

## Сравнительная анатомия семян монотипного рода *Wollemia* (Araucariaceae)

### Comparative seed coat anatomy of the genus *Wollemia* (Araucariaceae)

Тимченко А. С.<sup>1</sup>, Сорокин А. Н.<sup>2</sup>, Здравчев Н. С.<sup>2</sup>, Бобров А. В.<sup>1</sup>, Романов М. С.<sup>2</sup>

Timchenko A. S.<sup>1</sup>, Sorokin A. N.<sup>2</sup>, Zdravchev N. S.<sup>2</sup>, Bobrov A. V. F. Ch.<sup>1</sup>, Romanov M. S.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия.

E-mails: ant.timchenko@yandex.ru, avfch\_bobrov@mail.ru

<sup>1</sup>M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mails: a\_n\_sorokin@mail.ru,

zdravchevnika@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com

<sup>2</sup>N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

**Реферат.** Произведено исследование анатомии семян *Wollemia nobilis* W. G. Jones, K. D. Hill et J. M. Allen. Анализ поперечных срезов выявил значительную паренхиматизацию семенной кожуры и наличие трех морфогенетических зон: экзотесты, мезотесты и эндотесты. Также была отмечена гетеробатмия признаков строения спермодермы, каковая (гетеробатмия) проявляется в наличии таких архаичных черт, как дифференциация мезотесты на несколько топографических зон, присутствие в мезотесте смоляных вместилищ, а также крыло, образованное экзотестой и мезотестой. Семена *W. nobilis* представляют собой переходный тип от экзомезотестального к экзотестальному (по типологии Корнера). В целом структура семенных покровов *W. nobilis* вполне вписывается в многообразие вариантов строения спермодермы у араукариевых и может быть оценена как сравнительно прогрессивный тип в пределах семейства.

**Ключевые слова.** Анемохория, мезотеста, семя, экзотеста, эндотест, *Wollemia nobilis*.

**Summary.** The seed coat anatomy of *Wollemia nobilis* W. G. Jones, K. D. Hill et J. M. Allen was carried out. In the result of analysis of transverse sections of seeds the sufficient parenchymatization of seed coats and their differentiation into three morphogenetic zones – the exotesta, the mesotesta and the endotesta was revealed. Such characters of the spermoderm as differentiation of the mesotesta into several topographic zones, presence of resin cavities in mesotesta, as well as the participation of both exotesta and mesotesta in making the wing are treated as the archaic ones. The seeds of *W. nobilis* are of transitional type between exomesotestal and the exotestal type (according to Corner's typology). In general the seed coat structure of *W. nobilis* fits into the diversity of seed coats structure in the family Araucariaceae and is treated as a progressive type within the family.

**Key words.** Anemochory, endotesta, exotesta, mesotesta, seed, *Wollemia nobilis*.

В 1994 г. в национальном парке Wollemi Wilderness, Новый Южный Уэльс, Австралия, была обнаружена группа высоких однодомных деревьев, которые в последствии были определены как новый монотипный род, входящий в семейство Araucariaceae, – *Wollemia nobilis* W. G. Jones, K. D. Hill et J. M. Allen (Jones et al., 1995).

В настоящее время семейство Araucariaceae включает в себя 3 рода (*Araucaria*, *Agathis* и *Wollemia*) и 41 вид. Современные представители семейства распространены преимущественно в Южном полушарии. Многие виды семейства Araucariaceae являются эндемиками Австралии, Новой Каледонии, о-ва Норфолк, Новой Зеландии и Новой Гвинеи, также произрастают в Южной Америке, Индонезии, Малайзии и на Филиппинах (Liguó et al., 1999; Dettmann, Clifford, 2005). Вымершие араукариевые изучены недостаточно полно. Многие остатки позднемезозойских – третичных времен из различных областей Южного полушария, которые относят к *Araucaria* и *Araucarites* (Florin, 1963; Menendez, Caccavari, 1966; Miller, 1977, 1988; Stockey, 1982), могут на самом деле принадлежать родам *Agathis*

или *Wollemia* (Cookson, Dugan, 1951; Stockey, 1994; Chambers et al., 1998). Палеоботанические исследования показали, что раньше семейство Araucariaceae имело гораздо более широкий ареал, который простирался дальше в Северном полушарии (Dettmann, Clifford, 2005). Также было установлено, что представители семейства изначально появились в триасовом периоде. Расцвет разнообразия данного семейства пришелся на юрский период, а угасание его продолжалось вплоть до конца мелового периода (Miller, 1977). Сведения о распространении рода *Wollemia* основаны на палеопалинологических данных. Известно, что возникновение рода пришлось на поздний меловой период, а в период с позднего мела до раннего третичного периода имеются находки из Антарктики, Новой Зеландии и Австралии. В позднем третичном периоде ареал рода *Wollemia* сократился до Австралии и Новой Зеландии, а в настоящее время данный род сохранился локально в качестве реликта в Юго-Восточной Австралии (Dettmann, Clifford, 2005).

Представители семейства Araucariaceae – вечнозеленые двудомные или однодомные растения со сравнительно большой сердцевинной в стволах и смолой в коре. Листья сидячие, расположены по спирали или супротивно. Шишки однополые. Мужские шишки имеют пазушное или терминальное расположение, одиночные или сгруппированы по несколько. Микроспорофиллы многочисленные, расположены по спирали. Микроспорангиев от 4 до 20, они организованы в 2 ряда, нитевидной формы. Пыльца безмешковая. Женские шишки одиночные, терминальные, созревают 2–3 года. Многочисленные брактееи расположены спирально и налегают друг на друга черепитчато (Bobrov, Melikian, 2006). Чешуя с одним семязачатком на верхней стороне у основания. Семязачаток полностью срастается с брактеей, брактееи уплощенные, одревесневшие или толстые кожистые, несущие 1 семя в базальной части, верхушка треугольная или оканчивается отростком. Шишки сразу после созревания рассыпаются, высвобождая семена – уплощенные, с крыльями, или яйцевидные, бескрылые (Ligu et al., 1999; Bobrov, Melikian, 2006).

*Wollemia nobilis* была включена в семейство Araucariaceae по ряду признаков. Для вида, как и для многих представителей двух других родов семейства, характерны широкие листья с параллельным жилкованием и слабо выраженной центральной жилкой. Микроспорофиллы с 4–9 подвешенными микроспорангиями. Пыльца *W. nobilis* не имеет воздухоносных мешков. Женские стробилы большие, с множественными чешуями, каждая из которых несет обращенный семязачаток, который впоследствии развивается в сухое крылатое семя (Jones et al., 1995). Кроме того, древесина *W. nobilis* также имеет схожие черты с древесиной других представителей семейства Araucariaceae. Так, все 3 рода семейства имеют очередное расположение пор, что отличает древесину араукариевых от других хвойных (Baker, Smith, 1910; Greguss, 1955; Phillips, 1948; Jane, 1970; Barefoot, Hankins, 1982; Wheeler et al., 1985; Heady et al., 2002). Для представителей семейства также характерно «араукароидное» перекрестное расположение пор, которое встречается только у Araucariaceae и Cycadaceae (Barefoot, Hankins, 1982; Greguss, 1955). Кроме того, для *W. nobilis*, как и для Araucariaceae в целом, характерно отсутствие утолщений, которые встречаются у мягких пород древесины (Phillips, 1948; Jane, 1970).

*Wollemia nobilis* – однодомное древесное растение высотой до 40 м, диаметр ствола до 1,2 м. Листья имеют притупленную или заостренную вытянутую форму, длиной 3–80 мм и расположены достаточно близко друг к другу, сидячие и избегающие. Кора *W. nobilis* имеет коричневый цвет, пористую, губчатую структуру и бородавчатую поверхность (Jones et al., 1995). Характерно терминальное расположение мужских и женских стробил на ветках первого порядка (рис. 1–4).

С целью проведения исследования анатомической структуры диаспор *W. nobilis* в Фондовой оранжерее Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН были собраны зрелые семена. Они были зафиксированы в 70 % -м растворе этанола. Затем, перед проведением анатомического препарирования семян, материалы были помещены в копенгагенскую смесь (этанол 96 % – 13 мл, глицерин – 0,5 мл, вода – 5 мл). Следующим этапом было изготовление поперечных срезов толщиной 20–30 мкм с помощью стандартных методов (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981). Анатомические срезы были изучены с помощью светового микроскопа Olympus CX41. Фотографии препаратов были сделаны с помощью зеркальной цифровой камеры Canon EOS 7D, которая была подключена к микроскопу через адаптер.

Форма клеток описывается для поперечного среза, если иное специально не оговаривается.

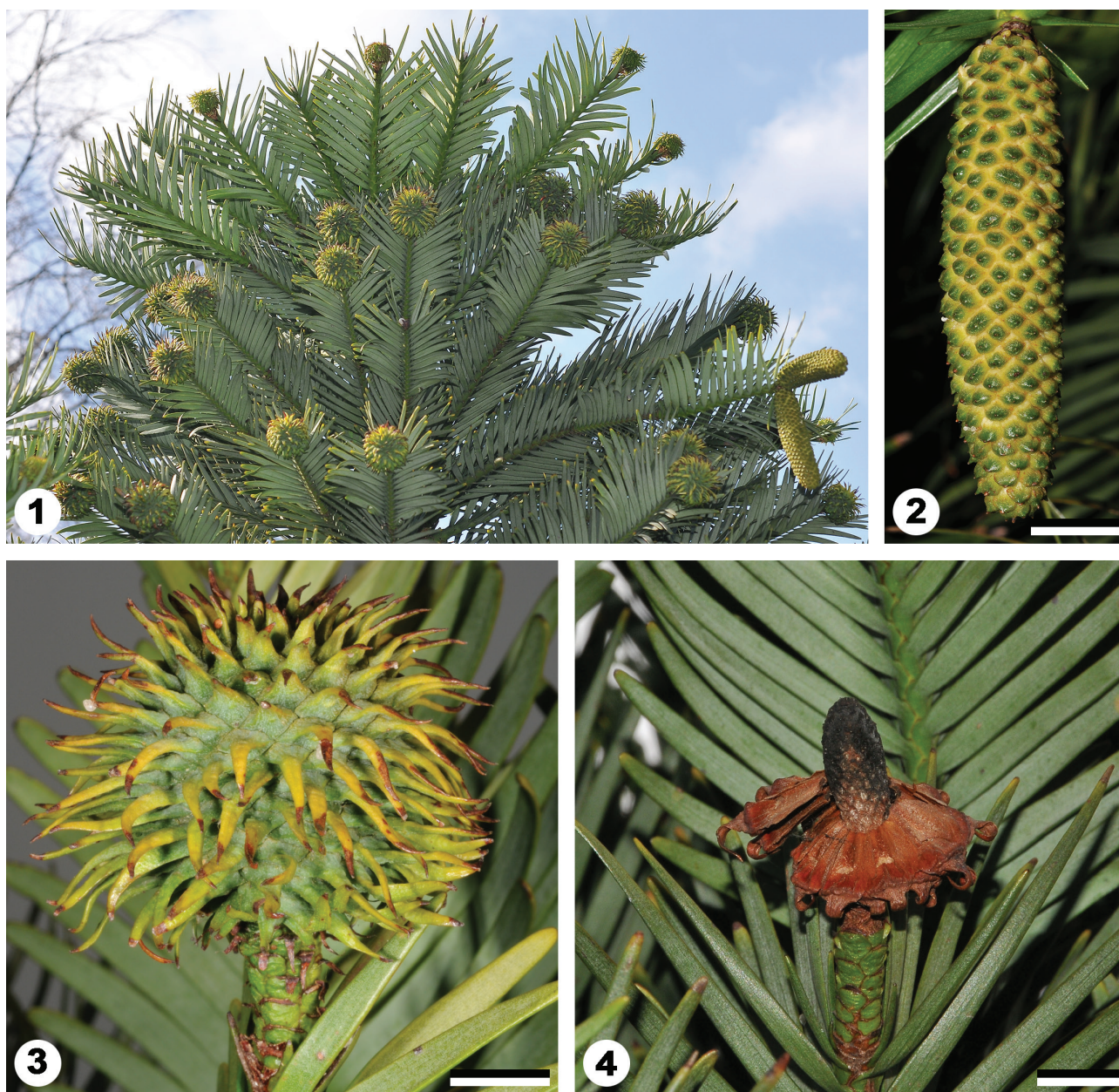


Рис. 1–4. Морфология *Wollemia nobilis*: 1 – общий вид; 2 – мужская шишка незрелая; 3 – женская шишка незрелая; 4 – женская шишка зрелая с осыпавшимися чешуями. Длина мерной линейки на рис. 2–4 – 2 см.

Экзотеста представлена только эпидермой (рис. 5, 7, 9–11), образованной тангентально удлиненными клетками овальной или полукруглой формы, наружные стенки которых выпуклые, а внутренние либо ровные, либо слегка вогнутые. На абаксиальной стороне семени клетки экзотесты заметно более уплощены тангентально. Плотное содержимое клеток экзотесты окрашено в рыже-бурый цвет. Одревесневающие клеточные стенки утолщены неравномерно: наружные примерно в два раза толще внутренних (рис. 10). Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, повторяющая скульптуру поверхности клеток.

Мезотеста образована 8–14 слоями клеток, сильно сминаемых в процессе созревания семени, и подразделена на слабо обособленную гиподерму (1–3 слоя), периферическую (2–3 слоя) и внутреннюю (5–8 слоев) зоны.

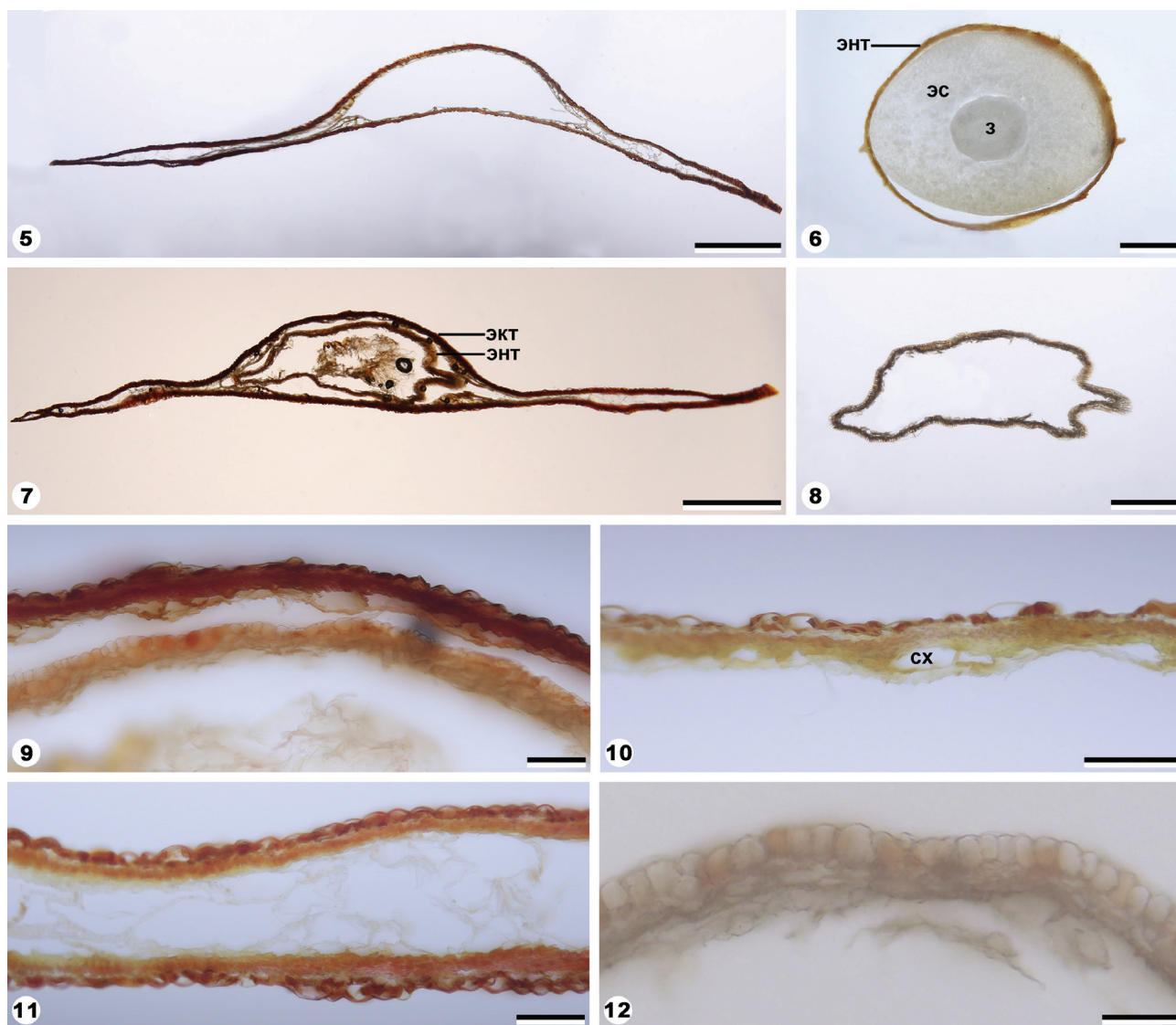


Рис. 5–12. Анатомия семян *Wollemia nibilis*: 5, 7–12 – поперечный срез через нижнюю треть семени; 6 – поперечный срез через середину; 5 – общее строение экзотесты; 6 – эндотеста с эндоспермом и зародышем; 7 – поперечный срез семени; 8 – эндотеста; 9 – фрагмент семенной кожуры с эндотестой и экзотестой; 10 – фрагмент экзотесты; 11 – латеральная часть семени; 12 – фрагмент эндотесты. Условные обозначения: з – зародыш, сх – смоляной ход, экт – экзотеста, эн – эндотеста, эс – эндосперм. Длина мерной линейки: рис. 5, 7 – 1 мм; рис. 6, 8 – 0,5 мм; рис. 9–11 – 0,1 мм; рис. 12 – 0,05 мм.

Гиподерма представлена вытянутыми тангентально смятыми тонкостенными бесцветными клетками. Изредка отдельные наружные клетки гиподермы содержат плотное окрашенное содержимое, благодаря чему не сминаются.

Периферическая зона мезотесты состоит из схожих по форме клеток, волнистые, слабо одревесневшие стенки которых заметно утолщены. Однако клетки данной зоны также сильно смяты, так что волнистые изогнутые просветы почти не видны на срезе.

Крупные тонкостенные сильно смятые клетки образуют внутреннюю зону мезотесты. Их волнистые клеточные стенки заметно окрашены, а содержимое бесцветно. Заходящие в крыло семени клетки данной зоны можно наблюдать на поперечном срезе в несмятом виде (рис. 11).

Эндотеста представлена 1–2 слоями округлых (не деформированных при созревании семени) клеток, содержимое которых окрашено в рыже-бурый цвет, а слегка утолщенные стенки – бесцветны

(рис. 6, 8, 12). Крыло семени образовано экзо- и мезотестой. В мезотестальной гиподерме наблюдаются небольшие смоляные вместилища, снабженные 1-2 слоями клеток эпителия.

