

## Некоторые тенденции в эволюции морфологического покоя семян у покрытосеменных

### Certain trends in the evolution of morphological seed dormancy in angiosperms

Бутузова О. Г.

Butuzova O. G.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: OButuzova@binran.ru  
Komarov Botanical Institute RAS, St-Petersburg, Russia*

**Реферат.** Вопрос о том, какой тип покоя считать исходным в эволюции покрытосеменных остается открытым. Разные авторы берут за основу либо морфологический покой, связанный с недоразвитием зародыша в зрелых семенах, либо морфофизиологический, при котором недоразвитие зародыша сочетается с физиологической составляющей. У большинства представителей архаичных таксонов семена опадают с недоразвитыми зародышами. Однако разнообразие проявлений процесса доразвития предполагает сложную эволюционную историю становления этого типа покоя. При анализе особенностей доразвития зародыша у представителей покрытосеменных из базальной части филогенетического древа удалось выявить некоторые общие тенденции становления покоя в эволюции. Можно предположить, что физиологический покой, возникнув вместе или сразу вслед за морфологическим, был приурочен только к доразвитию зародыша, а затем постепенно отодвигался к моменту прорастания семени. У представителей базальных таксонов процессы доразвития и прорастания сцеплены друг с другом: происходят последовательно и при одних и тех же условиях. Скорее всего, эволюция шла в сторону разделения этих процессов, а также к потере зависимости от корня других органов зародыша, главным образом семядолей.

**Ключевые слова.** Доразвитие зародыша, морфологический покой, прорастание, физиологический механизм торможения, эволюция покоя семян.

**Summary.** The question of which type of dormancy should be considered the initial form in the evolution of angiosperms remains unresolved. Different authors either emphasize morphological dormancy, characterized by the underdeveloped embryo in mature seeds, or morphophysiological dormancy, where embryo underdevelopment is accompanied by a physiological component. In many representatives of archaic taxa, seeds are released with underdeveloped embryos. However, the diversity of manifestation of post-development processes suggests a complex evolutionary history regarding the formation of this type of dormancy. An analysis of the embryo post-development features in angiosperms from the basal part of the phylogenetic tree reveals several general trends in the evolution of dormancy. It can be posited that physiological dormancy emerged alongside or shortly after morphological one, initially confined to the post-development phase, and then gradually shifting to the seed germination stage. In basal taxa, the processes of post-development and germination are interconnected, occurring sequentially and under similar conditions. It is likely that evolution favored a separation of these processes, along with a reduced dependence of the root on other embryonic organs, primarily the cotyledons.

**Key words.** Embryo post-development, evolution of seed dormancy, germination, morphological dormancy, physiological mechanism of inhibiting.

Морфологический покой семян (МП) определяют, как неспособность семян прорасти в благоприятных условиях вследствие недоразвития зародыша на момент диссеминации (Николаева, 1983). Семена не прорастают, пока зародыш не завершит развитие и не достигнет определенных размеров. Этот процесс происходит в течение определенного периода, который определяет глубину покоя.

Большинство ботаников (Грушвицкий, 1961; Тахтаджян, 1970 и др.) рассматривают явление доразвития зародыша как примитивный признак, свойственный представителям архаичных семейств в основании филогенетического древа. Однако оно широко распространено и в более продвинутых группах покрытосеменных, где недоразвитие зародыша сочетается с физиологическим покоем семени

(ФП), обуславливая морфофизиологический покой (МФП). В ходе эволюции этот тип покоя приобрел адаптивное значение, как фактор, определяющий распространение и приспособление видов к условиям переменного климата.

Морфологический покой семян распространен среди растений как тропического, так и умеренного климата, хотя не так широко, как ФП и МФП. Существует мнение, что именно он является предковым состоянием семян покрытосеменных, а механические и физиологические реакции на экологические сигналы (физический и физиологический покой) развились впоследствии (Грушвицкий, 1961; Forbis et al., 2002 и др.).

В настоящее время МФП, как наиболее сложный и разноплановый покой является отражением тех климатических условий, в которых растения обитают. Но некоторые авторы рассматривают его, как наиболее вероятное исходное состояние покоя, объясняя тем, что способность семян чувствовать и физиологически реагировать на окружающую среду уже имела место в период возникновения семенных растений (Willis et al., 2014).

Этот вопрос остается дискуссионным. Возможно, что становление разных типов покоя происходило неоднократно при взаимном переходе одного типа в другой, если учесть, что виды эволюционировали примерно в одних и тех же условиях обитания. То, что становление покоя в семенах являлось унитарным процессом, возникшим единожды в эволюции, подтверждает факт наличия двух растительных гормонов (абсцизовая кислота и гиббереллин), которые играют ключевую роль в регуляции покоя и являются общими для всех семенных растений.

Следовательно, можно предположить единую общую линию эволюции состояния покоя в семенах. При этом изменения касались не только физиологической составляющей, но и самого процесса доразвития зародыша. У большинства представителей архаичных таксонов семена опадают с недоразвитыми зародышами. Разнообразие проявлений процесса доразвития предполагает сложную эволюционную историю становления морфологического типа покоя.

Целью настоящей работы было проследить особенности доразвития зародыша после диссеминации у представителей некоторых таксонов покрытосеменных растений из базальной части филогенетического древа и выявить общие тенденции эволюционирования морфологического покоя семян. Учитывались следующие признаки: размеры и степень дифференциации зародыша на момент диссеминации и на момент завершения доразвития внутри семени, преобладающий рост органов в разные периоды доразвития, продолжительность всего процесса и момент наступления прорастания, оптимальная температура для этих процессов, наличие ФП и момент его снятия.

Зародыш наиболее архаичного вида *Amborella trichopoda* Baill. (Amborellales Melikyan et al.) на момент диссеминации недоразвит (Fogliani et al., 2017). Он находится на стадии сердечка и окружен обильным эндоспермом. В течение 90 дней с момента опадения при оптимальной температуре 25 °С зародыш не развивается. На этом сроке оболочка семени (эндокарпий и твердая часть мезокарпия) трескается вследствие увеличения объема семени, и зародыш начинает расти, достигая стадии торпеды и заполняя примерно половину от длины эндосперма. После этого через 17 дней начинает развиваться зародышевый корешок, происходит прорастание; при этом семядоли внутри семени продолжают расти, заполняя весь объем эндосперма.

У другого представителя базальной клады покрытосеменных *Austrobaileya scandens* C. T. White (Austrobaileyales Takht. ex Reveal) в зрелых семенах присутствует обильный эндосперм и мелкий зародыш, хотя и дифференцированный на органы – две небольшие семядоли и гипокотиль-корневую ось (Losada et al., 2017). Доразвитие происходит в тепле за 6 месяцев, очень медленными темпами. Зародыш незначительно увеличивается в размере, причем за счет гипокотыля, в котором дифференцируется проводящая система. Спустя месяц после завершения доразвития семя прорастает.

Процесс доразвития у видов рода *Nymphaea* L. (Nymphaeales Salisb. ex Bercht et J. Presl) отличается гораздо более быстрыми темпами и занимает всего несколько дней. В зрелом семени зародыш мелкий и широкий; он дифференцирован на две полусферические семядоли, короткую гипокотиль-корневую ось и апекс побега в виде бугорка меристематических клеток. За 5–7 дней стратификации в тепле он немного увеличивается в размерах, после чего начинается прорастание (Baskin, Baskin, 2007; Dalziel et al., 2019). Такое незначительное увеличение длины зародыша и быстрый выход на прорастание дали основание авторам предполагать отсутствие покоя у семян этого рода вообще, а незначительный рост они рассматривали как часть процесса прорастания.

Однако другие исследования показали, что за эти несколько дней до прорастания в зародыше происходят существенные изменения (Khanna, 1964; Меликян, 1967): семядоли становятся более массивными и вогнутыми, они окружают и прикрывают апекс побега, на котором закладываются зеленые листовые примордии (от 2 до 4). При прорастании семядоли начинают расти, внедряясь в ткань перисперма и выполняя гаусториальную функцию. Следовательно, авторами подтверждено наличие МП у этих видов.

