

Л. Г. МУРАДЯН

ДАННЫЕ КАРПОЛОГИИ К ФИЛОГЕНИИ CALYCERACEAE И БЛИЗКИХ СЕМЕЙСТВ

Статус семейства Calyceraceae был установлен в 1816 г. R. Brown, выделившим его из семейства Asteraceae. Самостоятельность Calyceraceae принимается во всех современных филогенетических системах. Однако А. Л. Тахтаджян (1987) выделяет это семейство в отдельный порядок Calycerales внутри надпорядка Sambranales, отмечая при этом его близость со сложноцветными, в то время как другие авторы (Dahlgren, 1980; Thorne, 1981) включают его в порядок Dipsacales. В пользу существования близкородственных связей Calyceraceae с семействами Asteraceae и Dipsacaceae свидетельствуют и эмбриологические данные В. П. Поддубной-Арнольди (1964). О близости Calyceraceae с Asteraceae говорят также данные по морфологии пыльцы (Skvarla, Turner, 1977; Аветисян, 1980). Одновременно этими же данными (Аветисян, 1980) не подтверждается сходство семейств Calyceraceae и Dipsacaceae. С целью выяснения вопроса о взаимоотношениях семейства Calyceraceae с Asteraceae и Dipsacaceae нами исследовались макро- и микроструктуры плодов представителей трех родов калицеровых: *Asicarpus* Juss., *Voopis* Juss., *Calycera* Cav. При обсуждении использовались данные многолетних исследований структур семян представителей семейства Asteraceae из разных родов, подтриб и триб, а также представители сем. Dipsacaceae.

Морфологически плоды калицеровых напоминают семечки представителей трибы Anthemideae семейства Asteraceae. Их называют семечковидными плодами (Тахтаджян, 1987). Они сухие, не вскрывающиеся, одногнездные. Гинецей также паракарпный, из двух плодolistиков, завязь нижняя. Форма плода овальная, продолговатая, обратнопирамидальная, длина от 1 (*Voopis*) до 3-5 (*Calycera*) мм, ширина — от 0,5 до 1,5-2 мм. На верхушке имеется более или менее выраженная зубчатая крайняя, которая является остающейся при

плоде чашечкой, напоминающая коронку антемидеиных, но большей частью с шиповидным выростом. Плод калицеровых обычно разделен глубокими продольными бороздами на 5 выступов типа ребер, продолжением одного из которых и является вышеупомянутый шиповидный вырост на верхушке (рис. IА, Б). У *Calycera eryngioides* Remy такой вырост имеют лишь краевые плоды, у центральных он отсутствует. Похожий вырост наблюдается и в семействе Asteraceae у вида *Chrysanthemum coronarium* L. из трибы Anthemideae (рис. IГ). У рода *Boopis* борозды не столь глубокие и их слабо выраженные относительно широкие выросты можно рассматривать скорее как грани, образующие на верхушке незаостренные зубчики, а лопасти, одна из которых выступает сильнее, не образуя однако шиповидного выроста (рис. IВ). У *B.leucanthema* Poepp. ex Less. на поверхности плода наблюдается поперечная морщинистость, которая характерна и для некоторых сложноцветных. Так, *Jurinella moschus* (Habl.) Bobr., представитель трибы Cunareae, наряду с тонко продольно морщинистыми, почти гладкими (Таммшян, Мурадян, 1987) имеет и поперечно морщинистые семянки (рис. IЕ), чрезвычайно напоминающие плод *B.leucanthema* (рис. IД).

Род *Asicarpa* Juss.

