

Биология

УДК 581.47:593.933.7

Л. Г. МУРАДЯН, Н. А. КАРАПЕТЯН

КАРПО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ВОРСЯНКОВЫХ
(*Dipsacaceae*)

Изучена структура плодов 9 видов, относящихся к 5 родам семейства. Приводятся описания анатомической структуры плодов этих видов. Карпологический анализ выявил общие признаки в анатомической структуре плодов, а также отличительные родовые признаки.

Семейство ворсянковых еще с начала XIX столетия является объектом всестороннего изучения. В литературе приводятся многочисленные данные палинологического [1, 2], цитологического [3], эмбриологического [4, 5] морфологического [6—10] исследований. Однако мы не располагали сведениями об изученности анатомической структуры плода этого семейства. Целью настоящего исследования является анализ анатомической структуры плода 9 видов семейства *Dipsacaceae*, относящихся к родам *Dipsacus* L., *Cephalaria* Schrad., *Pteroccephalus* Adans., *Knautia* L. *Succisa* Haller, Пять из них произрастают на территории Армении.

Плод ворсянковых принято называть семянкой [10, 11, 12], ложной семянкой [13] или орехом [14]. Сухой, односемянный, одногнездный, нераскрывающийся, он заключен в плотно облегающее покрывальце—эпикаликс (*epicalyx*) и увенчан остающейся при плоде чашечкой. Находящаяся внутри эпикаликса семянка обычно грушевидной формы, густо опушенная. Околоплодник и семенная кожура плотно прижаты друг к другу. На поперечных срезах наружные, хорошо развитые слои клеток представляют собой ткани эпикаликса. За ними следуют в основном тонкий, покрытый волосками перикарпий и затем уже слабо выраженная спермодерма, которая, как и почти у всех спайнолепестных [5, 15, 16], имеет один интегумент, состоящий, однако, всего из двух слоев клеток. Центр среза занимает относительно небольшой зародыш, неравномерно окруженный многослойным эндоспермом.

Так как эпикаликс никогда не покидает семянку, то, естественно, именно он выполняет функцию защиты и соответствующим образом приспособлен к этой функции. Поэтому структуре эпикаликса нами уделялось особое внимание. Учитывались число ребер, поверхность, характер опушения покрывальца, дифференциация клеток его на ткани, число проводящих пучков и другие признаки. Работа производилась согласно общепринятой методике [17—18].

Ниже приводятся описания анатомической структуры плодов изученных видов. Кавказские представители расположены в порядке, при-

нятом в системе А. С. Шхиян [9] для представителей семейства Dipsacaceae.

Род *Dipsacus* (табл. 1)

***D. laciniatus* L.** На поперечном срезе эпикаликса наблюдается четыре хорошо выраженных крупных и четыре мелких ребра. Поверхность обертки покрыта короткими одноклеточными торчащими волосками, которые в области ребер более многочисленны. В крупных ребрах (табл. 1,