Процесс доразвития зародыша у видов рода *Magnolia* L. (Magnoliales Juss. ex Bercht et J. Presl) происходит в два этапа. Семенам требуется продолжительный период охлаждения или холодной стратификации, чтобы зародыш начал развиваться, однако, сам рост и дифференциация его происходят в тепле (Fetouh, Hassan, 2014). В течение холодной стратификации (65–110 дней) зародыш почти не растет, у некоторых видов этот период заканчивается растрескиванием семенной кожуры. После переноса в тепло начинается интенсивный рост семядолей, зародыш достигает половины длины эндосперма, и через некоторое время семена прорастают, при этом рост семядолей продолжается внутри семени (de Tredici, 1981; Lu et al., 2016). У некоторых видов проявляется гетерогенность по типу покоя – часть семян прорастает в тепле без воздействия холода.

Зрелые семена представителей рода *Aristolochia* L. (Piperales Bercht et J. Presl) имеют мелкий дифференцированный зародыш с различимой осью и небольшими семядолями (Alves-Da-Silva et al., 2011; Ma et al., 2024). Семена прорастают после периода доразвития зародыша внутри семени (от 8 до 30 дней в зависимости от вида) в тепле. За это время длина его увеличивается незначительно, причем семядоли почти не развиваются. Момент завершения доразвития обусловлен растрескиванием семенной кожуры, после чего в течение 2–14 дней семена прорастают, а семядоли растут внутри семени.

Семена видов рода *Dioscorea* L. (Dioscoreales Mart.) из однодольных имеют недоразвитый зародыш на момент диссеминации и характеризуются разными типами покоя, а также гетерогенностью по типам и глубине покоя, но процесс доразвития у них имеет сходный характер (Butuzova, Torshilova, 2025). Его можно разделить на два этапа: первый этап происходит либо в холоде (90 дней при МФП), либо в тепле (8–10 дней при МП) и отмечен незначительным ростом зародыша. Второй этап, происходящий в тепле, значительно короче первого – 30 дней при МФП и 2 дня при МП, в течение которого происходит ускоренный рост и развитие зародыша, после чего сразу начинается прорастание.

На момент диссеминации зародыш в семенах *Panax ginseng* C. A. Mey. (Ariales Nakai) мелкий, дифференцированный на две семядоли и гипокотиль-корневую ось. Прорастание семян происходит в два этапа: доразвитие зародыша в тепле в течение 3–4 месяцев и прорастание с выходом зародышевого корня после 2–3 месяцев холодной стратификации (Lee et al., 2018; Zhou et al., 2024). За время доразвития длина зародыша увеличивается в 15 раз за счет роста семядолей. Происходит дифференциация проводящей системы, на апексе побега возникает зачаток первого листа. При прорастании семядоли остаются внутри семени и выполняют гаусториальную функцию.

При обобщении данных по прорастанию семян у представителей базальных клад покрытосеменных можно заключить, что зародыш в семенах на момент опадения является недоразвитым, размеры его минимальны по сравнению с размерами эндосперма. Эти особенности согласуются с предполагаемыми характеристиками семян древнейших покрытосеменных (Forbis et al., 2002; Friis et al., 2015).

Чтобы прорасти, таким семенам необходимо доразвитие и достижение определенной степени дифференциации. Однако этот процесс у всех рассмотренных видов не запускается сразу после диссеминации и при благоприятных условиях. У многих МП осложнен наличием так называемого физиологического механизма торможения (ФМТ) доазвития (Николаева, 1983), для преодоления которого необходим продолжительный период времени (более 3 мес) или холодная стратификация. В семенах *Amborella*, некоторых видов *Aristolochia* и *Magnolia*, вероятно, он может сниматься при растрескивании семенной кожуры.

В более продвинутых кладах покрытосеменных (Magnoliales, Dioscoreales) процесс доразвития зародыша начинается сразу после диссеминации, однако, не доходит до завершения. Зародыш незначительно увеличивается в размерах, дифференциации его органов не происходит. После воздействия холода доразвитие завершается и, как правило, семена сразу выходят на прорастание. У представителей Ariales уже весь процесс доразвития зародыша происходит в тепле, а холод нужен лишь для снятия физиологического покоя корня. Таким образом, доразвитие и прорастание оказываются естественно разделенными процессами, происходящими при разных условиях.

