

А. П. МЕЛИКЯН, К. Г. АВАКЯН

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ И ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АРМЯНСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА FRITILLARIA L.

Приводятся данные анатомического строения семенной кожуры, стебля и описание оболочек пыльцевых зерен армянских видов рябчиков. Установлено, что на территории Армянской ССР произрастает 4 вида *Fritillaria*. Проведенное исследование подтверждает самостоятельное существование вида *F. armena* Boiss., который по ряду признаков является довольно специализированным.

Виды рода *Fritillaria*—геоэфемеронды, широко распространенные в Северном полушарии. По последним данным, на Кавказе произрастает 8 видов этого рода. Армянские виды рябчиков встречаются в основном в среднем и верхнем горном поясах, на опушках верхней границы лесов, полянах, в субальпийской и альпийской зонах.

Из видов рода *Fritillaria*, распространенных в Армении, спорным является существование *F. armena* Boiss. как самостоятельного вида, ибо по внешним признакам представители его проявляют большое сходство с *F. caucasica* Adam.

Одни авторы [2] отрицают существование этого вида, другие [1] утверждают обратное. Согласно Мищенко [4], *F. caucasica* является производной формой от *F. armena* или «формой, образовавшейся от общего ксерофитного предка».

Цель нашей работы состояла в выяснении путем сравнительно-анатомического изучения видов *Fritillaria*, произрастающих в Армении, объема этого рода на территории республики. Нами исследовались анатомическое строение стебля, семенной кожуры и оболочка пыльцевых зерен. Изучение внешнего строения растений позволило также сделать некоторые добавления к морфологическому описанию этих видов, приводимых во «Флоре СССР» [5].

Материал для исследований был собран в разных районах Армении: Кироваканском, Азизбековском, Аштаракском, Абовянском, а также был взят из гербария БИН АН АрмССР (ERE) и кафедры высших растений Ереванского государственного университета (EREU).

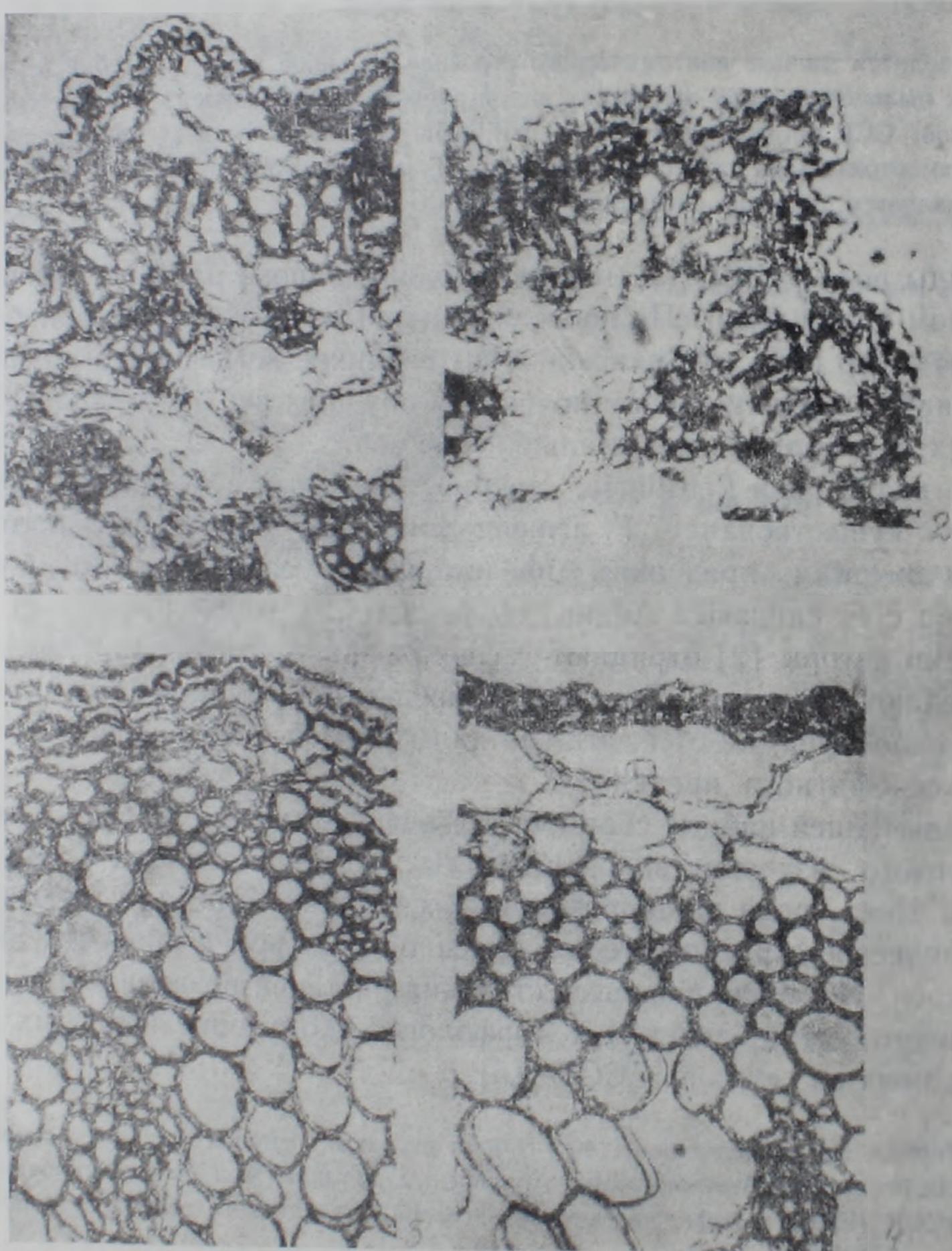
Секция *Eufritillaria* Boiss.

Ряд *Olostyleae* Boiss.

Вид *F. caucasica* Adam. Стебель высотой 14—40 см, голый, с середины облиственный, округлый. Нижние листья стеблеобъемлющие, оче-

редные, продолговато-овальные, верхние сидячие или стеблеобъемлющие, узколанцетные. Цветки одиночные, колокольчатые, поникшие. Околоцветник фиолетово-вишно-красный, снаружи сизый, без шахматного рисунка; доли околоцветника длиной 20—30 мм со многими жилками. Тычинки короче околоцветника. Тычиночные нити голые, столбик цельный с трехлопастным рыльцем. Нектарники узкие. Коробочка продолговато-овальная, длиной до 2-х см. Луковица белая до 2-х см в поперечнике.

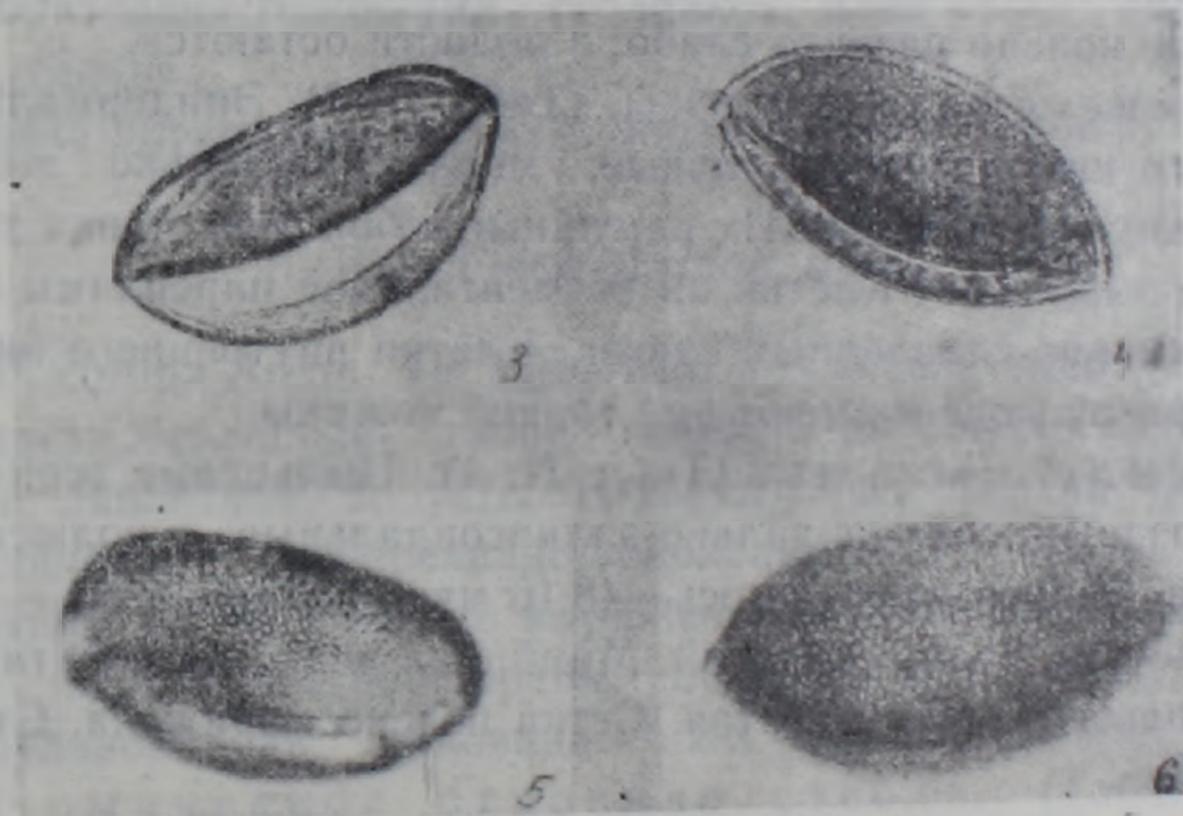
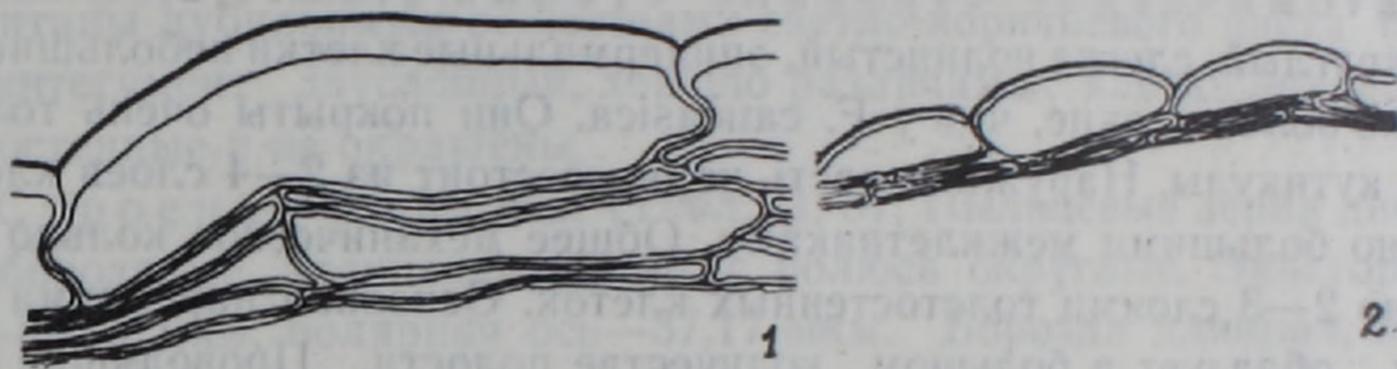
Таблица I



Анатомическое строение стеблей: 1. *Fritillaria caucasica* Adam. 2. *F. armena* Boiss. 3. *F. kurdica* Boiss et Noe. 4. *F. collina* Adam.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 1). Стебель на срезе округлый. Эпидерма представлена мелкими клетками, покрытыми толстым слоем кутикулы. Кора дифференцирована, наружная часть ее состоит из 4—5 слоев клеток с большими межклетниками. Клетки этой части коры содержат хлоропласты. Далее располагается общее кольцо толстостенных клеток, составляющее 4—5 слоя. Затем следует рыхлая основная паренхима, представленная крупными тонкостенными клетками, часть которых лизируется, образуя полости. Пучки небольшие, коллатеральные, без механической обкладки. Ксилема и флоэма развиты хорошо. В верхних частях стебля механическое кольцо развито значительно слабее.

Таблица II



Строение спермодермы: *Fritillaria caucasica*, *F. armena*. *F. caucasica*.
Пыльцевые зерна. 4. *F. armena*. 5. *F. kurdica*. 6. *F. collina*.

Строение спермодермы. (Табл. II, 1). Эпидермальные клетки наружного интегумента семенной кожуры очень крупные, продолговато-овальные, сильно вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки клеток эпидермы толстые, боковые очень тонкие, полости их сохраняются очень хорошо. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Паренхимных клеток наружного интегумента 2—3 слоя. Внутренний интегумент почти разрушен и превратился в тонкую бесцветную кожицу.

Строение пыльцы. (Табл. II, 3). Пыльцевые зерна дистально-однобороздные, эллипсоидальные, с полюса округлые. Экваториальная ось 43,64 мкм, полярная ось—35,96 мкм. Борозда длинная, край борозды неровный. Мембрана складчато-бугорчатая. Поверхность пыльцевого зерна крупносетчатая. Ячей сетки неодинаковые.

Толщина эктэксинны—0,65 мкм, эндэксинны—1,2 мкм.

Вид *F. agnena* Boiss. Стебель высотой 10—20 см, слабобороздчатый. Нижние листья продолговато-овальные, стеблеобъемлющие, верхние ланцетные. Цветки одиночные, колокольчатые, поникшие. Околоцветник винно-красный, снаружи сизый, без шахматного рисунка; доли околоцветника до 2 см длины. Тычиночные нити ворсинчатые, целиком или наполовину, иногда совершенно голые. Луковица белая, до 1 см в поперечнике.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 2). Стебель на срезе округлый, слегка волнистый, эпидермальные клетки небольшие, значительно более мелкие, чем у *F. caucasica*. Они покрыты очень толстым слоем кутикулы. Наружная часть коры состоит из 2—4 слоев клеток с довольно большими межклетниками. Общее механическое кольцо представлено 2—3 слоями толстостенных клеток. Основная паренхима очень рыхлая, образует в большом количестве полости. Проводящие пучки мелкие, намного меньше, чем у других видов. В верхних срезах стебля механическое кольцо развито слабо, а полости остаются.

Строение спермодермы. (Табл. II, 2). Эпидермальные клетки наружного интегумента овальные, мелкие, несколько вытянутые в тангентальном направлении. Их наружные и боковые стенки тонкие, полости слабо выражены. Клетки интегументальной паренхимы состоят из 1—2 слоев сильно сдвинутых клеток. Клетки внутреннего интегумента полностью разрушены и имеют вид тонкой кожицы.

Строение пыльцы. (Табл. II, 4). Пыльцевые зерна дистально-однобороздные, сфероидально-эллипсоидальные, с полюса округло-треугольные. Экваториальная ось—48,16 мкм, полярная ось—37,98 мкм. Борозда длинная, край ее ровный. Мембрана редко-бугорчатая. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Сетка неясно выражена. Стенки ячеек сетки толстые.

Толщина эктэксинны—0,54 мкм, эндэксинны—0,73 мкм.

Вид *F. kurdica* Boiss. et Noë. Стебель высотой 10—20 см. Листья сближенные попарно. Нижние—крупные, ланцетные, верхние—узколанцетные, сизоватые. Цветки колокольчатые, одиночные, редко их бывает 2, наклоненные или поникающие. Околоцветник с хорошо выраженным шахматным рисунком, темно-пурпуровый. Тычиночные нити книзу расширенные. Коробочка продолговатая, шестигранная, бескрылая. Луковица беловато-желтая, высотой 10—12 мм, в поперечнике 0,7—1,3 см, округлая.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 3). Стебель на срезе округлый. Клетки эпидермы довольно крупные, покрыты слоем кутикулы более толстым, чем у других видов. Кора состоит из 3—4 сло-

ев живых клеток с очень маленькими межклетниками. Общее механическое кольцо состоит из 2—3 слоев толстостенных клеток. Основная паренхима компактная, полостей нет, встречаются единичные гидроцитные клетки. Проводящие пучки мелкие; флоэма развита лучше ксилемы. В верхних срезах стебля общее механическое кольцо сохраняется; паренхимная ткань компактная, лишь в центральной части ее изредка наблюдаются полости.

Строение спермодермы. Эпидермальные клетки наружного интегумента очень крупные, вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки клеток эпидермы толстые, боковые несколько тоньше. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Под эпидермой располагаются 2—3 слоя более тонкостенных сдавленных клеток интегументальной паренхимы. Стенки всех клеток наружного интегумента пропитаны дубильными веществами светло-коричневого цвета. Внутренний интегумент двуслойный, хорошо различимы клетки эпидермы; они тонкостенные и не окрашены.

Строение пыльцы. (Табл. II, 5). Пыльцевые зерна дистально-однобороздные, эллипсоидальные, с полюса округлые. Экваториальная ось—59,38 мкм, полярная ось—37,17 мкм. Борозда длинная, широкая. Дно борозды слабобугорчатое. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Сетка образована головками столбиков. Ячей сетки неравномерные, стенки их тонкие.

Толщина эктэксины—1,8 мкм, эндэксины—0,54 мкм.

Ряд *Trichostyleae* Boiss.

Вид *F. collina* Adam (*F. lutea* Mill.). Стебель высотой 15—20 см, в нижней части безлистный, выше—несущий до шести листьев. Листья очередные, ланцетные, полустеблеобъемлющие, верхние—сближенные. Цветки одиночные, кубаревидно-колокольчатые, 3—4 см в диаметре. Околоцветник желтый, с ясно выраженным шахматным рисунком. Тычиночные нити слегка расширены, прижаты к столбику. Коробочка овально-булавовидная. Луковица до 2-х см в поперечнике.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 4). Стебель на срезе округло-ребристый. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Наружная часть коры состоит из 3—5 слоев тонкостенных клеток с большими межклетниками. Общее механическое кольцо представлено 3—4 слоями толстостенных клеток. Основная паренхима рыхлая, в ней наблюдаются полости. Проводящие пучки небольшие. Флоэма развита лучше ксилемы. В верхних срезах стебля механическое кольцо развито слабее, полости же выражены хорошо.

Строение спермодермы. Эпидермальные клетки наружного интегумента овальные, вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки их сильно утолщены, а боковые намного тоньше. Паренхимных клеток наружного интегумента до 4-х слоев. Внутренний интегумент двуслойный, клетки его сильно сдавлены.

Строение пыльцы. (Табл. II, 6). Пыльцевые зерна дистально-однобороздные, эллипсоидальные, с полюса округло-треугольные. Экваториальная ось—55,76 мкм, полярная ось—42,02 мкм. Борозда длинная, дно ее бугорчатое, край неровный. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Ячейки сетки неравные.

Толщина эктэксины—0,64 мкм, эндэксины—0,45 мкм.

Сравнивая анатомическое строение стеблей изучаемых видов рода *Fritillaria*, можно прийти к заключению об определенном их сходстве по целому ряду признаков. Для стеблей рябчиков характерна дифференциация коры на наружную часть, складывающуюся из тонкостенных крупных клеток, и на внутреннюю, представленную кольцом толстостенных механических клеток. Общим является также наличие довольно крупных межклетников и полостей в основной паренхиме. Виды различаются в основном формой стебля на срезе, количеством слоев клеток наружной части коры и количеством слоев клеток, образующих механическое кольцо. Среди армянских видов особенно сильно отличается по анатомии стебля *F. kurdica*. Основная паренхима в стеблях его более компактная, в ней встречаются специализированные гидроцитные клетки, способные запасать и передавать влагу. Это, по-видимому, дает возможность *F. kurdica*, в отличие от других видов, произрастать в более засушливых условиях.

Изучение анатомии семенной кожуры показало, что спермодерма у всех видов немногослойная. Она гистологически упрощена и является довольно специализированной [3]. Клетки дериватов интегументальной паренхимы наружного интегумента сильно сдавлены. Внутренний интегумент плохо выражен, обычно превращается в бесцветную, недифференцированную кожицу. Виды *Fritillaria* отличаются в основном формой и размерами эпидермальных клеток и количеством слоев дериватов интегументальной паренхимы наружного интегумента.

Изучение строения оболочки пыльцевых зерен показало, что для видов *Fritillaria* характерны дистально-однобороздные, крупные пыльцевые зерна, с хорошо развитым скульптурным орнаментом. Виды отличаются строением сетки, величиной и толщиной ее ячеек, мембраной борозды, а также размерами пыльцевых зерен.

Из армянских видов рябчиков *F. агтепа* и *F. caucasica* морфологически слабо отличаются друг от друга. Такие признаки, как длина и опущенность тычиночных нитей, способ прикрепления листьев, приводимые во «Флоре СССР» для разграничения этих видов, не являются стойкими и определяющими. Как и следовало ожидать, данные виды в основном схожи и по анатомическому строению стеблей. Однако изучение спермодермы и оболочки пыльцы, а также данные кариологии [1] говорят о том, что это разные виды. Они очень близки, часто произрастают совместно, но вполне обособлены. Мы не согласны с мнением Мищенко [4], что *F. caucasica* является производной формой от *F. агтепа*, ибо структура спермодермы и строение спородермы у последнего являются более специализированными.

Исследования показали, что на территории Армянской ССР произрастает 4 вида *Fritillaria*: *F. caucasica* Adam, *F. armena* Boiss., *F. collina* Adam, *F. kurdica* Boiss. et Noë.

Результаты проведенного исследования подтвердили, что *F. armena* является самостоятельным видом. Палинологические данные и анатомическое строение спермодермы показали, что по этим признакам он является наиболее специализированным среди армянских рябчиков.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 12.II 1975 г.

Ա. Պ. ՄԵԼԻԿՅԱՆ, Բ. Գ. ԱՎԱԳՅԱՆ

FRITILLARIA L. ՑԵՂԻ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ
ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ԵՎ ՊԱՍԻՆՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում բերվում է *Fritillaria* L.-ի հայկական տեսակների ցողունի, սերմնամաշկի անատոմիական կառուցվածքը և փոշեհատիկների թաղանթի նկարագրությունը: Ուսումնասիրությունների հիման վրա հաստատվում է *F. armena* տեսակի գոյությունը և նրա բարձր մասնագիտացումը: Ապացուցվում է, որ Հայկական ՍՍՀ տերիտորիայում աճում են *Fritillaria*-ի 4 տեսակներ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абдуллаева И. К. Автореф. канд. дисс., Л., 1969.
2. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. 1969.
3. Меликян А. П. Автореф. докт. дисс., Ереван, 1973.
4. Мищенко П. И. К систематике и географии некоторых родов сем. Liliaceae (*Lilium—Fritillaria*), 1, 1911.
5. Флора СССР, 4, Л., 1935.