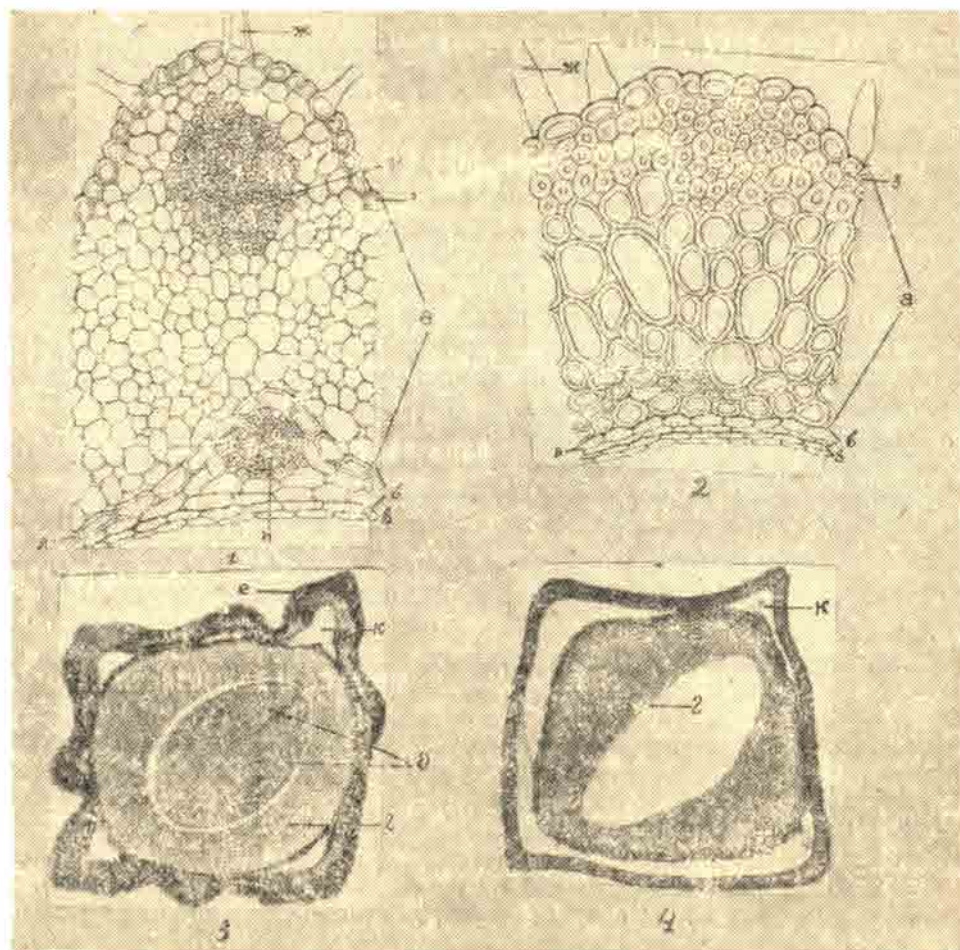


Таблица 1. Род *Dipsacus*

D. laciniatus. 1. Фрагмент поперечного среза плода.

D. strigosus. 2. Фрагмент поперечного среза плода.

3. Общий вид поперечного среза плода.

D. ferox. 3. Общий вид поперечного среза плода.

а—эпикаликс, б—перикарпий, в—спермодерма, г—эндосперм, д—зародыш, е—ребро, ж—волосок, з—наружная эпидерма эпикаликса, и—механическая ткань, к—лизигенная полость, л—наружная эпидерма перикарпия, м—внутренняя эпидерма перикарпия, н—проводящий пучок, о—эпидерма спермодермы.

1) насчитывается 23—25, в мелких—14—16, а в межреберных участках—5—6 слоев клеток. Эпидермальные клетки небольшой величины, изодиаметрические. Как в ребрах, так и в межреберных участках под эпидермой расположена однородная паренхимная ткань. Наружные 2—4 слоя эпикаликса заполнены гидрофильным содержимым. В ребрах ближе к верхушке каждого ребра имеется по крупному пучку механической ткани. Во внутренних слоях крупных ребер расположен проводящий пучок, а паренхимная ткань в этой области разрушена, в результате чего образуется лизигенная полость. Перикарпий на срезе имеет 2—3 слоя клеток, сильно сдавленных в тангентальном направлении (табл. I, 1). Поверхность среза покрыта небольшими одноклеточными волосками, которые заметны лишь в полостях эпикаликса и тех участках, где эпикаликс несколько отходит от перикарпия. В перикарпии наблюдается 4—5 небольших проводящих пучков. Спермодерма (табл. I, 1) состоит из 1—2 слоев сдавленных клеток, за которыми расположен эллипсоидный эндосперм. В центре среза находится зародыш овальной формы.

D. strigosus Willd. На поперечном срезе плода (табл. I, 4) наблюдается четыре крупных выступа типа ребер, расположенных на значительном, но одинаковом расстоянии друг от друга. Форма среза—ромбовидная. На срезе имеется множество конической формы торчащих одноклеточных волосков, которые в области выступов расположены плотнее. Волоски имеют сосочковидные выросты. В области ребер (табл. I, 2) насчитывается 10—11, а в межреберных участках—7—8 слоев клеток. Эпидермальный слой состоит из небольших, почти изодиаметрических клеток, заполненных гидрофильным содержимым. Наружные стенки их закруглены и относительно толще, благодаря чему клетки сильно выдаются наружу. Непосредственно под эпидермой находится непрерывное кольцо механической ткани из 5—10 слоев клеток. Клетки внутренних слоев кольца более крупные, стенки их менее утолщены, а полости—крупнее. В области ребер паренхимная ткань под механическим кольцом разрушена, в результате чего образовались крупные полости. Перикарпий на срезе (табл. I, 2) имеет 2—3 слоя сжатых в тангентальном направлении клеток. В эпидермальном слое перикарпия имеются одноклеточные, относительно длинные волоски, заметные в тех участках, где эпикаликс отходит от перикарпия или где в эпикаликсе на границе с перикарпием находится полость. Спермодерма (табл. I, 2) состоит из 1—2 слоев сильно сжатых, трудно различимых клеток. Затем следует многослойный эндосперм (табл. I, 2). В центре среза находится овальной формы зародыш.

D. feox Loisel. На поперечном срезе эпикаликса (табл. I, 3) наблюдается 8 ребер, из которых 4 выражены сильнее. Поверхность эпикаликса покрыта одноклеточными остроконечными волосками, которые в области ребра расположены плотнее. В крупных ребрах насчитывается 27—30, в мелких—14—17, а в межреберных участках—4—7 слоев клеток. Эпидермальный слой эпикаликса состоит из некрупных, почти изодиаметрических клеток. В области крупных ребер находится 16—18, а в мелких ребрах—10—11 слоев плотно расположенных склеренхимных клеток. Остальную часть занимают паренхимные клетки, имеющие небольшое утолщение стенок. В каждом из 8 ребер находится по проводящему пучку. В области ребер, особенно крупных, паренхимная ткань почти полностью лизировалась, образуя полость. Перикарпий в области ребер состоит из 5—6, а в межреберных участках—1—2 слоев клеток. Эпидермальные клетки мелкие, слегка сжатые в тангентальном направлении. Среди них имеются волоски, заметные в местах отхождения эпикаликса от перикарпия и участках, где над перикарпием

расположена полость эпикаликса. В области каждого из ребер находится по небольшому проводящему пучку из 7—8 элементов. Спермодерма состоит из двух слоев клеток, сжатых в тангентальном направлении. Затем следует многослойный эндосперм, неравномерно окружающий овальной формы зародыш (табл. I, 3).

Род *Sephalaria* (табл. II)

S. armeniaca Bordz. На поперечном срезе эпикаликса наблюдаются 8 хорошо выраженных, широких, варьирующих по величине, в основном крупных, не очень сильно выступающих ребер, причем два противоположных боковых ребра имеют треугольную форму и выступают сильнее. Поверхность среза покрыта небольшими одноклеточными, остроколючными торчащими волосками. Эпикаликс в мелких ребрах (табл. II, 4) состоит из 7—13, в крупных—18—20 слоев клеток, а в межреберных участках—из 3—4 слоев. Непосредственно под эпидермой располага-

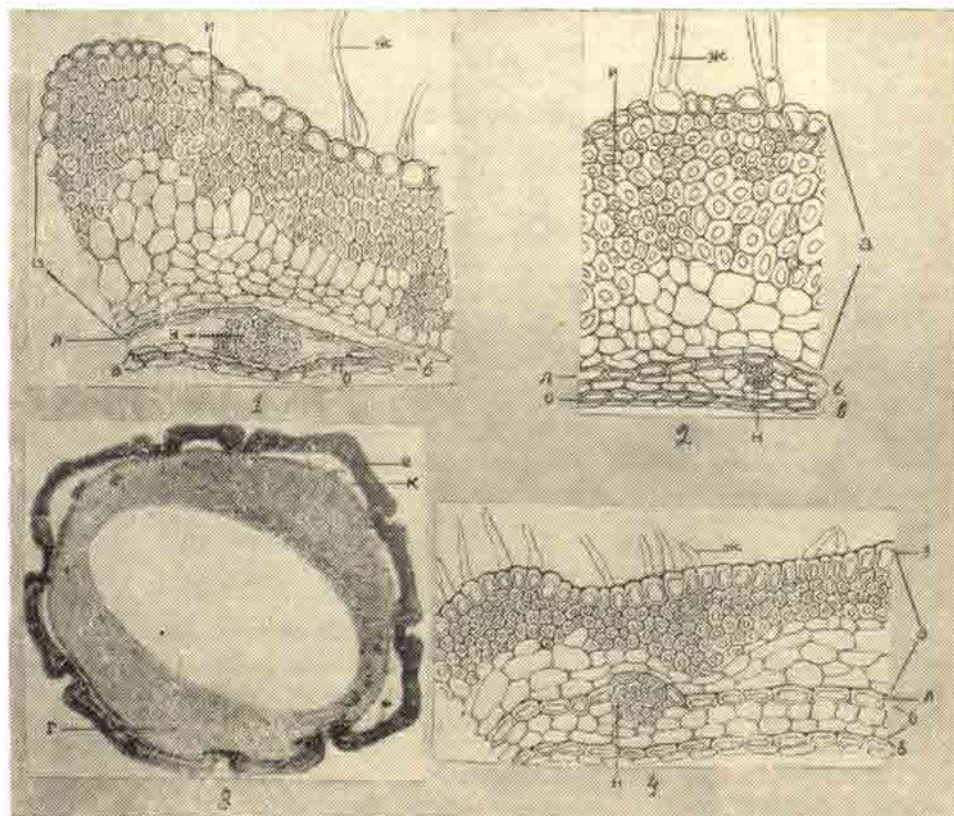


Таблица II. Роды *Sephalaria*, *Knautia*

- S. sylvas*. 1. Фрагмент поперечного среза плода.
3. Общий вид поперечного среза плода.
S. montana. 2. Фрагмент поперечного среза плода.
S. armeniaca. 4. Фрагмент поперечного среза плода.
Обозначения см. в табл. I.

ются 4—7 (в мелких ребрах), 11—13 (в крупных ребрах) слоев плотного расположенных многоугольных склерейд продолговатой формы и разной величины. Внутренние слои эпикаликса представлены крупноклеточной паренхимой, которая в крупных ребрах частично или полностью лизируется, образуя полости. В паренхимной ткани крупных ребер наблюдается небольшой проводящий пучок. Перикарпий (табл. II, 4) в области ребра состоит из 6—8, а в межреберных участках—3 слоев клеток. Эпидермальный слой состоит из сдавленных в тангентальном направлении клеток со слегка утолщенной наружной стенкой. За ними следует 2—5 слоев в основном сплюснутых паренхимных клеток. В перикарпии наблюдается 8 небольших проводящих пучков. Спермодерма (табл. II, 4) состоит из 1—2 слоев сплюснутых клеток. За ними расположена многослойная ткань эндосперма, неравномерно оккраивающая овальной формы зародыш.

S. sytiaca (L.) Schrad. На срезе (табл. II, 3) эпикаликс имеет 8 широких, хорошо выраженных, в основном крупных ребер. Поверхность среза покрыта одноклеточными волосками. В крупных ребрах (табл. II, 1) эпикаликс состоит из 12—15, в мелких—7—10, а в межреберных участках—4—5 слоев клеток. Эпидерма представлена изодиаметрическими клетками, иногда вытянутыми в радиальном направлении. Под эпидермой находится 4—8 слоев плотно расположенных склеренхимных клеток. В следующей затем паренхимной ткани ребра находится проводящий пучок. В некоторых ребрах паренхимная ткань лизируется, образуя полость. В перикарпии (табл. II, 1) наблюдается слабая ребристость. В области каждого ребра перикарпий состоит из 5—6, а в межреберных участках—2 слоев клеток. Во всех ребрах наблюдается по одному относительно крупному проводящему пучку, состоящему из 24—25 элементов. Паренхимная ткань в ребрах лизируется, образуя полость. Спермодерма (табл. II, 1) состоит из 2 слоев клеток, сдавленных в тангентальном направлении.

Род *Pterocerphalus* (табл. III)

P. plumosus (L.) Coult. Эпикаликс на срезе имеет восемь очень крупных, хорошо выступающих, близко расположенных ребер. Поверхность среза покрыта редкими одноклеточными, остроконечными, короткими торчащими волосками, которые на верхушках ребер и в межреберных участках расположены пучками. Волоски имеют сосочковидные выросты. В ребрах (табл. III, 6) насчитывается 18—25 слоев клеток, а в межреберных участках—3—4 слоя. Эпидермальные клетки небольшие, петлеобразно выступают в радиальном направлении. На верхушках ребер, непосредственно под эпидермой, находится слой тонкостенных изодиаметрических клеток, под которыми расположен крупный пучок механической ткани, состоящий из мелких, плотно расположенных склерейд. Ребра непосредственно под механическим пучком как бы разделяются на две ножки из паренхимной ткани (табл. III, 1). Благодаря такому своеобразию структуры, эпикаликс соприкасается с перикарпием лишь в межреберных участках. В межреберных участках под эпидермой находится слой небольших изодиаметрических клеток, за которыми следуют два слоя несколько сжатых в тангентальном направлении клеток с лигнифицированными стенками. Перикарпий состоит из 3—4 слоев клеток. Эпидермальные клетки почти изодиаметрические. Среди них наблюдаются волоски, заметные лишь в участках, где эпикаликс отходит от перикарпия. Под эпидермой находится 2—3 слоя паренхимных клеток, несколько сжатых в тангентальном направлении. В перикарпии наблюдается восемь мелких проводящих пучков. Спермо-

дерма состоит из двух сильно сжатых в тангентальном направлении клеток с лигнифицированными стенками. Затем следует не очень крупный эндосперм (табл. III, 6), окружающий зародыш.

P. parnassi Spreng. На срезе эпикаликс имеет 8 некрупных, но хо-

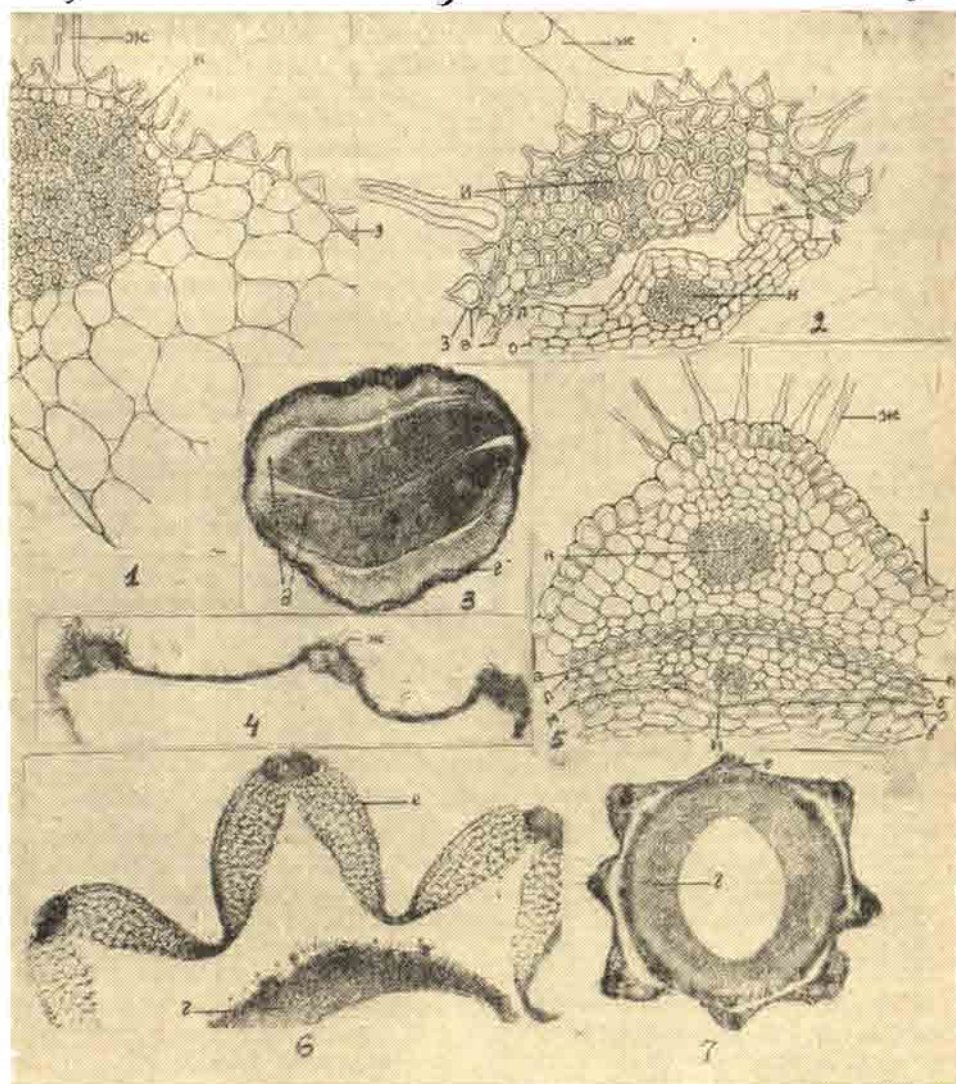


Таблица III. Роды *Pterosephalus*, *Succisa*.

- P. plumosus*. 1. Фрагмент поперечного среза ребра.
6. Фрагмент поперечного среза плода.
- P. parnassi*. 2. Фрагмент поперечного среза плода.
3. Общий вид поперечного среза плода без эпикаликса.
4. Фрагмент поперечного среза эпикаликса.
- S. pratensis*. 5. Фрагмент поперечного среза плода.
7. Общий вид поперечного среза плода.
- Обозначения см. в табл. I.

рошо выраженных ребер, в которых насчитывается 7—8 слоев клеток в основном механической ткани (табл. III, 2), а в межреберных участках—1—2. Эпидермальные клетки петлеобразно выступают в радиальном направлении. В эпидермальном слое наблюдается множество длинных одноклеточных волосков. Перикарпий (табл. III, 2) состоит из 6—9 слоев клеток в области ребер и 3—4—в межреберных участках. Эпидермальные, как и следующие за ними паренхимные клетки, сдавлены в тангентальном направлении. В эпидермальном слое перикарпия также наблюдается множество волосков, заметных в тех участках, где эпикаликс отходит от перикарпия. В перикарпии имеется 8 мелких проводящих пучков.

Спермодерма (табл. III, 2) состоит из двух слоев клеток, сдавленных в тангентальном направлении. Затем следует многослойный эндосперм, который неравномерно окружает сравнительно небольшой зародыш (табл. III, 3).

Род *Succisa*

S. pratensis Moench. На поперечном срезе эпикаликса (табл. III, 7) наблюдается 8 хорошо выраженных ребер, из которых 4 более крупные. В крупных ребрах (табл. III, 5) эпикаликс складывается из 18—20, в мелких—10—12, а в межреберных участках—3 слоев клеток. Эпидермальный слой состоит из небольших клеток, вытянутых в радиальном направлении с несколько утолщенными наружными стенками. На верхушках ребер в эпидермальном слое имеется несколько одноклеточных волосков. В центре ребра расположен крупный проводящий пучок. Остальные участки ребра заполнены паренхимной тканью. Хорошо выражена здесь внутренняя эпидерма эпикаликса. Перикарпий имеет слабую ребристость. В области ребра (табл. III, 5) перикарпий складывается из 8—10, а в межреберных участках—2—3 слоев клеток. Наружная эпидерма состоит из небольших изодиаметрических клеток. Хорошо выражена и внутренняя эпидерма, клетки которой однако слегка сдавлены в тангентальном направлении. В паренхимной ткани ребра перикарпия находится небольшой проводящий пучок. Спермодерма (табл. III, 5) состоит из 2—3 слоев, сжатых в тангентальном направлении. Центр среза занимает небольшой яйцевидной формы зародыш, окруженный многослойным эндоспермом (табл. III, 7)

Род *Knautia* (табл. II)

K. montana (Vieb.) DC. Эпикаликс на срезе имеет четыре небольших, далеко расположенных друг от друга ребер. В области ребер (табл. II, 2) насчитывается 11—13, а в межреберных участках—6—7 слоев клеток. На поверхности среза наблюдаются простые, одноклеточные, относительно длинные, торчащие волоски, которые в области ребер расположены плотнее. Эпидермальные клетки обертки небольшие, изодиаметрические. Непосредственно под ними располагается непрерывное кольцо механической ткани из 6—7 слоев плотно расположенных склеренхимных клеток. Под механическим кольцом находится 2—4 слоя клеток паренхимы.

