

## ФЛОРА, ФАУНА

УДК 581.3.582.739+582.5/9

Л. Н. Кострикова

ОБ ЭНДОСПЕРМЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ<sup>1</sup>Светлой памяти моего учителя  
профессора Константина  
Игнатьевича Мейера

Как известно, эндосперм покрытосеменных растений есть продукт слияния<sup>1</sup> полярных ядер (или ядра) центральной клетки зародышевого мешка с одним из спермиев. Основная функция эндосперма заключается в питании развивающегося зародыша. Какой бы путь развития эндосперм цветковых растений ни прошел (ядерный, клеточный, гелобиальный), назначение его в жизненном цикле растения всегда одно — обеспечение нормального развития зародыша, т. е. будущего нового растения. Поэтому становится понятным стремление исследователей глубоко и всесторонне изучить эндосперм разными методами (сравнительно-эмбриологическим, цитологическим, гистохимическим, физиологическим, биохимическим и др.). Так, сравнительно-эмбриологический метод позволил выделить несколько типов развития эндосперма и построить их классификацию. Однако она имеет в известной мере условный характер. У цветковых растений различают три основных типа эндосперма: ядерный (нуклеарный), клеточный (целлюлярный) и гелобиальный. Последний принято рассматривать как промежуточный между двумя первыми (Магешвари, 1954; Модилевский, 1963; Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1964, 1976, 1982; Атабекова, Устинова, 1971; Кордюм, 1978; Сравнительная эмбриология..., 1981; Coulter, Chamberlain, 1903; Schürhoff, 1926; Schnarf, 1929; Johansen, 1950; Swamy, Parameswaran, 1963; Davis, 1966).

В системе покрытосеменных эти типы эндосперма распределены неравномерно: ядерный эндосперм известен в 161 семействе, из которых 83% принадлежат двудольным; клеточный — в 79 семействах, из них два — однодольные (Lepnaseae и Agaseae), остальные двудольные; гелобиальный — в 17 семействах, из них 14 — однодольные; в 29 семействах встречаются разные типы эндосперма (Davis, 1966). В семействах Boraginaceae и Solanaceae Шнарф (Schnarf, 1929) указал на наличие всех трех типов. Ядерный и клеточный типы эндосперма были найдены... «у одного и того же вида (*Vaccinium corymbosum*) и даже в одной и той же завязи *Calotropis procera*» (Sabet, 1931, цит. по: Худяк, 1963, с. 33). Большой интерес представляют растения, у которых прослеживается переход от одного типа эндосперма к другому. Например, у *Hypericum acutum* Moench. в развитии эндосперма наблюдается переход от ядерного к гелобиальному (Stenar, 1938), а у *Lappula echinata* Gilib. — от клеточного к ядерному (Svensson, 1923).

Об эволюции типов эндосперма покрытосеменных и их филогенетической последовательности существует много разных мнений. Одни исследователи принимают клеточный эндосперм за примитивный, ис-

<sup>1</sup> Доложено на заседании МОИП, на секции ботаники совместно с ВБО 23 февраля 1983 г.

ходный тип, так как в отдельных случаях при ядерном типе развития эндосперма часто образуются рудиментарные клеточные перегородки, что наводит на мысль о происхождении этого типа эндосперма от клеточного (Coulter, Chamberlain, 1903, цит. по: Schnarf, 1929; Schühoff, 1926; Ono, 1928; Glišič, 1928; Swamy, Ganapathy, 1957). Другие, и их большинство, разделяют противоположное мнение (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Schnarf, 1929; Dahlgren, 1939; Sporne, 1954; и др.): принимают ядерный тип эндосперма за исходный, потому что он встречается в семействах, имеющих признаки низкой организации. Клеточный тип они рассматривают как производный, распространенный среди более высокоорганизованных групп покрытосеменных — большинство семейств Metachlamydeae (Sympetaleae) и некоторых Choripetaleae (Поддубная-Арнольди, 1976). Однако Шнарф и Дальгрэн допускали, что в некоторых случаях клеточный тип эндосперма примитивный, а ядерный прогрессивный. Е. Л. Кордюм (1978), разделяя точку зрения Пальма (Palm, 1915), пишет: «...нуклеарный и целлюлярный типы эндосперма можно рассматривать как два равноценных исходных типа, по крайней мере у современных покрытосеменных, и что развитие одного типа из другого могло происходить в разных направлениях и в различных группах покрытосеменных...» (с. 86). Попытки установления корреляций между скоростью развития зародыша и типом развития эндосперма (Rao, 1938), пространственными соотношениями в зародышевом мешке и типом развития эндосперма (Магешвари, 1954), типами семепочек (красинуцеллятных и тенуинуцеллятных) и формированием того или иного типа эндосперма (Wunderlich, 1959) не пролили свет на выяснение изначально, исходного, типа эндосперма. Этот вопрос остается открытым до настоящего времени.

