

**МАТЕРИАЛЫ ПО МОРФОЛОГИИ ГРУППЫ ANGELICINAE**

**2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЛОДА ВИДОВ ПОДРОДА *ANGELICA* РОДА *ANGELICA* L.**

*В. Н. Тихомиров, О. Н. Третьякова (Галахова)*

**A CONTRIBUTION TO THE MORPHOLOGY OF ANGELICINAE**

**2. COMPARATIVE ANATOMY OF THE FRUIT OF THE SPECIES BELONGING TO THE SUBGENUS *ANGELICA* OF THE GENUS *ANGELICA* L.**

*V. N. Tikhomirov, O. N. Tretyakova (Galakhova)*

С целью оценки значения анатомического строения плода для таксономии рода *Angelica* L. и всего родства Angelicinae нами исследованы плоды подавляющего большинства дудников флоры СССР. В предыдущем сообщении (Тихомиров и Галахова, 1965) мы довольно подробно описали строение плода *Angelica sylvestris* L. Это избавляет нас от необходимости давать полные описания плодов всех видов и позволяет ограничиться в каждом случае характеристикой лишь важнейших особенностей и важнейших отличий исследованных видов от *A. sylvestris*.

Материал расположен в соответствии с системой, схема которой опубликована нами ранее (Тихомиров, 1957); изменено только положение секции *Ostericum* (Hoffm.) Maxim., что сделано не по каким-либо принципиальным побуждениям, но только ради удобства изложения.

**Секция *Anisopleura* Maxim.**

*Angelica sachalinensis* Maxim. (рис. 1). Мерикарпий несколько сжатый со спинки, с широкой комиссурой, простирающейся до половины ширины краевых ребер. Ребра резко гетероморфные: краевые крыловидные, спинное и промежуточные килевидные, уже ложбинок. Экзокарпий (эпидермис) однослойный, охватывающий мерикарпий со спинки примерно до половины комиссуральной стороны краевых ребер, не достигая реберных проводящих пучков; клетки его слегка расширены в тангентальном направлении, наружные стенки клеток утолщены и покрыты мельчайшими кутикулярными выростами. Мезо-