Перикарпий (табл. II, 2) состоит из 3—6 слоев клеток. Эпидермальные клетки его несколько сдавлены в тангентальном направлении. В эпидермальном слое наблюдаются небольшие простые волоски, заметные в тех участках, где эпикаликс отходит от перикарпия. Под эпидермой расположены 1—3 слоя сжатых клеток паренхимы. В перикар-

пии наблюдается 9—10 проводящих пучков. Спермодерма (табл. II, 2) представлена двумя слоями сильно сдавленных клеток. Центр среза занимает овальной формы зародыш, окруженный многослойным эндоспермом.

В результате карпологического анализа нами выявлен целый ряд общих признаков в анатомической структуре плодов изученных представителей семейства ворсянковых. В то же время отмечены и хорошо вырисовывающиеся отличительные признаки.

Все изученные представители имеют в большей или меньшей степени опущенную поверхность обертки. Иногда опущение локализовано на гребнях ребер (*Pterocerphalus*, *Succisa*). В этом случае на верхушках ребер, а иногда и в межреберных участках волоски гуще и как бы торчат лучками. Эпикаликс обычно имеет 8 ребер. Если у родов *Pterocerphalus*, *Succisa* и, отчасти *Cephalaria* степень выраженности ребер почти одинаковая, то у представителей рода *Dipsacus* 4 ребра выражены слабее, чем остальные 4. У всех изученных видов наибольшая дифференциация ткани наблюдается в эпикаликсе. Эпикаликс в основном многослойный в связи с выполняемой им функцией защиты и имеет хорошо развитую механическую ткань. У некоторых представителей (*Dipsacus*, *Knautia*) механическая ткань непрерывная на протяжении всего среза и образует сплошное механическое кольцо. У *Cephalaria* кольцо прерывается лишь в небольших участках, а у *Pterocerphalus*, у которого развиты крупные, сильно выдающиеся ребра, многослойная механическая ткань локализована в их наружных частях—на верхушках ребер. Почти у всех представителей в крупных ребрах эпикаликса—во внутренних участках, граничащих с перикарпием, отмечено наличие полостей лизигенного происхождения, а у *Pterocerphalus plumosus*—полость схизогенная. Перикарпий у всех представителей немногослойный, у большинства покрыт волосками, которые заметны, однако, лишь в местах, где эпикаликс отходит от перикарпия. В перикарпии наблюдается 4—10 мелких проводящих пучков. Спермодерма слабо сохраняющаяся, состоящая всего из 2 слоев. Эндосперм у всех представителей многослойный и большей частью равномерно окружает зародыш.

В то же время представители отдельных родов хорошо отличаются друг от друга степенью выраженности и структурой ребер эпикаликса, характером эпидермальных клеток, расположением волосков и другими признаками.

По анатомической структуре плода наиболее близкими оказались роды *Dipsacus* и *Knautia* (форма поперечного среза, относительная немногослойность эпикаликса, наличие сплошного кольца в эпикаликсе и др.).

Род *Cephalaria* характеризуется наличием своеобразных широких ребер, прерывистостью механической ткани, отсутствием волосков на перикарпии и др. Род *Pterocerphalus* резко выделяется своеобразной структурой ребер, характером механической ткани, расположением волосков на эпикаликсе, типом полостей и др.

Для рода *Succisa* характерными являются хорошая сохранность внутренних эпидерм эпикаликса и перикарпия, отсутствие полостей в эпикаликсе и волосков в перикарпии.

Таким образом, можно заключить, что наиболее важными, на наш взгляд, признаками, характеризующими анатомическую структуру пло-

дов представителей семейства ворсянковых, являются число ребер эпикаликса, структура и степень их выраженности, наличие или отсутствие волосков на эпикаликсе и перикарпии, характер расположения механической ткани на поперечных срезах, наличие лизигенной полости в эпикаликсе, структура эпидермальных клеток эпикаликса, перикарпия и спермодермы, степень сохранности перикарпия и спермодермы, число проводящих пучков, степень выраженности эндосперма и величина зародыша.

Ниже приводится список изученных образцов.

Dipsacus laciniatus L.: Шамшадинский р-он, с. Берд, 7.IX.1946, Ш. Асланян (ERE, 36143).

Dipsacus strigosus Willd.: между г. Горис и перевалом на р. Воротан. Лес, справа от дороги, 24.VIII.1962, В. Манакян (ERE, 105210).

Dipsacus ferox Loisel.: del., 1939, Kopenhagen.

Cephalaria armeniaca Bordz.: Азизбековский р-он, Селим Ахкент 25. VII. 1947, А. Тахтаджян, Я. Мулкиджанян (ERE, 78472).

Cephalaria syriaca (L.) Schrad.: Абовянский р-он, между Шорахпюром и Вохчабердом, 5.VII. 1978, Э. Габриэлян (ERE, 113166).

Pteroccephalus plumosus (L.) Coult.: Ехегнадзорский р-он, между Арени и Норашеном. Сух. кам. скл., 23.VI.1957, Э. Габриэлян (ERE, 78472).

Pteroccephalus parnassi Spreng: 1939, Frankfurt.

Succisa pratensis Moench: del. 9/73.

Knautia montana (Bieb) DC: Сисианский р-он, верховье р. Воротан, 10.VIII.1959, Э. Габриэлян (ERE, 88915).

Кафедра ботаники

Поступила 19.09.1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Erdtman G., Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm, 1952.
2. Винокурова Л. В., Пробл. бот., 4:51—67, 1959.
3. Ehrendorfer F., Osterr. Bot. Zeitschr., В. 109/Н. 3., 1962.
4. Камелина О. П., Материалы пятого московского совещания по филогении. Тезисы докладов, 1976.
5. Камелина О. П., Сравнительная эмбриология семейств Dipsacaceae и Morinaceae, Л., 1980.
6. Celakovsky L., Bot. Jahrb., XVII, 1893.
7. Шхиян А. С., Тр. Тбилисского бот. института, 18, 1956.
8. Шхиян А. С., Тр. 26, сер. Фл. и сист., 2, 1969.
9. Шхиян А. С., Семейство Dipsacaceae А. L. Jussieu на Кавказе (автореферат докт. дисс.), Тбилиси, 1974.
10. Бобров Е. Г., Семейство Dipsacaceae, в кн. Флора СССР, т. XXIV, 1957.
11. Ильинский А. П., Семейство Dipsacaceae, в кн. Сорные растения СССР, т. IV, М.-Л., 1935.
12. Левина Р. Е., Способы распространения плодов и семян, М., 1957.

13. Майсурия Н. А., Атабекова Н. И., Определитель семян и плодов сорных растений, Л., 1931.
14. Тахтаджян А. Л., Система и филогения цветковых растений, М.-Л., 1966.
15. Цингер Н. В., Семя, его развитие и физиологические свойства, М., 1958.
16. Имс А., Морфология цветковых растений, М., 1964.
17. Մուրադյան Լ. Գ., Биол. ж. Армении, т. XX, № 10, 1967.
18. Կորոբկով Ա. Ա., Бот. журн., 58, 9, Л., 1973.

Լ. Գ. ՄՈՒՐԱԴՅԱՆ, Ն. Ա. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ

**Dipsacaceae ընտանիքի ՈՐՈՇ ԿՈՎԿԱՍՅԱՆ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ
ԿԱՐՊՈ-ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել են ալթանազգիների ընտանիքի 3 ցեղի պատկանող 7 տեսակների պտուղների կառուցվածքները: Մորֆոլոգիական նկարագրությունների հետ մեկտեղ առաջին անգամ բերվում են պտուղների անատոմիական կառուցվածքների նկարագրությունները:

Կարպոլոգիական վերլուծության շնորհիվ բացահայտված են ուսումնասիրված տեսակների պտուղների մորֆոլոգիական և անատոմիական կառուցվածքներում եղած ընդհանուր և տարբերիչ հատկանիշները: