

А. А. НЕРСЕСЯН

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ
GUNDELIA TOURNEFORTII (ASTERACEAE)

Монотипный род *Gundelia* L. обладает целым рядом признаков, нетипичных для большинства представителей семейства Asteraceae. Строением репродуктивных органов гунделия особенно резко выделяется среди сложноцветных, в частности среди представителей трибы *Arctotideae* Cass., в которую данный род включается многими исследователями (Bentham, Hooker, 1873; Hoffmann, 1894; Васильченко, 1961; Поляков, 1967; Norlin, 1977) в составе подтрибы *Gundelinae* Benth. et Hook. fil. А.Л.Тахтаджян (1987) и Р.В.Камелин (1987) придерживаются точки зрения E.Boissier (1875) и считают возможным выделить *Gundelia* в отдельную монотипную трибу *Gundelieae* Boiss. Однако А.Л.Тахтаджян, выделяя *Gundelieae*, отмечает, что данная триба не вполне ясна в систематическом отношении.

В настоящей работе приводятся морфологические описания соцветий, цветков, плодов *G.tournefortii* L., а также результаты анатомических исследований корзинок и покровов семян.

Анатомические исследования проводились по общепринятой методике.

Просмотрены гербарные материалы БИН АН СССР (LE) и БИН АН АрмССР (ERE). В работе использованы следующие образцы: Абовянский р-н, с.Гехадир, 12.6.1987, А.Нерсисян (ERE I37771); там же, 10.6.1988, А.Нерсисян (ERE I37772, I37773).

Корзинки гунделии собраны в соцветия второго порядка — шаровидно-головчатые клубки (головки). В одной головке обычно имеется 30–50 корзинок. Каждая из головок по внешнему виду напоминает одну большую корзинку (рис.1А). Цветение в головках происходит акропетально (сначала зацветают нижние корзинки, затем средние, позже — верхние). На одном экземпляре в среднем расположено 5–8 головок, однако встречаются экземпляры с десятью–пятнадцатью или

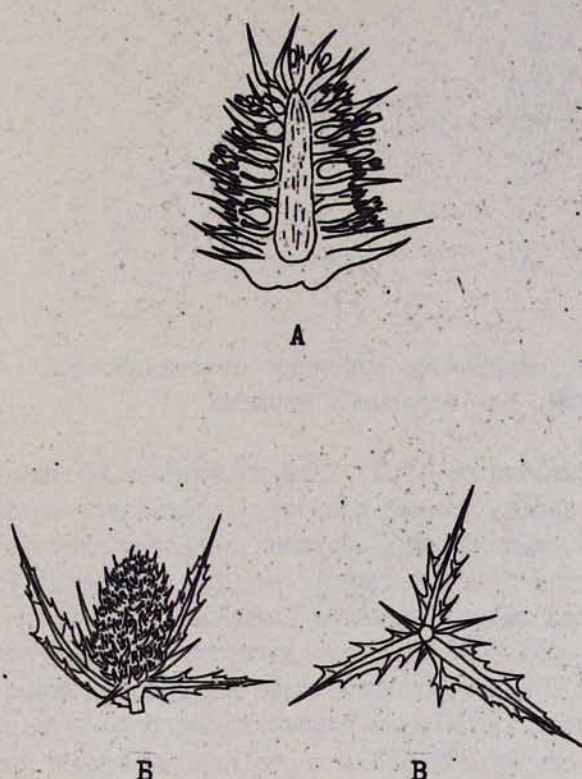


Рис. I. Головка *Gundelia tournefortii*

А - продольный разрез головки,

Б - головка с окружающими ее листьями,

В - листья, окружающие головку (вид снизу).

только с одной. Форма головок весьма разнообразна - обычно шаровидная, часто яйцевидная или конусообразная. Размеры их также сильно варьируют, но в среднем головки достигают 3-4 см в ширину и 6-6,5 см в длину. Снизу каждая головка окружена пятью-семью верхушечными листьями, отходящими непосредственно от ее основания (рис. IБ, В). Здесь наблюдается постепенный переход от типичных вегетативных листьев к чешуевидным мелкозубчатым колочным выростам. Каждая корзинка в головке окружена тремя-четырьмя подобного рода выростами (листочками), названными в литературе

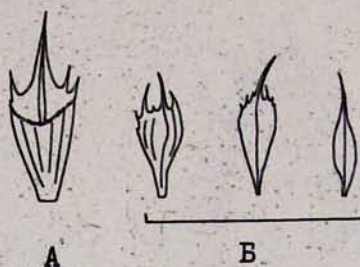


Рис.2. Листочки, окружающие корзинку *G.tournefortii*
А - нижний, Б - боковые и верхние

прицветниками (Васильченко, 1961). Эти листочки морфологически различаются между собой. Нижний листочек (расположенный ближе к основанию головки), как правило, крупнее и тверже листочков, окружающих корзинку с боков и сверху (рис.2). Основание его пленчатое, а верхняя часть плотная и кожистая, в то время как остальные листочки более тонкие, иногда почти целиком пленчатые. Длинный твердый шип, в который переходит верхушка нижнего листочка, всегда выступает за пределы корзинки. Верхушка нижнего листочка окрашена в зеленоватый цвет, часто переходящий в красноватый.

Корзинка гунделии обычно состоит из 5-7 актиноморфных цветков (в нижних корзинках головки число цветков может достигать восьми-десяти), из которых один (центральный) плодущий, остальные (краевые) бесплодные (рис.3А,Б). Все цветки вначале обоеполые, но на более поздних стадиях онтогенеза завязь в краевых цветках редуцируется и семянка образуется только из завязи центрального цветка. И центральный, и краевые цветки окружены сросшимися листочками, природа которых не вполне ясна. Это или прицветнички, или частные обертки, если предположить, что каждый цветок представляет собой бывшую корзинку, число цветков в которой редуцировалось до одного (Ал-Таеу, Новаин, 1984). Тенденция к срастанию нескольких малоцветковых корзинок в одну отмечалась у сложноцветных (Савченко, 1952). В пределах одной корзинки частные обертки срастаются друг с другом и с окружающей их общей оберткой, составляя образование, названное некоторыми исследователями сросшимися листочками обертки (Васильченко, 1961; Кир-

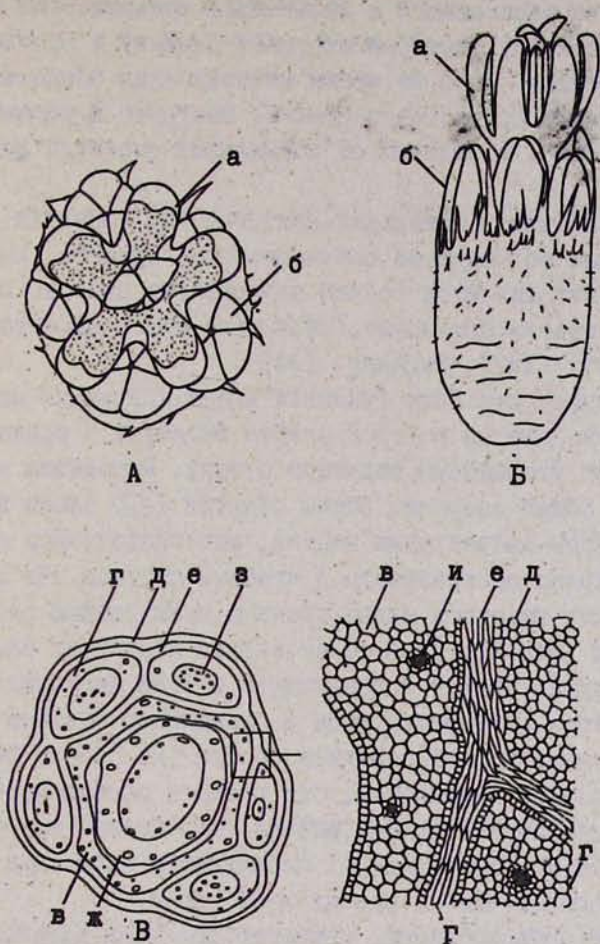


Рис.3. Корзинка *G.tournefortii*

А - вид сверху, Б - вид сбоку, В - схема строения молодой корзинки в поперечном разрезе, Г - фрагмент поперечного среза.

а - центральный цветок, б - краевой цветок (бутон), в - частная обертка центрального цветка, г - частная обертка краевого цветка, д - общая обертка, е - слой вытянутых клеток, ж - завязь центрального цветка, з - завязь краевого цветка, и - проводящий пучок.

пичников, 1981). Это образование в дальнейшем превращается в скорлупообразную оболочку, которая окружает семянку и выполняет функцию защиты зародыша. В то же время многослойная оболочка значительно затрудняет прорастание семени. Цветение в корзинках происходит центробежно, в отличие от нормальных корзинок других сложноцветных.

Следует отметить, что у остальных арктотисовых корзинок одиночные, обычного для большинства сложноцветных строения. Актиноморфными и обоеполыми являются только центральные цветки, в то время как краевые цветки язычковые, пестичные или рудиментарнопестичные (Norlindh, 1977; Камелин, 1987).

На поперечном срезе корзинка гунделии имеет следующую структуру. Под эпидермой, клетки которой слегка вытянуты в радиальном направлении и имеют утолщенную наружную стенку, находится многослойная паренхима общей обертки. Затем следуют 5-10 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток, непосредственно окружающих частные обертки центрального и краевых цветков. На поперечном срезе молодых корзинок видна граница между этими слоями и частными обертками (рис. 3В, Г). В более зрелых корзинках слои тангентально вытянутых клеток и граничащие с ними несколько слоев паренхимных клеток лигнифицируются и сдавливают частные обертки. Механическая ткань зрелых корзинок состоит из слоев, расположенных в двух различных плоскостях, что придает особую прочность скорлупообразной оболочке семянки (рис. 6А). На относительно менее зрелой стадии в частных обертках наблюдаются небольшие проводящие пучки, расположенные в паренхимной ткани.

Цветок гунделии актиноморфный, примерно 10-12 мм длины. Венчик трубчато-ворончатый, с пятью зубцами-лопастями, края которых чуть загнуты внутрь (рис. 4А). Окраска венчика варьирует от темно-лиловой (почти фиолетовой) до светло-сиреневой и даже серовато-белой (с желтоватым оттенком), но чаще всего венчик окрашен в темно-розовый или пурпурный цвет. Обычно внутренние и наружная стороны лопастей венчика отличаются оттенками окраски; кончики лопастей часто более темные.

Тычинок пять. Тонкие голые тычиночные нити срастаются с трубкой венчика, а пыльники соединяются друг с другом, образуя пыльниковую трубку. Пыльники линейные, верхний хорошо выраженный придаток их заострен (рис. 4Б).

Завязь центральных цветков более выпуклая, чем завязь краевых. В верхней части завязи хорошо выражена коронка (высотой в 1 мм) с маленькими зубчиками по краю.

