

А. П. МЕЛИКЯН, Н. З. АСТВАЦАТРЯН

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СПЕРМОДЕРМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА РАЕОНИЯ L. В СВЯЗИ С ИХ ФИЛОГЕНИЕЙ

Систематическое положение рода *Raeonia* L., занимающего одно из узловых мест в системе двудольных, в течение очень долгого времени привлекало к себе внимание многих систематиков, эмбриологов и цитологов, но до сих пор ни точного места, ни филогенетических связей этого рода окончательно не установлено. Обычно род *Raeonia* включался в семейство *Ranunculaceae* порядка *Ranales*. Однако в 1830 году Бартинг выделил этот род в отдельное монотипное семейство *Raeoniaceae*, но такое выделение не получило признания. К этому вопросу вновь вернулись в начале XX века, но по сей день он окончательно не разрешен. В работах многих авторов [1, 6 и др.] род *Raeonia* является одним из примитивных родов семейства *Ranunculaceae*. Однако Имс [8] считает, что он отличается от родов семейства *Ranunculaceae* общим строением цветка, спиральным расположением его частей, особенностями развития тычинок, числом и строением плодолистиков, а также целым рядом иных свойств, в частности строением проводящей системы. В связи с этим он предлагает выделить его из семейства *Ranunculaceae* и так как он сходен с более примитивным семейством *Dilleniaceae*, выделить в семейство *Raeoniaceae*, объединив с семейством *Dilleniaceae* в порядке *Dilleniales*.

Об абсолютной необходимости выделить род *Raeonia* из семейства *Ranunculaceae* говорит и Уорселл [13]. Он считает, что по всем основным свойствам пеоны имеют сходство с представителями как *Ranunculaceae*, так и *Magnoliaceae*, но если учитывать строение проводящих пучков, которое в отличие от *Ranunculaceae* у пеонов амфифлоидного, а не перифлоидного типа, с лестничными, а не простыми перформациями, тогда пеоны значительно более приближаются к примитивным *Magnoliaceae*, чем к *Ranunculaceae*. Сходство пеонов с магнолиевыми подтверждается также наличием кантарофилии. Примитивность пеонов подчеркивают также Яковлев и Иоффе [7], которые установили новый и очень примитивный тип эмбриогенеза у них, связывающий их даже с голосеменными. Именно такой специфичный тип эмбриогенеза больше, чем морфологические свойства, отличает *Raeonia* от *Dilleniales*. Цитологические исследования Стеббинса [11], Грегори [9] и Жгенти [2] показали, что если для *Ranunculaceae* основным числом хромосом является $n=7-9$, то для

Raeonia $n=5$, и полиплоидия для него не имеет очень большого значения. В связи со всем этим, а также учитывая ряд других отличительных признаков, Тахтаджян [5] считает возможным восстановить установленный Накайем [10] порядок *Raeoniales*.

Внутри рода *Raeonia* его монограф Стерн [12] выделяет три секции:

1 секция—*Moutan*, куда входят только древесные виды.

2 секция—*Opaeia*, травянистые виды, цветки их с почти одинаковым размером лепестков и чашелистиков.

3 секция—*Raeon*, представлена травянистыми видами, у которых лепестки значительно превышают размеры чашелистиков. В свою очередь он подразделяет последнюю на две подсекции, представители которых различаются типом изрезанности листьев. За последнее время в секции *Raeon* был выделен целый ряд новых видов, таких как *P. steveniana* Kem.-Nath., *P. carthalinica* Ketzch., *P. lagodechiana* Kem.-Nath. и др. С целью выяснения систематики и филогении внутри рода *Raeonia* и для подтверждения недавно описанных видов мы изучили анатомическое строение спермодермы представителей этого рода, так как этот признак имеет не только диагностическое значение, но и обычно отражает родственные связи между видами. Мы изучили структуру спермодермы 17 видов, относящихся к 2 секциям *Moutan* и *Raeon*. К сожалению, в нашем распоряжении не было семян видов из секции *Opaeia*, представленной двумя американскими видами. Материалом послужили семена пеонов из живых коллекций БИН АН СССР, Тбилисского ботанического и Никитского ботанического садов. Кроме того, были взяты семена из гербариев БИН АН СССР и БИН ГрузССР, а семена *P. japonica* Miyabe and Takeda были любезно предоставлены нам В. Е. Аветисян, собранные ею во время экспедиции на Курильские острова в 1968 году.

Согласно данным Имса, семенная кожура пеонов состоит из трех основных слоев, но из каких именно и как они представлены, не уточняется.

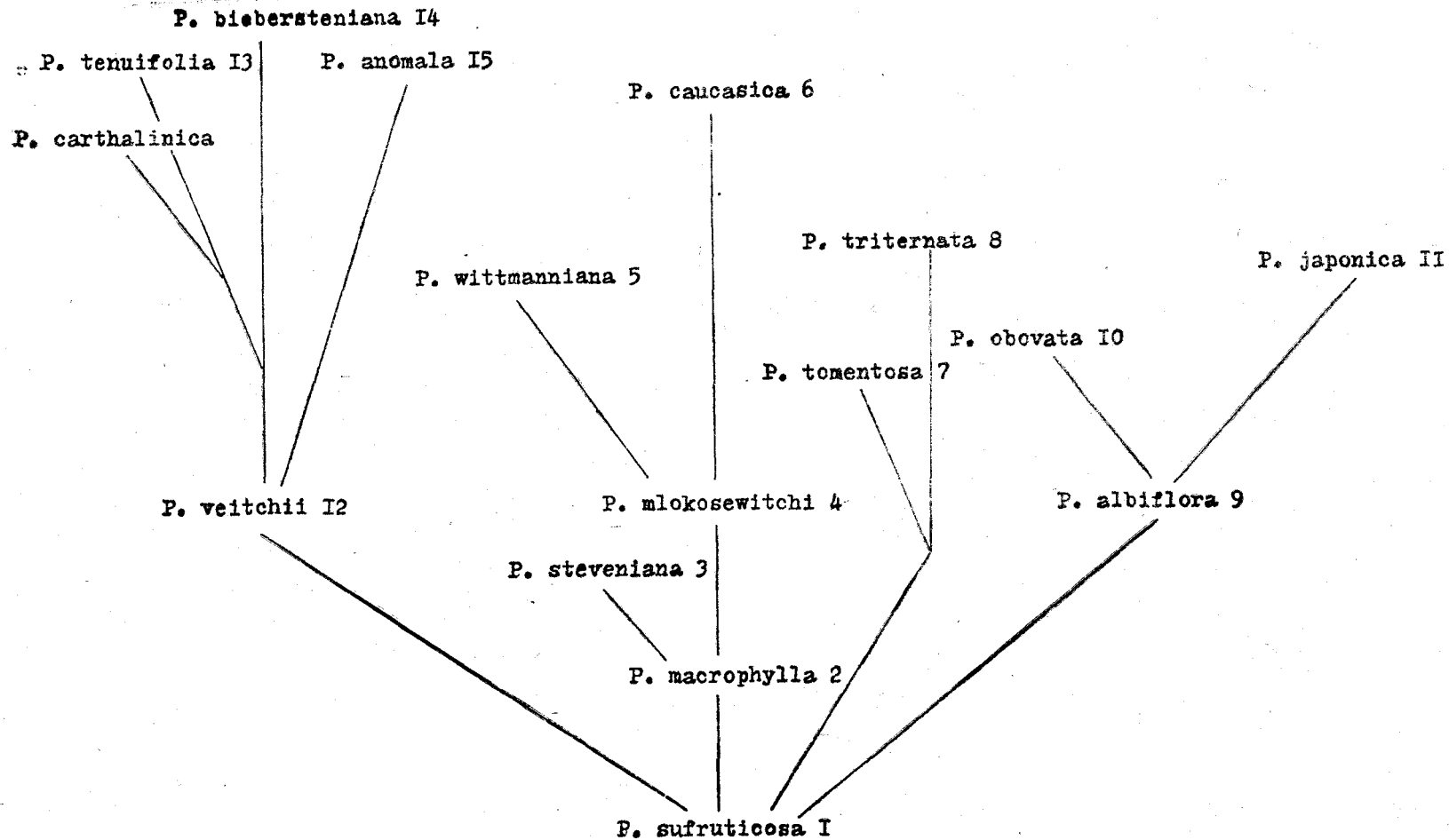
В результате исследования можно утверждать, что в зрелом состоянии семенная оболочка у всех изученных нами представителей этого рода складывается только из дериватов тканей наружного интегумента. Обычно внутренний интегумент представлен только в виде недифференцированной тонкой кожицы. В наружном интегументе всегда хорошо различимы клетки наружной эпидермы. Они обычно бывают удлинены в радиальном направлении. Изредка длина их равна ширине (*P. obovata* Maxim., *P. japonica* Miyabe and Takeda), а иногда длина их более чем в 10 раз превышает ширину, особенно после смачивания семян водой (*P. caucasica* Schipcz., *P. wittmanniana* Hartwiss). Строение этих клеток является важным диагностическим признаком, так как оно сильно варьирует у различных видов этого рода. У всех видов обычно сильно утолщена наружная стенка этих клеток, покрытая мощным слоем кутикулы. Однако все представители рода разнятся по толщине боковых и внутренних стенок, эпидермальных клеток, по наличию в них содержи-

мого и т. д. Под эпидермой располагается слой механической ткани (макросклериды), несущий защитную функцию. Виды пеонов различаются также по строению этой ткани. У одних видов склереиды сильно удлинены в радиальном направлении и превышают величину эпидермальных клеток, у других они значительно меньше. Стенки этих клеток обычно так сильно утолщены, что полости их слабо различимы, но иногда (*P. apomala* L.) они довольно крупные. Иногда стенки этих клеток не сильно утолщены (*P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch.). У некоторых видов под этим слоем располагаются еще склереиды, при этом они обычно имеют горизонтальную ориентацию (*P. steveniana* Kem.-Nath., *P. macrophylla* (N. Alb.) Lomak и др.).

За склереидами располагаются клетки дериватов интегументальной паренхимы, число слоев которых также сильно варьирует. Обычно 2—6 слоев этих клеток хорошо сохранены, так как имеют утолщенные лигнифицированные стенки. Остальные слои интегументальной паренхимы по мере удаления от поверхности семени все более сдавлены и облитерированы. Неразличима также в оболочке зрелого семени и внутренняя эпидерма наружного интегумента. В тканях интегументальной паренхимы встречаются довольно крупные проводящие пучки, представленные большим количеством элементов.

Опираясь на полученные данные, мы попытались выявить направления эволюции спермодермы внутри рода *Paeonia*. Наиболее примитивной является спермодерма вида *P. suffruticosa* Andrews, у которой она складывается из 25—26 слоев клеток (рис. 1)*. Клетки наружной эпидермы имеют утолщенные стенки, особенно утолщены наружные стенки. Механическая ткань—неравные по высоте макросклериды с чрезвычайно утолщенными стенками, так что полости заметны лишь местами. Клетки остальных дериватов интегументальной паренхимы хорошо сохраняются благодаря сильно утолщенным стенкам. Они в основном заполнены содержимым, сдавлены лишь клетки, непосредственно прилегающие к внутреннему интегументу. От оболочки вида *P. suffruticosa* эволюция идет в различных направлениях. От нее мы выводим семенную кожуру *P. macrophylla* (N. Alb.) Lomak. (рис. 2). Спермодерма здесь складывается из меньшего количества слоев (19—20). Клетки эпидермы удлинены в радиальном направлении, боковые стенки тонкие, слегка извилистые, внутренняя стенка их утолщена. Эпидермальные клетки местами внезапно удлинены и в 2—3 раза превышают обычные. Они образуют как бы «ребра», которые придают специфическую скульптуру поверхности семени. Среди макросклерид, также неравных по высоте, местами заметен второй слой склереид, расположенный вдоль поверхности семени. Среди дериватов интегументальной паренхимы выделяется только 3—4 слоя клеток с утолщенными стенками. Близкой к *P. macro-*

* Все рисунки на схеме расположены под соответствующими номерами на таблице.



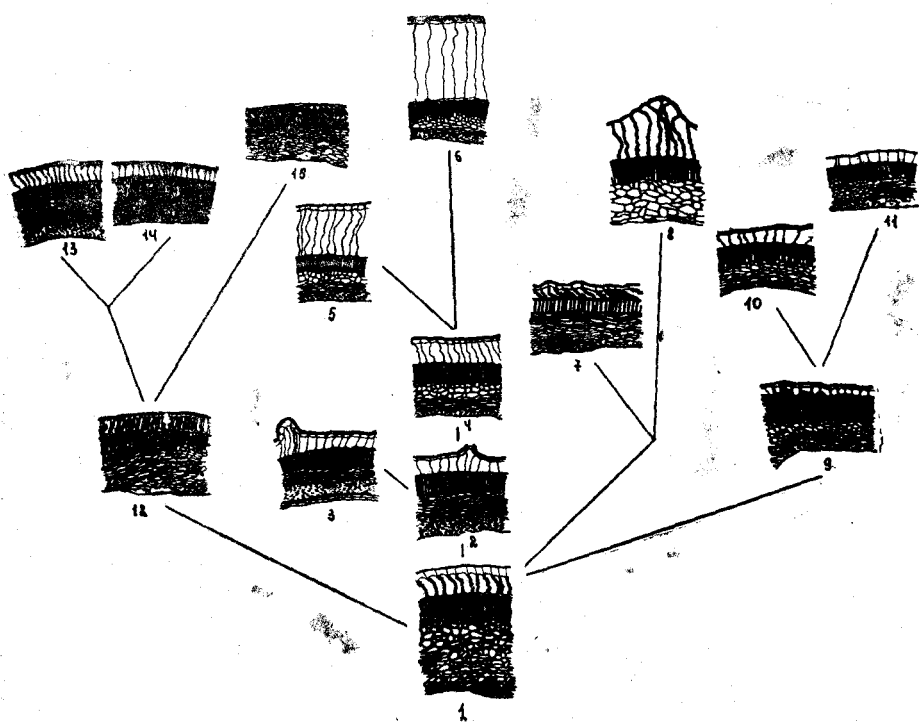


Рис. 1—14.

phylla является спермодерма *P. steveniana* Kem.-Nath. (рис. 3). Количество слоев здесь 18—19. Эпидермальные клетки также сильно удлинены в радиальном направлении, они также образуют «ребра» на поверхности семени. Отличительным является тот факт, что среди дериватов интегументальной паренхимы выделяются 2—3 слоя с несколько утолщенными стенками. От спермодермы *P. macrosphylla* мы выводим семенную кожуру *P. mlokozewitschi* Lomak., где она складывается из 15—16 слоев клеток. Клетки эпидермы еще более сильно удлинены в радиальном направлении, при смачивании они сильно удлиняются и ослизняются. Клетки дериватов интегументальной паренхимы располагаются довольно рыхло. Следующим шагом в эволюции является спермодерма *P. wittmanniana* Hartwiss. (рис. 5). Эпидермальные клетки здесь еще более сильно удлинены в радиальном направлении, тонкостенны и имеют большую склонность к ослизнению. Макросклериды почти равны по длине, полости их чрезвычайно узкие. От *P. mlokozewitschi* мы выводим также спермодерму *P. caucasica* Schipcz. (рис. 6), которая складывается из 14—15 слоев клеток. Эпидермальные клетки у этого вида чрезвычайно сильно удлинены в радиальном направлении. Длина их примерно в 10 раз превышает ширину, они максимально приспособлены к ослизнению. Таким образом, вся эта ветвь эволюции характеризуется уменьшением слоев спермодермы, что коррелирует со способностью эпидермальных клеток к ослизнению.

Близко к центральной ветви располагается особая ветвь видов

P. tomentosa (Lomak.) N. Busch. и *P. triternata* Pall. Спермодерма *P. tomentosa* (рис. 7) сложена из 17 слоев клеток. Эпидермальные клетки не очень сильно удлинены в радиальном направлении. Особенно утолщены здесь наружные стенки эпидермы. Боковые стенки этих клеток хотя и утолщены, но извилистые, они также имеют тенденцию к раскручиванию (ослизнению), при этом длина их увеличивается в 2—3 раза. Расположенные под эпидермой клетки механической ткани не представлены макросклереидами—это простые крупные клетки с несильно утолщенными стенками, полости их заполнены темным содержимым. Из остальных клеток-дериватов интегументальной паренхимы хорошо сохраняются 3—4 слоя клеток с утолщенными стенками, причем утолщения извилистые, полости этих клеток небольшие. Спермодерма *P. triternata* (рис. 8) представлена 14—15 слоями клеток. Эпидермальные клетки, довольно крупные, удлинены радиально, боковые стенки их извилистые, однако утолщенные. За счет удлиненности этих клеток образуются хорошо выраженные «ребра». Клетки дериватов интегументальной паренхимы очень крупные, тонкостенные, но хорошо сохраняющиеся. Таким образом, эта группа видов отличается от центральной ветви главным образом характером строения эпидермальных клеток.

От *P. sufruticosa* мы выводим также еще одну ветвь, центральное место в которой занимает *P. albiflora* Pall. (рис. 9). Спермодерма здесь складывается из 16—17 слоев клеток. Эпидермальные клетки слегка удлинены в радиальном направлении, внутренняя их стенка слабо утолщена, боковые же стенки извилистые и очень тонкие. Клетки заполнены темно-оранжевым содержимым. Макросклереиды—неравные по высоте с наружной стороны. Благодаря этому эпидермальные клетки образуют как бы впячивания внутрь механического слоя. Из клеток интегументальной паренхимы выделяются 3 слоя крупных клеток с довольно сильно утолщенными стенками. От *P. albiflora* эволюция представляется нам в двух направлениях. Ближе к центральным ветвям схемы располагается *P. obovata* Maxim. (рис. 10). Спермодерма представлена 13—14 слоями клеток. Эпидермальные клетки не сильно удлинены, однако они имеют тенденцию к ослизнению. Макросклереиды представляют собой ровный слой. Высота этого слоя примерно равна высоте эпидермальных клеток. Другое направление эволюции от *P. albiflora* представляет *P. japonica* Miyabe and Takeda (рис. 11), спермодерма которого складывается из 12—13 слоев клеток. Эпидермальные клетки почти квадратные, однако местами встречаются «ребра». Все клетки заполнены темно-коричневым содержимым. Клетки механической ткани не равны по высоте, полости их хорошо заметны, прилежащие к ним 2—3 слоя клеток интегументальной паренхимы имеют утолщенные стенки.

В другую сторону от центральной ветви мы помещаем целую группу видов, характеризующуюся компактной структурой оболочки семени. Центральное место здесь занимает спермодерма *P. veitchi* Linch. (рис. 12), состоящая из 19—20 слоев клеток, которые удлинены радиально, имеют утолщенные стенки. Макросклереиды представлены ров-

ным слоем. 3—4 слоя интегументальной паренхимы, прилежащей к макросклереидам, имеют сильно утолщенные стенки. От *R. veitchii* эволюция идет в двух направлениях. В одной линии эволюции располагается группа видов, среди которой главное место занимает *R. tenuifolia* L. (рис. 13), спермодерма которого складывается из 17—18 слоев клеток. Эпидермальные клетки заполнены темным содержимым, сильно утолщена наружная стенка, боковые стенки не утолщены. Клетки механической ткани по высоте равны. Этот слой по толщине равен слою эпидермы. 2—3 слоя интегументальной паренхимы, прилежащих к макросклереидам, имеют слабоутолщенные стенки. Очень близким к *R. tenuifolia* является *R. carthalinica* Ketzch., отличающаяся только толщиной спермодермы, так что существование этого вида, по данным анатомии семенной кожуры, является весьма спорным. Близкой к *R. tenuifolia* является также *R. biebersteiniana* Rupr. (рис. 14), которая отличается от последней несколько иным утолщением наружной стенки эпидермы, большей толщиной слоя кутикулы и большей высотой макросклерейд. От спермодермы *R. veitchii* мы также выводим *R. apomala* L. (рис. 15), которая складывается из 17—18 слоев клеток. Эпидермальные клетки—с сильно утолщенными стенками. Клетки механической ткани—макросклерейды—невысокие, с хорошо выраженными полостями, высота их не больше эпидермальных клеток. Из дериватов интегументальной паренхимы 1—2 слоя клеток, прилежащих к механической ткани, имеют утолщенные стенки. Все клетки заполнены содержимым.

Мы исследовали также спермодерму *R. lagodechiana* Kem.-Nath. и установили, что по структуре спермодермы она имеет гибридное происхождение, т. е. в ее строении выявляются признаки структур целого ряда видов, как, например, *R. mlokozewitschii*, *R. wittmanniana*, *R. caucasica* занимающих различные положения в системе, представленной нами. Таким образом, *R. lagodechiana* мы здесь не помещаем, считая сомнительным его существование.

При сравнении наших данных с таксономическими данными видно, что центральная и правая часть схемы филогенетических связей спермодермы представлена видами подсекции *Foliolatae* секции *Raepia*. У всех представителей этой секции есть ряд общих признаков: способность эпидермальных клеток к ослизнению, наличие «ребер» и т. д. По нашим данным, эта секция хорошо обособлена. Бело- и желтоцветные представители этой подсекции имеют более примитивную спермодерму, однако по ее строению они хорошо взаимосвязаны с розово- и красноцветными видами. Что же касается левой части схемы, то она представлена видами из подсекции *Dissectifoliae*. У этих видов спермодерма компактная, эпидермальные клетки не ослизняются и всегда заполнены темным содержимым. Совершенно обособлена секция *Moutan*. Представитель ее, *R. sufruticosa*, имеет наиболее мощную и чрезвычайно примитивную спермодерму.

Таким образом, наши данные подтверждают правильность классификации Стерна. Кроме того, по строению спермодермы род *Raepia* резко отличается как от представителей семейства *Dilleniaceae*, так и

Crossosomataceae, с которыми его сближают многие авторы. Тем самым выделение монотипного порядка Paeoniales, по данным сравнительной анатомии спермодермы, вполне оправдано.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 27.IV 1970 г.

Ա. Պ. ՄԵԼԻԿՅԱՆ, Ն. Զ. ԱՍՏՎԱԾԱՏՐՅԱՆ

PAEONIA L. ՅԵՂԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՋՆԵՐԻ ՍՊԵՐՄԱԴԵՐՄԱՅԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԱՆԱՏՈՄԻԱՆ, ԿԱՊԿԱԾ ՖԻԼՈԳԵՆԵՒԱՅԻ ՀԵՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատության մեջ տրվում են *Paeonia* ցեղի տարբեր սեկցիաներին պատկանող 17 տեսակների սպերմոգերմայի կառուցվածքի նկարագրությունները:

Հայտնաբերված են տեսակների մի շարք դիազնոստիկական հատկանիշներ, ինչպես նաև ուսումնասիրված են այդ ցեղի ներսում էվոլյուցիայի հիմնական ուղղությունները:

Ստացված տվյալներով հաստատվում է *P. steveniana* Kem.-Nath. *P. carthalinica* Ketzch տեսակների գոյությունը:

Սերմի կեղևի համեմատական անատոմիայի տվյալները հաստատում են Ստենի առաջարկած դասակարգման ճշտությունը: Հայտնաբերված է, որ *Paeonia* ցեղը տարբերվում է նրան մոտեցվող Dilleniaceae և Crossosomataceae ընտանիքների ներկայացուցիչներից, որպիսի հանգամանքը խոսում է նրա տարսոնոմիական մեկուսացման մասին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, т. IV, М.—Л., 1950.
2. Жгенти Л. Научн. конф., посвящ. 800-летию Ш. Руставели. Сокр. тексты докладов, Тбилиси, 1967.
3. Кемулария-Натадзе Л. М. Заметки по сист. и геогр. раст., Тбил. бот. ин-т, 20:19—28, 1958.
4. Кемулария-Натадзе Л. М. Тр. Тбил. бот. ин-та, т. XXI, 1961.
5. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений, М., 1966.
6. Флора СССР. VII. 1937.
7. Яковлев М. С. и Иоффе М. Д. Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L., 1957.
8. Eames A. Morphology of the Angiosperms N.—Y., 1961.
9. Gregory W. C. Trans. Am. Phil. Soc., 31, 1941.
10. Nakai T. G. Jap. Bot., 24:8—14, 1949.
11. Stebbins G. L. Cytogenetic studies in *Paeonia*. Genetics, 23, 1, 1938.
12. Stern F. C. A study of the genus *Paeonia*. London, 1946.
13. Worsdell W. C., F. L. S. The affinities of *Paeonia*. Journal of botani. London, vol. XLVI.