

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СПЕРМОДЕРМЫ РЯДА РОДОВ
ПОДСЕМЕЙСТВА HELLEBOROIDEAE

(Сем. Ranunculaceae)

Н. А. КАРАПЕТЯН

Изучена спермодерма представителей 6 родов подсемейства Helleboroideae Actaea, Cimicifuga, Helleborus, Nigella, Paraquilegia и Trollius. Структура семенной кожуры представителей рода Actaea несколько отличается от спермодермы представителей других родов. С точки зрения сравнительной анатомии семенной кожуры выделение семейства Actaeaceae является не вполне обоснованным.

Как систематика, так и филогенетические связи семейства Ranunculaceae до сих пор являются дискуссионными. Внутри семейства лютиковых неоднократно производились таксономические перестройки.

Кемулария-Натадзе предложила разбить Ranunculaceae на отдельные семейства: Helleboraceae, Actaeaceae, Раеониaceae и Ranunculaceae [1]. Такой пересмотр семейства ею произведен на основе изучения характера цветка, главным образом, гинецея, с учетом ступени развития каждого семейства.

Тахтаджян на основании данных строения цветка и плода разделил семейство Ranunculaceae на подсемейства: Helleboroideae, Ranunculoideae, Thalictroideae и Coptioidae, а род Actaea включается им в подсемейство Helleboroideae [2].

В решении вопросов систематики внутри семейства весьма эффективным является изучение анатомической структуры семенной кожуры, которая, однако, у представителей семейства Ranunculaceae исследована недостаточно. Некоторые сведения о структуре спермодермы лютиковых можно встретить в работах Лоне [3], Нетолицкого [4], Цингер [5].

Уже из этих работ явствовало, что для систематики семейства следует применить признак анатомической структуры спермодермы. Но особенно большой интерес стали проявлять к нему в последние годы [6, 7].

Согласно этим авторам, структура семенной кожуры является не только хорошим диагностическим признаком, но с успехом может быть применена и для выяснения филетических связей. Наиболее значительны в этой области работы А. П. Меликяна, который выделил важнейшие диагностические признаки структуры семенной кожуры цветковых

растений. Он подробно останавливается на признаках примитивности и специализированности анатомической структуры спермодермы и вопросах корреляции в строении спермодермы и зародыша. О путях эволюции семенной кожуры у представителей ряда родов *Rapunculaceae* имеются данные и в работе Трифионовой [7]. Поэтому для решения ряда таксономических вопросов внутри семейства мы изучали спермодерму, по возможности, представителей всех его родов.

В настоящей работе мы поставили перед собой задачу уточнить объем выделенного А. Л. Тахтаджяном подсемейства *Helleboroideae*. С этой целью изучалась анатомическая структура спермодермы представителей 6 родов этого подсемейства—*Actaea*, *Cimicifuga*, *Helleborus*, *Nigella*, *Paraquilegia* и *Trollius*.

Производились поперечные срезы семян по общепринятой методике от руки, готовились постоянные препараты, делалась зарисовка отдельных фрагментов с помощью рисовального аппарата РА-4.

Ниже приводятся описания анатомической структуры спермодермы изученных представителей.

Род *Actaea*

A. erythocarpa Fisch. Семя красноватое. На поперечном срезе, хорошо выражены 4 крупных ребра. Эпидермальные клетки наружного интегумента очень крупные, вытянутые в радиальном направлении, с сильно лигнифицированными стенками, причем наружная стенка утолщена сильнее (табл. I, рис. 2). Полости эпидермальных клеток крупные, заполнены коричневым содержимым. За эпидермой следует 7—8 хорошо сохранившихся слоев интегументальной паренхимы, в ткани которой близко к одному из ребер имеется небольшой проводящий пучок. Внутренний интегумент двухслойный. Наружная эпидерма его представлена сильно сплюснутыми в тангентальном направлении клетками, стенки которых пропитаны лигнином. За ними следует слой тонкостенных изодиаметрических клеток.

A. acuminata Wall. Семя красноватое с 3—4 крупными ребрами на поперечном срезе (табл. I, рис. 1).

Эпидермальные клетки наружного интегумента крупные, сильно вытянутые в радиальном направлении с толстыми лигнифицированными стенками: наружная стенка их имеет более выраженное утолщение. В полостях эпидермальных клеток имеется содержимое красного цвета. За ними следует 7—11 слоев клеток интегументальной паренхимы, сдавленных в тангентальном направлении, причем внутренние слои сдавлены сильнее. В паренхиме одного из ребер находится проводящий пучок. Наружная эпидерма внутреннего интегумента состоит из лигнифицированных, сжатых в тангентальном направлении клеток, а клетки внутреннего интегумента—с целлюлозным утолщением стенок.

A. spicata L. Семя красноватое, с 3—4 сильно выдающимися ребрами. Покровы семени складываются из двух интегументов. Наружный интегумент в спермодерме представлен 9—11 слоями клеток, а

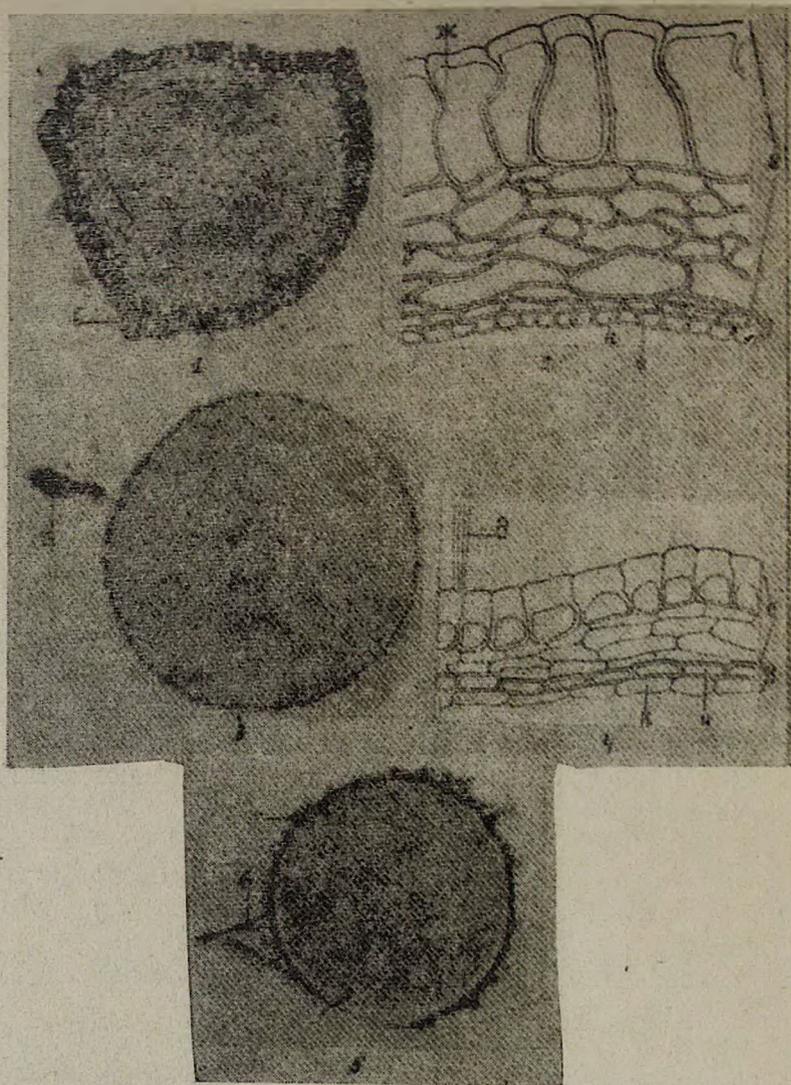


Таблица II. Структура семенной кожуры представителей семейства Rapunculaceae. 1. *Actaea acuminata* общий вид среза. 2. *Actaea erythrocarpa* — фрагмент среза. 3, 4. *Helleborus chinensis* — общий вид и фрагмент среза. 5. *Cimicifuga simplex* — общий вид среза.

а—выступ наружного интегумента, б—чешуйчатый выступ эпидермы. в—ребро, г—простой волосок, д—железистый волосок, е—наружный интегумент, ж—наружная эпидерма наружного интегумента, з—внутренний интегумент, и—паружная эпидерма внутреннего интегумента, к—внутренняя эпидерма внутреннего интегумента.

внутренний—состоит из двух слоев клеток. Наружная эпидерма наружного интегумента—из крупных лигнифицированных клеток, вытянутых в радиальном направлении. У них в основном утолщены наружные и слегка—боковые стенки. Полости эпидермальных клеток заполнены темно-красным, по-видимому, гидрофильным содержимым. Паренхотеста многослойная, причем первые 2—3 слоя более крупные, с полостями, заполненными питательными веществами, а внутренние слои более или менее сдавлены. Внутренний интегумент состоит из двух слоев эпидермы—наружной и внутренней, удлиненных в тангентальном направлении и заполненных гидрофильным содержимым. Стенки клеток наружной эпидермы пропитаны лигнином.

Род *Cimicifuga*

C. dahurica Forr. et Grey. Семя имеет темно-коричневую окраску. Эпидермальные клетки наружного интегумента разные по форме и величине, наружные стенки их утолщены сильнее боковых, а внутренняя—не утолщенная. В полостях имеется красноватое содержимое. В эпидермальном слое наблюдается множество длинных волосков и выступов типа чешуек, которые образуются в результате изменения эпидермальных клеток. Клетки субэпидермального слоя лигнифицированные, с коричневым содержимым. Интегументальная паренхима представлена 4—5 слоями сдавленных клеток, среди которых наблюдается 1—2 проводящих пучка.

Внутренняя эпидерма не выделяется. Внутренний интегумент представлен двумя слоями сдавленных клеток.

C. foetida L. Семя коричневатое, поверхность его слаборебристая. Спермодерма складывается из 8—10 слоев клеток. Эпидермальные клетки наружного интегумента крупные, удлиненные в радиальном направлении, с сильно утолщенными наружными боковыми стенками. Полости кеглевидные, с содержимым. В эпидермальном слое имеется множество длинных волосков и сосочковидных выростов. Под эпидермой расположена многослойная ткань интегументальной паренхимы, клетки которой сдавлены.

Внутренний интегумент представлен двумя слоями сильно сдавленных клеток наружной и внутренней эпидермы. Они разные по величине и форме.

C. simplex Wornok. Семя коричневатое, на срезе наблюдаются небольшие выступы (табл. I, рис. 5). Спермодерма складывается из 8—10 слоев клеток. Наружный интегумент—из 5—7. Эпидермальные клетки его разные по величине, в основном округлой формы, иногда несколько вытянуты в радиальном направлении, с содержимым, наружные стенки их утолщены. Среди них встречаются выросты типа чешуек и волосков. Кутикула имеет сосочковидные выросты. Клетки паренхотесты сдавлены, местами разрушены. Внутренний интегумент представлен двумя слоями клеток.

Род *Helleborus*

H. chinensis Maxim. Цвет семени темно-коричневатый. Поверхность среза волнистая, покрыта одноклеточными удлиненными железистыми волосками (табл. I, рис. 3, 4). На срезе имеется один сильно вытянутый чешуевидный выступ в виде округлой головки на длинной ножке (типа мюмы), также покрытый одноклеточными железистыми волосками. Наружный интегумент состоит из 6—7 слоев клеток. Эпидермальные клетки его довольно крупные, изодиаметрические, вытянутые в тангентальном направлении, с сильно утолщенными наружными и почти не утолщенными боковыми стенками. Полости их заполнены темным содержимым. Затем идут 4 слоя сдавленных клеток паренхиматы. Внутренний интегумент состоит из двух слоев сильно сдавленных клеток.

H. purpurascens L. Семя темно-коричневатое, почти черное. Срез имеет округлую форму, поверхность ее покрыта удлиненными, как бы торчащими железистыми волосками. Имеется единственный выступ, который в отличие от такового у *Helleborus chinensis*, квадратной формы, а основание его более расширенное. Наружный интегумент состоит из 8—9 слоев клеток. Эпидермальные клетки крупные, но в отличие от *Helleborus chinensis* почти изодиаметрические.

Внутренний интегумент состоит из двух слоев сдавленных клеток с гидрофильным содержимым.

Род *Paraquilegia*

P. grandiflora (Fusch) Drune et Hutch. Семя коричневатое, с ребристой поверхностью, густо покрытой одноклеточными железистыми волосками. Форма среза округлая с одним сильно вытянутым выступом типа ножки (табл. II, рис. 6, 7).

Эпидермальные клетки наружного интегумента разной формы, крупные, удлинены в радиальном направлении, с гидрофильным содержимым. Под эпидермой находятся 2—3 слоя разрушенных клеток интегументальной паренхимы. Внутренний интегумент двухслойный, клетки его заполнены содержимым.

Род *Nigella*

N. sativa L. Поверхность семени ребристая, ребра небольшие. Эпидермальные клетки слегка удлиненные в тангентальном направлении (табл. II, рис. 10). Наружные и боковые стенки их несколько утолщены. Под эпидермой расположено 5 слоев сильно сдавленных паренхиматических клеток, также заполненных содержимым.

Внутренний интегумент двухслойный, состоит из наружной и внутренней эпидермы, представленной тонкостенными, изодиаметрическими или слегка вытянутыми в тангентальном направлении клетками.

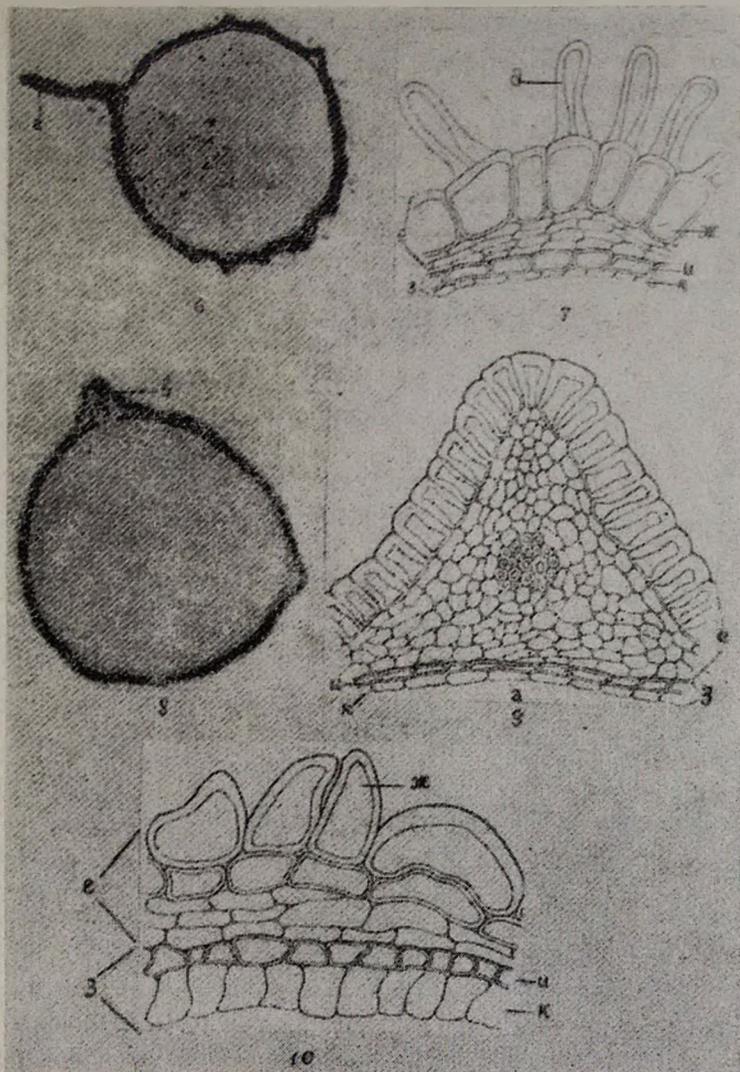


Таблица II. Структура семенной кожуры представителей семейства Rapunculaceae, (продолжение) 6, 7. *Paragullegra grandiflora* — общий вид и фрагмент среза. 8, 9. *Trollius altatus* — общий вид и фрагмент среза. 10. *Nigella sativa* — фрагмент среза. Обозначения см. в табл. I.

Род *Trollius*

T. altatus C. A. Mey. На срезе имеется одно крупное ребро и два едва заметных выступа (табл. I, рис. 8, 9).

Наружный интегумент в области ребра состоит из 15—18, а на остальных участках — из 3—4 слоев клеток. Эпидермальные клетки очень крупные, толстостенные, вытянуты в радиальном направлении.

Наружные и боковые стенки их сильно утолщены, лигнифицированы, а внутренняя—утолщенная, целлюлозная. Полости их заполнены гидрофильным содержимым. За ними следует ткань паренхимы, клетки наружного слоя которой изодиаметрические. В области ребра в ткани паренхимы находится небольшой проводящий пучок. Внутренний интегумент представлен двумя слоями лигнифицированных клеток наружной и внутренней эпидермы.

В анатомической структуре семенной кожуры всех изученных представителей выявлен ряд общих черт. Для всех видов характерно наличие наружного и внутреннего интегументов, причем внутренний интегумент обычно сильно редуцирован и в большинстве случаев в нем сохранились всего лишь два слоя обычно слабо различимых клеток—наружная и внутренняя эпидермы.

Спермодерма большей частью состоит из небольшого числа слоев клеток. Своеобразны эпидермальные клетки наружного интегумента. Они бывают различной формы и величины, но почти во всех случаях более или менее вытянуты в радиальном направлении, стенки их утолщены, сильно лигнифицированы, а в полости имеется содержимое темно-красного цвета.

Все три изученных нами представителя рода *Actaea* имеют между собой большое сходство (наличие 4 хорошо выраженных ребер, сравнительно многослойная и толстая спермодерма, хорошо сохранившаяся паренхима).

Представители рода *Cimicifuga* имеют слаборебристую поверхность. Характерно для них наличие в эпидермальном слое длинных волосков и выступов типа чешуек. Кутикула—с сосочковидными выростами. Своеобразна и структура эпидермальных клеток наружного интегумента. Наружная и боковые стенки их утолщены, а внутренняя—тонкая.

Для рода *Helleborus* специфичным является наличие множества одноклеточных, удлиненных, как бы торчащих железистых волосков. На срезе наблюдается единственный выступ (ребро) округлой или квадратной формы на длинной ножке.

Изученный нами представитель рода *Paraquilegia*—*P. grandiflora* также имеет один выступ, но несколько иной формы и также покрыт множеством одноклеточных железистых волосков. Наиболее сходны по строению роды *Helleborus* и *Paraquilegia*, что говорит об их филетической близости.

Вид *Nigella sativa*, изученный нами представитель рода *Nigella*, отличается от остальных родов наличием небольших ребер на поверхности семени, структурой эпидермальных клеток наружного интегумента. Кроме того, здесь значительно лучше сохранился внутренний интегумент.

Для рода *Trollius* характерно наличие одного крупного и двух слабых ребер. Характерной является здесь структура эпидермальных клеток наружного интегумента: очень крупные, столбчатые, с сильным утолще-

инем и лигнификацией наружной и боковых стенок и тонкой внутренней стенкой.

Итак, по строению семенной кожуры все изученные роды хорошо отличаются друг от друга.

Структура семенной кожуры представителей рода *Actaea* несколько обособлена от спермодермы представителей других родов. Однако имеется целый ряд сходств с ними, а именно структура эпидермы, строение паренхимы, наличие гидрофильного содержимого и т. д.

Данные анатомической структуры семенной кожуры рода *Actaea* и других представителей подсемейства *Helleboroideae* не говорят в пользу выделения *Actaea* в отдельное семейство, а различия в анатомии спермодермы не столь велики и вполне вкладываются в родовые.

Таким образом, с точки зрения сравнительной анатомии семенной кожуры выделение семейства *Actaeaceae* является не вполне обоснованным.

Ереванский государственный университет,
кафедра ботаники

Поступило 25.V 1978 г.

HELLEBOROIDEAE ԵՆԹԱՐՆԱՆԻՔԻ (ԸՆՏ. RANUNCULACEAE) ԻՐԻ ՇԱՐՔ ՑԵՂԵՐԻ ՍԵՐՄՆԱՄԱՇԿԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԱՆԱՏՈՄԻԱՆ

Ե. Հ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է *Helleboroideae* ենթաընտանիքի (ընտ. *Ranunculaceae*) 6 ցեղերի ներկայացուցիչների սերմնամաշկի անատոմիական կառուցվածքը: Պարզվել է, որ շնայած *Actaea* և մյուս ցեղերի ներկայացուցիչների սերմնամաշկի կառուցվածքում եղած որոշ տարբերությունների, նրանց միջև գոյություն ունեն նաև մի շարք նման հատկանիշներ:

Այսպիսով, անատոմիական կառուցվածքի տվյալները չեն հաստատում *Actaea* ցեղի առանձնացումը որպես առանձին ընտանիքի, իսկ սերմնամաշկի կառուցվածքում եղած տարբերությունները անհրաժեշտ է դիտել որպես ցեղային տարբերություններ:

COMPARATIVE ANATOMY OF SEED COAT OF SOME GENERA OF SUBFAMILY HELLEBOROIDEAE (RANUNCULACEAE)

N. H. KARAPETIAN

The anatomical structure of the seminal rind of the specimens of six genera of the subfamily *Helleboroideae* has been studied. The structure of the seminal rind of the specimens of the subfamily *Actaea* is slightly isolated from those of other subfamilies. At the same time a number of similar features between them is noted.

From the point of view of anatomical structure of seminal rind the isolation of the family *Actaeaceae* is not well-founded.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Кемудария-Натадзе Л. М.* Раналевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси. 1966.
2. *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л., 1966.
3. *Louay H.* Analyse coordonnee des travaux Relatifs, l'anatomie des teguments semi-paux, 1904.
4. *Netolitzky F.* Anatomie der Angiosperm Samen. Berlin, 1926.
5. *Цингер Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. 1958.
6. *Меликян А. П.* Изв. АН АрмССР. 17. 1. 1966.
7. *Грифонова В. И.* Биосистематическое исследование Кавказских представителей родов *Consolida* (DC). S. F. GRAY и *Aconitella* SPACH, 1974.