Столбик постепенно расширяется кверху. Верхняя, самая утол-

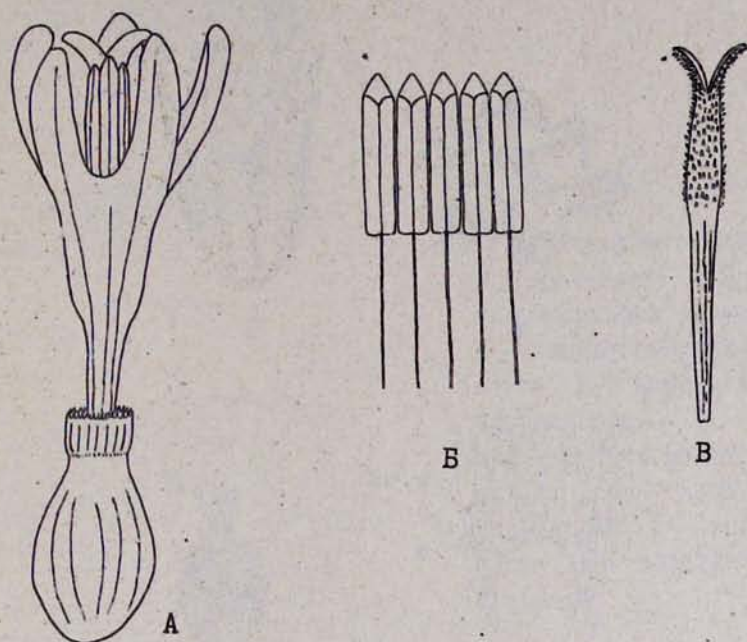


Рис.4. Центральный цветок *G.tournefortii*

А - общий вид, Б - тычинки, В - столбик.

щенная часть, заканчивающаяся двумя уплощенными заостренными лопастями, густо покрыта снаружи короткими выметающими (собирающими) волосками (рис.4В). Лопасты столбика часто дуговидно изгибаются наружу.

У арктотисовых, в отличие от гунделии, лопасти столбика голые или шероховатые, а выметающие волоски (если они есть) или сосочки у ряда видов собраны ниже лопастей в воротничок (Norlindh, 1977; Камелин, 1987).

Плод - семянка, выпуклая, обратно-яйцевидная, заключенная в серо-коричневую или коричневую скорлупообразную оболочку (около 1,5 см длины и 1 см ширины), с колочими шипиками наверху (рис.5). Паппус в виде чашевидной, по верхнему краю островато-зубчатой коронки. Что же касается остальных арктотисовых, то семянка у них снабжена паппусом из более или менее многочисленных чешуй; иногда паппус отсутствует (Norlindh, 1977; Камелин, 1987).

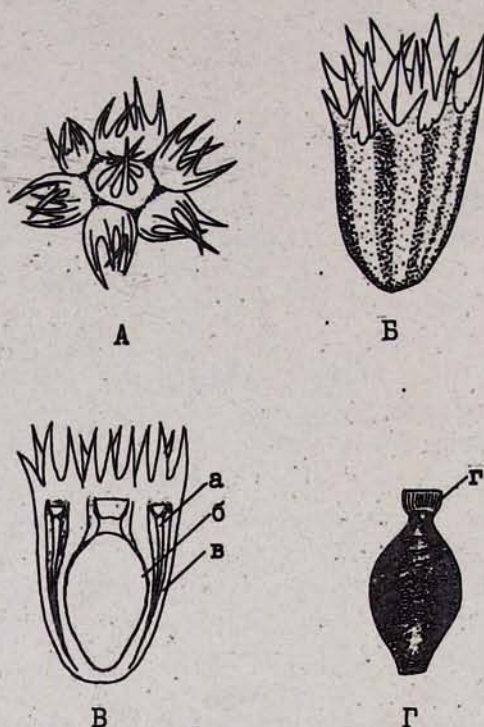
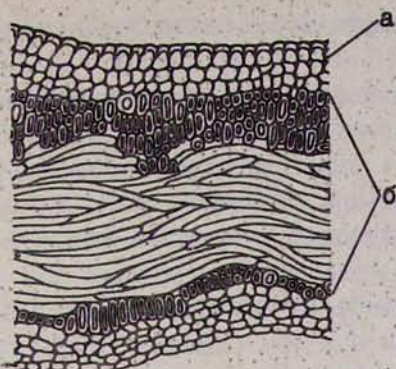


Рис.5. Плод *G.tournefortii*

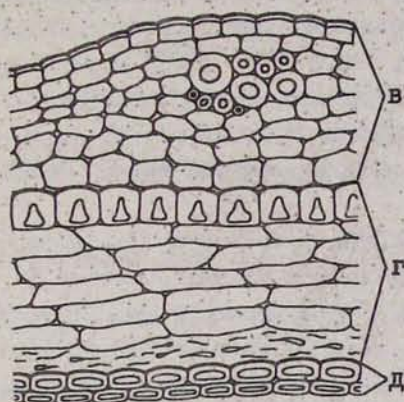
А - вид сверху, Б - вид сбоку, В - продольный разрез,
Г - семянка без скорлупообразной оболочки.
а - редуцированная завязь краевого цветка, б - семянка,
в - скорлупообразная оболочка, г - коронка.

В отличие от других сложноцветных, в состав покровов семянки гунделии, кроме перикарпия и спермодермы, входит и скорлупообразная оболочка. В этой оболочке наблюдаются углубления, в которых расположены остатки редуцированных завязей краевых цветков. На поперечном срезе эти углубления имеют вид отверстий, "окошечек". В процессе созревания плода они сплющиваются и вытягиваются в тангентальном направлении, а паренхимная ткань общей и частных оберток постепенно разрушается.

На поперечном срезе перикарпий и спермодерма имеют следующую структуру (рис.6Б). По срезу в перикарпии наблюдаются не-



А



Б

Рис.6. Покровы семянки *G. tournefortii* (фрагменты поперечных срезов)

А - скорлупообразная оболочка, Б - перикарпий и спермодерма.

а - наружная эпидерма, б - механическая ткань, в - перикарпий, г - спермодерма, д - остатки эндосперма.

большие проводящие пучки, состоящие из 5-10 элементов. Участки с проводящими пучками слегка выдаются наружу, образуя небольшие выступы. Перикарпий на срезе состоит из 4-7, а в области выступов - из 7-10 слоев клеток. Клетки наружной эпидермы небольшие, слегка вытянутые в тангентальном направлении, тонкостенные, с небольшим утолщением наружной стенки. Под эпидермой расположены слои тонкостенных клеток, слегка сдавленных в тангентальном направлении. Внутренняя эпидерма не наблюдается. Спермодерма состоит из 6-7 слоев клеток. Клетки наружной эпидермы - склереиды средней величины, почти изодиаметрические, реже слегка вытянутые в радиальном направлении. Наружные и боковые стенки их сильно утолщены, полость треугольной формы. Затем следуют слои сильно сплюснутых в тангентальном направлении клеток паренхимы. В некоторых участках наблюдается облитерация отдельных слоев клеток. В спермодерме имеются проводящие пучки, состоящие из 20-40 элементов. Внутренние два слоя представляют собой остатки эндо-

сперма, наличие которых характерно для сложноцветных (Мурадян, 1970).

Результаты исследования указывают на наличие характерных особенностей в морфологической и анатомической структуре репродуктивных органов *G. tournefortii*. Ряд признаков (своеобразие корзинки, отсутствие язычковых цветков, опушение столбика) выделяет гунделию среди остальных арктотисовых, а наличие скорлупообразной оболочки семени — в семействе *Asteraceae* в целом.

Обособленность гунделии в трибе *Arctotideae* подчеркивается и восточнодревнесредиземноморским ареалом (Камелин, 1987), в то время как другие арктотисовые встречаются в Африке (в основном в южной и центральной ее части) и лишь монотипный род *Cymbonotus* произрастает в Австралии (Norlindh, 1977).

Своеобразие гунделии определяется также наличием латекса, отмеченного среди остальных арктотисовых лишь у рода *Gazania* Gaertn. (Metcalf, Chalk, 1950; Wagenitz, 1976) и некоторыми характерными чертами кариотида (Нерсисян, Назарова, 1989).

Таким образом, приведенные данные в определенной мере свидетельствуют в пользу выделения самостоятельной трибы *Gundeliaeae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильченко И.Т. Род гунделия — *Gundelia* L. В кн.: Флора СССР, М.—Л., 1961, 26, с.862–863.
- Камелин Р.В. *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) — новинка флоры Памиро-Алая. Бот. журн., 1987, 72, 7, с.974–978.
- Кирпичников М.Э. Порядок сложноцветные (*Asterales*). В кн.: Жизнь растений, М., 1981, 5(2), с.462–476.
- Мурадян Л.Г. Сравнительная анатомия семян представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с систематикой и филогенией. Автореф. дис... канд. биол. наук, Ереван, 1970, 19 с.
- Нерсисян А.А., Назарова Э.А. Кариосистематическое изучение *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*). Бот. журн., 1989, 74, 6, с.837–839.
- Поляков П.П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967, 336 с.
- Савченко М.И. О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере рода *Taraxacum* L.). Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 1952, 3, с.48–86.

- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987, 439 с.
- Al-Taey R.A., Hossain M. Studies in Gundelia: 1. A new species from Iraq. Notes Roy.Bot.Gard.Edinb., 1984, 42, 1, p.39-44.
- Bentham G., Hooker J.D.(fil.) Genera plantarum. London, 1873, 2(1), 554 p.
- Boissier E. Flora Orientalis. Geneve, 1875, 3, 1033 p.
- Hoffmann O. Compositae. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894, 4, 5, S.87-394.
- Metcalf C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1950, 2, p.725-1500.
- Norlin T. Arctoteae - systematic review. In: Heywood V.H., Harborne J.B., Turner B.L.(eds.). The biology and chemistry of the Compositae. London etc., 1977, p.943-959.
- Wagenitz G. Systematics and phylogeny of the Compositae (Asteraceae). Plant Syst. and Evol., 1976, 125, p.29-46.

Morpho-anatomical study of the reproductive organs
of *Gundelia tournefortii* (Asteraceae)

A.A.Nersessian

Morphological description of inflorescence, flowers and fruits of *G.tournefortii* L. and the results of the anatomic research of heads and coats of achenes are given. *Gundelia* L. genus is included by many authors into Arctotideae Cass. tribe, in the sub-tribe of *Gundelinae* Benth.et Hook.fil., whereas some other researches recognize the monotype tribe of Gundelieae Boiss. The results of the research indicate that *G.tournefortii* has some characteristic peculiarities in morphological and anatomical structure of reproductive organs. A number of features singles out *Gundelia* among other Arctotideae and the achenes shell-like coat - singles it out in Asteraceae family as a whole. The above-given data testifies in favour of singling out Gundelieae into an independent tribe.

Ա. Զ. ՆԵՐՍԻՍՅԱՆ

Gundelia tournefortii (Asteraceae) ՏԵՍԱԿԻ ՌԵՊՐՈԴՈՒԿՏԻՎ ՕՐԳԱՆ-
ՆԵՐԻ ՄՈՐՓՈ-ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Աշխատանքում բերված է *G. tournefortii* տեսակի ծաղկաբույլերի, ծաղիկ-
ների և պտուղների նկարագրությունը, ինչպես նաև զամբյուղների և սեր-
միկների անատոմիական կառուցվածքի ուսումնասիրության արդյունքները:
Հետազոտված տեսակի ռեպրոդուկտիվ օրգանների մորֆոլոգիական և անատոմիա-
կան կառուցվածքում բացահայտված է մի շարք յուրահատկություններ, որոն-
ցով նա տարբերվում է *Arctotideae* տրիբայի, նույնիսկ *Asteraceae*
ընտանիքի ներսում: Ստացված տվյալները որոշ չափով վկայում են *Günde-*
lieae մոնոֆիլ տրիբայի առանձնացման օգտին: