

На правах рукописи

В. Н. ТИХОМИРОВ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ СССР

Автореферат диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, профессор К. И. МЕЙЕР

Представители семейства Umbelliferae имеют большое народно-хозяйственное значение. Среди зонтичных насчитывается немало пищевых, пряно-вкусовых, эфирно-масличных, лекарственных, смоло- и камеденосных растений. Многие из них введены в культуру. С другой стороны, многие виды являются сорняками полей, лугов и лесов; многие ядовиты, причем отравление некоторыми смертельно опасно для животных и человека.

Изучение зонтичных связано также и с целым рядом важных теоретических проблем. При огромном объеме семейства Umbelliferae представители его чрезвычайно похожи и зачастую лишь с трудом могут быть отличены друг от друга по цветкам и вегетативным органам. В истории изучения семейства это обстоятельство имело двойные последствия. С одной стороны, бросающееся в глаза морфологическое сходство сравнительно легко позволило установить объем семейства; с другой стороны, оно создало значительные трудности во внутрисемейственной систематике и в определении зонтичных. Попытки исследователей устранить эти трудности вели ко все более глубокому изучению деталей строения представителей семейства, и в первую очередь — к изучению плодов, обладающих здесь большим морфологическим разнообразием в связи с разнообразными приспособлениями к распространению. Сами карпологические признаки, используемые в систематике, постепенно изменялись, ко внешним морфологическим особенностям прибавлялось все больше анатомических. В настоящее время на очереди стоит задача построения филогенетической системы семейства, и не подлежит сомнению, что в ней видное место займет анатомия плодов.

Несмотря на продолжительное изучение плодов покрытосеменных, достаточно разработанной морфогенетической классификации их до сих пор не существует. В литературе не имеется даже достаточно точных и исчерпывающих их описаний. Плодам даются в настоящее время самые разнообразные, иногда взаимоисключающие названия, в которые вкладывается далеко не одинаковое содержание. Плод одного и того же растения разными авторами включается в разные карпологические типы. Объем самих этих типов и их родственные связи толкуются в значительной степени произвольно. В таком же, если не худшем по сравнению с некоторыми другими семействами, положении находятся и зонтичные. Вследствие этого нам представлялось необходимым установить место, которое плод зонтичных должен занимать в будущей карпологической классификации, выяснить его происхождение, уточнить

морфогенетические отношения типов плодов в семействе Umbelliferae и дать им соответствующие наименования. Но для решения этих вопросов потребовалось прежде всего исследование некоторых сторон морфологии цветка зонтичных, т. к. все современные генетические классификации плодов придают решающее значение происхождению последних из гинцея того или иного типа и участию в построении плода других частей цветка.

Работа состоит из введения, описания материала и методики работы, общей части, содержащей 5 глав, и специальной части — определителя сорных и культурных зонтичных СССР по плодам и семенам. Названия разделов автореферата соответствуют названиям глав. Обзор литературы приводится по главам.

Материал и методика работы

Основным материалом для создания определителя послужила карпологическая коллекция, составленная доц. Н. Н. Каденом из образцов плодов, собранных в различных районах СССР и выписанных из отечественных и зарубежных ботанических садов. Для проверки определений и для составления описаний были широко использованы гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Московского университета, Ботанического института АН Грузинской ССР (Тбилиси), Института ботаники АН Азербайджанской ССР (Баку), Отдела ботаники Дагестанского филиала АН СССР (Махачкала). Часть материала была собрана автором во время многочисленных экскурсий по Московской области, а также в Ставропольском крае, Дагестанской АССР, Азербайджанской ССР, Грузинской ССР.

Для описания выбирались зрелые, сухие плоды в неповрежденном состоянии. Плоды рассматривались с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1, измерения делались окулярным микрометром или окулярной сеткой.

Для изготовления срезов сухой материал предварительно помещался в размягчающую смесь из равных объемов 96%-ного спирта, глицерина и воды и выдерживался в термостате при температуре 56—58° в течение 1—4 суток. Иногда перед этим приходилось применять разваривание. Срезы делались бритвой от руки или на микротоме; в последнем случае плоды заключались в парафин, но без пропитывания им. Срезы либо окрашивались сафранином и водной синью с последующим заключением в канадский бальзам, либо подвергались действию реакции на одревеснение (флороглюцин с соляной кислотой), и в последнем случае помещались в глицерин.

Сбор материала для изучения строения цветка проводился на Кавказе и в различных пунктах Московской области, преимущественно на Агробиологической станции МГУ в Чашникове, Химкинского района. Зафиксированные 70%-ным спиртом объекты обычным способом заключались в парафин; с помощью микротом

из них изготовлялись серии срезов. При изучении развития цветка применялась окраска железным гематоксилином по Гейденгейну или гематоксилином Равица, как правило — с подкрашиванием метил-оранжем. В остальных случаях употреблялись сафранин и водная синь.

Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1 или микро-макрофотонасадки МФН-2.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ ГИНЦЕЯ И ПЛОДА ЗОНТИЧНЫХ

Морфологическая природа завязи зонтичных

Нижняя (или полунижняя) завязь является одной из наиболее сложных структур в цветке покрытосеменных растений. Вопрос об ее происхождении поставлен полтора века назад, но до сих пор еще не решен. Это объясняется, вероятно, полифилетическим происхождением данной структуры и тем, что исследование ее обычно велось с помощью лишь какого-либо одного метода.

Завязь зонтичных до недавнего времени считалась типичной нижней. Однако, работами Е. Martel (1905), А. Н. Бояркина (1926), С. Г. Тамамшян (1948), В. Г. Александрова и Н. В. Первухиной (1950, 1952), Н. В. Первухиной (1950, 1953), Н. Н. Кадена и В. Н. Тихомирова (1954) это было поставлено под сомнение, поскольку указанные авторы рассматривают как часть завязи подстолбия, всегда свободные от срастаний с внепестичными частями цветка, и приходят, в большинстве, к заключению о наличии у Umbelliferae полунижней завязи.

Наибольшее разногласие вызывает вопрос о происхождении стенки «бокала» завязи. По этому поводу существуют следующие основные гипотезы:

А. Аксиальные. «Бокал» завязи образован только осью цветка без участия перпендикулярных органов.

Гипотеза Шлейдена—Пэе (J. M. Schleiden, 1837, 1861; J. — V. Payer, 1857; В. В. Григорьев, 1861; W. Hofmeister, 1868; E. Martel, 1905; А. Н. Бояркин, 1926; С. Г. Тамамшян, 1948, и др.). Весь «бокал» целиком осевого происхождения; плодолистикам отводится лишь роль свода над полостью завязи.

Б. Аппендикулярные (фолиарные). «Бокал» завязи чисто аппендикулярен по природе, ось цветка в его образовании участия не принимает.

Гипотеза Гертнера—Декандоля—Ван-Тигема (J. Gaertner, 1788; С. F. V. Mirbel 1802; А. P. De Candolle, 1813, 1830; П. Горяинов, 1827, 1841; М. Максимович, 1828; С. Cramer, 1864; Ph. Van Tieghem, 1868, 1875; G. Henslow, 1888, 1890; А. J. Eames, 1930; А. Л. Тах-

таджик, 1948; Н. В. Первухина, 1953, 1957, и др.). «Бокал» завязи образован слившимися между собой и приросшими к плодолистикам основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок.

Гипотеза Б. М. Козо-Полянского (1925, 1926). «Бокал» завязи образовался в результате прирастания к гинецею тех же органов, предварительно не сросшихся между собой («эурадиальный способ генезиса эпигинии»).

В. Аксиально-аппендикулярные. В образовании стенки завязи принимают участие и ось цветка, и аппендикулярные части.

Гипотеза Альфонса Декандолля (Alph. De Candolle, 1837). Ткани оси образуют как бы прослойку («тор») между плодолистиками изнутри и сросшимися в трубку чашелистиками — снаружи.

Гипотеза Нодэна-Гебеля (С. Naudin, 1855; J. Decaisne, 1857; A. W. Eichler, 1878; K. Goebel, 1886, 1923; R. Wettstein, 1924; W. Leinfellner, 1941, и др.). Внутренняя зона стенки завязи образована плодолистиками, которые выстилают гнезда и образуют перегородку, а снаружи их обрастает бокаловидно разросшееся цветоложе.

К настоящему времени едва ли не все теоретически допустимые комбинации частей цветка использованы для объяснения природы «бокала» завязи. Применение в отдельности разных методов исследования ведет, как правило, к разным выводам: изучение развития цветка содействует обоснованию гипотез, признающих участие оси в образовании стенки завязи, в то время как тератология и анатомия приводят авторов к защите аппендикулярных гипотез. Однако, данные, полученные с помощью каждого метода, все же допускают противоречивые толкования; до сих пор не найдено совершенно неоспоримых и категорических доводов в пользу той или иной гипотезы. Некоторые авторы высказывают даже сомнение в том, что вопрос о природе «бокала» завязи вообще может быть успешно решен (V. Puri, 1952).

Для выяснения происхождения завязи в семействе зонтичных мы использовали сравнительно-морфологический, онтогенетический (изучение развития цветка), васкулярно-анатомический и тератологический методы.

Сравнительная морфология в узком смысле (морфология макроструктур) не дает никаких определенных указаний, которые могли бы пролить свет на происхождение завязи зонтичных: фактический материал, даваемый этим методом, может быть истолкован по-разному — в духе любой из перечисленных выше гипотез.

Развитие цветка было изучено нами у *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm., *Carum carvi* L., *Angelica silvestris* L. и *Heracleum sibiricum* L. Характер органогенеза у этих видов в существенных чертах совершенно одинаков. На зачатке цветка сначала обычно появляются в виде бугорков лепестки; следом за ними становятся заметными бугорки тычинок. Зубцы чашечки обычно запаздывают

в развитии. Последними на вершине зачатка цветка в виде двух отдельных бугорков формируются плодолистики. Уже вскоре между ними обозначается быстро углубляющаяся ямка — зачаток будущей полости завязи. К этому времени каждый плодолистик постепенно приобретает в плане форму широкой подковы; верхние края обоих плодолистиков, разрастаясь, смыкаются друг с другом и образуют подстолбья. В центре ямки рано появляется вырост, который в дальнейшем образует перегородку между гнездами завязи. На перегородке последовательно закладываются две пары семезачатков. Фертильными из них оказываются впоследствии только семезачатки нижней пары, которые постепенно опережают верхние в развитии. Иногда (*Carum carvi*) стерильные семезачатки появляются значительно позже фертильных — к моменту окончательного формирования перегородки.

Ко времени образования семезачатков подстолбья образуют свод над завязью. Перегородка, продолжая расти вверх, смыкается с растущими ей навстречу загибающимися верхушками подстолбий. В результате обособляются гнезда, все части цветка оказываются сформированными и дальнейший рост идет без новообразований.

По-видимому, меристематический зачаток цветка растет своей массой. Однако, по частоте клеточных делений можно выделить зону наиболее интенсивного роста, которая кольцом охватывает основания будущих гнезд завязи и становится достаточно хорошо заметной лишь на сравнительно поздних стадиях развития цветка. Впрочем, и раньше уже само образование полости завязи свидетельствует о наличии этой зоны роста.

Полученные нами факты совпадают с данными многих других авторов: J.—B. Payer (1853, 1857), J. Sachs (1870), E. Martel (1905), H. S. Jurica (1922), K. Goebel (1923), F. E. Beghtel (1925), H. A. Borthwick, M. Phillips and W. W. Robbins (1931), W. Leinfellner (1941), I. Marano (1954). При объединении материала всех этих исследований можно составить представление о развитии цветка практически по всем трибам зонтичных. Удивительноеобразие, которое при этом наблюдается, дает основание считать характер развития цветка единым у всех представителей *Umbelliferae*.

Изучение развития цветка показывает, что «возникают как верхние» лишь бугорки, дающие начало верхним частям плодолистиков — подстолбьям, столбикам и рыльцам. С того же момента, когда появляется в виде ямки полость завязи и в нее врастает перегородка, завязь становится полунижней и остается таковой на всем протяжении своего существования. Семезачатки, вопреки мнению Мартеля, А. Н. Бояркина, С. Г. Тамамшян, В. Г. Александрова и Н. В. Первухиной, образуются не в подстолбьях, а на перегородке. Даже если они и кажутся прикрепляющимися в подстолбьях, то это можно расценивать лишь как результат смещения плацент на сравнительно поздних стадиях развития цветка. Однако, подстолбья являются все же частью завязи, а поскольку они

всегда расположены выше места отхождения внепестичных частей цветка и свободны от срастаний с ними, завязь всех зонтичных следует считать полунижней.

На вопросе о природе стенки «бокала» завязи изучение развития цветка не дает окончательного ответа. Однако, оно позволяет установить, что врастающая в полость завязи перегородка представляет собой слившиеся и запаздывающие в развитии брюшные стенки плодолистиков и что последние у зонтичных являются мешковидными (пельтатными). Это является лишним доказательством карпеллярной природы колонки*) и внутренней зоны «бокала». В образовании его наружной зоны могут принимать участие ткани как аксиальных, так и аппендикулярных частей цветка.

Большое значение для суждения о природе частей цветка обычно придается в а к с у л я р н о й а н а т о м и и. Общая картина расположения проводящих пучков в цветке зонтичных подробно описана Б. М. Козо-Полянским (1926). Однако, данная им схема нуждается в некоторых поправках. Но общий васкулярно-анатомический план цветка зонтичных не дает оснований для решительных заключений о природе завязи, поскольку происхождение периферических пучков стенки завязи остается неясным: они расценивались либо как осевые пучки, либо как пучки плодолистиков, либо, наконец, как пучки, принадлежащие основаниям лепестков и тычинок. Изучение развития проводящих пучков также не помогает выяснению их природы.

Однако, для суждения о происхождении завязи зонтичных очень важны следующие факты: 1) при отхождении от периферических пучков ветвей в околоцветник и андроцей не наблюдается листовых прорывов, которые должны были бы быть, если бы периферические пучки являлись принадлежностью осевых органов. 2) У *Eryngium planum* от каждого периферического пучка завязи сначала отделяется пучок, идущий в подстолбие, и только после этого происходит разделение тычиночного пучка и пучка, входящего в зубец чашечки. Обычно в цветке первыми получают свои васкулярные следы периферические части цветка и последними — внутренние. Если эта закономерность нарушается, то это можно объяснить только тем, что в филогенезе имело место прирастание чашелистиковых проводящих пучков к тычиночным и к спинным пучкам плодолистиков. 3) Листовой след, отделившись от стели стебля, может продолжаться в ткани оси, но на протяжении лишь одного-двух междоузлий. А в цветке, где междоузлия укорочены и узлы сильно сближены, получается (если встать на точку зрения

*) Нами проведено уточнение терминов, употребляемых для обозначения отдельных частей плода зонтичных. В частности, широко распространенное название «карпофор» предлагается заменить термином «колонка», для половинок, на которые плод распадается, избран термин «мерикарпий», который нельзя приравнять к семянке, плодику, полуплодику, зерновке, и т. д.

сторонников аксиальной гипотезы), что след тычинки, например, тянется в оси на протяжении 11—15 междоузлий — строения, мыслимое, пожалуй, только для стеблей однодольных. 4) Обнаруженная Н. В. Первухиной листовая нервация стенки завязи и перикарпия некоторых аралиевых и зонтичных также может служить подтверждением мнения об аппендикулярной природе периферической части завязи.

Таким образом, изучение васкулярной анатомии цветка дает целый ряд веских доводов, подтверждающих аппендикулярную природу завязи зонтичных.

Большое значение в эволюционной морфологии растений имеет тератология, особенно исследование уродств атавистического характера.

В работе, в основном по литературным материалам, дается обзор основных отклонений от общего плана строения цветка, встречающихся в семействе Umbelliferae. В уродливостях можно наблюдать все переходы от нормальной полунижней завязи к полностью верхней, разные степени тератологической апокарпии, частичное или полное отсутствие срастаний гинецея с другими частями цветка и т. д. Однако, полученные до сих пор данные по анализу уродливых цветков не позволяют выяснить происхождение стенки завязи; одни и те же факты одними авторами истолковываются как свидетельства в пользу аксиальной, другими — как доказательства аппендикулярной гипотезы. Это объясняется в значительной степени тем, что все исследователи до сих пор ограничивались описанием внешнего вида терат, анатомического же изучения уродливых цветков зонтичных, насколько нам известно, никем проведено не было. А между тем есть основания предполагать, что от применения анатомического метода в тератологии следует ждать особенно ценных фактов, способных пролить свет на происхождение завязи. Поэтому мы предприняли анатомическое исследование нескольких типичных уродливостей цветка *Selinum carvifolium* L.

Анатомический анализ позеленевших цветков, обладающих полунижней завязью, показывает, что близ вершины «бокала» каждый периферический пучок тангентально делится надвое, так что образуется второй периферический круг проводящих пучков. Выше пучки наружного круга вместе с прилежащими к ним тканями начинают очень постепенно вычленяться из стенки завязи и продолжают в дистальные — свободные — части лепестков и тычинок. В результате такого диализа стенка завязи распадается на составляющие ее элементы — основания плодолистиков, лепестков и тычинок. Каждый плодолистик снабжен семью проводящими пучками. В позеленевших цветках с верхней завязью всякие срастания между пучками плодолистиков, лепестков и тычинок отсутствуют. Из сравнения анатомии уродливых цветков с полунижней и верхней завязью ясно, что периферические пучки «бокала» завязи зонтичных имеют комплексную природу и являются

результатом конгенитального срастания пяти периферических пучков каждого плодолистика с пучками лепестков и тычинок. Следовательно, и вся наружная зона стенки завязи имеет комплексную природу и является в основном аппендикулярной.

Чашечка в цветке зонтичных проявляет тенденцию к редукции и нередко исчезает полностью, так что даже в тератах не удается обнаружить ее следов. Однако, принимая во внимание, что в настоящее время ее наличие в семействе Umbelliferae можно считать доказанным, следует заключить, что чашелистики также участвовали в образовании стенки завязи.

Таким образом, строение завязи зонтичных представляется следующим. Завязь, вопреки утверждению E. Martel (1905) и E. Saunders (1925, 1939), принимающих для Umbelliferae G_{10} , образована двумя плодолистами. Она полунижняя: верхняя часть ее образует подстолбия, функционирующие как нектарники, а нижняя представляет собою «бокал», в котором развиваются семезачатки. Нет оснований считать, как это делают С. Г. Тамашян (1948) и З. Т. Артюшенко (1951), что у зонтичных произошла редукция нижних частей плодолистиков; следовательно, нельзя признать, что этому семейству свойственна вторичная гипогиния. Пельтатные по характеру развития плодолистки образуют подстолбия, перегородку между гнездами и внутреннюю зону стенки «бокала». Наружная зона стенки завязи образована главным образом слившимися между собой и приросшими к плодолистикам основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок, но в самом основании в ее образовании, по-видимому, принимает участие ось цветка. Оси же принадлежит основание колонки плода. Граница между осевой и аппендикулярной частями наружной зоны «бокала» расплывчата и вряд ли может быть точно установлена имеющимися пока в нашем распоряжении методами исследования.

Плод зонтичных и его место в карпологических классификациях

Классификации плодов появились в конце XVIII в.

Авторы различных искусственных классификаций (J. Gaertner, 1788; A. Richard, 1822; A. N. Desvaux, 1839; J. M. Schleiden, 1861, и мн. др.) использовали следующие признаки для отнесения плодов зонтичных к той или иной группе: высыхание плода при созревании; распадение его на мерикарпии; отсутствие вскрывания; число гнезд; отсутствие остающейся чашечки. Поскольку относительная ценность этих признаков в разных системах различна, плоды зонтичных занимают в них самое разнообразное положение.

В естественных классификациях (A. P. De Candolle, 1819, 1827; J. Lindley, 1839; E. G. De Saint-Pierre, 1870, и др.) плоды относятся к устанавливаемым группам на основании большего числа особенностей, среди которых видное место отводится существенным

морфологическим признакам: происхождению плода из синкарпного гинецея, развитию его из нижней завязи, срастанию плодолистиков с околоцветником и т. д.

Как искусственные, так и естественные классификации не удовлетворяют современным научным требованиям, поскольку в них никак не отражены генетические связи между типами плодов.

В большинстве морфогенетических карпологических классификаций для отнесения плодов к тому или иному типу используются те же самые признаки, и лишь немногие исследователи (Н. Н. Каден, 1947, 1955; А. Л. Тахтаджян, 1948) последовательно уделяют внимание особенностям гинецея как основе классификации плодов.

Все авторы карпологических систем ограничиваются в лучшем случае выделением плода зонтичных под тем или иным наименованием в отдельный карпологический тип или род; только А. Л. Тахтаджян (1948) и Н. Н. Каден (1955) не ограничиваются установлением вислоплодника как особого типа, но и верно показывают его развитие из «нижней синкарпной коробочки» через «нижнюю синкарпную костянку» *Agaliaceae*. Дальнейшего разделения вислоплодника не проведено; морфогенетические отношения плодов, охватываемых этим понятием, в литературе совершенно не освещены.

До сих пор не существует точного определения и единого наименования плода Umbelliferae. В различных монографиях, «флорах» и учебных руководствах часто употребляются самые различные, иногда даже взаимоисключающие термины (схизкарпий, двураздельная зерновка, двусемянка, дробная синкарпная семянка, вислоплодник, мерикарпий и мн. др.).

Строение, определение и наименование плода зонтичных

Плодом мы считаем то, что возникает из цветка после оплодотворения или апомиксиса.

Многообразие плодов в семействе Umbelliferae не дает основания для дробления их на разные карпологические типы. На основе изучения строения плода и семени зонтичных мы приходим к выводу, что здесь имеется один тип плода, подобно тому, как бобовым соответствует боб, а злакам — зерновка. Этот тип может быть охарактеризован следующим образом: плод, развивающийся из цветка, обладающего полунижней синкарпной двугнездной завязью, образованной двумя плодолистами и приросшими к ним основаниями членов чашечки, венчика и андроцея; с одним фертильным семезачатком в каждом гнезде, реже односеменной; сухой, с масляными каналцами в перикарпии, при созревании распадающийся на два мерикарпия, большей частью висящих на двураздельной колонке, реже не распадающийся и без колонки; свободный или, редко, срастающийся с окружающими его цветоножками и опадающий вместе с ними; у некоторых примитивных форм с твердым косточковидным эндокарпием.

Единственным из всех существующих приемлемым названием

для обозначения этого типа плода является вислоплодник (*cremocarpium* Mirb. em. N. Kaden et V. Tichom.). (Н. Н. Каден и В. Н. Тихомиров, 1954), хотя по смыслу слова им и не охватываются все разнообразие плодов зонтичных и недостаточно подчеркиваются отличия их от плодов других семейств.

В пределах типа «вислоплодник» мы различаем ряд подтипов, которые можно расположить в виде ключа:

I. Плод свободный.

A. Эндокарпий деревянистый, образующий косточку.

1. В. костянквидный (*C. drupiforme* m.), или *Hydrocotyle* — тип.

B. Эндокарпий паренхиматический.

1) Имеется обособленная свободная колонка.

2. В. колонковый (*C. columellatum* m.), или *Carum* — тип.

2) Колонка б. м. редуцирована, не отделяется от мерикарпии.

a. Плод распадается на мерикарпии.

a) Зубцы чашечки крупные и жесткие.

3. В. крупночашечковый (*C. macrocalycatum* m.), или *Eryngium* — тип.

b) Зубцы чашечки мелкие или незаметные.

4. В. бесколонковый (*C. ecolumellatum* m.), или *Sanicula* — тип.

б. Плод не распадается на мерикарпии.

a) Семян в плоде обычно 2.

5. В. цельный (*C. integrum* m.), или *Lisaea* — тип.

б) Семя в плоде всегда 1.

6. В. односеменной (*C. monospermum* N. Kaden et V. Tich.), или *Symphyoloma* — тип.

II. Плод сростный с окружающими его цветоножками тычиночных цветков.

7. В. погруженный (*C. immersum* N. Kaden et V. Tichom.), или *Echinophora* — тип.

Несомненно, что это подразделение не является окончательным и может быть существенно изменено и дополнено при более детальных исследованиях всего семейства *Umbelliferae*.

Характеристика способов диссеминации зонтичных СССР

Способы распространения плодов и семян зонтичных СССР очень разнообразны, причем все виды являются полихорами, т. е. обладают приспособлениями к нескольким способам. По классификациям Е. Ulbrich (1928) и Р. Е. Левиной (1944, 1957) их можно распределить следующим образом.

Автохоры. Большинство видов следует считать автобарохорами, т. к. плоды способны опадать под влиянием силы тяжести вблизи материнского растения. Автобарохория у зонтичных может рассматриваться преимущественно как запасной способ, имеющий место наряду с диссеминацией с помощью посторонних агентов.

Так, например, при отсутствии животных автобарохория выступает на первый план у многих типичных эпизоохоров (*Turgenia*, *Caucalis* и др.).

Баллисты. Общим признаком баллистов является твердость и крепость осей, возвращающихся в первоначальное положение после воздействий ветра или проходящих животных. Большинство видов зонтичных свойственны высокие упругие стебли, упругие лучи зонтиков и плодоножки. Дополнительным баллистическим приспособлением следует считать также колонку.

Аллохоры. Анемохоры. Основными приспособлениями к распространению плодов с помощью ветра являются: наличие колонки, благодаря которой мерикарпии оказываются слабо прикрепленными и легко отрываются; облегчение плода, которое достигается посредством образования аэрофоров или более или менее крупных воздухоносных полостей в плоде (например, полые бугорки и отставание перикарпии от семени у *Eremodaucus*); сжатость плода, особенно ярко выраженная у *Peucedaneae*; развитие крыльев на всех или только краевых ребрах, обычно связанное с уплощением плода; развитие волосков на поверхности плода (*Psammogeton setifolium* и мн. др.). Некоторые виды (*Eryngium campestre*, *Hippomarathrum microcarpum* и ряд др.) образуют особую экологическую форму «перекати-поле».

Гидрохоры. К ним относятся, прежде всего, виды, плоды которых имеют в перикарпии особую губчатую ткань и воздухоносные полости и способны, благодаря этому, долго держаться на поверхности воды (*Oenanthe*, *Sium* и др.). Но плавать более или менее продолжительное время могут плоды большинства зонтичных, которые поэтому часто распространяются потоками талой и дождевой воды.

Зоохоры. Плоды эпизоохоров обладают следующими важнейшими приспособлениями: остающиеся крупные, крепкие, остро шиповатые зубцы чашечки (*Eryngieae*); шиповатые цветоножки, окружающие плод и частично сростающиеся с ним (*Echinophora*); наличие шипов на первичных (*Lisaea*, *Albertia* и др.), вторичных (*Caucalis*, *Daucus* и др.) или и тех, и других (*Turgenia*) ребрах; шипы в свою очередь могут быть покрыты мелкими шипиками, обеспечивающими более надежное прикрепление цепляющегося плода к шерсти животных и одежде человека (*Torilis*, *Astrodaucus*, *Daucus* и др.); волоски, щетинки, бугорки, крючковидные шипики (*Sanucila*); наличие длинной шейки плода (*Scandix*); твердеющие столбики (*Oenanthe pimpinelloides*).