A.pinnatifida Miers (*Estanica Germanica*, № 20, leg. Lorentz, 18) (рис. 2А, Б)

На поперечном срезе наблюдается пять крупных, хорошо выраженных и близко расположенных ребер, два из которых крупнее. Перикарпий в крупных ребрах состоит из 38–43, в мелких – из 20–25, в межреберных участках – из 5–7 слоев клеток. Эпидермальные клетки тонкостенные, вытянутые в тангентальном направлении. Следующие за ними 1–2 слоя субэпидермальных клеток более мелкие, почти изодиаметрические, с более или менее утолщенными, лигнифицированными стенками. Остальные клетки перикарпия более крупные, округлой формы, тонкостенные и в большинстве гидроцитные. В паренхимной ткани, составляющей внутренние слои перикарпия, находятся 1–2 крупных проводящих пучка из большого числа элементов. Последние 2–3 слоя паренхимы сильно сдавлены. Самый внутренний слой перикарпия представлен небольшими, вытянутыми в радиальном направлении склереидами с маленькими полостями. Межреберные участки состоят из механических клеток.

Спермодерма 1-интегументальная, представлена 3–4 слоями клеток. Эпидермальные клетки ее тонкостенные, сильно сжатые в тангентальном направлении. За ними расположены 2–3 слоя также сильно сдавленных клеток паренхотесты. Затем следует хорошо выраженный многослойный эндосперм.

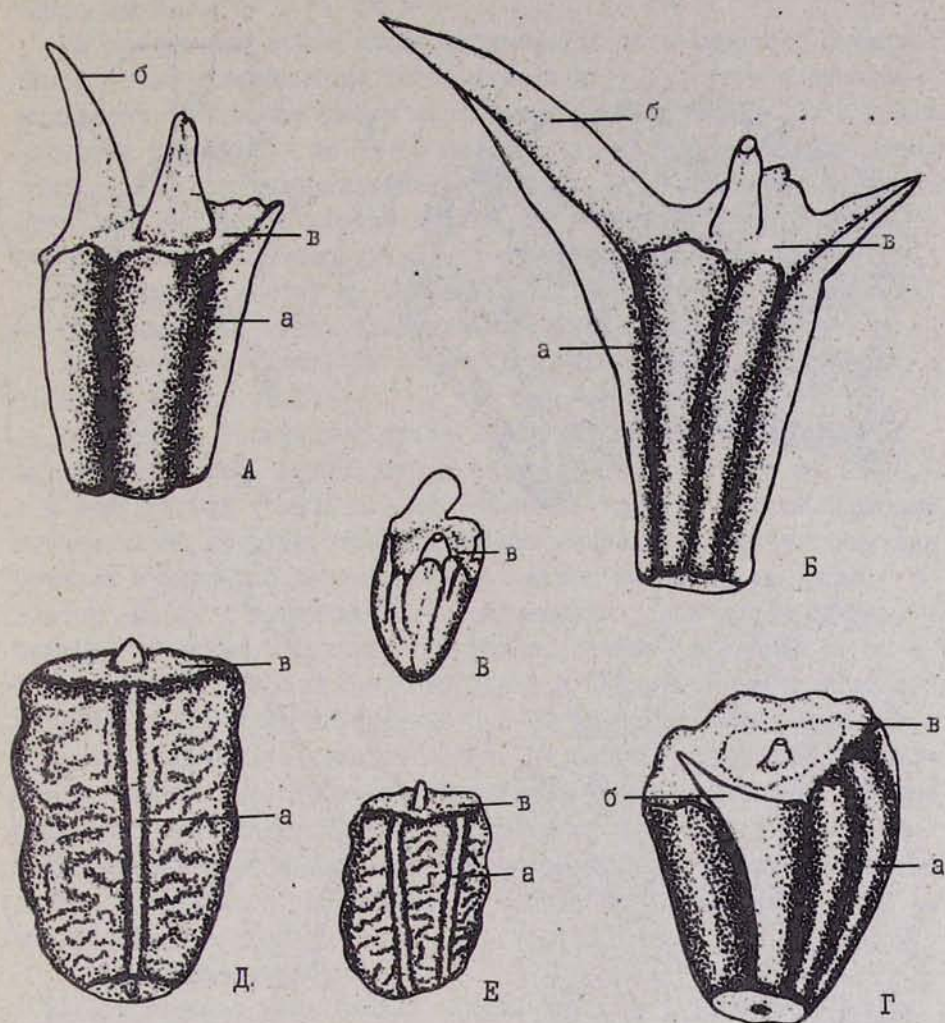


Рис. I. Общий вид плода

А - *Acicarpa pinnatifida*, Б - *Calycera eryngioides*,
В - *Boopis caespitosa*, Г - *Chrysanthemum coronarium*,
Д - *Boopis leucanthema*, Е - *Jurinella moschus*;
а - ребро, б - шиповидный вырост, в - апикальная
площадка.

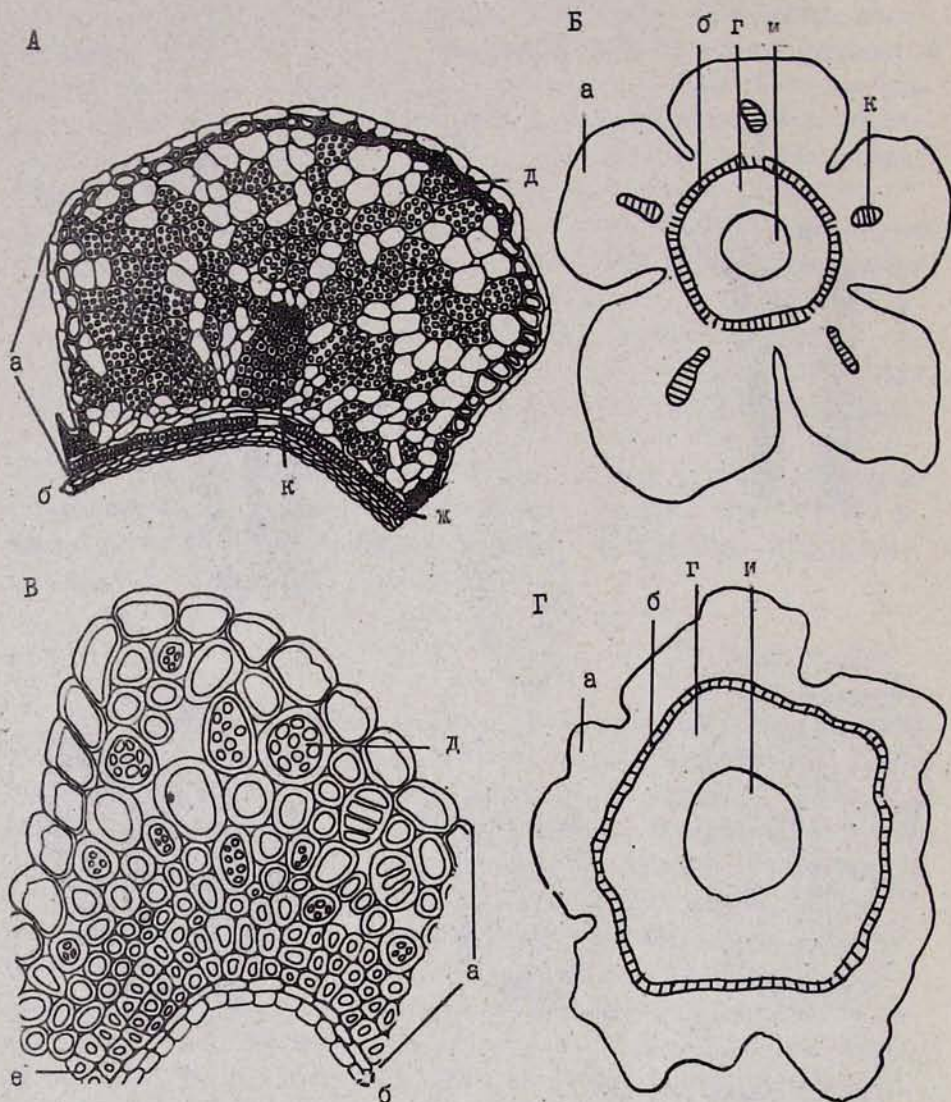


Рис.2. Поперечные срезы плодов

А,Б - *Asicarpus pinnatifida*, В,Г - *Boopis leucantha*;
 а - перикарпий, б - спермодерма, г - эндосперм, д -
 гидроцитная клетка, е - механическая ткань, ж - слой
 палисадных клеток, и - зародыш, к - проводящий пучок.

Род *Boopis* Juss.

B. caespitosa Phil. (Nord Patagonia, San Carlos, leg. Dr. Otto, 1905, LE).

На поперечном срезе плода наблюдается пять широких, относительно слабо выраженных, очень близко друг к другу расположенных ребер. В области ребер перикарпий состоит из 17-20, а в межреберных участках - из 14-16 слоев клеток. Эпидермальные клетки относительно крупные, изодиаметрические, с утолщенными наружными стенками. Остальные клетки перикарпия мелкие, округлой формы, тонкостенные, паренхиматические, среди них имеются гидроциты.

Спермодерма состоит из 5-6 слоев клеток, сжатых в тангентальном направлении. Затем следует многослойный эндосперм.

B. leucanthema Poepp. ex Less. (Nord Patagonia, leg. O. Buchtien, 1905, LE) (рис. 2B, Г).

Семянка на поперечном срезе имеет пять сравнительно хорошо выраженных ребер. Перикарпий в области ребра состоит из 10-16, а в межреберных участках - из 7-8 слоев клеток. Клетки эпидермы относительно крупные, почти изодиаметрические с утолщенными наружными и частично внутренними и тонкими боковыми стенками. Клетки 10-12-ти наружных слоев перикарпия различной величины, в основном крупные, сравнительно толстостенные, округлой формы и в большинстве гидроцитные. Наблюдаются небольшие полости лизигенного происхождения. Внутренние 3-5 слоев клеток склеренхимные, сравнительно мелкие, многоугольные, в некоторых участках столбчатые, плотно расположенные. В средней части перикарпия в полосках клеток наблюдается бурое содержимое.

Одноинтегументальная спермодерма состоит из 2-3 слоев клеток, сильно вытянутых в тангентальном направлении. За ними следует многослойный эндосперм.

Род *Calycera* Cav.

C. eryngioides Remy (Chili, leg. M. Gay, LE) (рис. 3A, Б).

На поперечном срезе наблюдается пять хорошо выраженных, крупных, близко расположенных ребер. Перикарпий состоит в области ребер из 20-28, а в межреберных участках - из 7-8 слоев клеток. Эпидермальные клетки его неодинаковые по величине, вытянутые в радиальном направлении, плотно расположенные. За ними следуют 1-2 слоя мелких, также плотно расположенных округлых клеток механической ткани. Затем - 3-5 слоев значительно более крупных, в большинстве гидроцитных клеток, под ними располагается многослойная механическая ткань из довольно мелких, плотно расположенных склеренхимных клеток с сильным утолщением стенок и мелкими полостями. Внутренние 2-3 слоя перикарпия представлены сжаты-

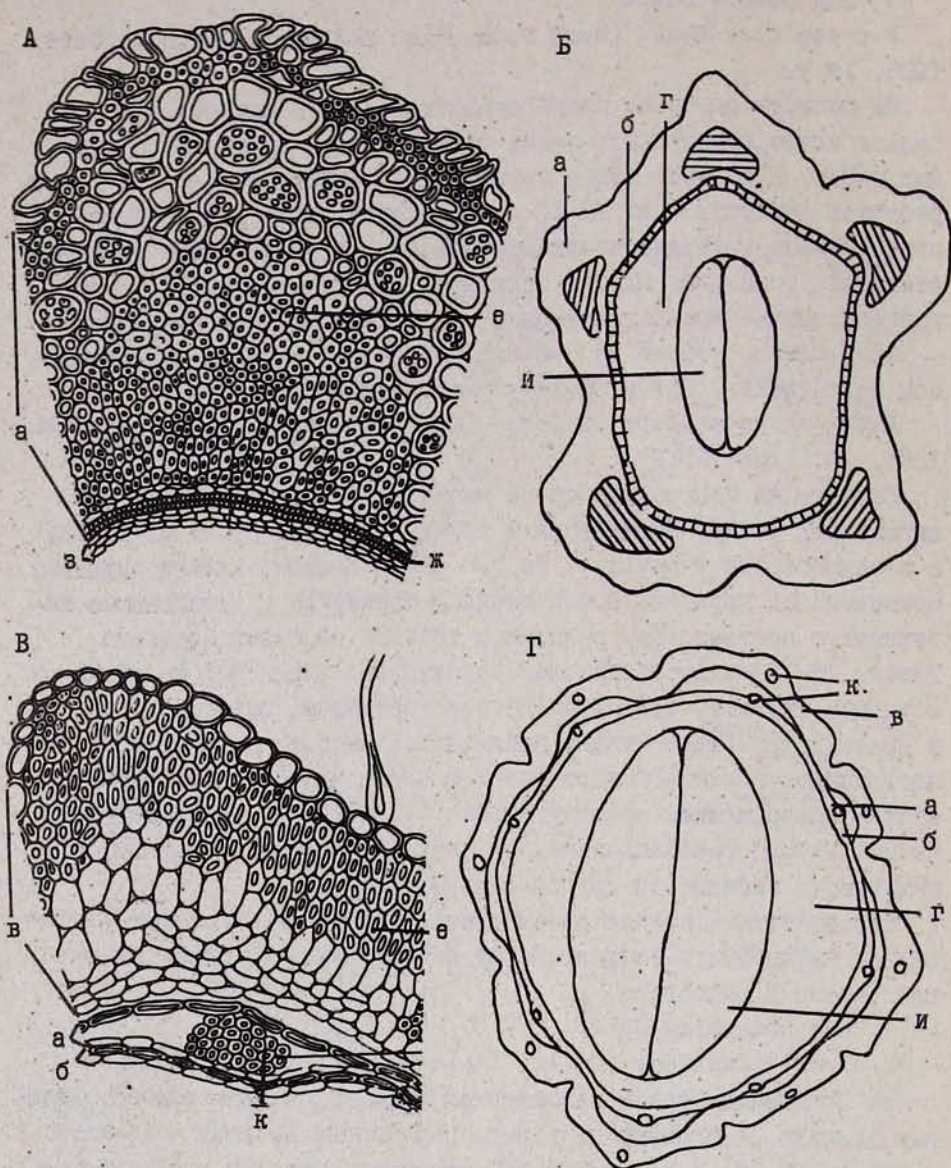


Рис.3. Поперечные срезы плодов

А,Б - *Calycera eryngioides*, В,Г - *Cerphalaria syriaca*;
 а - перикарпий, б - спермодерма, в - эпикаликс, г -
 эндосперм, е - механическая ткань, ж - слой палисад-
 ных клеток, з - остатки эндосперма, и - зародыш, к -
 проводящий пучок.

ми в тангентальном направлении небольшими паренхимными клетками. Внутренняя эпидерма состоит из плотно расположенных, небольших столбчатых склереид с мелкими полостями.

Одноинтегументальная спермодерма представлена 3–5 слоями клеток. Эпидермальные клетки относительно крупные, сильно сдавленные в тангентальном направлении. За ними расположены 2–3 слоя клеток паренхимы, также сильно сдавленных в тангентальном направлении. Под спермодермой располагается хорошо выраженный многослойный эндосперм.

Сравнительно-карпологический анализ показал, что плоды представителей семейства *Calyceraceae* характеризуются целым рядом общих для семейства признаков. В морфологической структуре это наличие хорошо развитых выступов, а в апикальной части плода – более или менее выраженных зубчиков и др., в анатомической структуре – выраженность ребер, многослойность перикарпия, наличие небольших столбчатых склереид, составляющих внутренний слой перикарпия, и др. По указанным признакам представители калицеровых напоминают представителей трибы *Anthemideae* семейства *Asteraceae* (Мурадян, 1967, 1970). Изученные нами виды родов *Acicarpa* и *Calycera* морфологической структурой плода (форма, величина, хорошо развитые ребра) проявляют значительное сходство с *Chrysanthemum coronarium* L. – типом одного из примитивных родов трибы *Anthemideae* сем. *Asteraceae* (рис. 1А, Б, Г). Вид *Calycera eryngioides* (рис. 3А, Б) довольно сильно напоминает *Ch. coronarium* (рис. 4А, Б) и анатомической структурой плода – многослойность и слабая дифференциация клеток перикарпия, внутренние слои которого составлены склеренхимными, а наружные – в основном паренхимными клетками. Изученный нами вид *Acicarpa pinatifida* (рис. 2А, Б) похож на представителей родов *Leucanthemella* Tzvel. и *Microserphala* Pobed. (рис. 4В, Г) наличием хорошо выраженных ребер, гидроцитного аппарата, многослойностью перикарпия и др.

Таким образом, нашими данными еще раз подтверждается существующее в литературе мнение о близости семейств *Calyceraceae* и *Asteraceae*. В то же время наличие единичных признаков специализации в покровах плода и небольшого зародыша, а также многослойного эндосперма позволяет выразить предположение о большей примитивности калицеровых по сравнению со сложноцветными, у которых сохранились лишь остатки эндосперма из 1–2 слоев клеток, зародыш крупный, а признаки специализации разнообразны: ослизняющиеся клетки, эфирно-масляные вместилища, волоски разного типа и др. (Меликян, Мурадян, 1975).

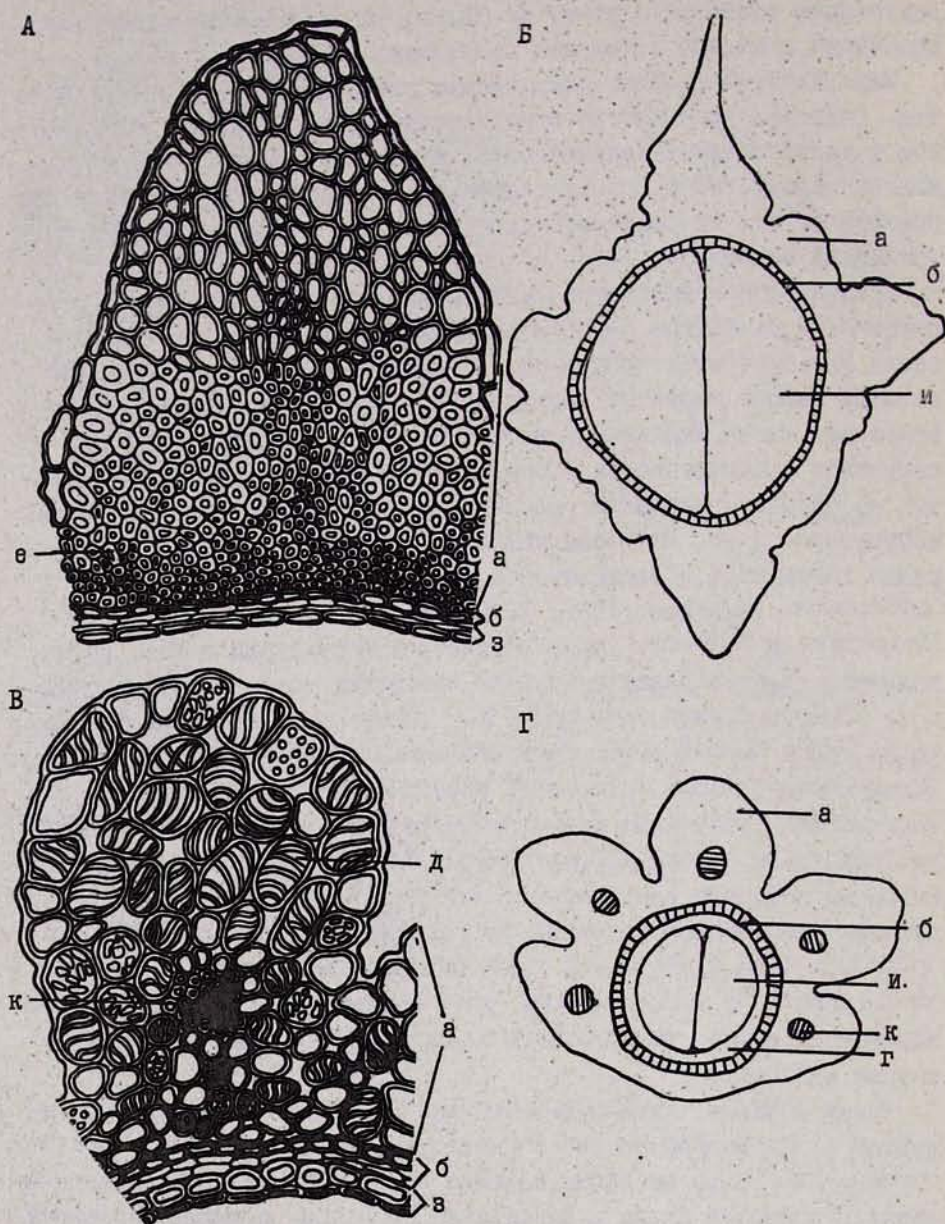


Рис.4. Поперечные срезы плодов

А,Б - *Chrysanthemum coronarium*, В,Г - *Microserphala subglobosa*;

а - перикарпий, б - спермодерма, г - эндосперм, д - гидроцитная клетка, е - механическая ткань, з - остатки эндосперма, и - зародыш, к - проводящий пучок.

Представители семейства *Dipsacaceae* имеют совершенно иную структуру плода (Мурадян, Карапетян, 1981). Семянка у них заключена в эпикаликс, плотно прилегающий к перикарпию и выполняющий защитную функцию, так что описывая плод ворсянковых морфологически, мы фактически описываем структуру эпикаликса, так как сама семянка находится внутри последнего и если у калицеровых и сложноцветных ребра образуются из ткани перикарпия, то у ворсянковых — из ткани эпикаликса (рис. 3В, Г). Таким образом, данные морфолого-анатомических исследований плодов не подтверждают существующее в литературе мнение о близости семейств *Calyceraceae* и *Dipsacaceae*, хотя наличием многослойного эндосперма и небольшого зародыша они сходны друг с другом.

В результате исследования нами выявлены также родственные взаимоотношения между отдельными родами семейства *Calyceraceae* и степень эволюционного развития их плодов. Наиболее близкими оказались роды *Asicarpia* и *Calycera* как морфологически (форма, величина, цвет плодов, наличие сильно выраженных выступов, форма зубчиков и др.), так и анатомически (степень выраженности и конфигурация ребер на поперечном срезе, наличие склеренхимы в межреберных участках и слоя палисадных клеток в эндокарпии). Следует отметить, что еще К. Reiche (1899) сближал роды *Asicarpia* и *Calycera* на основании сходства анатомических признаков плода, обособив их от рода *Boopis*. Однако род *Asicarpia* по признакам микроструктуры плода можно считать более продвинутым, чем *Calycera*, так как склеренхимная ткань здесь представлена слабо и лучше развит гидроцитный аппарат. Наиболее продвинутым среди изученных представителей семейства нам представляется род *Boopis*, так как плоды изученных видов его более мелкие, ребра развиты слабее, в перикарпии кроме гидроцитного аппарата имеются и такие признаки специализации как лизигенные полости, гидрофильное содержимое в ткани перикарпия, а механическая ткань развита слабее.

Обобщая результаты исследования, можно отметить, что согласно карполого-анатомическим данным существует определенная близость между семействами *Calyceraceae* и *Asteraceae* и совершенно очевидное различие в структурах плодов *Calyceraceae* и *Dipsacaceae*. В то же время имеющиеся значительные различия в структурах плодов сложноцветных и калицеровых позволяют подтвердить правомерность выделения семейства *Calyceraceae* в отдельный порядок.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е.М. Палиноморфология семейства Calyceraceae. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л., 1980, с.57-64.
- Меликян А.П., Мурадян Л.Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе Chrysantheminae (Asteraceae). Бот.журн., 1975, 8, с.1123-1133.
- Мурадян Л.Г. Анатомическое строение семян некоторых представителей подтрибы Chrysantheminae (Asteraceae). Биол.ж.Армении, 1967, 20, 10, с.82-91.
- Мурадян Л.Г. Автореф.канд.дис., Ереван, 1970.
- Мурадян Л.Г., Карапетян Н.А. Карпо-анатомическая характеристика некоторых представителей семейства ворсянковых (Dipsacaceae). Уч.зап.ЕГУ, 1981, 2, с.95-104.
- Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964, 481 с.
- Таманшян С.Г., Мурадян Л.Г. Оценка статуса рода Jurinella Jaub. et Spach (Asteraceae) по данным карпологии. В сб.: Флора, растит.и раст.рес.АрмССР, 1987, 10, с.50-57.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987, 439 с.
- Brown R. Some observations on the natural family of plants called Compositae. Trans.Linn.Soc., 1816, 12, p.76-150.
- Dahlgren R. A revised system of classification of the Angiosperms. Bot.J.Linn.Soc., 1980, 80, p.91-124.
- Reiche K. Beiträge zur Systematik der Calyceraceen. Bot.Jahrb., 1899, 22, S.107-119.
- Skvarla J.J., Turner B.L. et al. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. In: Heywood and Harborne/eds./. The Biology and chemistry of the Compositae. London, 1977; 1, p.141-259.
- Thorne R.F. New evidence of relationships and modern system of Angiosperms. 1981.

Carpologic character of Calyceraceae family

L.G.Muradian

A comparative-carpological study of the Calyceraceae, Dipsacaceae and Asteraceae family representatives has been carried out. Morphological and anatomical similarity of Calyceraceae fruits and Compositae family achenes which testifies to close relationship of these families was revealed. However, evolutionally Calyceraceae family turned out to be more primitive than

Compositae family on a number of indications of fruit structure. There is some rather substantial dissimilarity in the structures of fruits of Calyceraceae and Dipsacaceae, which does not confirm the common opinion of the closeness of these families. Relationship has been found also among the genera of Calyceraceae.

1.9. ՄՈՒԿԱԳԹԱՆ

Calyceraceae ՀԱՏԱՆԻՔԻ ՆԵՐԿԱՑԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ ԿԱՐԳՈՂՈՂԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒՓԱԳԻՐԸ

Տարված է Calyceraceae, Dipsacaceae և Asteraceae ընտանիքների ներկայացուցիչների ամենատական կարգուղղիական ուսումնասիրություն: Ուսումնասիրության ընթացքում վեր է հանված մորժուղիական և անտոմիական նմանություն կալիցերայինների պտուղների և բարդածաղկավորների սերմերի միջև, որը վկայում է այդ ընտանիքների մոտ ցեղակցական կապերի մասին: Սակայն պարզվում է, որ էվոլյուցիոն առումով Calyceraceae ընտանիքը պտղի կառուցվածքի մի շարք հատկանիշներով բարդածաղկավորներից պրիմիտիվ է: Նշված է մի շարք էական տարբերություններ Calyceraceae -ի և Dipsacaceae -ի պտուղների կառուցվածքում, որը չի հաստատում այդ ընտանիքների մոտ լինելու մասին եղած կարծիքը: Վեր է հանված նաև Calyceraceae ընտանիքի ցեղերի միջև ցեղակցական փոխհարաբերություններ: