

МЕСТО В СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СЕМЕЙСТВА CERATOPHYLLACEAE

Вопрос о месте семейства Ceratophyllaceae в филогенетическом древе покрытосеменных до сих пор остается открытым. Еще Броньяр (Brongniart, 1827), а затем и Грей (Gray, 1837) сблизили это семейство с группой нимфейных, основываясь главным образом на некоторых общих чертах внешней морфологии. Страсбургер (Strasburger, 1902) нашел некоторое сходство роголистников с лотосами в строении плода и семени и тем самым подтвердил возможность сближения этого семейства с нимфейными. Ван-Тигем (Van-Tieghem, 1891), находя однополость цветков Ceratophyllaceae весьма существенным и главным признаком, считает возможным включить их в порядок Myrcales, т. е. помещает их в непосредственном соседстве с семействами Myricaceae и Betulaceae, что является, конечно, парадоксальным. Сближают роголистниковые с нимфейными в своих работах Рендль (Rendle, 1952), Хатчинсон (Hutchinson, 1926, 1959), Лотси (Lotsy, 1911) и др. Однако Гундерсен (Gundersen, 1950), включая семейство Ceratophyllaceae в порядок Ranales, помещает семейство Nymphaeaceae в порядок Magnoliales, тем самым как бы подчеркивая отсутствие между этими двумя семействами близких родственных связей. А. Л. Тахтаджян (1959) считает возможным поместить сем. Ceratophyllaceae в порядок Nymphaeales наряду с семействами Cabombaceae, Nymphaeaceae и Barclayaceae; при этом семейство Nelumbonaceae совершенно справедливо выделяется им в отдельный порядок Nelumbonales.

Таким образом, в литературе мы встречаемся с весьма противоречивыми взглядами на филогенетические связи этого интересного во многих отношениях семейства.

С целью выяснения данного вопроса мы решили изучить анатомическое строение спермодермы представителей этого монотипного семейства и провести по возможности полное сравнение признаков роголистниковых с представителями порядков Nymphaeales и Nelumbonales.

Уже по своей морфологии роголистники резко отличны от типичных нимфейных—это некрупные лишенные корня водные травы, свободно плавающие в воде. Листья у них мутовчатые, глубоко, часто виль-

часто рассеченные, сегменты их хрупки и снабжены небольшими зубчиками; все листья подводные, плавающих на поверхности листьев у роголистников не бывает. Особенно интересно отметить полную редукцию корня у этих растений, причем на стеблях не образуется даже придаточных корней. Ничего подобного мы не встречаем среди представителей лotosовых и нимфейных. Все они прикреплены к субстрату, главный корень вначале у всех развит, однако вскоре по прорастании он приостанавливает свое развитие, тем не менее на корневищах возникает множество придаточных корней. Все эти растения наряду с подводными листьями развивают много плавающих листьев. Правда у представителей рода *Cabomba* основная масса листьев—подводная, причем листья также глубоко расчленены на сегменты, но ко времени цветения у кабомбовых развиваются нормальные, надводные щитовидные листья.

Из анатомических признаков роголистниковых необходимо отметить полное отсутствие лигнификации, наличие большего количества хлоропластов в эпидерме листа, чем в клетках мезофилла, что отличает их от представителей сравниваемых порядков. Общим для всех этих растений является полное отсутствие сосудов, наличие воздухоносных полостей в стеблях и листьях, а также рыхлый мезофилл в листьях, что, несомненно, свидетельствует об одинаковых условиях обитания. Для некоторых представителей *Nymphaeales*, особенно для кабомбовых, присуще наличие весьма характерного слизистого покрова на стеблях и других органах. Такой покров отсутствует у роголистников, правда, у них имеются своеобразные слизесодержащие волоски, которые встречаются на листьях и микроспорофиллах, но они резко отличаются по своей структуре от слизевых волосков других растений, на что обращают особое внимание Страсбургер (Strasburger, 1902) и Арбер (Arber, 1920).

Цветки представителей рода *Ceratophyllum*, мелкие, однополые, с простым околоцветником, подводные, расположены по одному в мутовке листьев, редко можно встретить на одной и той же особи женские и мужские цветки вместе. Цветки же представителей сравниваемых родов в основном довольно крупные, обоеполые, с ярким околоцветником, что свидетельствует об их энтомофильности. Околоцветник мужского цветка роголистников мелкий, невзрачный, из 10—14 листочков, микроспорофиллы своеобразного строения с погруженными в ткань микроспорангиями, они располагаются спирально на несколько удлиненном цветоложе. Число их варьирует от 8 до 16. Пыльники удлиненные, располагаются обособленно и раскрываются интрорзно (рис. 1). Микроспоры мелкие, разнообразной формы, но наиболее часто можно встретить овально-цилиндрические. Они безбороздные и беспоровые, спородерма их чрезвычайно тонка (0,68—0,72μ).

По поводу структуры спородермы роголистников в литературе мы встречаем весьма разноречивые мнения. Так, Страсбургер и Рендль

считают, что у пыльцевого зерна имеется только одна тонкая гиалиновая оболочка— „по всей вероятности интина“. Более тщательно исследовав микроспоры роголистников, Муравьев (Muraviev, 1945) и Митройу (Mitroiu, 1963) наглядно показывают наличие двух оболочек. По предложению Муравьева, обе оболочки (гиалиновые и химически мало отличающиеся друг от друга), по-видимому, гомологичны интине. Мы специально исследовали микроспоры *Ceratophyllum demersum* L. и убедились, что у этого вида, кроме двух ранее отмеченных

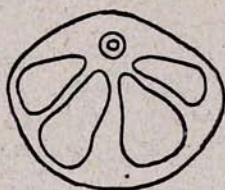
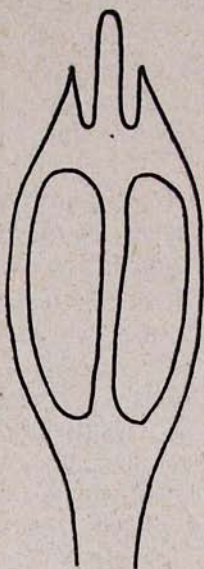


Рис. 1. Строение микро-
спорофилла *Ceratophyl-
lum demersum* L. (X80)
(пыльники погружены в
ткань микроспорофилла)

гиалиновых и химически идентичных оболочек, имеется снаружи чрезвычайно тонкая мембрана экзины с еле заметной точечной скульптурой. Интересно отметить, что толщина спородермы не во всех местах одинакова, в некоторых местах она несколько толще, тогда оба слоя интины хорошо видны, в других местах, по-видимому, там, где раньше располагалась единственная, ныне редуцированная борозда, спородерма очень тонка. Микроспоры же представителей нимфейных и лотосовых имеют хорошо развитую крепкую экзину, а также и интину. Причем у нимфейных пыльцевые зерна однобороздные, а у лотосовых—трехбороздные. Опыление у представителей р. *Ceratophyllum* происходит под водой, пыльца распространяется во взвешенном состоянии в толще воды, этот интересный факт впервые описан Дельпино и Ачерсоном (Delpino and Ascherson, 1871).

Женские цветки роголистников тоже мелкие, они имеют невзрачный околоцветник из 10—14 листочков, которые окружают гинецей с единственным семезачатком. Семезачаток имеет один интегумент, из которого развивается очень тонкая спермодерма (3—4 слоя), выполняющая только трофическую функцию. Однако в литературе существует мнение, что спермодерма у некоторых видов формируется за счет нескольких наружных слоев нуцеллуса (Н. В. Цингер, 1858), но мы этого не наблюдали у изученных видов.

Плод у роголистников—орешек. На поверхности его имеются ярко выраженные шипы, причем их размеры, количество и характер распределения по поверхности плода является одним из важных диагностических признаков видов рода *Ceratophyllum*.

У *Ceratophyllum demersum* L. спермодерма представлена тремя слоями клеток (рис. 2). Наружные стенки клеток наружной эпидермы округлой формы и покрыты слоем кутикулы. Клетки паренхимы довольно крупные и не сдавленные. Клетки внутренней эпидермы силь-

но сплющены. В клетках спермодермы *Ceratophyllum submersum* L. наблюдаются остатки запасных питательных веществ. Спермодерма *Ceratophyllum submersum* L. также представлена тремя слоями клеток (рис. 3); средний слой (паренхима) состоит из сдавленных клеток, в то время как клетки наружной и внутренней эпидермы довольно крупные и не деформированы. Клетки наружной эпидермы у этого вида значительно крупнее, причем наружные стенки этих клеток утолщены за счет клетчатки.

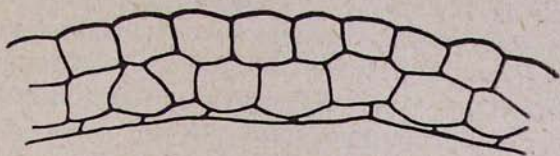


Рис. 2. Строение зрелой спермодермы *Ceratophyllum demersum* L. (X200).

Спермодерма *Ceratophyllum plathyacantum* Cham. носит черты сходства с семенной кожурой *C. demersum* L. Наружные стенки клеток наружной эпидермы также не сильно утолщены, слой паренхимы представлен несколько сдавленными клетками, но зато клетки внутренней эпидермы крупнее, чем у *Ceratophyllum demersum* L.

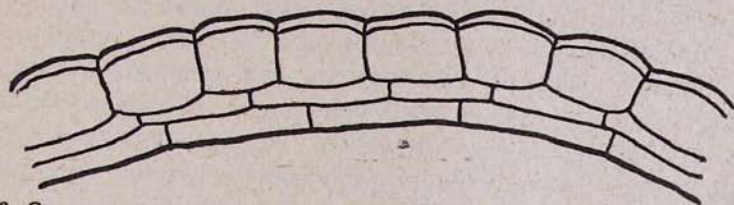


Рис. 3. Строение зрелой спермодермы *Ceratophyllum submersum* L. (X200).

Таким образом, неутолщенные клетки спермодермы у роголистников несут трофическую функцию. Защитную функцию семени несет у представителей *Ceratophyllum* оболочка плода, которая складывается из многих слоев клеток. Наружная оболочка плода нежная, она сформирована из крупных тонкостенных клеток, наполненных воздухом, что облегчает его вес. Под этой нежной оболочкой, плотно прилегая к ней, лежит крепкая одревесневшая оболочка плода из множества слоев клеток. Здесь наблюдается несколько слоев некрупных, окрашенных темно-коричневым пигментом клеток: 2—3 снаружи и один—самый внутренний, прилегающий непосредственно к спермодерме. Основная масса оболочки сложена из довольно крупных, толстостенных клеток, стенки которых пронизаны множеством поровых канальцев. Количество и размеры их варьируют у различных видов, но план строения

у всех видов общий. Семена роголистников лишены запасющих тканей, все запасные питательные вещества находятся в семедолях.

У представителей *Nymphaeales* и *Nelumbonales* спермодерма формируется из двойного интегумента, причем у нимфейных она несет не только трофическую, но и защитную функцию. Главная масса питательных веществ содержится в семенах *Nymphaeales* в перисперме и эндосперме. Семенная кожура у *Nelumbo* хотя и формируется из двух интегументов, но тоже несет только трофическую функцию, так как к моменту созревания ее клетки сильно деформируются, некоторые из них, не утолщаясь, увеличиваются, но большинство облитерируется. Защитную функцию у *Nelumbo*, также как у *Ceratophyllum*, несет оболочка орешка, которая довольно крепкая, толстая и представлена многими слоями толстостенных клеток.

Часть органов зародыша семени роголистников хорошо развита, он состоит из двух массивных, мясистых семедолей, занимающих всю внутреннюю полость семени. Между семедолями располагается сильно развитая плюмула, которая уже дифференцирована на заметные узлы и междоузлия. Гипокотиль почти не развит, зародышевый корешок (радикула) рудиментарный. В плюмule роголистников можно рассмотреть уже от 5 до 10 узлов, с расположенными на них в мутовках листьями. Строение зародышевой почечки и особенно морфология проростка роголистников является одним из диагностических признаков. Так, Шлейден (Schleiden, 1837, 1838), Эйхлер (Eichler, 1878), Гуппи (Guppy, 1894), а также Арбер (1920), считают, что у *Ceratophyllum demersum* первая пара листьев линейная и расположена крестообразно по отношению к семедолям. В дальнейшем можно проследить все переходы к нормальным листьям, которые уже формируются в 4—5-м узле. Изучение зародыша и проростка *Ceratophyllum echinatum* Gray (Gray, 1837, Muenscher, 1940), показало, что он отличается от других видов уже тем, что первая пара листьев вильчато рассечена, т. е. этот вид не развивает простых листьев в первом узле. Нормальные же (взрослые) листья формируются уже во втором узле. Интересным является тот факт, что у роголистников уже в зародыше выражены признаки строения взрослого растения.

Зародыш у представителей *Nymphaeales* в момент отделения семени от материнского растения чрезвычайно мелкий. В дальнейшем он дифференцируется в течение определенного времени у разных родов, однако остается довольно мелким и, конечно, не бывает таким развитым, как у роголистников. При прорастании у них образуется вначале шиловидный узкий лист, а в дальнейшем подводные листья. С. Ю. Турдиев (1960), занимаясь изучением особенностей прорастания нимфейных, выявляет резко отличающиеся 3 фазы с момента прорастания до формирования нормально плавающих листьев.

Строение зародыша у лотосовых несколько напоминает роголистниковые, так как он состоит из двух массивных семедолей, между которыми располагается крупная зародышевая почечка. Однако диф-

ференциация ее не так сложна, ибо в плюмуле присутствуют только два довольно крупных, зеленых зародышевых листа, между которыми располагается почечка. Так же как и у роголистников, у лотосовых нет эндосперма и перисперма, запасные питательные вещества локализованы в семедолях.

При прорастании семян у *Ceratophyllum* семедоли не выходят из оболочки плода, хорошо дифференцированная на узлы и междоузлия плюмула очень скоро дает вполне развитый побег, причем главный корень, который у нимфейных и лотосовых функционирует довольно короткий промежуток времени, у роголистников совершенно не развивается. Однако у представителей *Nymphaeales* и *Nelumbonales*, когда главный корень прекращает свое существование, возникает большое количество придаточных корней, чего не наблюдается у роголистников.

Таким образом как видно из вышеприведенного сопоставления, роголистниковые, которые представляют весьма специализированное семейство водных растений, не только не имеют общих черт с представителями семейств *Nymphaeaceae*, *Sabombaceae*, *Barclayaceae*, но и резко отличаются многими, весьма существенными признаками. По-видимому, это семейство не имеет прямых родственных связей с порядком *Nymphaeales*.

С представителями *Nelumbonaceae* роголистниковые имеют ряд общих черт, а именно: плод-орешек, строение зародыша, особенно наличие сильно развитой плюмулы, спермодерма, несущая только трофическую функцию. В свое время Грей и Страсбургер обратили внимание на некоторое сходство в строении плюмулы этих родов и посчитали возможным их сблизить. Конечно, можно бы, основываясь на этих признаках, сблизить *Nelumbonaceae* и *Ceratophyllaceae*, считая, что они произошли от одного предка, но специализировались в разных направлениях. Так, лотосовые эволюировали в направлении выхода на сушу, а представители *Ceratophyllaceae* максимально приспособились к условиям существования в воде.

Однако, несмотря на некоторые общие черты у этих семейств, роголистниковые резко отличаются от лотосовых многими существенными признаками: внешняя морфология, однополые цветки, структура микроспорофиллов, строение оболочки микроспор, один интегумент и т. д. Конечно, происхождение этих двух семейств от общего предка не исключено. Однако, если это и было так, то в процессе эволюции они чрезвычайно далеко разошлись друг от друга. Поэтому целесообразно это специализированное, чрезвычайно обособленное и в высшей степени приспособленное к водным условиям существования семейство выделить в отдельный порядок *Ceratophyllales*.

Надо сказать, что порядок *Ceratophyllales* впервые упоминается в работе Накай (Nakai, 1930). Кроме того, о нем вскользь говорит и Немец (Nemejc, 1956). Однако Немец не дает при этом никакого обоснования и не определяет его объема. К тому же в его схеме фи-

логенетических связей порядков группы Polycarpicae, где он выделяет такие новые „порядки“, как Degeneriales, Winterales, Calycanthales и др., порядок Ceratophyllales почему-то отсутствует. При графическом изображении филогенетического древа покрытосеменных, по всей вероятности, надо поставить этот порядок в достаточном отдалении от Nymphaeales, несколько ближе к Nelumbonales. По-видимому, порядок Ceratophyllales является одной из слепых ветвей эволюции среди Magnolianae.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую благодарность профессору А. Л. Тахтаджяну, под чьим руководством была выполнена данная работа и также выражает искреннюю признательность профессору В. К. Василевской и доктору биологических наук Л. А. Куприяновой за ценные консультации.

Ереванский государственный
университет

Ա. Պ. ՄԵԼԻԿՅԱՆ

CERATOPHYLLACEAE ՀԱՏԱՆԻՔԻ ԱԶԳԱԿՑԱԿԱՆ ԿԱՊԵՐԸ ԵՎ ՆՐԱ ՏԵՂԸ ԾԱԾԿԱՍԵՐՄԵՐԻ ՀԱՄԱԿԱՐԳՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մասնագետները Ceratophyllaceae ընտանիքը դասակարգում են ժածկա-
սերմերի տարբեր կարգերի մեջ:

Սերմնամաշկի անատոմիայի, փոշեհատիկների կառուցվածքի, սաղմի կազ-
մության և այլ ձևակազմական տվյալների հիման վրա հոգվածում համեմատ-
վում են Nelumbonales ու Nymphaeales կարգերը և եղջերատերևազգիների
ներկայացուցիչները:

Պարզվում է, որ Ceratophyllaceae ընտանիքի ներկայացուցիչները բազ-
մաթիվ հատկանիշներով խիստ տարբերվում են վերը նշված կարգերի ներ-
կայացուցիչներից և չունեն որևէ ազգակցական կապ նրանց հետ:

Հեղինակը հնարավոր է համարում այս մեկուկուսուցված ընտանիքը առանձ-
նացնել որպես Ceratophyllales ինքնուրույն կարգ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Меликян А. П. 1964. О возможности применения признаков строения спермо-
дермы для систематики нимфейных. Изв. АН Арм. ССР, Биол. науки, т. 17,
№ 1.
- Меликян А. П. 1964а. Сравнительная анатомия некоторых представителей се-
мейства Nymphaeaceae. Бот. журн., т. 49, № 3.
- Меликян А. П. 1964б. Применение данных анатомии спермодермы к систематике
и филогении нимфейных. Второе Моск. совещ. по филогении раст. Тезисы
Докладов. М.
- Снигиревская Н. С. 1964. Материалы к морфологии и систематике рода Ne-
lumbo Adans. Флора и сист. высш. раст., т. 13; 104—172.

- Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.
- Турдиев С. Ю. 1960. Некоторые особенности прорастания семян и формирования проростков нимфейных. Тр. Алма-Атинск. Бот. сада АН Каз. ССР, т. 5.
- Цингер Н. В. 1958. Семья, его развитие и физиологические свойства. М.
- Arber A. 1920. Water plants. Cambridge.
- Brongniart A. 1827. Memoire sur la Generation et le Developpement de l'Embryon dans les vegetaux phanerogames. Ann. des. sci. nat., v. 12: 14—53; 145—172; 225—296.
- Delpino F. and P. Ascherson. 1871. F. Delpino's Eintheilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung über die Badruchtungsvorgänge bei wasserpflanzen. Bot. zeit. Jahrg. 29.
- Eichler A. W. 1878. Blüthendiagramme, I, II. Leipzig.
- Gray A. 1837. Remarks on the Structure and Affinities of the Ceratophyllaceae. Annals of the Lyceum of Nat. Hist. New York, v. IV.
- Gundersen A. 1950. Families of Dicotyledons. Waltham, Mass. Chron. Bot. ce.
- Guppy H. B. 1894. Water plants and their ways. Ceratophyllum demersum. Sci.-Gossip., v. 1, N. S.
- Hutchinson S. 1926 (1959). The families of flowering plants. Oxford.
- Lotsy I. P. 1911. Vorträge über Botanische stammesgeschichte. Jena.
- Mitroiu N. 1963. Contribuții la studiul palinologic al unor familii dintre Polycarpicae (Ranales). Studii și cer. de biol. ser. Biol. veget. 2, t. XV.
- Mouraviev I. 1945. Recherches sur la microspore du genre Ceratophyllum. La membrane pollinique. Bull. soc. Linn. Lyon.
- Muenschner W. C. 1940. Fruits and seedlings of Ceratophyllum. Amer. Journ. Bot. 27: 231—234.
- Nakai. 1930. Extractus ex plalect. pro aluminis bot. Univer. Imper. Tokyo.
- Němejč F. 1956. On the problem of the origin and phylogenetic development of the Angiosperms. Acta Musei Nat. Pragae, 12, B. 2—3: 59—143.
- Rendle A. B. 1952. The classification of flowering plants. Cambridge.
- Schleiden M. S. 1837. Beiträge zur kenntniß der Ceratophylleen. Linnaea, Bd. 11: 513—542.
- Schleiden M. S. 1838. Berichtigen und Nachträge zur Kenntnis der Ceratophylleen. Linnaea, Bd. 11: 513—542.
- Strasburger E. 1902. Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum demersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. wiss. Bot. 37.
- Takhtajan A. L. 1959. Evolution der Angiospermen. Jena.
- Takhtajan A. L. 1964. The taxa of the higher plants above the rank of order. Taxon 13 (5).
- Tieghem Ph. van. 1891. Traité de botanique, v. 1—2. Paris.