Специальных приспособлений для эндо- и синзоохории у подавляющего большинства видов нет, обнаруживаются только его рудименты (Б. М. Козо-Полянский, 1914, 1925; Н. В. Первухина, 1950). Исключение составляют роды *Hydrocotyle* и *Centella*, твердые мерикарпии которых могут, по-видимому, без вреда для семян проходить через пищеварительный тракт животных. Имеет место также случайная эндозоохория.

Антропохоры. Используя классификацию Р. Е. Левиной, можно выделить следующие группы: спейрохоры — плоды распространяются с посевным материалом (*Chaerophyllum bulbosum*, виды *Saucalis*, *Turgenia latifolia* и мн. др.) или преднамеренно высеиваются человеком; эргазиохоры — многие полевые сорняки, плоды которых могут распространяться орудиями обработки почвы; агестохоры — плоды распространяются средствами транспорта; к последней группе могут относиться все растения, поскольку этим способом без каких-либо специальных приспособлений могут распространяться плоды любого вида.

Происхождение и эволюция плода зонтичных

В качестве вероятных предков зонтичных фигурировали различные группы (*Araliaceae*, *Cornaceae*, *Namamelidaceae*). В настоящее время наиболее распространено выведение их из *Araliaceae*. Эта точка зрения подтверждается сравнительно-морфологическим анализом по всем системам органов и, в частности, блестяще удостоверяется карпологически, особенно с момента появления работы М. Г. Вауманн (1946) о роде *Myodocarpus*. *Araliaceae* и *Umbelliferae* дают редкую возможность детально проследить происхождение одного типа плода из другого.

Аралиевые, по всей вероятности, — древнее семейство (А. Н. Криштофович, 1957), обнаруживающее ясные родственные связи с *Rosales* и давшее начало целому ряду семейств (*Umbelliferae*, *Alangiaceae*, *Davidiaceae*, *Cornaceae*). В этой чрезвычайно полиморфной группе можно наблюдать редукцию числа плодолистиков и даже образование псевдомономерного гинецея (М. Г. Вауманн-Bodenheim, 1955). Плод аралиевых — сухой или, чаще, с более или менее сочным мезокарпием; эндокарпий склеренхимный, образует косточку. Эволюция плода шла, вероятно, по линии уменьшения и фиксации числа плодолистиков (от большого и неопределенного у *Tupidanthus*, через 5 у многих родов до двух у *Myodocarpus* и *Harmsioplanax*), превращения верхней завязи (некоторые виды *Plerotropia*) в полунижнюю, выработки сухого распадающегося плода и зачаточной колонки («прокарпофора»). Результатом этих процессов явилось образование костянквидного вислоплодника (*Myodocarpus*, *Harmsioplanax*), которым обладают и многие *Hydrocotyloideae*, в частности распространенные в СССР роды *Centella* и *Hydrocotyle*.

В процессе эволюции расширялось экологическая амплитуда зонтичных, что требовало выработки новых способов распространения плодов. В связи с этим находится образование свободной колонки — приспособления, обеспечившего возможность для эволюции в направлении баллистической и анемохорной диссеминации. Благодаря обособлению колонки появляется новый карпологический подтип, в. колонковый, характерный для громадного большинства зонтичных.

Этот подтип заключал в себе исключительно богатые эволюционные возможности. Внутри него можно наметить несколько морфогенетических рядов. Некоторые из них вышли за его пределы и дали начало новым карпологическим подтипам. *S. columellatum* является, таким образом, центральным, узловым пунктом в схеме морфогенеза плодов *Umbelliferae*. От него происходит в. бесколонковый. Развитие этого подтипа характерно прежде всего для эпизоохоров и гидрохоров, у которых колонка постепенно редуцируется вплоть до практически полного исчезновения (*Sanicula*), хотя плод сохраняет способность распадаться и распространяется с помощью иных приспособлений.

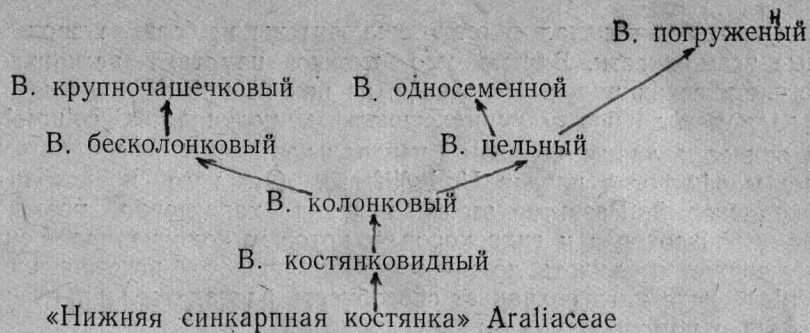
Другое направление морфогенеза — образование цельного (нераспадающегося) в. — связано, по-видимому, также с эпизоохорией, но имеет другое морфологическое выражение. Так, плод *Lisaea heterocarpa* одет сплошным гиподермальным футляром, облегающим оба мерикарпия, между которыми заключена не функционирующая в зрелом плоде колонка.

Уже в плодах *Lisaea* часто развивается только одно семя. У других родов (*Symphyloma*, *Schtschurovskia*) этот признак становится постоянным и знаменует возникновение нового подтипа — односеменного в. Экологический смысл редукции одного из семян можно видеть в том, что здесь на первый план выступает уже не диссеминация, а защита семени. Это подтверждается тем, что плоды всех известных нам видов, имеющих односеменной в., снабжены в перикарпии склеренхимным кольцом, окружающим семя и обеспечивающим лучшую защиту его.

Плод *Echinophora*, относимый нами к особому карпологическому подтипу — в. погруженному, — возник, вероятно, также из нераспадающегося и эволюционировал параллельно односеменному; в этом случае вместо образования склеренхимного футляра вокруг семени произошло срастание плода с цветоножками окружающих его тычиночных цветков.

Побочную ветвь морфогенеза представляет собой в. крупночашечковый, характерный для родов *Astrantia*, *Actinolema* и *Eryngium*. Его можно связывать либо с бесколонковым, либо непосредственно с колонковым в. Гистологически этот подтип ближе всего к плодам *Sanicula*, и потому мы считаем его дериватом *S. columellatum*.

Сказанное иллюстрирует схема морфогенеза плодов, которая ни в коем случае не должна восприниматься, как попытка отразить филогенез семейства зонтичных.



Таким образом, выделенные типы и подтипы плодов можно рассматривать как результат следующих морфогенетических рядов:

1. Уменьшение и фиксация числа плодolistиков.
2. Выработка сухого плода.
3. Выработка схизокарпии.
4. Образование свободной колонки.
5. Редукция колонки.
6. Утеря схизокарпии.
7. Уменьшение числа развивающихся в плоде семян.
8. Развитие крупных зубцов чашечки.
9. Срастание плода с цветоножками тычиночных цветков.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Определитель сорных и культурных зонтичных СССР по плодам и семенам

Определитель включает 92 вида, относящихся к 53 родам. Составлены подробные морфологические описания плодов (гл. VII), дана общая карпологическая характеристика семейства и ключи для определения родов и видов по внешнему виду плодов и поперечным срезам мерикарпиев (гл. VI).

Все описания составлены по единому плану. В конце каждого из них приведены карпоэкологические сведения, характеристика хозяйственного значения плодов данного вида, перечень исследованных образцов и, иногда, краткие заметки по систематике данного вида или рода.

Для составления определителя выбраны следующие основные признаки: распадение плода; число семян; наличие или отсутствие колонки; отсутствие или наличие зубцов чашечки, их форма, консистенция и характер поверхности; размер, форма, окраска, опушение плода; форма и расположение первичных и вторичных

ребер; характер поверхности ложбинок; отсутствие или наличие, а также форма и размер бугорков, шипов, волосков, щетинок; число и расположение канальцев; места спайки; форма и размер основного рубчика (места прикрепления плода к плодоножке); размер, форма, окраска и характер поверхности подтоллки; форма на и форма столбиков; размер и форма рубчика колонки; форма и форма реберных тяжей склеренхимы, аэрофоров, проводящих пучков; наличие или отсутствие склеренхимы в мезокарпии; форма и расположение канальцев на поперечном срезе; форма эндосперма и его руминация.

Описание плодов каждого вида сопровождается рисунками внешнего вида и поперечного среза плода, сделанными с натуры.

Определитель в подавляющем большинстве случаев позволяет точно установить вид, которому принадлежит данный плод, и лишь изредка (*Pastinaca*, *Dausus*) — род.

Содержание работы частично изложено в статьях:

Каден Н. Н. и Тихомиров В. Н. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., т. LIX, вып. 3, 1954. Стр. 79—83.

Тихомиров В. Н. Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом о ее морфологической природе. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 1, 1958. Стр. 122—131.

Тихомиров В. Н. Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 3, 1958. (В печати).