

Г. Г. О Г А Н Е З О В А
АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПЛОДА И СЕМЕНИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ПОДСЕМЕЙСТВА ASPARAGOIDEAE В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

На основании сравнительно-анатомического изучения плодов и семян некоторых спаржевых в онтогенезе, обосновывается естественность объединения *Asparagoideae sensu Engleri* в единое подсемейство. Установлено, что характерной особенностью семени спаржевых является развитие многорядного, толстостенного эндосперма, который составляет основную часть объема семени. Семенная кожура в подсемействе эволюирует в двух направлениях: в сторону образования ксероморфных структур, крайняя форма — *Asparagus*, и мезоморфных структур, крайняя форма — *Ruscus*, *Convallaria* и другие, с рядом переходных форм между ними (в частности *Paris*). Обосновывается точка зрения автора о первичности семенной кожуры *Paris* и вторичности семенной кожуры *Asparagus*, *Ruscus* и некоторых других родов. Согласно полученным данным, между подсемействами *Scilloideae* и *Asparagoideae* существует близкое родство.

Настоящее исследование, посвященное представителям подсемейства *Asparagoideae*, представляет собой продолжение сравнительно-анатомического изучения плодов и семян лилейных. Поскольку в первой публикации (4) изложены современное состояние вопроса, основные принципы исследования и методический подход, на этом в настоящей работе мы останавливаться не будем.

В работе мы придерживаемся энглеровского объема и таксономического ранга спаржевых (16), хотя существует множество других интерпретаций, в частности, возведение *Asparagoideae* в ранг отдельного семейства *Asparagaceae* (10, 19, 21), иногда эту группу растений в несколько измененном объеме именуют семейством *Convallariaceae* (11, 17, 22, 23) или *Ruscaceae* (15). В своих работах Хатчинсон (19, 20) из этого объема выделяет отдельные семейства: *Ruscaceae* — *Ruscus*, *Danae*, *Semele*; *Trilliaceae* — *Trillium*, *Paris*, *Scoliopus*, *Medecla*, оставляя *Asparagus*,

Convallaria, *Polygonatum* и другие роды в качестве триб *Asparageae*, *Convallarieae*, *Polygonateae* семейства *Liliaceae*. В работе Хубера (18) из энглеровского объема подсемейства *Asparagoideae* выделяются отдельные семейства: *Asparagaceae*, *Ruscaceae*, *Trilliaceae* и *Convallariaceae*.

Задачей настоящего исследования является уточнение таксономического ранга этой группы лилейных, ее объема и взаимоотношений между родами, на основании данных исследования плодов и семян в онтогенезе.

В работе использовался, главным образом, материал по кавказским родам, что вместе с некоторыми предварительно изученными родами, такими как *Streptopus Michx.*, *Smilacina Desf.*, *Reineckia Kunth.*, *Rohdea Roth.*, *Disporum Salisb.*, *Clintonia Rafin.* (Оганезова, неопубликованные данные) составляет более половины из числа родов *Asparagoideae*. Сведения по изученному материалу приводятся в таблице (табл. I).

Asparagus L. Существует классическое описание семенной кожуры *A. officinalis L.* (23), авторы которого обнаружили преимущественное развитие наружной эпидермы первого интегумента, сохранение нуцеллуса до середины онтогенеза семени. В зрелом семени клетки нуцеллуса и второй интегумент сминаются до неклоточного состояния, образуя прослойку подобную кутикулле; часть паренхимы первого интегумента также сминается, но сохраняет клеточную структуру. Описанные авторами закономерности развития семенной кожуры у спаржи в общих чертах характерны и для другой группы лилейных — подсемейства *Scilloideae* (5). Некоторые сведения по семенной коже спаржи приводятся в работе Таманян К. Г. (8). Наши исследования дополняют и подтверждают данные более ранних работ.

Завязь спаржи трехгнездная с одним или двумя анатропными семязачатками в каждом гнезде; из этого количества развиваются один или два зрелых семени, остальные элиминируют. Эпидерма стенки завязи (§ 172)[§] представлена радиально удлинненными клетками с утолщенной наружной стенкой, выстилающая эпидерма из тангентально удлинненных прямоугольных клеток с утолщенными периклиналильными стенками. Основная ткань представлена 14–15 рядами округлой, сравнительно крупноклеточной паренхимы, среди которой встречаются идиобласты с рефидами. Проводящие пучки развиваются только в центре стенки каждого гнезда завязи и в колонке. В перегородках

[§]В тексте вместо видовых названий цитируются коллекционные номера (см. табл. I).

Коллек- ционный номер	Виды	Место сбора, коллектор	Дата сбора	Стадия зрело- сти
I	2	3	4	5
	Триба <i>Asparagea</i> Engl.			
39.	<i>Asparagus verticillatus</i> L.	АрмССР, Араратский р-н, окр. Веди, г. Кетуз. Оганезова Г.	16.6.1977	Ндэр. пл. *
58.	<i>A. persicus</i> Baker	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван. Мирзоева Н.	20.8.1977	Дэр., зр. пл.
172.	<i>A. persicus</i>	АрмССР, Анииский р-н, окр. Ани- пемза. Оганезова Г.	21.6.1978	Ц., ндэр. пл.
171.	<i>A. breslerianus</i> Schult.	НахАССР, окр. Нахичевана, соле- рудник. Оганезова Г.	22.6.1978	Дэр., зр. пл.
208.	<i>Ruscus hypophyllum</i> L.	Из коллекции оранжереи БИН АН АрмССР, Ереван. Шароев Э.	27.12.1978	Ц.
80.	<i>R. hypophyllum</i>	АджАССР, Батуми, бот. сад. Вышен- ская Т.	18.4.1978	Ндэр., дэр., зр. пл.
10.	<i>R. hypophyllum</i>	РСФСР, Краснодарский кр., Красная поляна х. Ачишко. Габриэлян Э. БРЕ № 25249	20.8.1953	Зр. пл.
74.	<i>R. aculeatus</i> L.	Из коллекции оранжерей БИН АН СССР, Ленинград. Иванов Н.	20.4.1978	Ндэр., зр. пл.
9.	<i>R. aculeatus</i>	АбхАССР, Пицунда. Казнак, шел- ковников. БРЕ № 13090.	2.1.1907	Зр. пл.

Принятые сокращения: ц. — цветки; пл. — плоды; с. — семена; ндэр. — незрелые; дэр. — дозревающие; зр. — зрелые.

134

1	2	3	4	5
207.	<i>R.ponticus</i> Woronow	Из коллекции оранжерей БИН АН АрмССР, Ереван. Шароев Э.	27.12.1978	ц.
78.	<i>R.ponticus</i>	РСФСР, Сочи, дендропарк. Василевская В., Борисовская Г.	22.8.1977	Дэр., зр. пл.
219.	<i>Danae racemosa</i> Reichb.	Из коллекции оранжерей БИН АН АрмССР, Ереван. Шароев Э.	23.2.1979	ц.
73.	<i>D.racemosa</i>	Из коллекции оранжерей БИН АН СССР, Ленинград. Иванов Н.	20.4.1978	Зр.пл.
77.	<i>D.racemosa</i>	РСФСР, Сочи, дендропарк. Василевская В., Борисовская Г.	22.8.1977	НДЗР.пл.
63.	<i>D.racemosa</i>	УкрССР, Ялта, Никитский бот.сад. Кузнецов С.	15.11.1977	Зр.пл.
	Триба Polygonateae Benth.			
338.	<i>Polygonatum</i> sp.	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван. Мирзоева Н.	22.5.1979	ц.
168.	<i>P.glaberrimum</i> C.Koch	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван. Н.Мирзоева.	18.6.1978	Ндэр.пл.
390.	<i>P.polyanthemum</i> Dietr.	АрмССР, окр.Кировакана. Оганезова Г.	18.8.1979	Дэр.пл.
406.	<i>P.polyanthemum</i>	АрмССР, Азизбековский р-н, ур. Доли. Мулкиджанян Я. ЕРЕ №81184.	16.7.1964	Зр.пл.
196.	<i>P.officinale</i> All.	Италия, Аоста, бот.сад.		Зр.с.
206.	<i>P.maximowiczii</i> F.Schmidt	СССР, Сахалин, Новоалександровск, бот.сад.		Зр.с.
405.	<i>P.multiflorum</i> All.	АрмССР, окр.Дилижана, Шах-даг. Гроссгейм А.А. ЕРЕ №18421.	12.8.1923	Зр.пл.
64.	<i>Maianthemum bifolium</i> F.W.Schmidt	РСФСР, Ленинградск.обл., окр.Зеленогорска. Мулкиджанян Я. ЕРЕ №41271.	29.9.1963	Зр.пл.

I	2	3	4	5
65.	<i>M.bifolium</i>	ЛитССР, Варенский р-н, окр.с.На- мяркан. Аветисян Б. ЕРЕ №45693.	9.7.1969	Зр.пл.
67.	<i>M.bifolium</i>	УкрССР, Дрогобычская обл., окр. с.Пухоляка. Габриэлян Э. ЕРЕ №30284	16.8.1957	Зр.пл.
72.	<i>M.bifolium</i>	РСФСР, Ленинградская обл., окр. п.Комарово. Баранов М.	5.7.1976	Ц.,ндэр., зр.пл.
202.	<i>M.kankshalicum</i> Nakai	СССР, Сахалин, Новоалександровск, бот.сад.		Зр.с.
Триба Convallariaceae Endl.				
135 313.	<i>Convallaria transcaucasica</i> Utkin	Из коллекции бот.сада АН АрмССР, Ереван.	25.4.1979	Ц.,ндэр. пл.
404.	<i>C.transcaucasica</i>	Из коллекции бот.сада АН АрмССР, Ереван.	5.7.1979 3.9.1979	Дэр.пл. Зр.пл.
II4.	<i>C.transcaucasica</i>	Сев.Кавказ, Кубинская обл., Гуль- кевичи. Липин В.ЛЕ	1889	Зр.пл.
II5.	<i>C.transcaucasica</i>	Сев.Кавказ, Черкесия. Воронов.ЛЕ	6.9.1927	Зр.пл.
70.	<i>C.majalis</i> L.	РСФСР, Ленинградская обл.,окр. Зеленогорска. Мулкиджанян Н.ЕРЕ №41262	29.9.1963	Зр.пл.
399.	<i>C.majalis</i>	РСФСР, Ленинградская обл., окр.п. Родино. Вышенская Т.	10.7.1979	Дэр.,зр. пл.
201.	<i>C.keiskei</i> Miq.	СССР, Сахалин, Новоалександровск, бот.сад.		Зр.с.
Триба Parideae Engl.				
68.	<i>Paris incompleta</i> Bieb.	ГрузССР, окр.Тбилиси, Бакуриани. Гроссгейм А.А. ЕРЕ №7012.	2.9.1919	Зр.пл.

1	2	3	4	5
69.	<i>P. quadrifolia</i> L.	МолдССР, Каларский р-н, окр.с. Бахмут. Давыдова. ККЕ №32526	16.8.1968	Зр.пл.
398.	<i>P. quadrifolia</i>	РСФСР, Ленинградская обл., окр. п.Рожино. Вышенская Т.	10.7.1979	Ндзр.,зр., дзр.пл.

между гнездами закладываются щели (рис.1). В процессе созревания (№39, 58) структура стенки плода почти не меняется, лишь более утолщаются стенки эпидермальных слоев, сминаются гнезда завязи, в которых элиминируют семязачатки. В полностью зрелых плодах (у *Asparagus* и остальных спаржевых плод ягода) все слои сильно разрастаются, межклетники увеличиваются, ткани становятся рыхлыми.

Семязачаток спаржи имеет два интегумента. Первый или наружный интегумент составлен из прямоугольных, почти изодиаметрических клеток наружной эпидермы, в которых намечается утолщение наружной тангентальной стенки, и трех рядов округлых клеток основной паренхимы. Внутренняя эпидерма первого интегумента представлена сравнительно более мелкими клетками. Второй или внутренний интегумент состоит из двух рядов слегка тангентально вытянутых, прямоугольных клеток, к которым примыкают клетки нуцеллуса. На первых этапах онтогенеза семени происходит резкое разрастание клеток наружной эпидермы первого интегумента в радиальном направлении, остальные его слои и второй интегумент разрастаются в тангентальном направлении. Клетки нуцеллуса также увеличиваются в размерах. В процессе созревания семени (№39, 58) наружная и боковые стенки эпидермальных клеток первого интегумента резко утолщаются, число слоев основной паренхимы увеличивается до 7-8, частично сминаются клетки второго интегумента, тогда как крупные тонкостенные клетки нуцеллуса еще сохраняются; начинается формирование клеток эндосперма (рис.2). В зрелом семени спаржи (№39, 58, 171) клетки наружной эпидермы первого интегумента заполняются темно-коричневым содержимым, вся основная паренхима сминается (рис.3а), ее клеточное строение обнаруживается только при обработке жавелевой водой (рис.3б). Второй интегумент и нуцеллус сминаются до неклеточного состояния. Многослойный эндосперм образуется крупными клетками, с сильно утолщенными и пористыми стенками.

Ruscus L. Исследованные экземпляры иглицы характеризовались одногнездной завязью с единственным семязачатком в гнезде (№207, 208). Это не константный признак, встречаются экземпляры, у которых развиваются 3 гнезда завязи и 3 семязачатка (?). На нашем материале в стенке завязи развивался 1 проводящий пучок. В процессе созревания оболочка плода, первоначально состоящая из 6 рядов клеток, увеличивается до 30 рядов (№80, 208); в ней появляются множество мелких проводящих пучков (рис.4). Процесс созревания оболочки плода протекает так же, как у спаржи.

Семязачаток иглицы (№207, 208) имеет два интегумента. Первый представлен 3-4 слоями крупноклеточной паренхимы, второй состоит

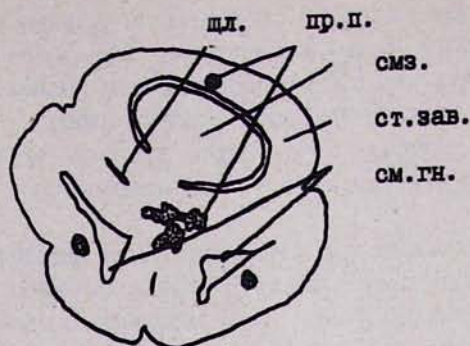


Рис.1. *Asparagus*. Поперечный срез завязи.
Ув. 7х3,8.

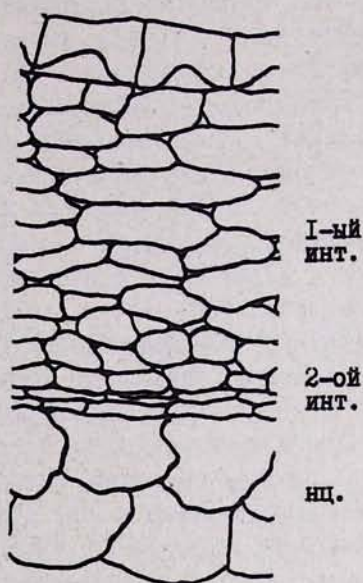


Рис.2. *Asparagus*. Сперматерма недозрелого семени. Ув. 7х40.

Условные обозначения: щл.- щель; пр.п.- проводящие пучки; омз.- семязачаток; ст.зав.- стенка завязи; см.гн.- смятые гнезда завязи; I-ый инт.- первый интегумент; 2-ой инт.- второй интегумент; нц.- нуцеллус; энд.- эндосперм.

из 2 рядов тангентально вытянутых клеток. В литературе приводятся данные о 2 рядах первого интегумента для семязачатка *R. hypophyllus* (8). В развивающемся семени число слоев первого интегумента увеличивается до 7. Наружная эпидерма представлена (№80, 208) изодиаметрическими или слегка тангентально вытянутыми клетками;



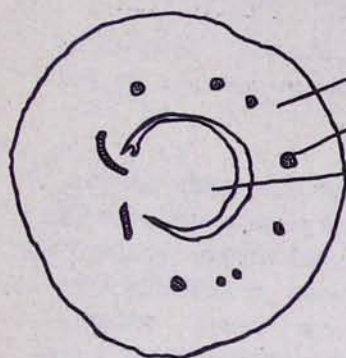
I-ый
инт.
энд.

Рис.3а. *Asparagus*. Спермо-
дерма зрелого семени.



I-ый
инт.

Рис.3б. Спермодерма зрелого
семени *Asparagus* после
обработки фуксиновой водой.



ст.зав.

пр.п.

смз.

Рис.4. *Ruscus*. Поперечный
срез завязи. Ув.7х3,8.



I-ый инт.
2-ой инт.

Рис.5. *Ruscus*. Спермодерма
дозревающего семени. Ув.
7х40.

пять рядов клеток основной паренхимы — более крупные, овальные, тангентально вытянутые, среди них встречаются идиобласты с рафидами. Внутренняя эпидерма состоит из узких, веретеновидных клеток. Второй интегумент составлен 2 рядами тангентально вытянутых, мелких клеток, к которым примыкает I ряд клеток нуцеллуса. На этой же стадии начинается деление клеток эндосперма. У исследованных экземпляров *R. hypophyllum* (№74, 80) второй интегумент местами 3-4-слойный. Дальнейший процесс развития семени сопровождается лишь разрастанием и растяжением клеток первого интегумента (№74). В дозревающем семени (№74, 75) начинается процесс разрушения мягкой паренхимы первого интегумента, клетки второго интегумента утолщаются, заполняются темным содержимым (рис.5), нуцеллус сминается. На этой стадии клетки эндосперма заполняют



Рис.6. *Ruscus*. Спермодерма
зрелого семени. Ув.7х40.

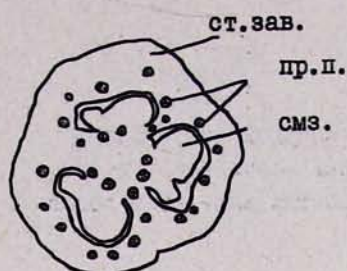


Рис.7. *Daphne* Поперечный
срез завязи. Ув.7х3,8.



Рис.8. *Daphne* Спермодерма
зрелого семени. Ув.7х40.

полость семени, но они еще лишены утолщений клеточных стенок. В зрелых семенах (№9, 10, 74, 80) первый интегумент полностью разрушается, поверхность семени покрыта 2 рядами клеток второго интегумента. Клеточные стенки эндосперма сильно утолщаются (рис.6).

Daphne Medic. У исследованных экземпляров *Daphne* наблюдалась двух- или трехгнездная завязь с двумя семязачатками в каждом гнезде; вызревают не более 1-2 семян в плоде. При общем сходстве с *Ruscus*, отличительной особенностью *Daphne* является число и расположение проводящих пучков завязи. Следует отметить также большое сходство в структуре семязачатков (№219), в развивающихся и зрелых семенах (№63, 73, 77) *Daphne* и *Ruscus*. На зрелых семенах *Daphne* местами сохраняются 4-5 слоев паренхимы первого интегумента, в основном же она разрушена и поверхность зрелого семени покрыта двумя рядами клеток второго интегумента с несколько извилистыми клеточными стенками и темно-желтым зернистым содержимым (рис.8).

Polygonatum Adans. Исследованные экземпляры одно-, двух- и трехгнездные с двумя семязачатками в каждом гнезде; полной зрелости достигает 1 или два семени. При общем сходстве с вышеописанными родами завязь имеет иное число и расположение проводящих пучков (рис.9). Интересно отметить, что у некоторых исследованных экземпляров (№338) щели в перегородках завязи настолько велики, что не происходит полного срастания отдельных гнезд в колонке, они лишь тесно соприкасаются перегородками. Процесс созревания плодовой оболочки происходит так же, как у вышеописанных родов.

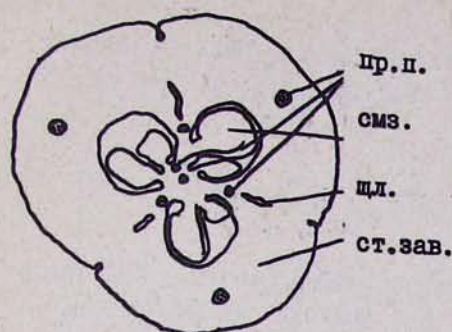


Рис.9. *Polygonatum*. По-
перечный срез завязи.
Ув. 7х3,8.



Рис.10. *Polygonatum*.
Спермодерма зрелого
семени. Ув. 7х40.

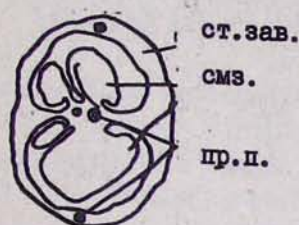


Рис.11. *Maianthemum*.
Поперечный срез завязи.
Ув. 7х3,8

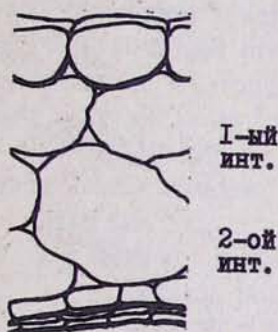
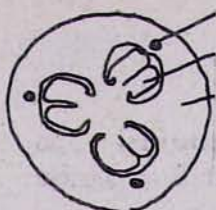


Рис.12. *Maianthemum*.
Спермодерма зрелого
семени. Ув. 7х40.

Структура семязачатка и процесс формирования семени имеет много общего с *Ruscus*. В дозревающем семени (№390, 405) граница между паренхимой плода и первого интегумента почти не различима, но иногда на эпидерме семени есть устьица и его паренхима содержит зерна хлорофилла. Второй интегумент иногда становится трехслойным. На зрелом семени (№196, 206, 405, 406) фрагментами сохраняется паренхима первого интегумента, но в основном поверхность семени покрыта смятыми до не клеточного состояния слоями



пр.п.
смз.
ст.зав.

Рис. I3. *Convallaria*. Попереч-
ный срез завязи. Ув. 7х3,8.



I-ий инт.
2-ой инт.
энд.

Рис. I4. *Convallaria*. Спермодер-
ма зрелого семени. Ув. 7х40.

второго интегумента. Важной особенностью онтогенеза семени купены является раннее сминание нуцеллуса: на ранних стадиях развития, когда еще не сформировались клетки эндосперма, нуцеллус элиминирует.

Maianthemum Wigg. Все исследованные экземпляры майника двухгнездные, с двумя семязачатками в каждом гнезде, полной зрелости достигают 2 или 3 семени (рис. II). Ткани завязи и расположение проводящих пучков сходно с *Asparagus*. Процесс созревания оболочки плода сходный с вышеописанными родами.

В процессе развития семязачатка происходит незначительная дифференциация тканей первого интегумента. В дозревающих семенах (№72) утолщается наружная тангентальная стенка наружной эпидермы первого интегумента и клетки второго интегумента. В зрелых семенах почти полностью сохраняются ткани первого интегумента и второй интегумент (рис. I2).

Convallaria L. У исследованных образцов ландыша завязь двух- и трехгнездная, в каждом гнезде по два семязачатка, вызревает обычно от I до 3 семян (рис. I3). Структура стенки завязи и закономерности ее развития сходны с вышеописанными родами.

Развитие семязачатка *Convallaria* сходно с развитием семени большинства исследованных спаржевых. В дозревающих семенах (№313, 399) клетки первого интегумента максимально разрастаются, особенно сильно растягиваются клетки внутренней эпидермы, которые местами приобретают палисадную форму. Во втором интегументе утолщается клеточная стенка, но почти не меняется первоначальная величина и форма клеток. Смятые остатки нуцеллуса можно обнаружить только в области проводящего пучка. В зрелом семени (№70, II5, 20I, 313) паренхима первого интегумента сохраняется в виде

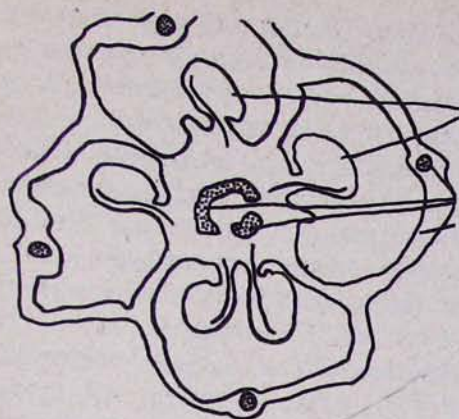


Рис.15. Paris.
 Поперечный срез
 завязи. Ув.
 7х3,8

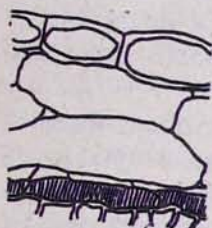


I-ый инт.

2-ой инт.

нц.

Рис.16. Paris. Спермодерма
 дозревающего семени. Ув.
 7х40.



I-ый инт.

2-ой инт.

энд.

Рис.17. Paris. Спермодерма
 зрелого семени. Ув.7х40.

фрагментов, в основном же поверхность семени покрыта смятыми слоями второго интегумента, оставляющего впечатление кутикулярного покрытия (рис.14).

Paris L. Все исследованные образцы были с четырехгнездной завязью с несколькими семязачатками в каждом гнезде. В характере развития тканей стенки завязи Paris есть некоторые особенности, на которых мы остановимся. В перегородках стенки завязи развивается очень рыхлая паренхима, которая в процессе созревания плода за счет разрастания межклетников приобретает сходство с аэренхимой (№398). Первоначально почти изодиаметрические клетки выстилающей эпидермы в зрелом плоде удлиняются в тангентальном направлении. Своеобразно располагаются проводящие пучки колонки (рис.15). В зрелых плодах (№68, 69) паренхима перегородок разрушается.

В развитии семени вороньего глаза также есть некоторые особенности. В дозревающих семенах (№398) утолщается наружная тангентальная стенка наружной эпидермы первого интегумента, а также клеточные стенки внутреннего слоя второго интегумента, к которому примыкают несколько рядов клеток нуцеллуса. На этой стадии, когда клетки эндосперма полностью заполняют семя, сохраняются только два ряда клеток нуцеллуса, остальные сминаются (рис.16). В зрелом семени *Paris* (№68, 69) семенная кожура полностью сохраняется, нуцеллус сминается. Необходимо отметить сравнительно слабое утолщение клеточных стенок эндосперма *Paris* (рис.17).

Обобщая полученные данные по плодовой и семенной оболочкам исследованных родов *Asragoideae*, можно отметить, что представители этого подсемейства, так же как ранее исследованные роды *Lilioideae* s.str. и *Scilloideae* (4, 5) обладают специфическим характером семенной кожуры и, несмотря на слабую дифференциацию тканей, каждый из изученных родов имеет характерную структуру спермодермы. Первые этапы онтогенеза плодов и семян во всех трех исследованных подсемействах протекают сходным образом, различие возникает на завершающих стадиях развития. Поскольку у спаржевых плод — ягода, в отличие от коробочки лилейных и спилловых, то в процессе созревания происходит не ссыхание основной паренхимы плода, а, наоборот, ее разрыхление за счет разрастания межклетников. Родовая специфика структуры плода определяется главным образом характером развития и расположения проводящих пучков.

Особенностью семенной кожуры исследованных спаржевых является слабая дифференциация первого интегумента, который в течение всего онтогенеза представлен только паренхимными клетками, вследствие чего на зрелых семенах он сохраняется фрагментарно и поверхность семени покрыта утолщенными клетками второго интегумента.

Число слоев, форма и содержимое клеток второго интегумента специфичны для каждого исследованного рода, это дает нам возможность считать структуру семенной оболочки необходимым дополнением к критерию рода у спаржевых.

Таким образом, в семени спаржевых в отличие от *Lilioideae* s.str. и *Scilloideae* защитная функция выполняется не тканью обоих интегументов, а лишь вторым интегументом и, главным образом, толстостенным многорядным эндоспермом. Такое строение клеток эндосперма не является чем-то исключительным. Гемипеллозные утолщения стенок эндосперма в различной степени — характерный признак всех исследованных *Lilioideae* s.str., *Scilloideae*, а также *Ixiolirion montanum* (6). Особенность семени спаржевых заключается в относительной многорядности эндосперма, он состав-

ляет основную часть объема семени. Отклонения от наиболее распространенного типа семенной кожуры наблюдаются у *Asparagus* и *Paris*.

Сохранение семенных покровов спаржи видимо можно увязать с характером расселения видов этого рода. Сопоставление обширнейшего ареала рода *Asparagus* (25) со значительно более локальными ареалами остальных исследованных нами родов, дает возможность предположить, что сохранение дифференцированной развитой семенной кожуры способствовало расширению ареала спаржи в аридных условиях, тогда как для мезофильных *Ruscus*, *Danae* и других родов, ограниченных умеренно теплыми местообитаниями, характерна ее редукция.

Отмечая сохранение дифференцированной спермодермы у *Asparagus* мы тем самым признаем вторичность недифференцированной, паренхимной оболочки семени остальных спаржевых. Однако, в устной беседе А.Л.Тахтаджяном была высказана мысль, что такая интерпретация направления эволюции семенной кожуры не всегда очевидна, поскольку возможность неотенического недоразвития интегументов семени на фазе недифференцированной паренхимы или, наоборот, дальнейшая дифференциация первоначально недифференцированных покровов семени, равно вероятны. С этим трудно не согласиться, хотя еще не так давно однонаправленность эволюции в сторону упрощения семенной кожуры у более специализированных форм, считалась очевидной (3). Наша интерпретация эволюции семенных покровов спаржевых основана на том, что для всех исследованных *Asparagoideae* наблюдается четко выраженная тенденция к редукции генеративных органов, которая проявляется в сокращении числа плодолистиков и семязачатков. Это дает нам основание предполагать, что упрощение семенной кожуры у мезоморфных родов спаржевых носит вторичный характер и связано с общей тенденцией к редукции в цветке.

Что же касается рода *Paris*, то особенности строения его плода и семени, а именно большее, чем у остальных спаржевых число частей цветка, утолщение эпидермы первого интегумента, ставят *Paris* в обособленное положение в подсемействе. Особое положение *Paris* вместе с другими родами трибы *Parideae* не раз было предметом изучения (13). Как оценивать специфику *Paris*? Можно ли считать ее за проявление относительной примитивности по сравнению с остальными спаржевыми, у которых число частей цветка относительно малочленно, а в строении семенной кожуры четко выражена специализация в сторону ксеро- или мезоморфности? В работе Чидла (14) о проводящих элементах лилейных приводятся данные об относительной примитивности сосудов *Parideae* по сравнению с *Ruscus*, *Danae*, *Semele*, что является достаточно веским

свидетельством примитивности *Paris* и всей группы *Parideae*. Это подтверждается также нашими исследованиями. Семенная кожура *Paris* по сравнению с также достаточно обособленным родом *Asparagus* носит черты большей примитивности, так как обладает промежуточными признаками между ксероморфно - *Asparagus*, и мезоморфно - *Ruscus*, специализированными родами. Поэтому можно предположить, что структура семенной кожуры *Paris* наиболее близка к исходному для спаржевых типу.

В связи с вышеизложенным возникает вопрос - как в достаточной степени отразить обособленность *Asparagus* и *Paris* в пределах *Asparagoideae*. Изученные ранее подсемейства *Lilioideae* s.str., *Scilloideae* характеризуются однотипным строением семенной кожуры. *Asparagoideae sensu Engleri* же характеризуется наличием гетерогенных структур семенной кожуры. Однако по типу жизненных форм и другим макроморфологическим признакам, а также по типу эндосперма все исследованные роды должны рассматриваться в пределах одного подсемейства. Тем более, что предварительное знакомство со строением семенной кожуры некоторых других родов, относящихся к *Asparagoideae*, таких как *Streptopus*, *Smilacina*, *Reineckia*, *Rohdea*, *Disporum*, *Clintonia*, убедило нас, что в пределах спаржевых мы имеем дело с двумя направлениями в экологической эволюции семенной кожуры. В тех случаях, когда эволюция направлена в сторону развития ксероморфных структур, происходит сохранение и дальнейшая специализация всех покровов семени, наиболее ярко выраженная у *Asparagus* и, наоборот, мезоморфность сопряжена с почти полной утратой зрелым семенем первого интегумента - *Ruscus*, *Daphne* и некоторые другие. Промежуточное положение между ними занимает семенная кожура *Paris*. Таким образом, гетерогенность в структурах семенной кожуры для родов, объединяемых в подсемейство *Asparagoideae sensu Engleri* выглядит резкой, если брать крайние экологические формы. Но в подсемействе представлены самые различные степени специализации с целым рядом промежуточных форм. То есть и по семенной коже все исследованные роды объединяются в естественную группу, в которой выделяются несколько наиболее специализированных родов. Поэтому мы считаем целесообразным сохранить объем подсемейства в понимании Энглера. В этом случае не распадается четкая картина эволюции подсемейства.

В начале статьи мы отмечали сходство в строении семенной кожуры *Asparagus* и представителей подсемейства *Scilloideae*, что дает нам основание предполагать близкое родство между данными подсемействами, тем более, что *Asparagus*, так же как *Scilla* и *Ornithogalum*, имеют флорогенетические связи с древними цент-

рами возникновения лилейных - Центральной и Южной Африкой (I,2). Если же выделять род *Asparagus* в отдельное семейство (IO, II), то непосредственная связь его с обоими подсемействами становится более опосредованной.

Что же касается родов *Asparagus* и *Paris*, то ранги отдельных триб, как это принято во многих системах лилейных (I6, I9, 20) на наш взгляд вполне отражают обособленность этих родов в пределах подсемейства *Asparagoideae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова М.В. Бот.журнал СССР, 6I, I2, 1976.
2. Вульф Е.В. Историческая география растений. М.-Л., 1944.
3. Меликян А.П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Namamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой. Автореф., Ереван, 1973.
4. Оганезова Г.Г. Биол.ж.Армении, 5, 1980.
5. Оганезова Г.Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства. *Scilloideae*. Сдано в "Ботанический журнал".
6. Оганезова Г.Г. Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb.ssp.montanum Takht. Бот.журн.СССР, 5, 1981.
7. Савченко М.И., Дмитриева А.А. Тр.БИН им.Комарова АН СССР, 5, 7, 1962.
8. Савченко М.И., Комар Г.А. В сб. Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.-Л. 1965.
9. Таманян К.Г. Кавказские представители рода *Asparagus* L. Автореф., Л., 1979.
10. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л., 1966.
11. Флора Европейской части СССР. Порядок *Liliales*, 4, 1979.
12. Baker J.G. Linn.soc.Journ.Bot., I5, 507-632, 1875.
13. Berg R.Y. Skr.Norske Vidensk.-Akad. Ocló Math.-Nat.Kl.Ny. Ser., 4, 1962.
14. Cheadle V.I. Bot.Journ.Linn.soc., 63, 45-50, 1970.
15. Deyl M. Sborn.Narod.musea u Praze, 2, B6, Bot., 3, 1955.
16. Engler A. In: Engler und Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. II teil., Liliaceae. 1888.
17. Gates R.R. Ann.Bot., 32, 253-257.

18. Huber H. Mitteilunge der Botanischen Staatsanmlung, 8, 222, 1969.
19. Hutchinson J. The families of flowering plants. II Monocotyledons. London, 1934.
20. Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford, 1973.
21. Lotsy J.P. Vortrage über botanische Stammesgeschichte. Bd.3, Jena, 1911.
22. Martin A.C. Amer. Midland Naturalis, 36, 3, 1946.
23. Nakai T. Journ. Japan Bot., 19, 1936.
24. Robbins W.W., Bortwick H.A. Bot. Gaz., 80, 426, 1927.
25. Willis J.C. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1966.

Օգտեցուվա 9.

Asparagoideae ենթաընտանիքի ներկայացուցիչների պաղի և սերմի անատոմիական կառուցվածքի մասին կապված սխառմամսկայի Ինս

Մի շարք ծնեքեկների օնոգենեզում սերմի և պաղի Իմնմասական անատոմիական ուսումնասիրության Իմնն վրա Իմնավորված է *Asparagoideae sensu Engler* բնական միացումը մի մարդղական ենթաընտանիքում:

Հաստատված է, որ ծնեքեկների սերմի բնորոշ ճառկանիշն է բազմաշերտ, Իսասաղաւ էնդոսպերմի զարգացումը, որը սերմի ծավալի Իմնական մասն է կազմում:

Սերմնաթաղանթի էվոլյուցիան ենթաընտանիքում ընթացել է երկու ուղղությամբ՝ քսերոմորֆ կառուցվածքի առաջացման, ծայրային ձևը-ծնեքեկ և մեզոմորֆ կառուցվածքների, ծայրային ձևը *Ruscus*, *Convallaria* և այլն ու մի շարք անցումային ձևեր այս երկուսի միջև /Paris/:

Հիմնավորված է Ինդինակի կարծիքը Paris-ի սերմնաթաղանթի առաջնայնության և *Asparagus*, *Ruscus* և այլ ցեղերի սերմնաթաղանթի երկրորդայնության Իարցը: Այսպիսով, ստացված մվյալների Իմնն վրա կարելի է ասել, որ *Scilloideae* և *Asparagoideae* ենթաընտանիքների միջև մոտ ազգակցական կապեր կան: