в гербарии кафедры высших растений биологического факультета МГУ. За помощь в определении или в проверке определений образцов авторы благодарят Л. И. Абрамову, З. А. Слука (МГУ) и Е. О. Кузьмину (Ботанический институт АН СССР).

Sect. Sphagnum. S. palustre L. Новгородская обл., 28.8.1924. П. Н. Овчинников, опр. Л. И. Савич. S. magellanicum Brid. Владимирская обл., 19.7.1892. Э. В. Цикендрат; Томская обл., 18.8.1965. О. И. Иловайская, О. Л. Лисе. S. centrale C. Jens. Владимирская обл., 6.8.1892. Э. В. Цикендрат. S. papillosum Lindb. Мурманская обл., 20.8.1984. Л. И. Абрамова, Н. И. Филина.

Sect. Rigida (Lindb). Schlieph. S. compactum DC. Мурманская обл., 17.8.1984. Л. И. Абрамова, Н. И. Филина.

Sect. Squarrosa (Russ.) Schimp. S. squarrosum Crome. Мурманская обл., 23.8.1984. Л. И. Абрамова, Н. И. Филина. S. teres (Schimp.) Aongstr. Мурманская обл., 13.8.1984. Л. И. Абрамова, Н. И. Филина.

Sect. Subsecunda (Lindb.) Schlieph. S. platyphyllum (Braithw.) Warnst. Ивановская обл., 22.8.1922. Н. В. Козулин, Н. Я. Кац. S. contortum K. F. Schultz. Московская обл., 28.7.1881. Э. В. Цикендрат. S. subsecundum Nees. Московская обл., 9.8.1929. Д. С. Аверкиев, Л. Н. Васильева; Германия, 12.7.1917. H. Paul, S. Ruoff.

Общая морфология *. Споры тетраэдрические, гетерополярные, трехлучевые **, радиально-симметричные, округло-треугольные в полярном положении, сплюснутые в направлении полярной оси так, что величина экваториального диаметра у большинства видов примерно на треть превышает величину полярной оси. Экзина многослойная (рис. 1, *Г*). Внутренний, или слой А, ламеллятный, тонкий, примерно равной тол-

* Сведения о **размерах спор изученных** нами видов приведены во многих работах [3—5, 9, 10, 15, 23, 24, 33—35].

** У S. fimbriatum Wils. наряду с типичными трехлучевыми спорами изредка встречаются четырехлучевые [22, 23]; четырех- и пятилучевые споры обнаружены нами у S. obtusum Warnst.

щины на всем протяжении. Покрывающий его слой В в несколько раз по толщине превышает слой А [12, 16, 17]. Слой В утолщен неравномерно: значительное увеличение мощности этого слоя отмечено близ щели разверзания и по экватору споры, локальные утолщения (папиллы , ребра) заметны и на дистальной стороне споры. Слой В покрыт в свою очередь, ацетолизоустойчивым слоем, возникающим на последних этапах спорогенеза из находящихся в полости спорового мешка микроглобул., Этот слой обычно относят к перине но так как периплазмодии у мхов (в том числе и у Sphagnum) не обнаружен, самый внеш-

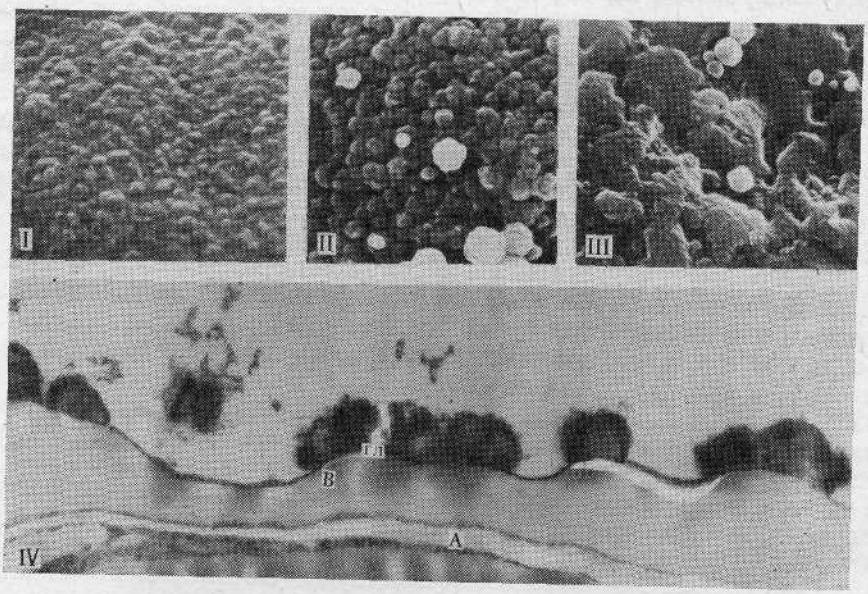

Рис. 1. Ультраструктура и элементы ультраскульптуры спородермы сфагна
I - микробугорки (X7500); *II* - микробородавки (X7500*)* ; III - агрегаты (X7500); *IV* — срез оболочки споры (X18 000)
А - слой А. В - слой В. *гл* - глобулы. Этот и последующие рисунки при воспроизведении уменьшены на 2/3

ний слой спородермы мы предлагаем называть более нейтральным термином - скульптиной.

Можно выделить три типа скульптурных элементов спородермы у спор, изучаемых с помощью сканирующего электронного микроскопа: микробугорки (диаметром 0,2-0,4 нм) (рис. 1, А) состоящие из нескольких микробугорков микробородавки (диаметром 2-2,5 нм) (рис. 1 *Б)* и многолопастные в плане агрегаты из микробугорков и микробородавок (рис. 1, *В)*. Эти микро-, а точнее ультраскульптурные элементы вряд ли целесообразно называть, как это делают некоторые исследователи [13, 33], папиллами; этот термин более подходит для описания хорошо различимых с помощью светового микроскопа элементов скульптуры. На поверхности ничем не обрабатываемых спор видны находившиеся в полости спорового мешка глобулы.

Секция Sphagnum (Рис. 2, 3, *А, Б)*. Из 5 указанных для флоры СССР видов [11] изучено 4. Один из них - S. centrale -- некоторые исследователи [27] считают формой S. palustre, отличающейся от типичного S. palustre линзовидными очертаниями хлорофиллоносных клеток на поперечном срезе листа. Изученные виды обладают сходными по скульптуре спородермы спорами. На проксимальной стороне спор четко выступает гребень, образованный окаймляющим трехлучевую щель разверзания валиком, на дистальной - центральная папилла с отходящими от нее к сторонам «треугольника» споры тремя двухлопастными

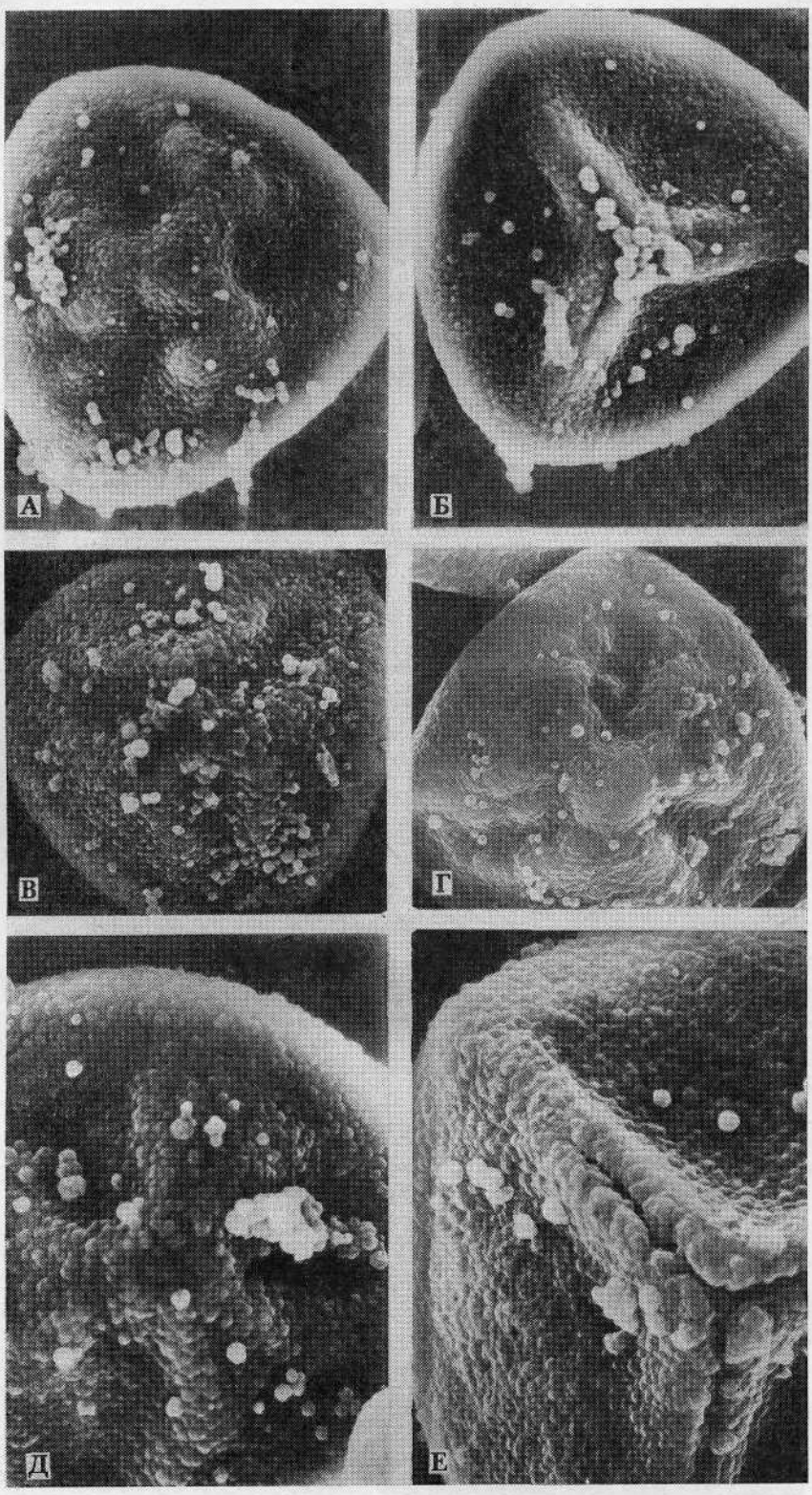

Рис. 2. Скульптура опородермы сфагнов секции Sphagnum. *А, Б* — S. palustre, соответственно дистальная (ДС) и проксимальная (ПС) стороны (X3000); *В, Г* — S. magellanicum, соответственно ДС и ПС (X3000); *Д, Е* — S. centrale, соответственно ДС (X4000) и ПС (X5000)

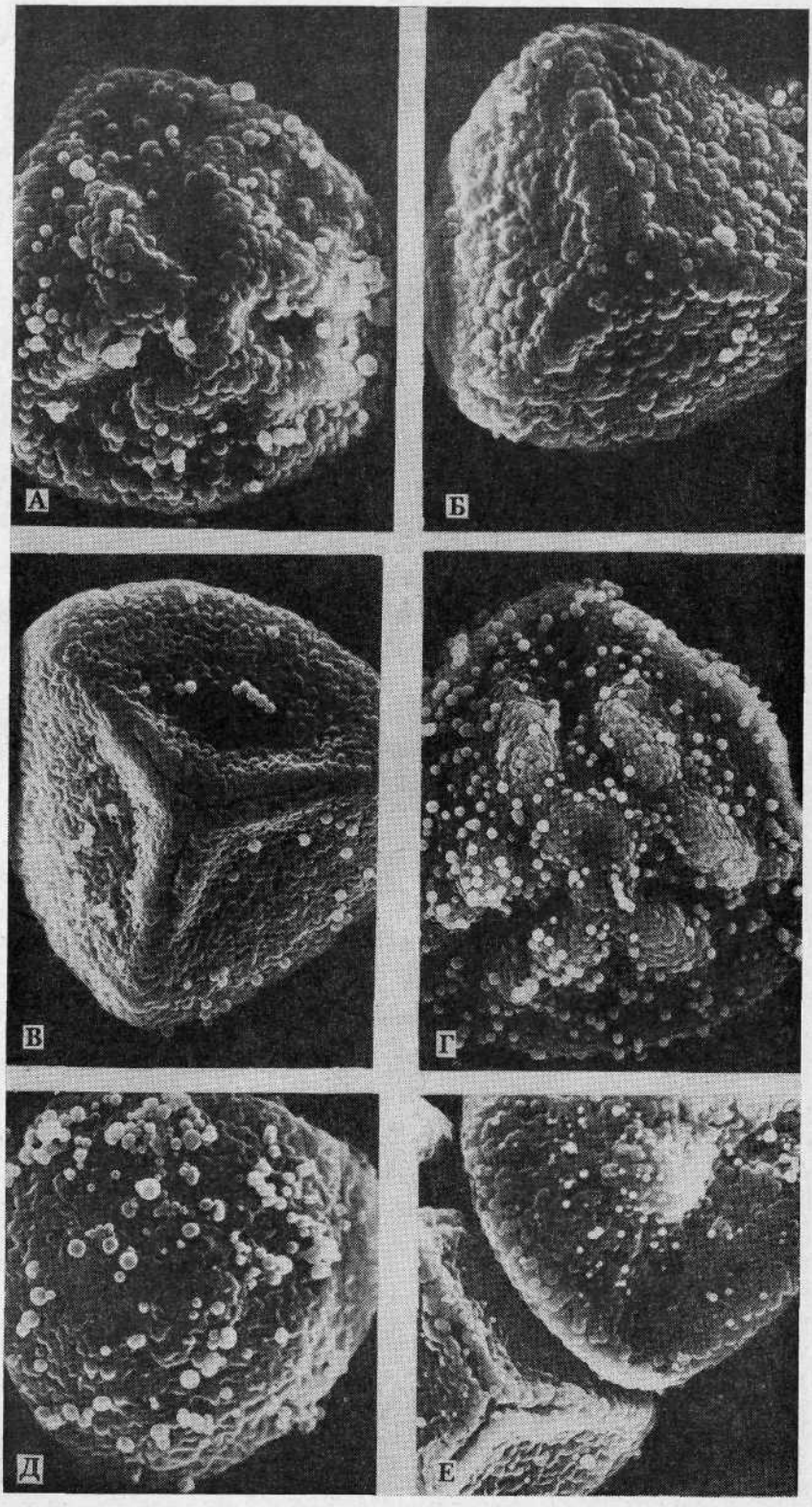

Рис. 3. Скульптура спородермы сфагнов секций Sphagnum, Rigida, Squarrosa. *А, Б* — S. papillosum, соответственно ДС и ПС (X3000); *В, Г* — *S.* compactum, соответственно ПС и ДС (X3000); Д — S. teres, ДС (X4000); *Е*— S. squarrosum, ДС, ПС (X3000)

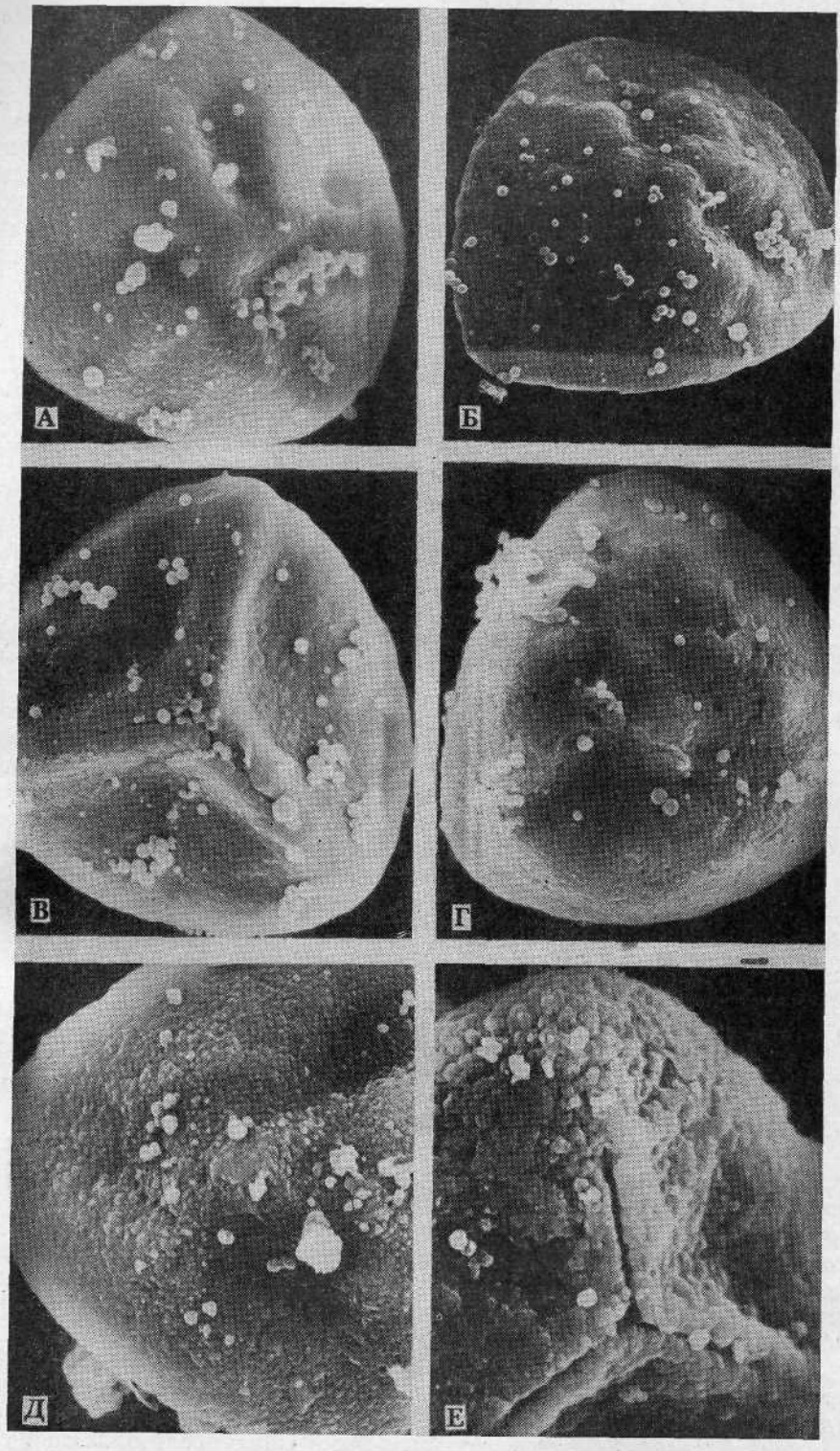

Рис. 4. Скульптура спородермы сфагнов секции Subsecunda *А Б В* — S subsecundum, *(А, Б* — ДС, X3000, ДС, X2600; *В* — ПС, X3000); *Г* — S. platyphyllum, ДС, X3000; *Д, Е* — *S.* contortum, соответственно ДС (X4000) и и ПС (X5000)

гребнями. Поверхность спородермы с микробугорками и микробородавками.

Секция Rigida (рис. *3,В,Г).* Споры единственного в СССР представителя этой секции — S. compaction -- сходны по своей морфологии и скульптуре со спорами изученных видов предыдущей секции.

Секция Squarrosa (рис. 3, *Д, Е).* Споры 2 составляющих эту секцию видов сходны между собой: на дистальном полюсе располагается папилла, особенно хорошо заметная в том случае, если она еще не прикрыта скульптиной, что, видимо, свойственно недостаточно зрелым спорам. Поверхность с агрегатами из микробородавок, реже с одиночными микробородавками.

Секция Subsecunda (рис. 4). Границы входящих в комплекс S. subsecundum таксонов изучены недостаточно хорошо, в связи с чем и объем секции разные исследователи оценивают по-разному. S. auriculatum и S. inundatum рассматривают [30] как разновидности S. subsecundum, либо [20] один лишь S. inundatum сводят в ранг разновидности S. subsecundum, считая S. auriculatum хорошим видом, либо [26, 27] S. inundatum сводят в ранг разновидности S. auriculatum.

Споры 3 из 7 указанных для бриофлоры СССР видов сходны между собой по скульптуре спородермы. Центральная дистальная папилла с отходящими от нее двухлопастными гребнями выражена менее четко, чем у видов секций Sphagnum и Rigida. Поверхность спородермы преимущественно микробугорчатая, реже с микробородавками.

Анализ результатов изучения спор одних и тех же видов с помощью светового и электронного микроскопов позволяет утверждать, что наблюдаемые в световой микроскоп [4] дистальное трехлопастное утолщение из валиков или бугорков с центральным утолщением либо трехлопастное, реже с сильно расширенными или изрезанными лопастями дистальное утолщение спор видов секции Sphagnum есть не что иное, как заметные с помощью электронного микроскопа дистальные папиллы с отходящими от них по 3 двухлопастными гребнями. То же можно утверждать в отношении отмеченного для S. compactum [4] дистального трехлопастного утолщения с грибовидными лопастями. Слабо выраженные у видов секции Subsecunda дистальные папиллы и гребни, очевидно, трудно наблюдать в световой микроскоп, поэтому не все исследователи упоминают о дистальном утолщении спор видов этой секции. Труднее согласовать данные электронной и световой микроскопии по видам секции Squarrosa. Отмеченная нами центральная дистальная папилла при наблюдении в световой микроскоп, очевидно, должна выглядеть как более или менее округлое дистальное утолщение, но с чем связать описанные для видов этой секции [3] кольцевидные и треугольные дистальные утолщения, пока неясно.

Поверхность «периспория» наблюдаемых в световой микроскоп спор описывают как гладкую, трещиноватую, морщинистую, зернисто-морщинистую, ячеистую, тонко-, мелко- или среднезернистую, разнозернисто-бугорчатую, мелкобугорчатую, папиллозную [3, 4, 9, 33—35]. Как уже отмечено выше, при наблюдении спор в электронный микроскоп можно выделить лишь 3 типа скульптурных элементов, сочетание которых, по-видимому, и лежит в основе наблюдаемых в световой микроскоп разнообразных типов «периспория».

В целом полученные с помощью электронного микроскопа данные позволяют выделить 2 морфологических типа спор — тип Sphagnum (виды секций Sphagnum, Rigida и Subsecunda) и тип Squarrosa (виды одноименной секции), оценка которых будет дана после описания спор видов других секций рода.

Литература

1. Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс листостебельные мхи, или мхи, или бриопсиды (Bryopsida или Musci). -- В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978, т. 4, с. 75.

2. Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. М., 1905, т. 2, ч. 2.
3. Грязева А. С. Морфология спор современных видов Sphagnum L. — Тр. Всес. н.-и. геолого-разведоч. ин-та, 1977, вып. 398, с. 136.
4. Грязева А. С. Морфология спор современных видов Sphagnum L. (секции Squarrosa, Insulosa, Subsecunda). — В кн.: Палинологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1979, с. 95.
5. Домбровская А. В., Коренева М. М., Тюремнов С. Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. М.—Л.: Госэнергоиздат, 1959.
6. Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев, 1972.
7. Козо-Полянский Б. М. Курс систематики высших растений. Воронеж, 1965.
8. Нейбург М. Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 1. — Тр. Геологич. ин-та АН СССР, 1960, вып. 43, с. 1.
9. Рыбакова Н. О., Смирнова С. Б. и др. Первые данные о направлении изменений морфологических признаков спор сфагновых мхов в мезозое и кайнозое.— В кн.: Закономерности исторического развития ископаемых организмов (конодонты, фораминиферы, растения, девонские рыбы). М.: Изд-во МГУ, 1981, с. ПО.
10. Савич-Любицкая Л. И. Сфагновые (торфяные) мхи. — В кн.: Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (I). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952.
11. Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968.
12. Филина Н. И., Филин В. Р. Развитие и строение спородермы у Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae, Musci.). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1985, № 1, с. 50.
13. Хантимер Э. И. О морфологии спор мхов секции Cuspidata рода Sphagnum. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведение, 1973, № 2, с. 37.
14. Andraws A. L. Notes on the Warnstorf Sphagnum herbarium — I.—Ann. Bryologici, 1937, v. 9, p. 3.
15. Boros A., Jarai- Komlodi M. An atlas of recent European moss spores. Budapest, 1975.
16. Brown R. C, Leramon B. E., Carothers Z. B. Spore wall development in Sphagnum lescurii. — Canad. Journ. Bot., 1982, v. 60, № 11, p. 2394.
17. Brown R. C, Lemmon B. E., Carothers Z. B. Spore wall ultrastructure of Sphagnum lescurii Sull. — Rev. Palaebot. Palyn., 1982, t. 38, p. 99.
18. Campbell D. H. The Structure and Development of Moss and Ferns. 3th ed. London, 1918.
19. Eddy A. Sphagnum subsecundum aggr. in Britain. — Journ. Bryol., 1977, v. 9, № 3, p. 309.
20. Eddy A. Sphagnales of tropical Asia. — Bul. British. Mus. (Nat. Hist). Botany, 1977, v. 5, № 7, p. 357.
21. Eddy A. Taxonomy and evolution of Sphagnum. — In: Bryophyte Systematics. London a. oth., 1979, p. 109.
22. Erdtman G. Pollen and Spore Morphology — Plant Taxonomy. (An Introduction to Palynology. II). Gymnospermae, Pteriodophyta, Bryophyta. (Illustrations). Stockholm, 1957.
23. Erdtman G. Pollen and Spore Morphology — Plant Taxonomy. (An Introduction to Palynology. III). Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta. (Text). Stockholm, 1965.
24. Erdtman G., Berglund B., Praglowski Y. An introduction to a Scandinavian pollen flora. — Grana Palynol., 1961, v. 2, № 3, p. 3.
25. Gams H. Remarques sur les affinites etre les mousses primitives. — Rev. Bryol. et Lichenol., 1959, t. 28, f. 3—4, p. 326.
26. Hill M. O. Sphagnum subsecundum Nees and S. auriculatum Schimp. in Britain. — Journ. Bryol., 1975, v. 8, № 4, p. 435.
27. Hill M. O. Sphagnales. — In: Smith A. J. E. The Moss Flora of Britain and Jreland. Cambridge a. oth., 1978, p. 30.
28. Isoviita P. Studies on Sphagnum L. I. Nomenclatural revision of the European taxa. — Ann. Bot. Fennici, 1966, v. 3, № 2, p. 119.
29. Jovet-Ast S. Bryophyta. — In: Traite de Paleobotanique. Paris, 1967, t. 2.
30. Rahman S. M. Taxonomic investigation on some British Sphagna. I — Sphagnum subsecundum sensu lato. — Journ. Bryol., 1972, v. 7, № 2, p. 169.
31. Robinson H. A revised classification for the orders and families of mosses. — Phytologia, 1971, v. 21, p. 289.
32. Smith G. M. Cryptogamic Botaby. N. Y., 1955, v. 2.
33. Tallis J. H. The identification of Sphagnum spore. — Trans. British. Bryol. Soc, 1962, v. 4, pt. 2, p. 209.
34. Tallis J. H. Studies of Southern Pennine peats. III. The behaviour of Sphagnum.— Journ. Ecol, 1964, v. 52, № 2, p. 345.
35. Terasmae J. On the spore morphology of some Sphagnum species. — Bryologist, 1955, v. 58, № 4, p. 306.
36. Vitt D. H. Sphagnopsida. — In: Synopsis and Classification of Living Organisms. N. Y. a. oth., 1982, v. 1, p. 305.

37. Warnstorb C. Sphagnales — Sphagnacease (Sphagnologia universalis). — In: Engler A. Das Pflanzenreich — Regni vegetabilis conspectus. Leipzig, 1911, Bd. 51.
38. Wijk R., van der, Margadant W. D, Florschutz P. A. Inrex Muscorum. Utrecht., 1967, v. 4.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 25 марта 1984 г.

УДК 582.739:581.3

БОТАНИКА

УЧАСТИЕ ЭНДОСПЕРМА И ПОДВЕСКА ЗАРОДЫША В ФОРМИРОВАНИИ СЕМЕНИ БОБОВЫХ (LEGUMINOSAE)

Л. Н. Кострикова

Обзор исследований автора и литературных данных, посвященных роли эндосперма и подвеска зародыша при формировании семени бобовых.

The review of the author's and literary data devoted to the study of endosperm and embryo suspensor in the process of seed formation in the Leguminosae family is given.

Примерно с середины XIX столетия начал накапливаться большой фактический материал об эмбриональных процессах и структурах у бобовых растений. Исследования были посвящены главным образом изучению развития гаметофитов, спермиогенезу, эндоспермогенезу, эмбриогенезу, стерильности семяпочек и семенной продуктивности. Данные сравнительно-эмбриологических исследований пытались использовать при выяснении филогенетических отношений между родами внутри триб и между трибами внутри семейства.

Нас интересовало, какую роль в процессе развития семени бобовых играют эндосперм и подвесок зародыша. С этой целью были проведены цитоэмбриологические исследования некоторых представителей разных триб подсемейства Papilionoideae: Vicia faba L., V. hirsuta (L.) S. F. Gray, V. pannonica Crantz, V. sativa L. (Vicieae); Robinia pseudo-acacia L., Amorpha glabra Desf. (Galegeae); Anthyllis polyphylla Waldst. et Kit. (Loteae); Sophora flavescens Ait. (Sophoreae); Thermopsis montana Nutt. (Podalyrieae).

У всех изученных нами видов зародышевый мешок развивается по нормальному типу (Polygonum-тип). Готовый к оплодотворению зародышевый мешок содержит яйцевой аппарат (две синергиды и яйцеклетку, лежащую под ними) и два полярных ядра, тесно соприкасающихся друг с другом. В трибе Vicieae антиподы к этому времени резорбируются. Напротив, у Robinia pseudo-acacia, Amorpha glabra, Sophora flavescens и Thermopsis montana они представлены клетками или ядрами. По данным Л. Г. Марковой [22], у Astragalus alpinus Ledeb. число антипод увеличивается до семи клеток. В оплодотворенном зародышевом мешке деление первичного ядра эндосперма, как правило, опережает деление зиготы. Однако Гиньяр [50] у Phaseolus multiflorus Willd. и И. А. Паламарчук [24] у Lupinus polyphyllus Lindl. наблюдали одновременное деление оплодотворенных ядер. А. Н. Данилина [5] отмечала, что у Lathyrus annuus L. деление зиготы опережает деление полярных ядер. Они лежат плотно соединенными рядом с делящейся зиготой (метафаза).