Полученные нами оригинальные материалы позволяют сравнить анатомическую структуру семенной кожуры *Wollemia nobilis* с данными о представителях двух других родов семейства *Araucariaceae*. Учитывая неоднократно продемонстрированную значимость признаков строения репродуктивных структур (и в особенности – анатомии семенных покровов) для уточнения спорных вопросов систематики и филогении хвойных, можно утверждать, что представленные в настоящей статье сведения будут актуальны при дальнейших исследованиях систематического положения и филогенетических связей монотипного рода *Wollemia*.

Сравнительно небольшие (3–7 мм), снабженные двумя симметрично расположенными и равными по форме и размерам крыльями, семена *Wollemia* при созревании отделяются от шишечных чешуй и распространяются анемохорно. Это сближает их с семенами представителей рода *Agathis*, которые также распространяются с помощью ветра, благодаря двум неравно развитым крыльям (Bobrov, Melikian, 2006). Единицей диссеминации у представителей рода *Araucaria* (за исключением *Araucaria bidwillii* Hook.) является не отдельное семя, а комплекс из шишечной чешуи с приросшим к ней семенем (Bobrov, Melikian, 2006). И хотя диаспоры *Araucaria* также распространяются анемохорно, очевидно, что способность к анемохории достигается благодаря иным, нежели у *Agathis* и *Wollemia*, структурным особенностям. Это хорошо заметно при сравнении анатомической структуры спермодермы у различных видов *Araucaria* и *Agathis*.

Для представителей рода *Araucaria* характерна многослойная спермодерма, дифференцированная на морфогенетические зоны и различные типы тканей, снабженная проводящими пучками, лишенная секреторной системы. В пределах рода можно наблюдать следующие направления структурных преобразований спермодермы: редукция проводящей системы, уменьшение числа клеточных слоев, гистологическое упрощение, тенденция к переходу от экзомезоэндотестальности к экзотестальному типу (Bobrov, Melikian, 2006).

Род *Agathis* по структуре семенной кожуры распадается на две группы таксонов: первая группа объединяет малезийско-меланезийские и квиндслендские виды, а вторая – новокаледонские и новозеландские. Семена представителей первой группы экзомезотестальные, крыло образовано экзотестой и мезотестой; мезотеста массивная, образована несколькими склеренхимными зонами, клетки которых вытянуты в разных направлениях. Для новокаледонско-новозеландской группы характерен экзотестальный тип семени, крыло которого образовано экзотестой; мезотеста заметно паренхиматизирована. Таким образом, строение спермодермы второй группы видов *Agathis* можно рассматривать как более прогрессивный вариант, способствующий снижению массы диаспор. К прогрессивным признакам спермодермы у всего рода *Agathis* следует отнести отсутствие секреторных тканей и васкуляризации семенных покровов (Bobrov, Melikian, 2006).

Таким образом, спермодерму *Wollemia nobilis* можно рассматривать как весьма прогрессивный тип в сравнении с другими араукариевыми. По уровню специализации ее можно было бы соотнести с новогвинейскими видами *Araucaria* (например, *A. schumanniana* Warb.: Bobrov, Melikian, 2006) и новозеландско-новокаледонскими видами *Agathis* (например, *A. australis* (D. Don) Lindl.: Bobrov, Melikian, 2006). Об этом свидетельствует значительная паренхиматизация семенной кожуры, а также наблюдаемый переход к экзотестальности. Клеточные стенки периферической зоны мезотесты *Wollemia nobilis* одревесневают слабо и практически не выполняют механической функции, которая переходит к весьма специализированным клеткам экзотесты. По-видимому, одревеснение клеточных стенок периферической зоны мезотесты происходит на позднем этапе развития семени. Это предположение хорошо объясняет тот факт, что клетки данной зоны в зрелом семени сильно смяты. Можно сказать, что в спермодерме *Wollemia nobilis* зафиксирована стадия перехода от экзомезотестального к экзотестальному типу семени. Прогрессивной особенностью можно назвать и однослойную эндотесту, представленную специализированными клетками.

Необходимо отметить и гетеробатмию признаков строения спермодермы *Wollemia nobilis*, которая проявляется в наличии таких архаичных черт, как дифференциация мезотесты на несколько зон, присутствие в мезотесте смоляных вместилищ, а также крыло, образованное экзотестой и мезотестой.

В целом структура семенных покровов *Wollemia nobilis* вполне вписывается в многообразие вариантов строения спермодермы у араукариевых и может быть оценена как сравнительно прогрессивный тип в пределах семейства.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ 18-118021490111-5) на базе УНУ «Фондовая оранжерея».

#### ЛИТЕРАТУРА

- Прозина М. Н.** Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 205 с.
- Baker R. T., Smith H. G.** A research of the Pines of Australia // a nature research journal, 1910 – Vol. 85. – Pp. 465–466.
- Barefoot A. C., Hankins F. W.** Identification of Modern and Tertiary Woods. – Oxford: Clarendon Press, 1982. – 189 pp.
- Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P.** A new class of coniferophytes and its system based on the structure of the female reproductive organs // Komarovia, 2006. – Vol. 4. – Pp. 47–115.
- Chambers T. C., Drinnan A. N., McLoughlin S.** Some morphological features of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*: Araucariaceae) and their comparison to Cretaceous plant fossils // International Journal of Plant Sciences, 1998 – Vol. 159. – Pp. 160–171.
- Cookson I. C., Dugian S. L.** Tertiary Araucariaceae from south-eastern Australia, with notes on living species // Australian Journal of Scientific Research, Series B, 1951. – Vol. 4 – Pp. 415–449.
- Dettmann M. E., Clifford H. T.** Biogeography of Araucariaceae // Australia and New Zealand forest histories: Araucarian forests. Ed. J. Dargavel. – Australia and New Zealand: Australian Forest History Society, 2005. – Pp. 1–9.
- Florin R.** The distribution of conifer and taxad genera in time and space // Acta horti Bergiani, 1963 – Vol. 20 – Pp. 121–312.
- Greguss P.** Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy – Budapest: Akadémiai Kiadó, 1955. – 263 pp.
- Heady R. D., Banks J. G., Evans P. D.** Wood anatomy of Wollemi pine (*Wollemia nobilis* Araucariaceae) // LAWA Journal, 2002. – Vol. 23(4). – Pp. 339–357.
- Jane F. W.** The structure of Wood. 2<sup>nd</sup> Ed.– London: A. & C. Black, 1970. – 478 pp.
- Jones W. G., Hill K. D., Allen J. M.** *Wollemia nobilis*, a new living Australian genus and species in the Araucareaceae // Telopea, 1995 – Vol. 6. – Pp. 173–176.
- Liguo F., Nan L., Mill R. R.** Araucariaceae // Flora of China, 1999. – Vol. 4. – Pp. 9–10.
- Menendez C. A., Caccavari M. A.** Estructura epidérmica de Araucaria nathorsi Dus. // Amegheniana, 1966. – Vol. 4 – Pp. 195–199.
- Miller C. N.** Mesozoic conifers // Botanical Review, 1977. – Vol. 43 – Pp. 218–280.
- Miller C. N.** The origin of modern conifer families // Origin and Evolution of Gymnosperms, 1988 – Pp. 448–486.
- O'Brien T. P., McCully M. E.** The study of plant structure: principles and selected methods. – Melbourne: Termacarphy Pty. Ltd., 1981. – 357 pp.
- Phillips E. W. J.** Identification of softwoods by their microscopic structure // Forest products research Bulletin, 1948. – Vol. 22. – Pp. 1–55.
- Stockey R. A.** The Araucariaceae: an evolutionary perspective // Review of Paleobotany and Palynology, 1982. – Vol. 37. – Pp. 133–154.
- Stockey R. A.** Mesozoic Araucariaceae: morphology and systematic relationships // Journal of Plant Research, 1994. – Vol. 107. – Pp. 493–502.
- Wheeler E. A., Pearson C. A., LaPasha T. Zack, W. Hatley.** Computer-aided wood identification. – North Carolina: Buelletin 474, 1985. – 160 pp.