ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլոգիական գիт. XVII. № 1. 1964 Биологические науки

А. П. МЕЛИКЯН

О ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ СПЕРМОДЕРМЫ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ НИМФЕЙНЫХ

Современный этап развития систематики характеризуется поисками новых методов для выяснения и уточнения филогении важных, узловых групп покрытосеменных. Одним из таких «узлов» в филогенетическом древе цветковых является интересная группа нимфейных, объединяющая большое количество водных растений.

Несмотря на то, что изучение этой группы началось в начале прошлого века, и имеются почти исчерпывающие данные по морфологии, анатомии, палинологии и цитологии нимфейных, все же систематика данной группы и по сей день интерпретируется каждым из авторов по-разному.

Еще Caspary [1] считал, что для таксономии нимфейных необходимо использовать морфологию семян и даже дал, основываясь на ней, систематику рода Nymphaea. Но по строению семян довольно трудно различить виды кувшинок. В этом можно убедиться из данных табл. I. Здесь изображены семена пяти видов кувшинок, которые не имеют отчетливых различий за исключением семян Nymphaea alba Presl. и Nymphaea candida Presl., поверхность оболочки семени которых совершенно гладкая, лишена борозд и покрова из волосков. Остальные же несколько видов, отличаясь, в основном, размерами и несколько окраской семян, сходны по своей внешней морфологии. На поверхности семян все они имеют волосистое опушение. Отличия заключаются в том, как и где расположены волоски, либо на выступающих ребрах семени рядами, либо рядами, но не на выступах.

Weberbauer [8] отмечал, что кроме внешней морфологии, необходимо изучить и анатомическое строение семенной кожуры. Мы изучили строение семенной кожуры некоторых представителей двух родов семейства Nymphaeaceae Nuphar и Nymphaea.

Для того чтобы разобраться в строении зрелой спермодермы, необходимо было изучить ее формирование в гистогенезе. Важность такого изучения подчеркнута в работах [6, 5, 7, 3, 4].

Материал был собран в адлерском совхозе «Южные культуры», в Ленинградской области, а также получен из семенных лабораторий БИН-а АН СССР и ГБС АН СССР. Срезы семязачатков и семян делались от руки, окрашивались, зарисовывались и фотографировались.

В первые дни после оплодотворения покровы семязачатка Nuphar luteum Sm. состоят из следующих слоев. Наружная эпидерма наружного интегумента (рис. 1) представлена клетками, мало отличающимися

по конфигурации и размерам от лежащих под ними клеток интегумен гальной паренхимы. Клетки эпидермы различной величины и снаружи покрыты тонким слоем кутикулы. Количество слоев клеток паренхимы