У более архаичных покрытосеменных сильный ФМТ доразвития проявляется уже на момент диссеминации, у более продвинутых этот механизм возникает в начале доразвития, у других смещается к моменту его завершения. Таким образом, можно предположить, что ФП, возникнув вместе или сразу вслед за МП, вначале был приурочен к процессу доразвития, а затем постепенно отодвигался к моменту его завершения и далее – к началу прорастания (рис. 1). Скорее всего, эволюция шла в сторону разделения процессов доразвития и прорастания. У многих представителей базальных таксонов они сцеплены друг с другом: происходят последовательно и при одних и тех же условиях, и весь процесс доразвития зародыша приурочен к началу прорастания.

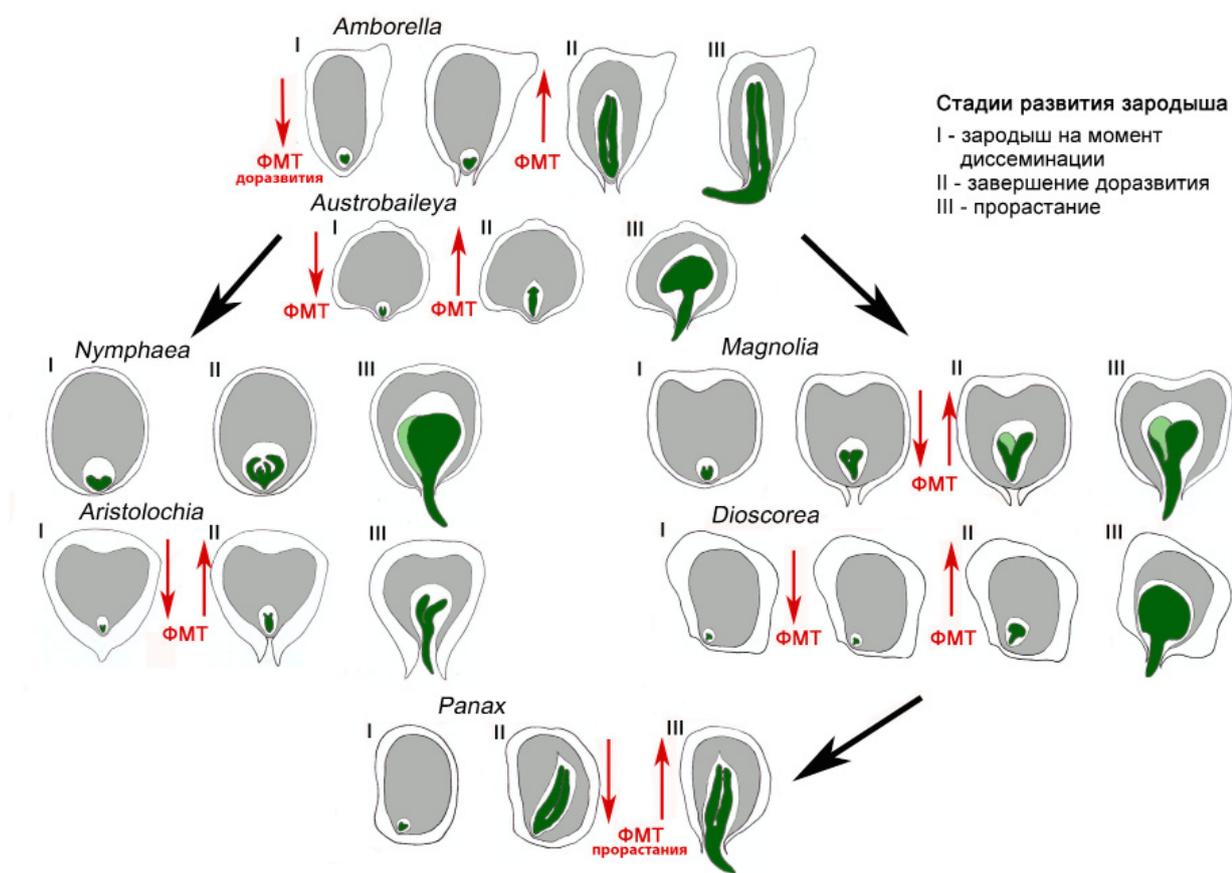


Рис. 1. Схема предполагаемого эволюционирования морфологического покоя семян у представителей базальных клад покрытосеменных. Красными стрелками обозначено начало действия и снятие ФМТ (физиологического механизма торможения) доразвития и прорастания.

Если доразвитие зародыша внутри семени имело тенденцию освободиться из-под контроля физиологического покоя, то выход зародышевого корня из семени должен быть защищен от негативных влияний окружающей среды со сменой температур, что, вероятно, имело тенденцию установления в семенах ФМТ прорастания.

У видов, семена которых имеют лишь МП, доразвитие зародыша после диссеминации происходит очень быстро (за 5–10 дней). Неслучайно его порой принимают за начало прорастания, поскольку не наблюдается заметного увеличения размеров зародыша. Однако у *Nymphaea* показано, что в период доразвития происходит дифференциация апекса побега, а у *Aristolochia* растет гипокотиль, а семядоли у этих видов развиваются лишь с выходом корня. В семенах *Austrobaileya* увеличение размеров зародыша при доразвитии тоже происходит за счет роста гипокотила. Кроме того, заметное удлинение семядолей при доразвитии в семенах *Aristolochia*, так же, как и у *Amborella* и *Magnolia*, отмечается после того, как семенная оболочка трескается.

Постепенное разделение процессов доразвития и прорастания, таким образом, ведет и к потере зависимости от корня остальных органов зародыша. Как отмечалось, апекс побега и гипокотиль могут

развиваться вне связи с апексом корня. Эта зависимость сохраняется у видов с МП, основной рост и дифференциация органов у которых происходит перед самым прорастанием. Дольше всего сохраняется зависимость от корня у семядолей. Их рост приурочен к выходу корешка из семени и продолжается при прорастании. У *Magnolia* и *Aristolochia* доразвитие носит прерывистый характер, и вторая его фаза связана с удлинением семядолей при надтреснутой семенной кожуре. Лишь у *Panax* процессы развития корня и всех остальных органов зародыша четко разграничены, и уже при доразвитии внутри семени семядоли достигают значительных размеров.

Еще одной тенденцией является уменьшение глубины покоя, что отражается в сокращении периода для снятия ФМТ доразвития. Если у представителей базальной клады для преодоления ФМТ требуется несколько месяцев, то у видов *Aristolochia* он снимается за несколько дней. В более продвинутых порядках ФМТ доразвития может сохраняться или возникать (при сложном МФП). ФМТ доразвития в эволюции вступал в силу на разных этапах развития семени и зародыша. Предположительно, что в каждом случае шло приспособление к новым условиям обитания вида, и собственно морфологический покой скорее всего тоже был либо вторичен, либо возникал параллельно с МФП.

Обобщая, можно наметить вероятные тенденции эволюционирования состояния покоя в базальных кладах покрытосеменных: становление ФМТ доразвития зародыша в целом – снятие ФМТ доразвития с отдельных органов (апекс побега, гипокотиль) – потеря зависимости семядолей от зародышевого корня – смещение ФМТ доразвития зародыша к моменту прорастания, установление ФМТ прорастания – вторичное возникновение ФМТ доразвития зародыша при сложном МФП.

**Благодарности.** Работа выполнена по теме государственного задания Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (№ 124013100862).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Грушвицкий И. В.** Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения XIV. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 1–46.
- Меликян А. П.** Некоторые корреляции в строении зародыша и семенной кожуры у нимфейных // Учен. зап. Ереван. гос. ун-та., 1967. – Т. 105, № 1. – С. 87–92.
- Николаева М. Г.** Покой семян и способы его преодоления // Онтогенез, 1983. – Т. 24, № 24. – С. 85–86.
- Техтаджян А. Л.** Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, 1970. – С. 11–46.
- Alves-Da-Silva D., Borghetti F., Thompson K., Pritchard H., Grime J. P.** Underdeveloped embryos and germination in *Aristolochia galeata* seeds // Plant Biology, 2011. – Vol. 13, Suppl. 1. – P. 104–108. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00302.x>
- Baskin C. C., Baskin J. M.** Nymphaeaceae: a basal angiosperm family (ANITA grade) with a fully developed embryo // Seed Science Research, 2007. – Vol. 17. – P. 293–296. <https://doi.org/10.1017/S0960258507834994>
- Butuzova O. G., Torshilova A. A.** Seed dormancy and germination biology in *Dioscorea villosa* and *Dioscorea deltoidea* (Dioscoreaceae) // Бот. журн., 2025. – Т. 110, № 2. – С. 135–150.
- Dalziel E. L., Baskin C. C., Baskin J. M., Young R. E., Dixon K. W., Merritt D. J.** Morphophysiological dormancy in the basal angiosperm order Nymphaeales // Annals of Botany, 2019. – Vol. 123. – P. 95–106. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy142>
- Fetouh M. I., Hassan F. A.** Seed germination criteria and seedling characteristics of *Magnolia grandiflora* L. trees after cold stratification treatments // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci., 2014. – Vol. 3, № 3. – P. 235–241.
- Fogliani B., Gateble G., Villegente M., Fabre I., Klein N., Anger N., Baskin C. C., Scutt C. P.** The morphophysiological dormancy in *Amborella trichopoda* seeds is a pleisiomorphic trait in angiosperms // Annals of Botany, 2017. – Vol. 119, Is. 4. – P. 581–590. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw244>
- Forbis T. A., Floyd S. K., de Queiroz A.** The evolution of embryo size in angiosperms and other seeds plants: implications for the evolution of seed dormancy // Evolution, 2002. – Vol. 56. – P. 2112–2125.
- Friis E. M., Crane P. R., Pedersen K. R., Stamanoni M., Marone F.** Exceptional preservation of tiny embryos documents seed dormancy in early angiosperms // Nature, 2015. – Vol. 528. – P. 551–555. <https://doi.org/10.1038/nature16441>
- Khanna P.** Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae // Proc. Ind. Acad. Sci., B, 1964. – Vol. LIX, Pl. XI. – P. 237–243.
- Lee J-W., Jo I-H., Kim J-U., Hong Ch-E., Kim2 J-Ch., Kim D-H., Park Y-D.** Improvement of seed dehiscence and germination in ginseng by stratification, gibberellin, and/or kinetin treatments // Horticulture, Environment and Biotechnology, 2018. – Vol. 59. – P. 293–301. <https://doi.org/10.1007/s13580-018-0039-6>
- Losada J. M., Bachelier J. B., Friedman W. E.** Prolonged embryogenesis in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaaceae): its ecological and evolutionary significance // New Phytologist, 2017. – Vol. 215. – P. 851–864 <https://doi.org/10.1111/nph.14621>

**Lu X-j., Zhang X-l., Mei M., Liu G-l., Ma B-b.** Proteomic analysis of *Magnolia sieboldii* K. Koch seed germination // Journal of Proteomics, 2016. – Vol. 133. – P. 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2015.12.005>

**Ma G., Teixeira da Silva J. A., Zhou G.** Enhanced seed germination of three *Aristolochia* species using light, karrikinolide and GA3 // Vegetos, 2024. – Vol. 37. – P. 1051–1060. <https://doi.org/10.1007/s42535-023-00643-z>

**del Tredici P.** *Magnolia virginiana* in Massachusetts // Arnoldia, 1981. – Vol. 41. – P. 36–49.

**Willis C. G., Baskin C. C., Baskin J. M., Auld J. R., Venable D. L., Cavender-Bares J., Donohue K., de Casas R. R.** The NESCent Germination Working Group. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants // New Phytologist, 2014. – P. 1–10. <https://doi.org/10.1111/nph.12782>

**Zhou W., Li X., Li D., Jiang X., Yang Y., You J., Liu H., Cheng H., Wang H., Zhang M.** Comparative transcriptome analysis provides novel insights into the seed germination of *Panax japonicus*, an endangered species in China // BMC Plant Biology, 2024. – Vol. 24. – P. 1167. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05904-w>