Вероятно, противоречивые суждения о направлении эволюции типов эндосперма покрытосеменных объясняются тем, что исследователи рассматривали каждый тип как самостоятельный. Мы попытаемся выявить взаимосвязи между типами эндосперма, рассматривая их как стадии единого процесса эндоспермогенеза, соглашаясь с Я. С. Модилевским (1963), что «эндосперм имеет единый тип развития. Он всегда переходит из ядерной фазы в клеточную. Развитие эндосперма всегда сопряжено с его дифференцировкой...» (с. 325).

Дифференциация эндосперма — понятие емкое. Оно включает в себя повышение или понижение пloidности ядер эндосперма, время перехода свободнойядерной стадии в клеточную, направление развивающейся ткани (от микропиле к халазе или наоборот) и занимаемый ею объем в центральной клетке зародышевого мешка, ее гистологическое строение (размеры клеток, гаустории) и биохимический состав.

Анализируя результаты сравнительно-эмбриологических исследований, проведенных нами и другими исследователями (Федорчук, 1944; Сладков, 1949; Прокофьева-Корчагина, 1954; Кулакова, 1953; Кострикова, 1955, 1956, 1960, 1964, 1968, 1972, 1973, 1975, 1978, 1979, 1981; Атабекова 1957; Иоффе, 1957; Герасимова-Навашина, 1959; Данилина, 1959; Паламарчук, 1959; Замотайлов, 1960; Рустамова, 1964; Остапенко, 1966; Чубирко, 1969; Оганесян, 1970; Терзийски, 1970, 1971а, б; Шевчук, Қонычева, 1972; Майсурян, Атабекова, 1974; Матюнина, 1974; Пономаренко, 1980; Guignard, 1881; Buscalioni, 1898; Anantawamy, 1950, 1951а, б; Smith, 1956; Johri, Gard, 1959; Prakash, 1960; Prakash, Chan, 1976), можно установить динамику эндоспермогенеза в процессе созревания семени у представителей сем. Papilionaceae. В разных трибах этого семейства подвесок разрушается и исчезает к

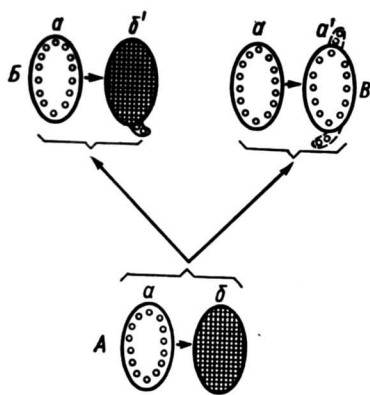
началу формирования органов зародыша. Однако в некоторых родах он может сохраняться даже в зрелых семенах (*Crotalaria*, *Trifolium*, *Antyllis*, *Caragana*). Во всех трибах этого семейства эндосперм развивается по ядерному (нуклеарному) типу. Во время формирования он проходит через ядерную и клеточную фазы. Ценоцитная фаза эндосперма у представителей разных триб сем. мотыльковых бывает максимальной от раннего эмбриогенеза до дифференцировки семодолей. Свободная стадия сохраняется в течение всего эндоспермогенеза в трибе Viciae и у единственного представителя трибы Hedysareae — *Stylosanthes mucronata* Willd. Образование клеток в эндосперме мотыльковых происходит, как правило, от микропиле к халазе, но изредка наблюдается и противоположное направление — у *Lupinus polyphyllus* Lindl. (Паламарчук, 1959), *Amorpha glabra* Desf. (Кострикова, 1975). С ранних фаз развития семени у бобовых формируются различные гаустории: эндоспермальные (чаще халазальные), подвеска — *Crotalaria*, *Heylandia* (Anantaswamy, 1950, 1953; Johri, Garg, 1959), *Lotus* (Чубирко, 1962, 1964), *Anthyllis* (Кострикова, 1964), а иногда и зародыша — *Vicia pannonica* Crantz. (Кострикова, 1956); *V. striata* M. B., *V. melanops* S. S. (Терзийски, 1970, 1971a), некоторые виды *Lupinus* (Майсурян, Атабекова, 1974). При созревании семени эндосперм бобовых почти весь поглощается растущим зародышем, но в некоторых случаях от него сохраняется небольшая часть — *Sophora*, *Thermopsis*, *Crotalaria*, *Heylandia*, *Cytisus*, *Trigonella*, *Lotus*, *Cyamopsis*, *Indigofera*, *Robinia*, *Arachis*, *Dalbergia* и др.

Особый интерес представляет развитие эндосперма в трибе Viciae, где оно начинается и завершается ценоцитной фазой (образования клеток не происходит). У некоторых представителей этой трибы известны случаи заложения рудиментарных перегородок в эндосперме (около зародыша) — *Cicer* (Guignard, 1881), *Vicia faba* L. (Buscalioni, 1898), *Pisum sativum* L. (Cooper, 1938), *Lathyrus sativus* L., *L. cicera* L. (Остапенко, 1966), *L. odoratus* L. (Кароог, 1966). Формирование эндосперма у этих растений позволяет допустить, что его развитие у исходных форм проходит, по-видимому, через ядерную и клеточную фазы, характерные для всего сем. Papilionaceae, исключая трибу Viciae, а в трибе Hedysareae — *Stylosanthes*.

Возможно, что эволюция эндосперма в этом семействе шла от полного цикла развития (ядерная и клеточная фазы) к сокращенному — в результате редукции клеточной фазы (триба Viciae). Наряду с этим происходила специализация эндосперма (образование разного рода гаусторий).

Мы допускаем, что эндосперм покрытосеменных в своем развитии проходит две фазы: ядерную и клеточную (рис. 1, А). В сем. Papilionaceae он эволюционирует в двух направлениях: одна ветвь включает таксоны, сохраняющие полный цикл развития (рис. 1, Б), вторая объединяет таксоны, у которых выпадает клеточная фаза (рис. 1, В). Полный цикл развития эндосперма в этом семействе эволюционно закреплен в трибах Sophoreae, Podalyrieae, Genisteae, Trifolieae., Loteae, Galegeae, Hedysareae, Dalbergieae, Phaseoleae<sup>2</sup>. В трибе же Viciae и у *Stylosanthes mucronata* (Hedysareae) эндосперм развивается по неполному циклу, так как выпадает клеточная стадия — терминальная аббревиация (Тахтаджян, 1964), и формирование эндосперма идет по пути специализации: возникают гаустории эндосперма, которые улучшают питание зародыша, а это способствует органогенезу и созрева-

<sup>2</sup> Трибы приводятся по системе Энглера и Прантля (Engler, Prantl, 1894).



нию семени. К тому же у некоторых вик развиваются гаустории зародыша.

Если подойти к эволюции эндосперма покрытосеменных исходя из эволюции этой структуры в сем. Papilionae-

Рис. 1. Возможные направления эволюции эндосперма в сем. Papilionaceae: А — полный цикл развития эндосперма у исходных форм покрытосеменных; В — полный цикл развития эндосперма в трибах Sophoreae, Podalyrieae, Genisteae, Trifolieae, Loteae, Galegeae, Hedysareae, Dalbergieae, Phaseoleae; а — ядерная фаза развития эндосперма, б — клеточная фаза, а', б' — эндосперм с гаусториями (образуются не всегда)

сеае, то этот процесс может быть представлен следующим образом. У исходных форм покрытосеменных развитие эндосперма, по-видимому, протекало через ядерную и клеточную фазы (полный цикл). В процессе его эволюции в одной группе таксонов закрепляется полный цикл развития, что может сопровождаться образованием гаусторий. В другой группе из цикла развития эндосперма исключается клеточная фаза, в третьей наблюдаются разные вариации перехода ядерной фазы в клеточную, и наконец четвертая группа характеризуется чрезвычайно кратковременной первой фазой (ядерной) (рис. 2, I—IV). Развитие эн-

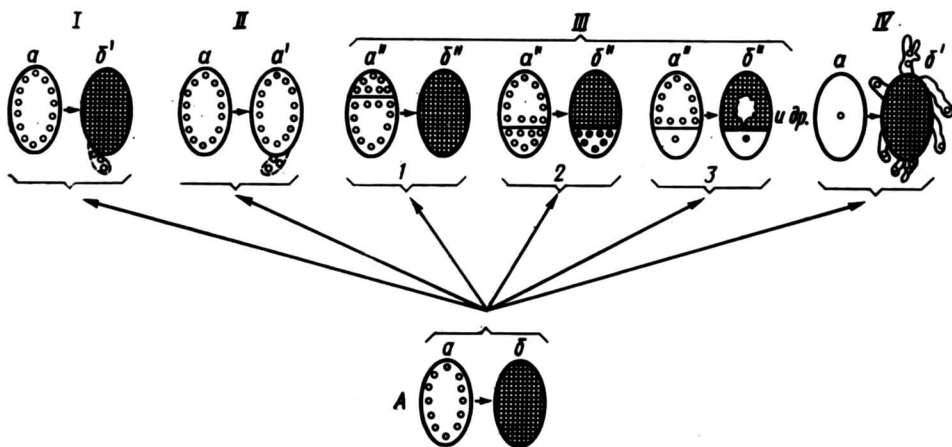


Рис. 2. Возможные направления эволюции эндосперма покрытосеменных: I — таксоны с полным циклом развития эндосперма, II, III, IV — таксоны со специализированным развитием (разная степень редукции ядерной (а) и клеточной (б) фаз); а'' — ядерная, б'' — клеточная фаза развития эндосперма в микропиллярной и халазальной клетках (или в одной из них). В вариантах III фазы а не изображены, отмирающие ядра эндосперма — б'' в группах 2 и 3. Развитие эндосперма: I — *Hyoscyamus* (Svensson, 1926), 2 — *Eremurus* (Stenar, 1928), 3 — *Scheuchzeria* (Stenar, 1935)

досперма в таксонах первой группы соответствует современному понятию ядерного (нуклеарного) эндосперма; во второй группе — неполному циклу развития эндосперма (сем. Papilionaceae, трибы Viciae, He-

dysareae — *Stylosanthes*; сем. Sapindaceae — *Cardiospermum halicababum* L.; сем. Onagraceae—*Lopezia*, *Stenosiphon*; сем. Tropaeolaceae—*Tropaeolum majus* L.; сем. Melastomataceae — *Melastoma malabathricum* L. (Магешвари, 1954); в третьей группе — разным вариантам глобиального типа эндосперма; в четвертой — клеточному типу эндосперма (рис. 2). Клеточный эндосперм служит примером крайней редукции первой фазы в цикле развития этой структуры покрытосеменных. В этом случае ядерная фаза редуцируется почти полностью. Она ограничивается только образованием первичного ядра эндосперма в центральной клетке женского заростка. Такой ход эндоспермогенеза часто коррелирует с образованием гаусторий: халазальных, латеральных, микропиллярных (специализация эндосперма) (Магешвари, 1954; Афанасьева, 1976; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; и др.).

Развитие эндосперма по глобиальному типу также протекает в две фазы. Так, короткая ядерная фаза (как и при клеточном типе эндосперма) сменяется клеточной, приводящей к возникновению двух клеток: микропиллярной и халазальной, в каждой из которых ценоцитная фаза завершается клеточной (*Hyoscyamus*) или в одной из них остается свободноядерной (*Eremurus*, *Scheuchzeria*) с последующей резорбцией ценоцитной фазы (рис. 2, 1—3). Разные варианты глобиального типа развития эндосперма можно рассматривать как базальные девиации у данного таксона.

Эволюция эндосперма покрытосеменных, вероятно, шла по типу адаптивной радиации (Шмальгаузен, 1946) с последующей специализацией наследственно закрепленной естественным отбором в таксонах I, II, III и IV групп (рис. 2). Этим можно объяснить наличие разных типов эндосперма у современных цветковых растений.

В тех случаях, когда развитие эндосперма подавляется или он вообще отсутствует (сем. Orchidaceae, Podostemaceae, Traraceae), вероятно, эволюция следовала по пути специализации, а элиминация эндосперма восполнялась развитием гаусториев подвеска (Orchidaceae), либо ложных зародышевых мешков (Podostemaceae), либо развитием перисперма (семейства группы Centrospermae и др.).

Таким образом, ядерный тип эндосперма мы рассматриваем как исходный, а глобиальный и клеточный типы — как производные, более специализированные. Можно предположить, что эволюция эндосперма от исходного типа к производным протекала независимо и параллельно в разных группах покрытосеменных, не связанных между собой филогенетически. В дополнение к известным типам эндосперма мы предлагаем выделить специализированный Viciaeae-тип.

Наше объяснение эволюции эндосперма покрытосеменных растений основано на том, что в этом таксоне он развивается по единому типу и в процессе эволюции его развитие могло претерпеть различные модификации (аббревиации, девиации). Они-то и отражены терминами, классифицирующими типы эндосперма в их современном понимании.

L. N. Kostrikova

#### ON THE ENDOSPERM OF ANGIOSPERMS

The analysis of literature and of our data on comparative-embryological investigations of the Papilionaceae family, allowed us to involve a Viciaeae-type of endosperm development, to show two directions of the endosperm evolution in Papilionaceae families and to reveal the possible approaches to the endosperm evolution in the Angiosperms taxon. Receiving data show, that the nuclear type is initial type of angiosperms endosperm.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атабекова А. И. 1957. Мегаспорогенез и женский гаметофит у гороха. — Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 10, № 12, 33—58. Атабекова А. И., Устинова Е. И. 1971. Цитология растений. М. Афанасьева Н. Г. 1976. Эмбриология вероник. Казань. Герасимова-Навашина Е. Н. 1959. Эмбриологические исследования над *Arachis hypogaea* L. — Бот. журн., 44, № 10, 1453—1466. Данилина А. Н. 1959. Об эмбриологии *Lathyrus annuus* L. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, № 4, 108—113. Замотайлов С. С. 1960. Эмбриология арахиса. Сб. н.-и. работ по маслич. и эфиромаслич. культурам. М., с. 192—206. Иоффе М. Д. 1957. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. — В кн.: Морфология и анатомия растений. Тр. БИИ, сер. 7, т. 4. М.—Л. Кордюм Е. Л. 1978. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений. Киев. Кострикова Л. Н. 1955. Эмбриологическое исследование *Vicia faba* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 60, № 6, 101—106. Кострикова Л. Н. 1956. Эмбриологическое исследование рода *Vicia*. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Геол., геогр., биол., почв., № 2, 59—80. Кострикова Л. Н. 1960. Эмбриогенез *Vicia sativa* L. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, № 3, 129—132. Кострикова Л. Н. 1964. О развитии зародыша и эндосперма язвенника многолистного. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., почв., № 6, 51—58. Кострикова Л. Н. 1968. К эмбриологии *Robinia pseudacacia* L. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., почв., № 4, 63—67. Кострикова Л. Н. 1972. К эмбриологии *Amorpha glabra* Desf. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., почв., № 4, 112—114. Кострикова Л. Н. 1973. Хлоропласты зародыша и эндосперма некоторых мотыльковых. — Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, № 89, 29—35. Кострикова Л. Н. 1975. К эмбриологии рода *Amorpha* L. в связи с его положением в семействе бобовых. — Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, № 96, 33—37. Кострикова Л. Н. 1978. Развитие зародыша, эндосперма и семени у *Sophora flavescens* Ait. (Papilionaceae—Sophoreae). — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, № 7, 88—91. Кострикова Л. Н. 1979. К эмбриологии *Sophora flavescens* Ait. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., № 2, 26—31. Кострикова Л. Н. 1981. К эмбриологии *Thermopsis montana* Nutt. (Papilionaceae—Podalyriaceae). — Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, № 120, 65—69. Кулакова А. Н. 1953. К эмбриологии *Lathyrus vernus*. — Бюл. МОИП. Отд. биол., № 6, 63—70. Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосеменных. М. Майсурян Н. А., Атабекова А. И. 1974. Люпин. М. Матюнина Т. Е. 1974. Биология и эмбриология *Onobrychis grandis* Lipsky. — В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, с. 60—65. Модилевский Я. С. 1963. Цитозембриология высших растений. Киев. Оганесян Р. А. 1970. Образование и развитие эндосперма, зародыша и подвеска у гороха (*Pisum sativum* L.). — Бюл. журн. Армении, 23, № 10, 55—60. Остапенко О. К. 1966. Дослідження динаміки нагромадження запасних поживних речовин у насінні чини посевної (*Lathyrus sativus* L.) та чини нутової (*L. cicera* L.). — Укр. бот. журн., 23, № 5, 35—41. Паламарчук И. А. 1959. О роли эндосперма и подвеска в развитии семени люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus* Lindl.). — Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, № 33, 78—94. Поддубная-Арнольди В. А. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных. М. Поддубная-Арнольди В. А. 1976. Цитозембриология покрытосеменных растений. М. Поддубная-Арнольди В. А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М. Пономаренко С. Ф. 1980. Изменение структуры семян в связи с трансформацией жизненной формы на примере видов и родов *Sophora* L., *Goebelia* Vge., *Coronilla* (сем. Fabaceae). — Изв. АН СССР. Сер. биол., № 4, 553—572. Прокофьева-Корчагина В. П. 1954. Эмбриологическое исследование желтой акации. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 59, № 69—78. Рустамова Д. М. 1964. Некоторые данные по биологии цветения и эмбриологии сои в приташкентских условиях. — Узбекск. биол. журн. АН УзССР, № 6, 49—53. Сладков А. Н. 1949. Эмбриологическое исследование *Lathyrus tingitanus* L. — Вестн. Моск. ун-та, № 9, 141—150. Сравнительная эмбриология цветковых растений. 1981. Т. 1. Winteraceae—Juglandaceae. Отв. ред. М. С. Яковлев. Л. Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л. Терзийски Д. П. 1970. Сравнительно-цитозембриологическое изучение некоторых представителей Papilionaceae GIs. (=Fabaceae Lindl). Автореф. канд. дис. М. Терзийски Д. 1971а. Цитозембриологично проучване на *Vicia striata* M. В. Българска АН. Известия на Бот. ин-т, кн. 21, 81—99. Терзийски Д. 1971б. Развитие на эндосперма и зародыша при *Trigonella gladiata* Stev. — Генетика и селекция, 4, № 5, 343—351. Федорчук В. Ф. 1944. Развитие и строение семян и семян у красного клевера (*Trifolium pratense*). М. Худяк М. И. 1963. Эндосперм покрытосеменных. Киев. Чубирко М. М. 1962. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.). — Докл. и сообщ. Ужгородск. ун-та. Сер. Биол., № 5, 17—19. Чубирко М. М. 1964. Эмбриогенез лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.). — Укр. бот. журн., 21, № 3, 27—35.

Чубирко М. М. 1969. Формирование семян клевера ползучего. — В кн.: Вопр. охраны природы Карпат. Ужгород, с. 58—68. Шевчук Л. П., Коньчева В. И. 1972. К эмбриологии *Onobrychis grandis* Lipsky. и *O. chorossanica* Vge. — В кн.: Морфобиол. и структурн. особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент, с. 85—94. Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М. Anantaswamy R. 1950. The suspensor haustoria of some species of *Crotalaria*. — Linn. New Ser., 14, N 56, 557—562. Anantaswamy R. 1951a. The endosperm in some of the Papilionaceae. — Phytomorphology, 1, N 3—4, 153—158. Anantaswamy R. 1951b. The endosperm in *Rothia trifoliata* Pers. — Ann. Bot. London, 15, N 8, 175—177. Anantaswamy R. 1953. Some observations on the endosperm in Papilionaceae. — Phytomorphology, 3, N 3, 209—222. Buscalioni L. 1898. Osservatione ricerche sulla cellula vegetale. — Ann. real. Inst. Bot. Roma, 7, taf. 14—21, 255—346. Cooper D. C. 1938. Embryology of *Pisum sativum*. — Bot. Gaz., 100, N 1, 123—132. Coulter J. M., Chamberlain Ch. J. 1903. Morphology of Angiosperms. N. Y. Dahlgren K. V. O. 1939. Endosperm and Embryobildung bei *Zostera maritima*. — Bot. Notiser, 607—615. Davis G. L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y.—L. Engler A., Prantl K. 1894. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd 3. Leipzig, S. 184—385. Glišič L. 1928. Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis*. Friv. — Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade, 1, 1—13. Guignard L. 1881. Recherches d'embriogenie végétale comparée, 1-er memoire. Leguminosées. — Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 6, 12, 5—166. Johansen D. A. 1950. Plant embryogeny of the spermatophyta. Chronica botanica. Waltham, Mass. Johri B. M., Garg S. 1959. Development of endosperm haustoria in some Leguminosae. — Phytomorphology, 9, N 1, 34—46. Kapoor B. H. 1966. Contributions to the cytology of endosperm in angiosperms. 2. *Lathyrus odoratus* L. — Genet. Iber., 18, N 3—4, 263—278. Ono T. 1928. Embryologische Studien an einigen Pontederiaceen. — Sci. Rpt. Tohoku. Imp. Univ., Biol., 3, 405—415. Palm B. T. 1915. Studien über Konstruktivtypen und Entwicklungsweg des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm. Prakash S. 1960. The endosperm of *Arachis hypogaea* Linn. — Phytomorphology, 10, N 1, 60—64. Prakash N., Chan J. 1976. Embryology of *Glycine max.* — Phytomorphology, 26, N 3, 302—309. Rao V. S. 1938. The correlation between embryo type and endosperm type. — Ann. Bot., N. S., 2, 535—536. Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. Schürhoff P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart. Smith B. W. 1956. *Arachis hypogaea*. Normal megasporogenesis and syngamy with occasional single fertilization. — Amer. J. Bot., 43, N 2, 81—89. Sporne K. R. 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons. — Phytomorphology, 4, N 3—4, 275—278. Stenar H. 1938. Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench. — Bot. Not., 515—527. Svensson H. G. 1923. On endospermet hoc *Lappula*. — Svensk. Bot. Tidskr., 17, 387—388. Swamy B. G. L., Ganapathy P. M. 1957. On endosperm in dicotyledons. — Bot. Gaz., 119, N 1, 47—50. Swamy B. G. L., Parameswaran N. 1963. The helobial endosperm. — Biol. Rev., 38, N 1, 1—50. Wunderlich R. 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endosperm-typen bei den Angiospermen. — Osterr. Bot. Z., 106, H. 3—4, 203—293.

Поступила в редакцию  
11.04.83

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16. БИОЛОГИЯ, 1984. № 4

УДК 631.82:582.26/27:581.526.35

М. М. Гордеева, Л. М. Левкина

### ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА АЛЬГОФЛОРУ ВЕРХОВОГО БОЛОТА

Комплексные исследования природы болот становятся все более актуальными в связи с необходимостью рационального использования и охраны болот и торфяных ресурсов. Одно из важнейших направлений таких исследований — изучение влияния минеральных удобрений на растительность. При этом исследуются возможности так называемого «биологического осушения» болот и моделируются процессы, происходящие в болотных экосистемах в результате внесения минеральных удобрений.