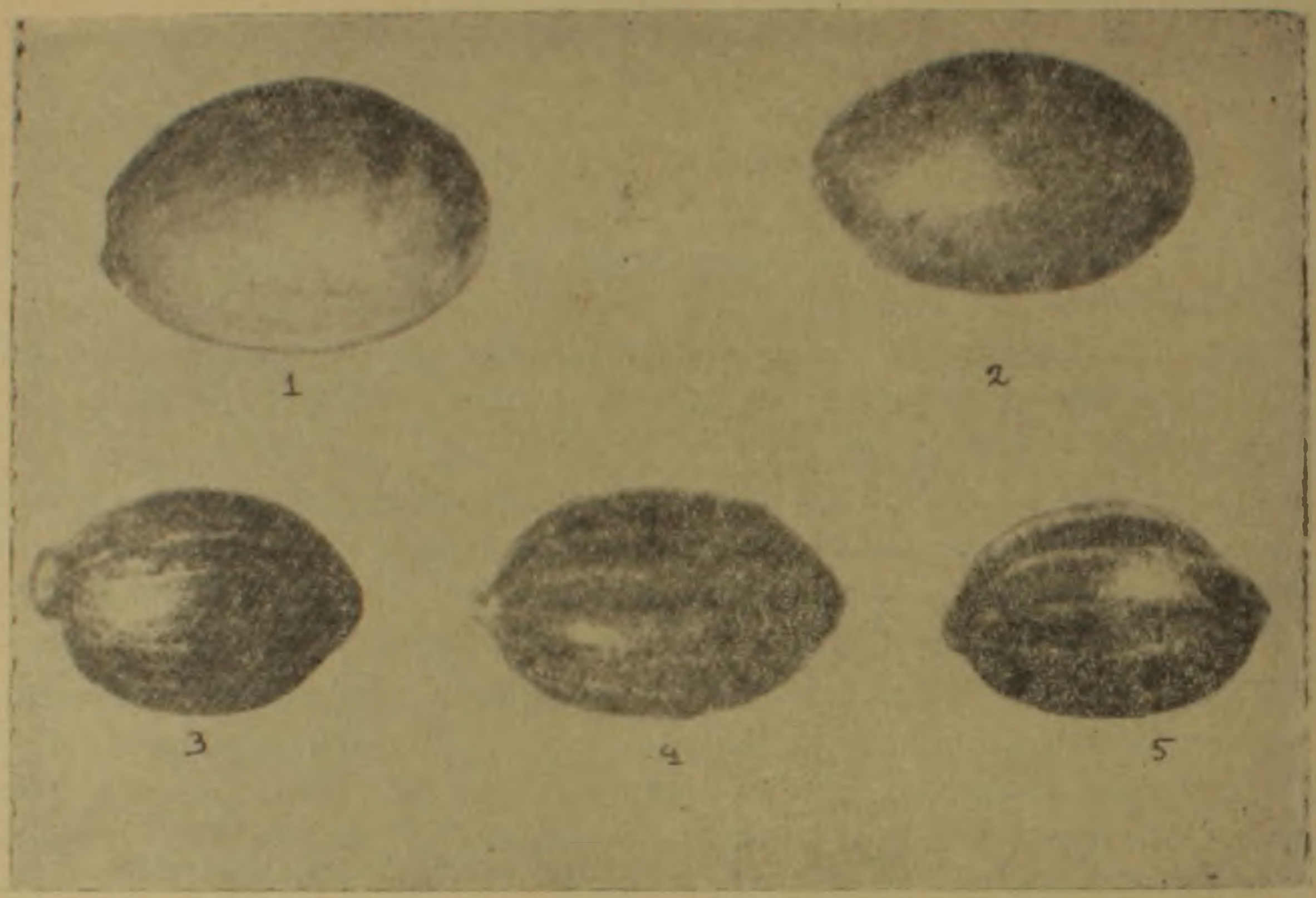


Таблица 1. Семена видов Nymphaea. 1. Nymphaea candida. 2. Nymphaea alba. 3. Nymphaea zanzibariensis. 4. Nymphaea lotus. 5. Nymphaea stellata.

наружного интегумента варьирует в различных частях семени от 3 до 5. Клетки ее на этой стадии меристематичны и заполнены запасными веществами. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента отличаются более мелкими размерами и на их поверхности выделяется слой кутикулы, который сливается со слоем кутикулы, лежащим на поверхности наружной эпидермы внутренного интегумента. Внутренний интегумент, в основном, состоит из двух слоев клеток, наружной и внутренней эпидермы. Иногда несколько клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента, делясь, дают один слой интегументальной паренхимы редко более чем 8—9 клеток в ряд.

Клетки наружной эпидермы крупнее, чем клетки внутренней и вытянуты в длину. Внутренний интегумент в целом на данной стадии имеет слабую естественную голубую окраску.

Через 6—7 дней после оплодотворения в структуре спермодермы происходят коренные изменения (рис. 2).

Клетки эпидермы наружного интегумента начинают сильно увеличиваться в радиальном направлении. Стенки их еще не утолщаются, но слой кутикулы на их наружной поверхности делается толще. Клетки паренхимы наружного интегумента сильно увеличиваются в размерах, особенно 2 слоя клеток, лежащих непосредственно под эпидермой. Распо-

ложены они довольно рыхло, появляются межклетники. Эти клетки заполнены запасными питательными веществами, в основном крахмалом.

Слои паренхимы, прилегающие к внутренней эпидерме наружного интегумента, несколько сплющиваются, так же как и клетки внутренней

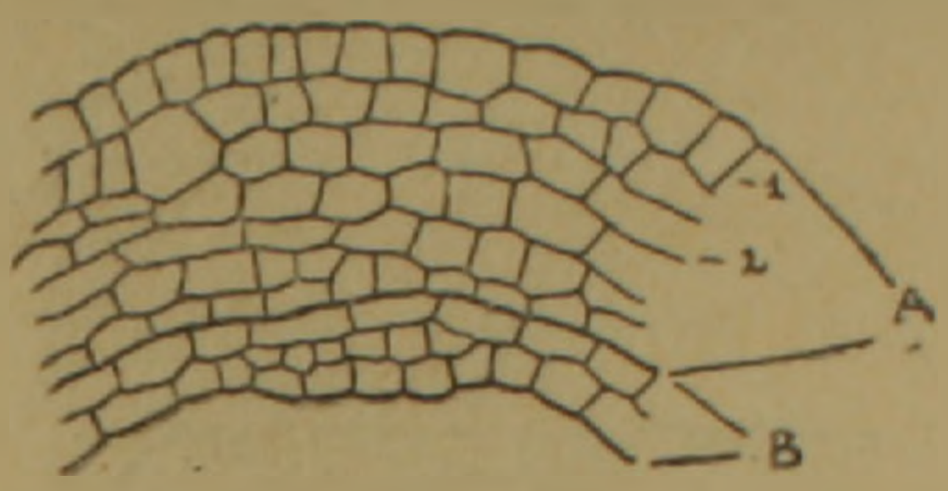


Рис. 1. Покровы семязачатка Nuphar luteum в первые дни после оплодотворения.

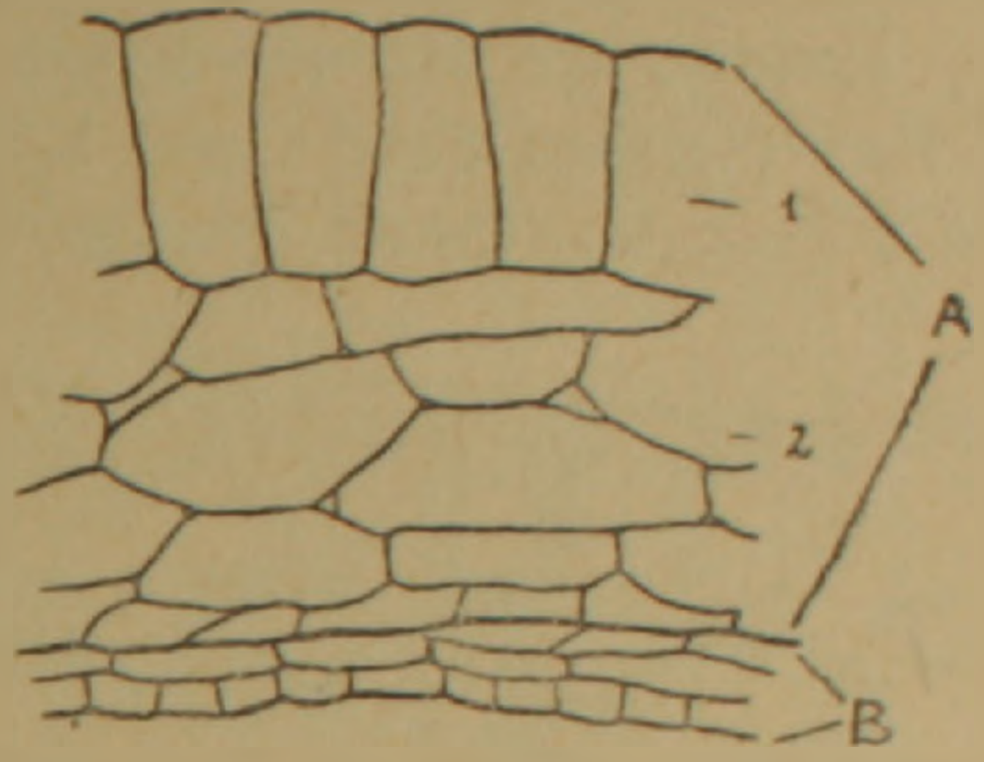


Рис. 2. Строение спермодермы Nuphar luteum через 6—7 дней после оплодотворения.

эпидермы наружного интегумента. Слои кутикулы между наружным и внутренним интегументами делаются толще. Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента, так же как и внутренней эпидермы, подвергаясь давлению с двух сторон, также вытягиваются в длину и сплющиваются. Здесь также местами наблюдается присутствие одного слоя паренхимы внутреннего интегумента, клетки которой тоже сильно сдавлены и деформированы.

Клетки наружной эпидермы наружного интегумента зрелой спермодермы увеличены в радиальном направлении, стенки клеток сильно утолщены (рис. 3). На наружной стенке эти утолщения мощнее, чем на боковых и внутренних стенках клеток. Утолщения эти слоистые и образованы за счет клетчатки с примесью лигнина и суберина. Во всех направлениях стенки этих клеток пронизаны поровыми канальцами. Слой кутикулы на поверхности эпидермальных клеток довольно толст.

Стенки клеток первого слоя интегументальной паренхимы наружного интегумента, лежащего непосредственно под эпидермой, тоже утолщены за счет отложений клетчатки и лигнина, в то время как толщина стенок клеток последующих слоев паренхимы постепенно уменьшается по направлению к внутренней эпидерме наружного интегумента. Тем не менее стенки клеток достаточно прочны и представляют вместе с утолщенными клетками наружной эпидермы защиту содержимого семени. Интересно наличие межклетников в наружном интегументе. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента сильно сплющены. Слои кутикулы между двумя интегументами делаются толще.

Все клетки внутреннего интегумента сильно сплющены, сдавлены, местами трудно различимы, образуя как бы однородный слой. Весь интегумент приобретает интенсивную естественную синюю окраску. Слой кутикулы на поверхности внутренней эпидермы внутреннего интегумента делается заметным.

Таким образом, вероятно внутренний интегумент, выполнив свою трофическую функцию, редуцируется. Функция же наружного интегумента, которая вначале была, по-видимому, трофическо-защитной, становится только защитной, причем функцию защиты берет на себя весь интегумент в целом.

Каковы же отличия и что общего у другого вида этого же рода Nuphar pumilum Sm.? Семя Nuphar pumilum в отличие от Nuphar luteum мельче размерами. Тоньше также и семенная кожура (рис. 4). Клет-

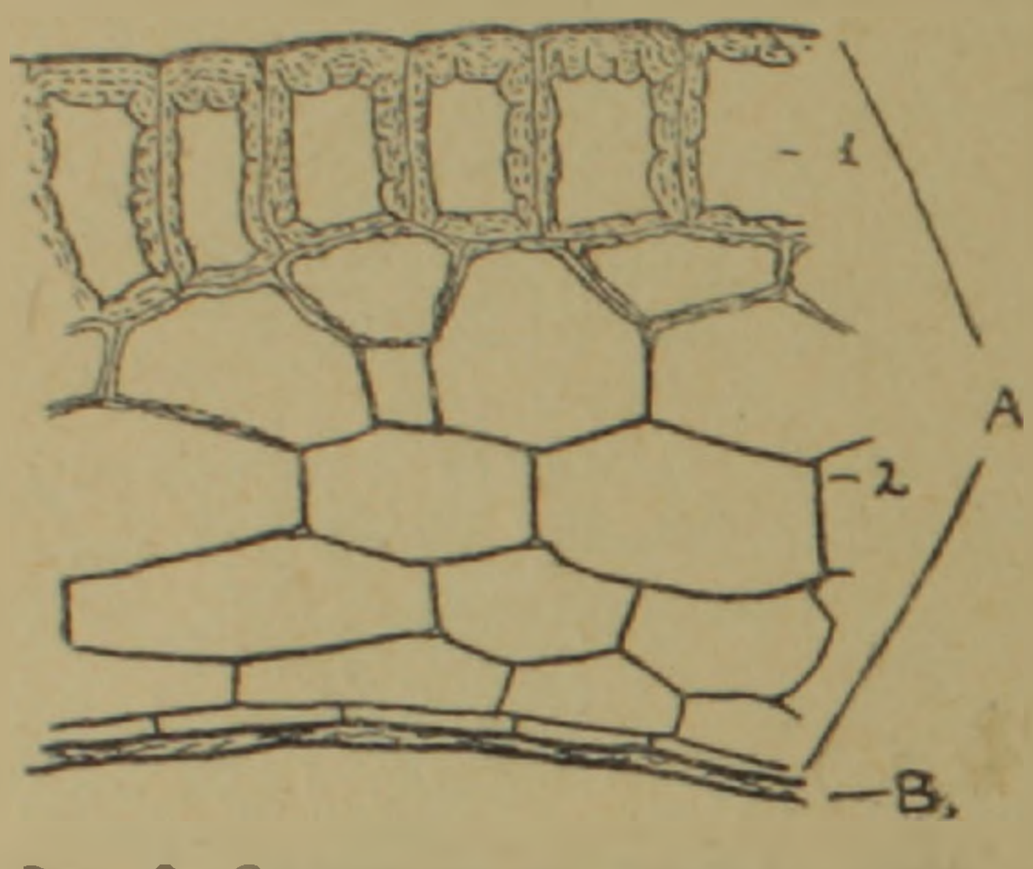


Рис. 3. Спермодерма зрелого семени Nuphar luteum.

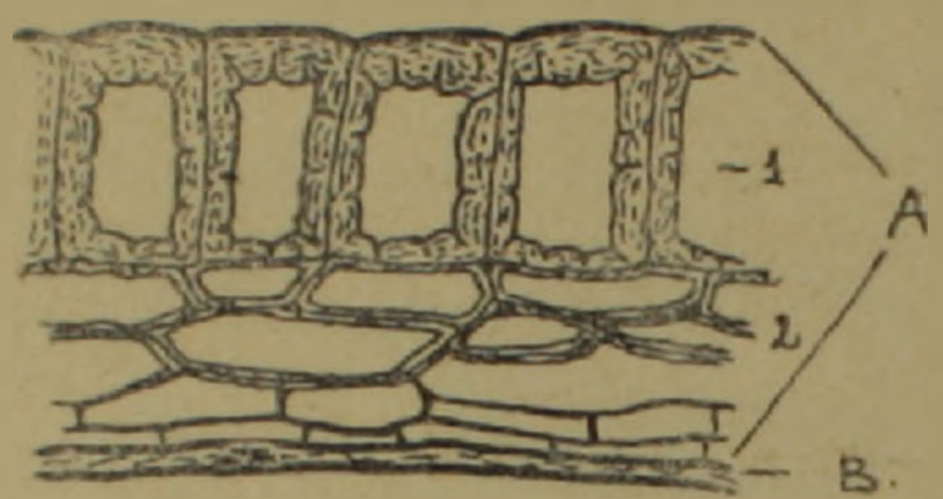


Рис. 4. Спермодерма зрелого семени Nuphar pumilum.

ки эпидермы наружного интегумента Nuphar pumilum имеют такое же строение, только они несколько уже и более вытянуты в радиальном направлении. Слоев паренхимы наружного интегумента меньше, их здесь 2—3, причем стенки их больше утолщены, чем у первого представителя. Утолщения стенок паренхимы также убывают по мере приближения к внутренней эпидерме наружного интегумента, клетки которой сильно сдавлены и горизонтально вытянуты. Клетки внутреннего интегумента полностью облитерированы.

Таким образом мы видим, что и при наличии общих родовых признаков в строении семенной кожуры этих видов имеются и специфические, хорошо отличимые видовые признаки.

Покровы семязачатка Nymphaea candida Presl. имеют следующее строение (рис. 5). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента довольно крупны. На их поверхности слабо выражен слой кутикулы. Клетки интегументальной паренхимы наружного интегумента меристематичны, паренхима представлена здесь всего 2 слоями клеток. Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента выделяют на своей поверхности тонкий слой кутикулы, который сливается с кутикулой, выделяемой на поверхности наружной эпидермы внутреннего интегумента. Внутренний интегумент представлен здесь только двумя эпидермами. Причем надо отметить, что клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента значительно крупнее клеток наружной эпидермы. Клетки интегументов заполнены питательными веществами.

Через 5—6 дней после оплодотворения в структуре спермодермы происходят следующие изменения (рис. 6). Клетки наружной эпидермы

наружного интегумента сильно увеличиваются во всех направлениях. Причем на внешней стенке этих клеток внутрь начинают отлагаться слои клетчатки. Снаружи выделяется более заметный слой кутикулы. Клетки интегументальной паренхимы, так же как и внутренней эпидермы наружного интегумента, сдавливаются, но запасные питательные ве-

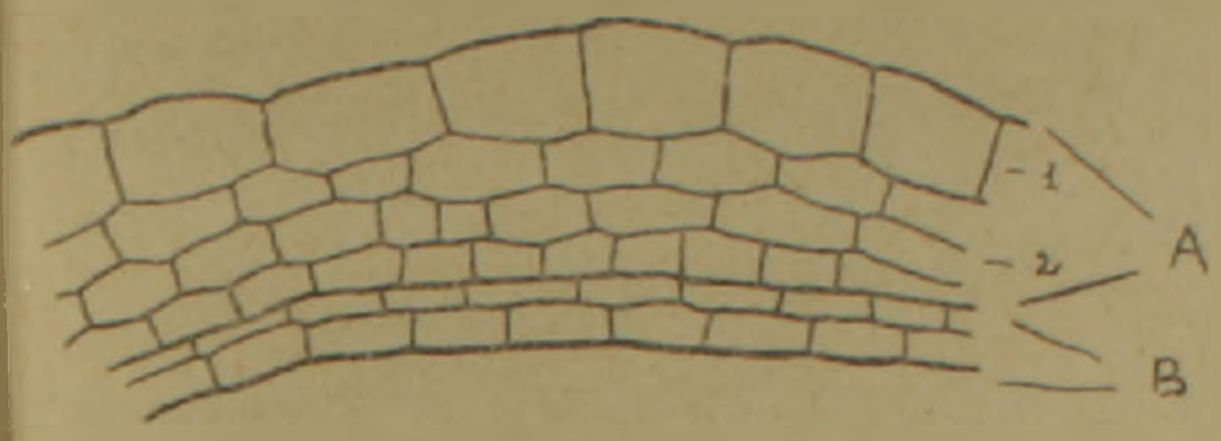


Рис. 5. Покровы семязачатка Nymphaea candida.

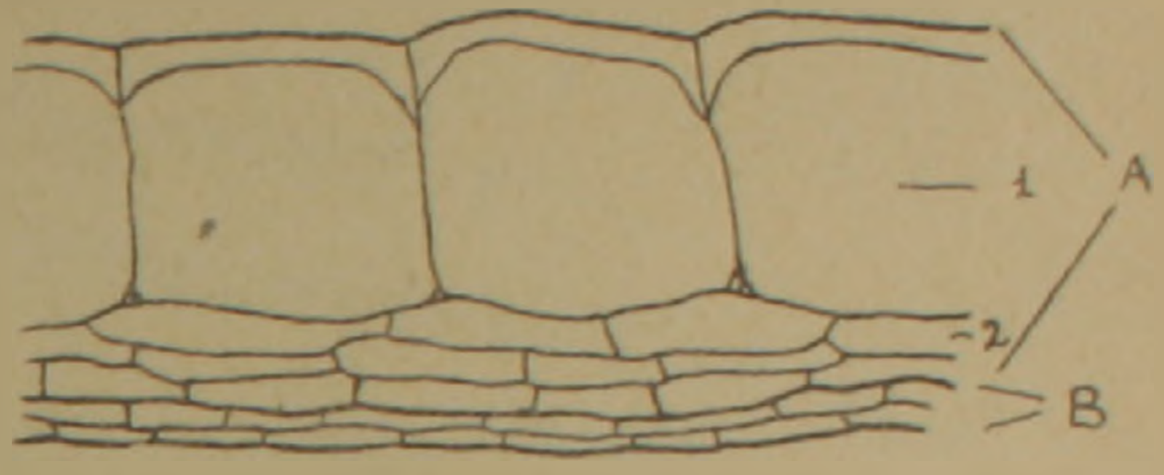


Рис. 6. Спермодерма Nymphaea candida через 5—6 дней после оплодотворения.

щества в них еще присутствуют. Слои кутикулы между двумя интегументами делаются толще. Сильно сплющиваются и как бы растягиваются все клетки внутреннего интегумента. Он начинает приобретать естественную оранжевую окраску.

Поверхность клеток наружной эпидермы наружного интегумента зрелого семени слабо бугорчатая и покрыта довольно толстым слоем кутикулы (рис. 7). Клетки делаются значительно крупнее, стенки их

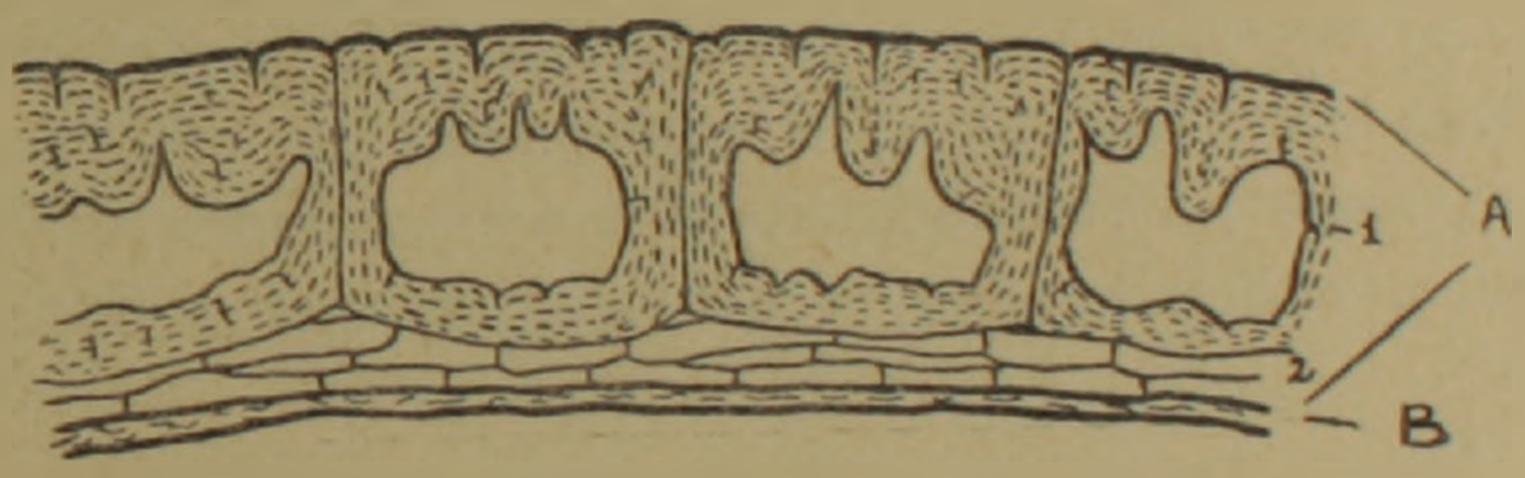


Рис. 7. Строение спермодермы зрелого семени Nymphaea candida.

сильно утолщаются за счет отложений клетчатки с примесью лигнина. Утолщения эти слоистые и неравномерные, особенно широкий слой лежит на наружной стенке клеток и свисает внутрь в виде наплывов обтекаемой формы. Утолщения пронизаны массой поровых канальцев. Клетки интегументальной паренхимы, так же как и клетки внутренней эпидермы наружного интегумента, сильно сплющены и вытянуты в горизонтальном направлении, стенки их тонки, питательные вещества отсутствуют. Клетки же внутреннего интегумента полностью облитерируются и представлены в виде тонкой кожицы темно-оранжевого цвета. Слой кутикулы, отделяющий спермодерму от перисперма, делается толще.

Таким образом, функцию защиты семени у этого вида несет, в основном, только наружная эпидерма наружного интегумента. Сравнивая строение зрелой спермодермы Nymphaea zanzibariensis Casp. (рис. 8). N. stel'ata W. (рис. 9), N. lotus L. (рис. 10), N. alba Presl. (рис. 11), мы замечаем ряд общих родовых черт—функцию защиты всегда выполняют лишь клетки наружной эпидермы наружного интегумента, в то время

как остальные клетки обоих интегументов сильно сплющены и дефор мированы, либо полностью облитерированы. Стенки клеток наружной эпидермы характерно утолщены и пронизаны поровыми канальцами Но кроме общих черт, есть и специфические черты в строении семенной

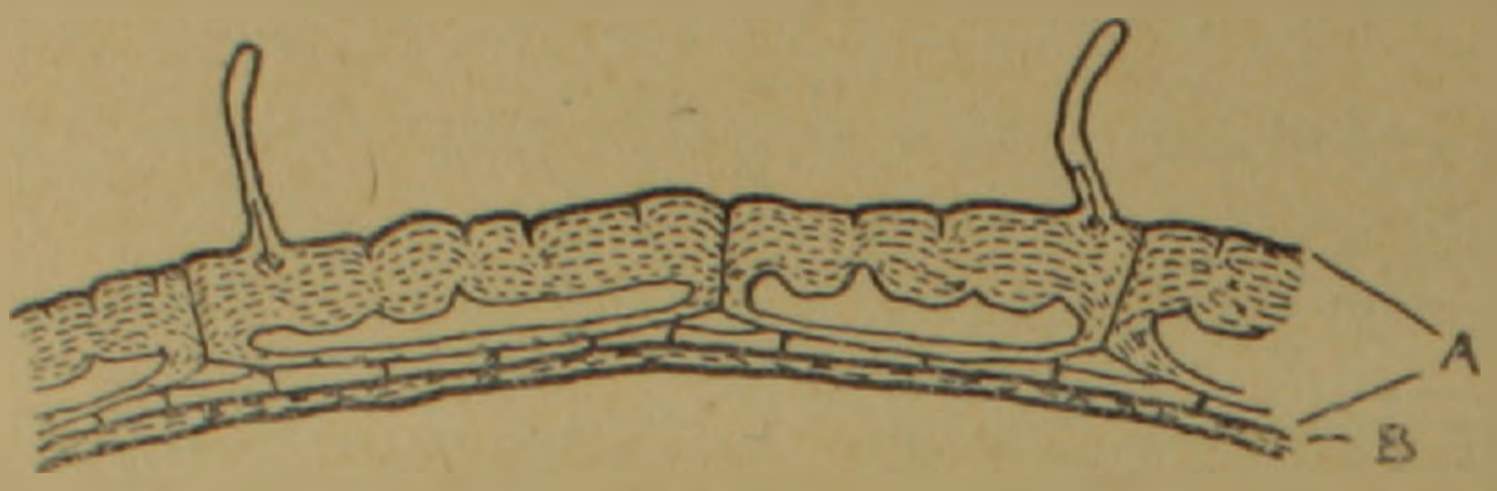


Рис. 8. Спермодерма семени Nymphaea zanzibarlensis.

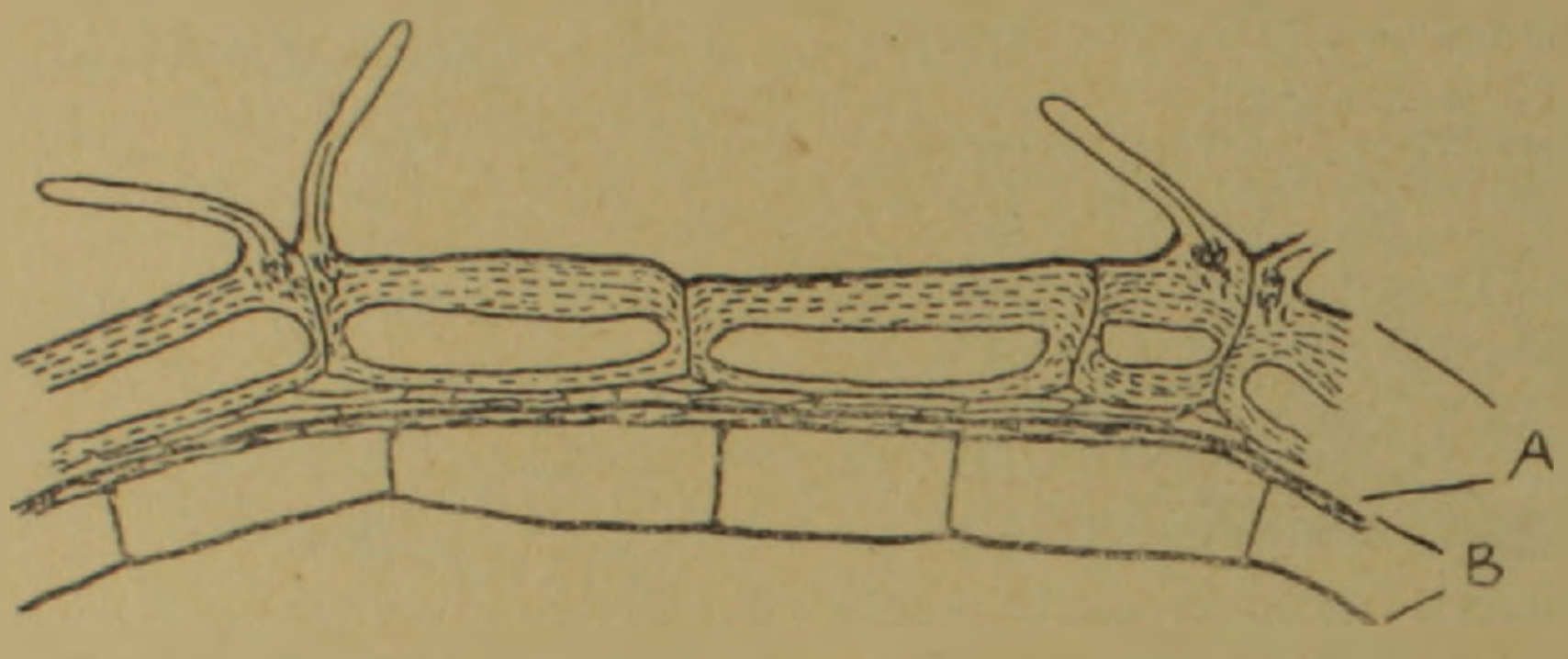
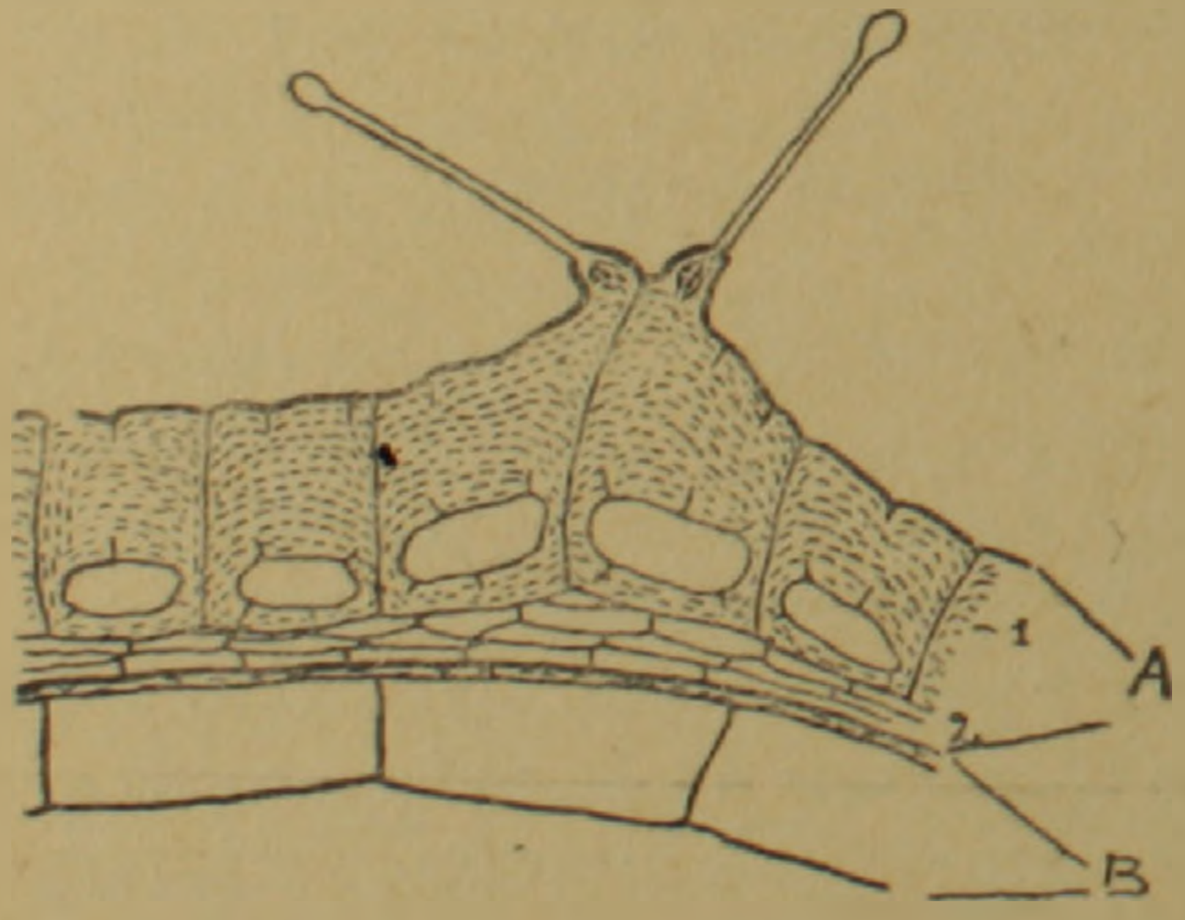


Рис. 9 Спермодерма семени Nymphaea stellata.

кожуры каждого из названных видов. Спермодермы N. alba и N. candida схожи тем, что не имеют волосистого опушения. Но эпидермальные клет ки их отличаются поверхностью (у N. candida она бугорчатая, в то время как у N. alba гладкая), а также характером утолщения клеток. Спермо дермы остальных видов кувшинок сходны благодаря наличию на их



Рич. 10. Спермодерма семени Nymphaea lotus.

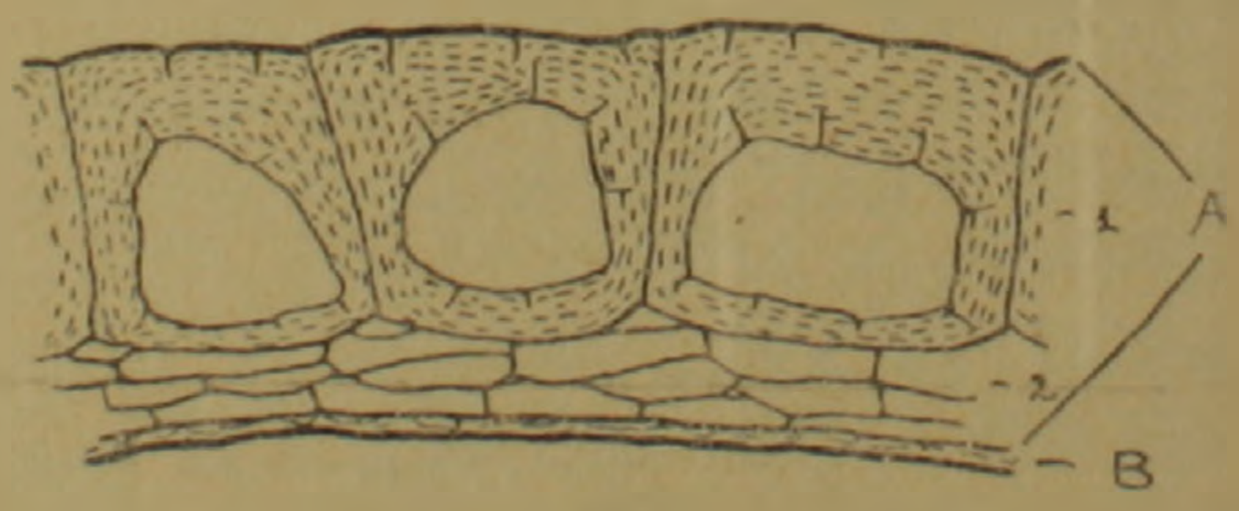


Рис. 11. Спермодерма семени Nymphaea alba.

поверхности волосистого покрова, зато отличаются размерами эпидер мальных клеток и их полостей, а также характером утолщений на стен ках этих клеток. Так, у Nymphaea lotus эпидермальные клетки сравни тельно мелкие, волоски сидят рядами как бы на ребрах семени, обра зованных этими клетками, в то время как клетки наружной эпидермы наружного интегумента Nymphaea stellata вытянуты в длину и хотя во

лоски сидят рядами, но не на таких отчетливо различимых буграх. Так же хорошо отличаются спермодермы Nymphaea lotus и Nymphaea stellata от Nymphaea zanzibariensis и других наличием одного из слоев клеток внутреннего интегумента, клетки которого сильно увеличены и заполнены содержимым оранжевого цвета.

Таким образом, проведенное исследование убедительно показывает, что представители рода Nymphaea, так же как и рода Nuphar, хорошо отличаются структурой своей зрелой спермодермы, что особенно важно как в систематике, так и в палеоботанике.

Кафедра высших растений
Ленинградского государственного университета

Поступило 20.IX 1963 г.

Ա. Գ. ՄԵԼԻՔՅԱՆ

ՋՐԱՇՈՒՇԱՆԱԶԳԻՆԵՐԻ ԴԱՍԱԿԱՐԳՄԱՆ ԳՈՐԾՈՒՄ ՍՊԵՐՄՈԴԵՐՄԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԱՅԻՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇՆԵՐԻ ԿԻՐԱՌՄԱՆ ՀՆԱՐԱՎՈՐՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում բերված է Nymphaeaceae *ընտանիքի* Nuphar *և* Nymphaea *ցեղերի ներկայացուցիչների սպերմոդերմի կառուցվածքի նկարագրությունը։ Ջրաշուշանազգիների ներկայացուցիչների հասուն սպերմոդերմի կառուցվածքի ուսումնասիրությունը մեզ լրացուցիչ նյութ է տալիս ծածկասերմերի այդ հանգուցային խմբի սիստեմատիկայի և ֆիլոգենիայի պարզաբանման համար։ Անհրաժեշտ է նշել, որ ուսումնասիրված յուրաքանչյուր ցեղի մեկական ներկայացուցչի մոտ հետազոտվել է սերմնային կեղևի ձևավորումը հիստոգենեզի ընթացքում։ Հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ ըստ հասուն սպերմոդերմի կառուցվածքի պարզ տարբերվում են ոչ միայն ցեղերը, այլև տեսակները, որպիսի հանգամանքը հատուկ հետաքրքրություն է ներկայացնում։*

Այս փաստը, անտարակույս, դիագնոստիկ մեծ նշանակություն ունի ոչ միայն տաքսոնոմիայի, այլև հնաբուսաբանության հարցերում։

ЛИТЕРАТУРА

1. Caspary R. Les Hymphaeacées fossiles. Ann. sc. nat. 4, sér. Bot. t. VI, 1856.
2. Caspary R. Nymphaeceae. Engler-Prantl. Die nat. Pflanzenfamilien, III, 2, 1891.
3. Earle T. T. Origin of the seed coats in Magnolia. Amer. Journ. 15:221—222, 1938.
4. Esau K. Plant anatomy. New York, 1953.
5. Holfert S. Die Nährschicht der Samenschalen. Flora. S. 279. 1890.
6. Lohde G. Über die Entwicklungschichte und den Bau einiger Samenschalen. Naumburg, 1874.
7. Robbins W. W. and H. A. Borthwick. Development of the seed of Asparagus officinalis. Bot. Gas. 80:426–458, 1925.
8. Weberbauer A. Beiträge zur samenanatomie der Nymphaeaceen. Engler Jahr. Bot., 1894.