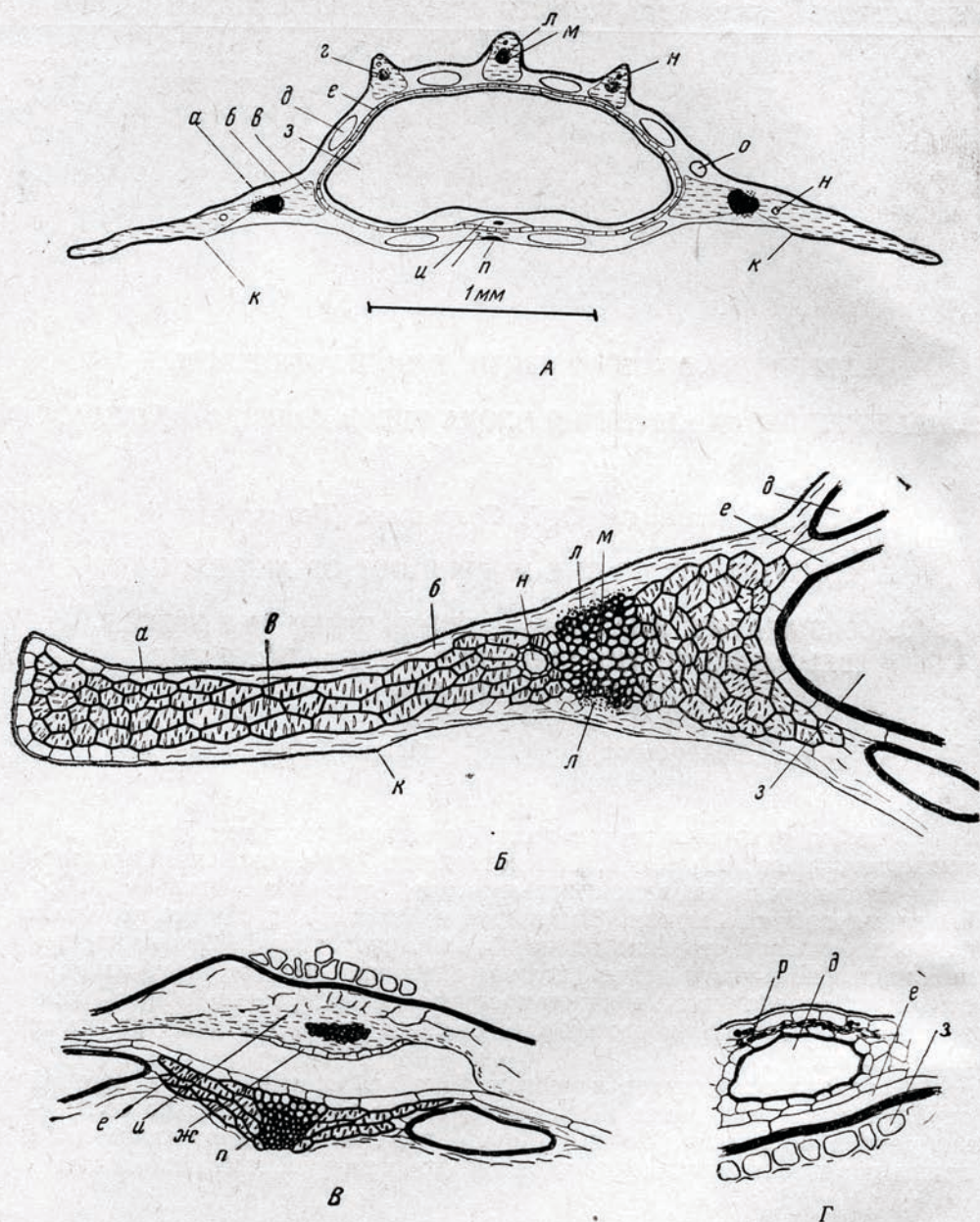


Рис. 1. *Angelica sachalinensis* Maxim. Поперечный срез мерикарпия.  
 А — схема; Б — краевое ребро (увел. 10×8); В — семешов и средняя часть комиссуры (увел. 10×8); Г — ложбиночный каналец (увел. 15×8)  
 а — экзокарпий (эпидермис); б — тонкостенная, большей частью разрушающаяся к созреванию плода паренхима мезокарпия; в — мезокарпические клетки со шелевидной пористостью; г — реберные проводящие пучки; д — ложбиночные секреторные каналцы (vitae); е — эндокарпий; ж — семенная оболочка; з — эндосперм; и — семешов; к — границы комиссур; л — флоэма реберных проводящих пучков; м — ксилема реберных проводящих пучков; н — реберные каналцы; о — дополнительные ложбиночные каналцы; п — одревесневшие клетки вдоль брюшного шва плодolistика, по линии отклонения колонки; р — друзы кристаллов оксалата кальция; с — полость на месте разрушившейся мезокарпической паренхимы

карпий в ребрах состоит из слегка одревесневших клеток с утолщенными оболочками и щелевидной пористостью. В ложбинках, на комиссуральной стороне и на периферии ребер сохраняются участки тонкостенной мезокарпической паренхимы, частично разрушающейся по мере созревания плода. Оболочки небольшого участка клеток, прилегающего к колонке (т. е. вдоль брюшного шва плодолистика), сильно утолщаются и одревесневают. В клетках экзокарпия и тонкостенной мезокарпической паренхимы нередко наблюдаются друзы кристаллов оксалата кальция (рис. 1, Г).

Реберные проводящие пучки одиночные, коллатеральные, почти округлые или несколько расширенные в радиальном или тангентальном направлении, отделенные от эндокарпия в краевых ребрах 3—7, в спинном и промежуточных 2—5 слоями клеток. Флоэма обычно разобщена на два изолированных или почти изолированных участка более мощно развитой ксилемой (рис. 1, Б); клетки ее мелкие, разрушающиеся ко времени созревания плода. Клетки ксилемы мелкие, с сильно утолщенными оболочками, сильно одревесневшие. Реберные каналы по одному во всех или по крайней мере в краевых ребрах, экстрафасцикулярные, располагающиеся дистально по отношению к реберным проводящим пучкам, прилекая к ним или несколько отступая. Канальцы (*vitae*) в ложбинках одиночные, реже по 2, на комиссуральной стороне их 2—4; они крупные, расширенные в тангентальном направлении и располагаются глубоко в мезокарпии, будучи отделены от эндокарпия обычно всего одним слоем клеток. Эндокарпий, семенная оболочка, эндосперм и семешов как у *A. sylvestris*.

Таким образом, существенных различий в строении плода *A. sachalinensis* и *A. sylvestris* обнаружить не удается. В обоих случаях наблюдаются одни и те же гистологические элементы, в общих чертах одинаково и их расположение. Единственное серьезное отличие имеет количественный характер: в мезокарпии *A. sylvestris* значительно более велик объем «скульптурированной паренхимы» — ткани из слегка одревесневших клеток с сетчато утолщенными оболочками и щелевидной пористостью.

*Angelica amurensis* Schischk. (рис. 2) по строению и расположению тканей не отличается от *A. sachalinensis*. Число канальцев у этого вида колеблется: в ложбинках их по 1—2, редко до 3, на комиссуральной стороне 2—4. Реберные каналы, связанные непосредственно с проводящими пучками или удаленные от них, наблюдаются по 1—3 в краевых ребрах, по 1—2 в спинном и промежуточных. Ширина комиссуры колеблется (возможно, в зависимости от степени зрелости плода): экзокарпий может оканчиваться и у вершин ребер, и примерно на половине их ширины (со всеми переходами). Иногда (рис. 2, Б) замечается имеющее характер аномалии крыловидное расширение спинного и промежуточных ребер, подобное отмеченному нами для *A. sylvestris*.

*Angelica anomala* Avé-Lall. (*A. jaluana* Nakai; относительно понимания объема данного вида см. М. Г. Пименов, 1965).

Анатомическая структура плода *A. anomala* в существенных чертах повторяет *A. sachalinensis* и *A. amurensis* (рис. 3). Отличают этот вид от других представителей секции лишь некоторые количественные признаки: очень широкие, почти целиком выполняющие ложбинки, каналы; несколько более слабое одревеснение мезокарпия (рис. 3, Б); весьма неопределенное число реберных канальцев (по 1—3 в краевых, по 0—2 в спинном и промежуточных ребрах). Молодой плод может быть покрыт снаружи короткими одно- или двухклеточными волосками.

*Angelica ursina* (Rupr.). Rgl. et Schmalh. (рис. 4). Зона мезокарпических одревесневших клеток со щелевидной пористостью расположена у этого вида несколько иначе, чем у предыдущих. Здесь она

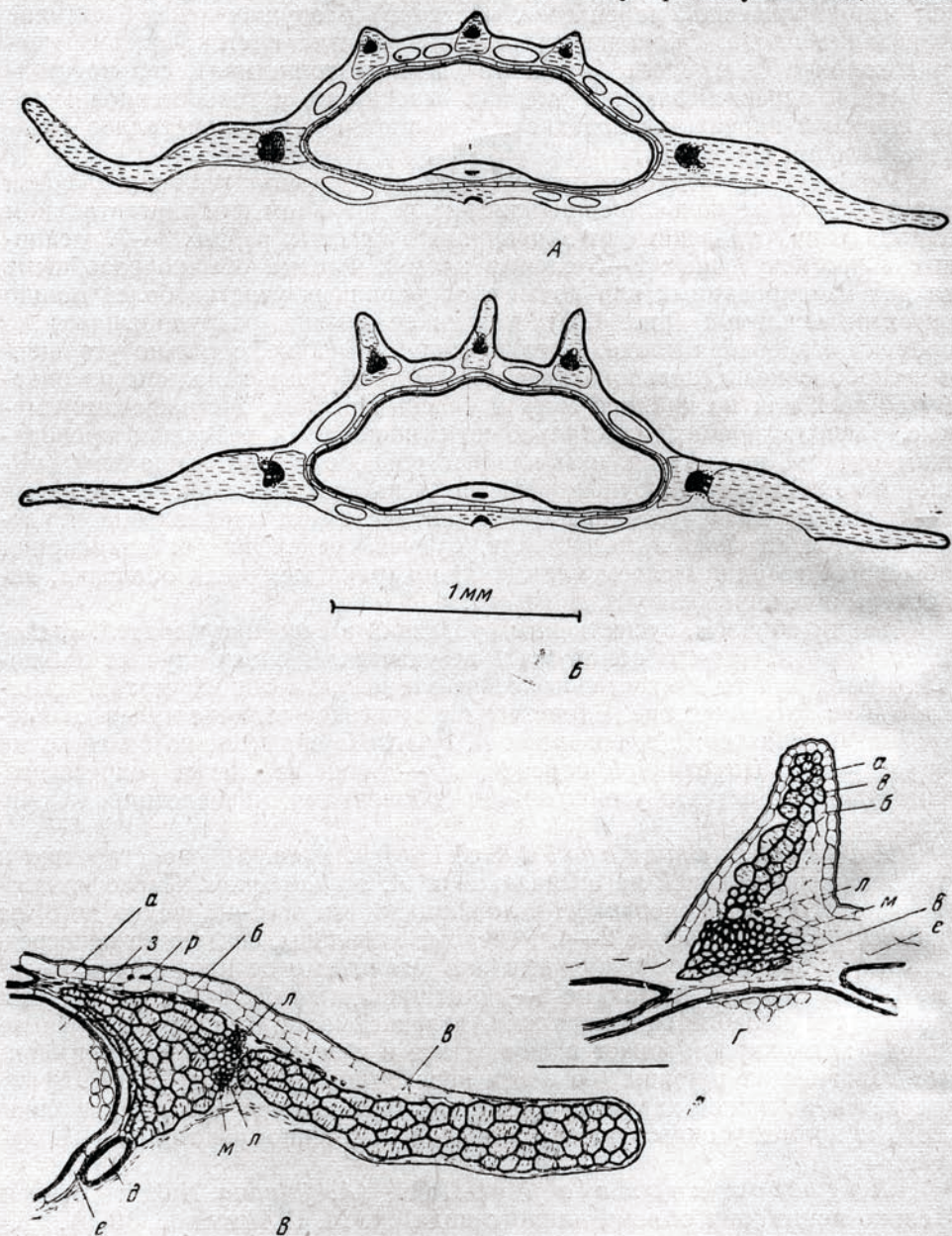


Рис. 2. *Angelica amurensis* Schischk. Поперечный срез мерикарпия. А, Б — схемы; В — краевое ребро (увел. 7×8); Г — спинное ребро (увел. 7×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

распространяется в глубину и прилегает непосредственно к эндокарпию, однако не образует обычно сплошного футляра вокруг семени, прерываясь кое-где в ложбинках под каналцами и на комиссуральной стороне. Вместе с тем в ребрах утолщение и одревеснение клеточных

оболочек идет не столь интенсивно, оставляя на периферии довольно массивные участки тонкостенной мезокарпической паренхимы, более или менее разрушающейся к зрелости.

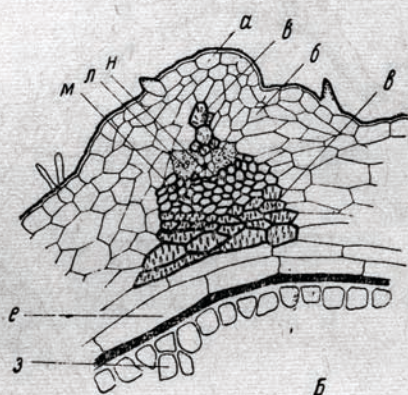
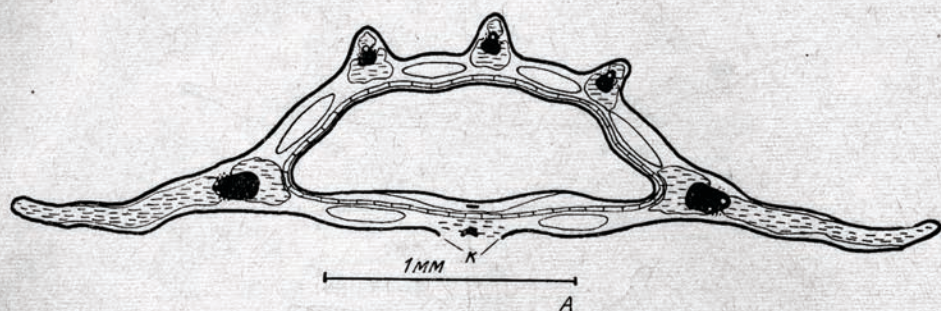


Рис. 3. *Angelica anomala* Avé-Lall. Поперечный срез мерикарпия. А — схема; Б — промежуточное ребро (увел. 15×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

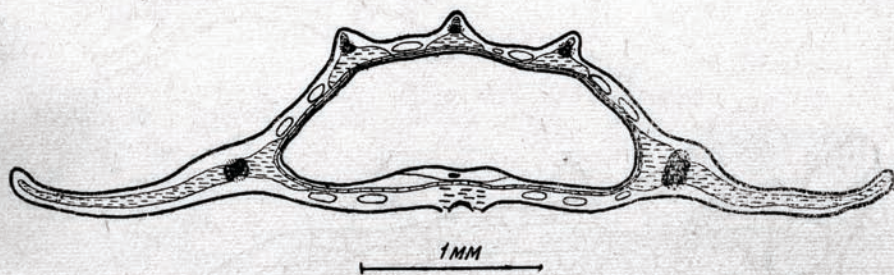


Рис. 4. *Angelica ursina* (Rupr.) Rgl. et Schmalh. Поперечный срез мерикарпия (схема). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

Ребра плода у *A. ursina* резко неравные: краевые крыловидные, спинные и промежуточные килевидные или высококилевидные. Комиссура очень узкая. Число канальцев сильно варьирует: в ложбинках от 1 до 3, на комиссуральной стороне от 2 до 6. Нередко дополнительные ложбиночные канальцы возникают снаружи от основных, всегда в недревесневшей периферической зоне мезокарпия. Реберные канальцы — не всегда, впрочем, заметные — наблюдались по 1—2 в краевых и по одному в спинном и промежуточных ребрах.

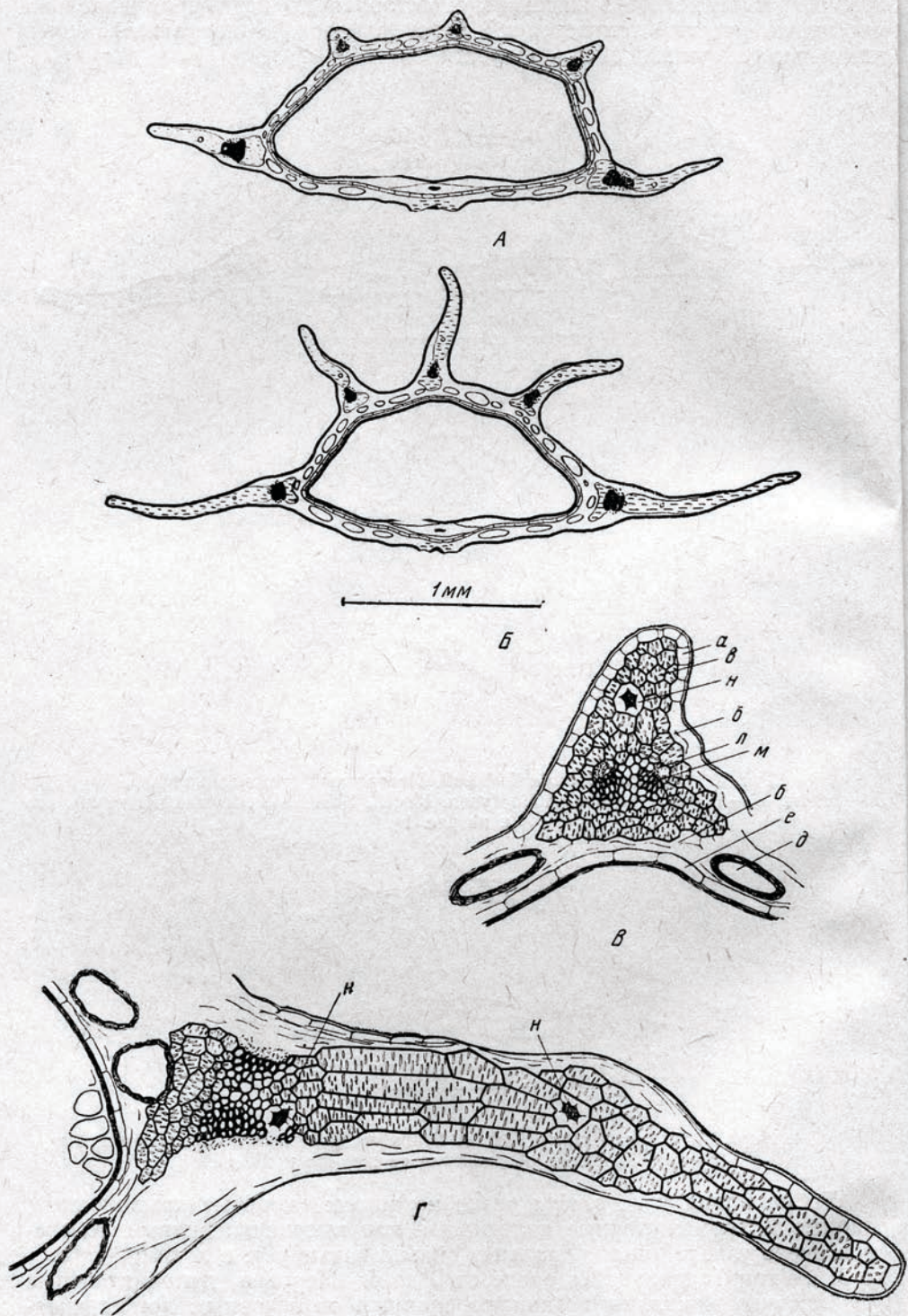


Рис. 5. *Angelica czernaevia* (Fisch. et Mey.) Kitag. Поперечный срез мерикарпия. А, Б — схемы; В — спинное ребро (увел. 10×8); Г — краевое ребро (увел. 10×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

## Секция *Czernaevia* (Turcz.) Kitagawa

*Angelica czernaevia* (Fisch. et Mey.) Kitagawa (рис. 5). По строению и расположению тканей этот вид очень близок к видам секций *Anisopleura* и *Angelica*. Во избежание повторений отметим только некоторые его особенности.

Комиссура очень узкая, ограничивающий ее экзокарпий прерывается в непосредственной близости к колонке. Ширина ребер подвержена очень сильным колебаниям: не только на разных экземплярах, но даже на одном и том же растении у одних плодов все ребра могут быть почти равными, ширококрыловидными, а у других резко неравными (краевые — крыловидными, а спинные и промежуточные — килевидными). Очень сильно варьирует и число канальцев: от 2 до 5 в каждой ложбинке и от 7 до 10 на комиссуральной стороне. В тех нередких случаях, когда некоторые ложбиночные канальцы оказываются расположенными под ребрами, они мельче остальных по размерам. Реберные канальцы обычно одиночные, довольно крупные, как правило, удаленные от проводящих пучков. Нередко в самих пучках или в непосредственной близости от них возникают дополнительные реберные канальцы (рис. 5, Г).

Мезокарпические клетки со щелевидной пористостью занимают среднюю часть ребер или выполняют ребра почти целиком (рис. 5, В). На комиссуральной стороне одревесневает лишь очень небольшой участок клеток, непосредственно прилегающих к колонке.

## Секция *Porphyroscias* (Miq.) Gorovoi

*Angelica decursiva* (Miq.) Franch. et Sav. (рис. 6). Ребра неравные: краевые узкокрыловидные, спинное и промежуточные нитевидные или низкокилевидные. Ложбинки в 1,5—4 раза шире ребер. Комиссура широкая, экзокарпий прерывается, едва завернувшись на комиссуральную сторону мерикарпия. Мезокарпические клетки со щелевидной пористостью занимают большую часть объема ребер и обычно охватывают все семя в виде футляра из 1—3 слоев клеток, расположенного снаружи от эндокарпия и часто вплотную к нему прилегающего; футляр этот кое-где под ложбиночными канальцами и на комиссуральной стороне мерикарпия может прерываться. Небольшие участки тонкостенной паренхимы сохраняются в ложбинках, на комиссуральной стороне вокруг канальцев и по периферии ребер; особенно отчетливо они заметны вблизи участков флоэмы реберных проводящих пучков. Иногда одревесневают и утолщаются оболочки клеток только в ребрах, а вся паренхима в ложбинках и на комиссуральной стороне мерикарпия, кроме маленького участка вдоль колонки, остается тонкостенной и недревесневшей; иногда, наоборот, вся ткань комиссуральной стороны мерикарпия одревесневает, так что канальцы оказываются целиком включенными в толщу слегка одревесневших клеток со щелевидной пористостью.

Ложбиночные канальцы в неопределенном числе — по 2—4 в ложбинках и 4—7 на комиссуральной стороне мерикарпия. Обычно в каждой ложбинке имеется один наиболее крупный каналец, отделенный от эндокарпия одним—двумя слоями тонкостенных мезокарпических клеток; остальные канальцы обычно мельче и расположены менее глубоко. Реберные канальцы большей частью одиночные, прилегающие вплотную к реберному пучку или отстоящие от него, иногда незаметные.

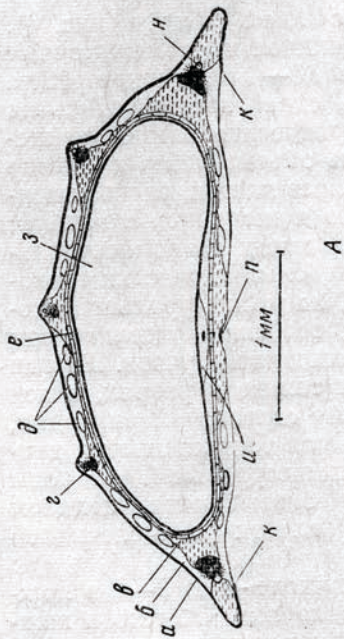
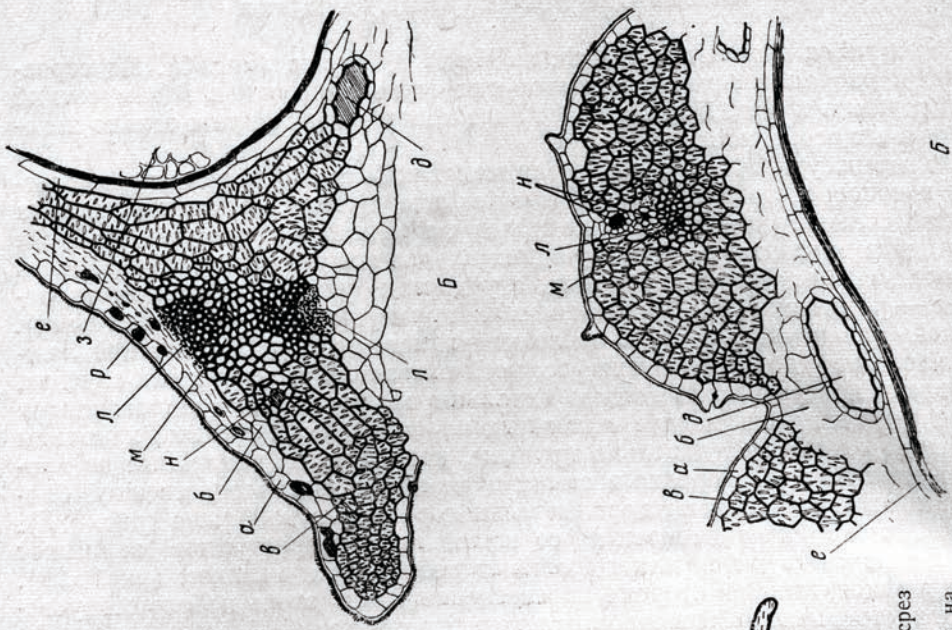


Рис. 6. *Angelica decursiva* (Miq.) Franch. et Sav. Поперечный срез мерикарпия.  
 А — схема; Б — краевое ребро (увел. 10×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

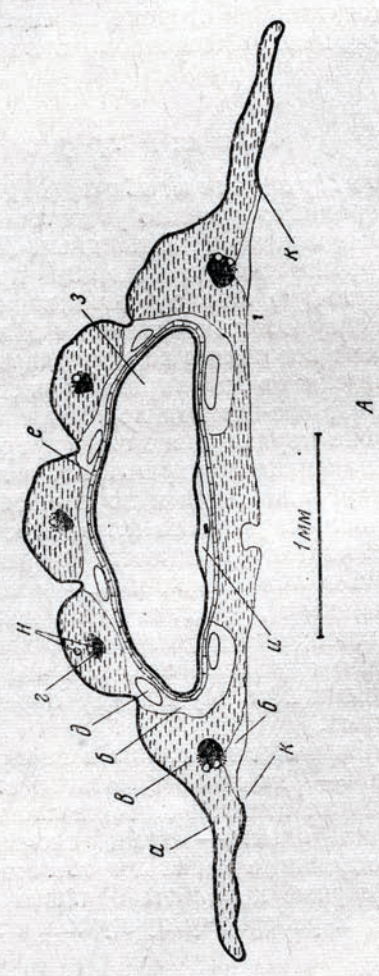


Рис. 7. *Angelica daturica* (Fisch.) Benth. et Hook. ex Franch. et Sav. Поперечный срез мерикарпия.  
 А — схема; Б — спинное ребро (увел. 10×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1



## Секция *Angelica*

Помимо *Angelica sylvestris* L. к этой секции принадлежат также *A. pachyptera* Avé-Lall. и *A. genuflexa* Nutt. (*A. refracta* Fr. Schmidt). Плоды их по строению и расположению тканей не отличаются от плодов *A. sylvestris* и потому нами здесь не описываются.

### Секция *Callisace* (Fisch.) Drude

*Angelica dahurica* (Fisch.) Benth. et Hook. ex Franch. et Sav. (рис. 7). Ребра неравные: краевые узкокрыловидные, спинное и промежуточные широкие, тупо-килевидные, гораздо шире узких ложбинок. Комиссура широкая, простирающаяся до половины ширины краевых ребер. Экзокарпий однослойный, с утолщенными наружными оболочками клеток, снабженными мелкими кутикулярными выростами, с редкими одноклеточными волосками.

Мезокарпий в основной своей массе состоит из слабо одревесневших клеток с сетчато утолщенными оболочками и щелевидной пористостью. Тонкостенная неодревесневшая мезокарпическая паренхима сохраняется в ложбинках, при основании ребер, близ канальцев комиссуральной стороны, а также нередко прилегает к участкам флоэмы реберных проводящих пучков. К созреванию плода паренхима разрушается, и на месте ее образуется воздушная полость.

Реберные проводящие пучки крупные, треугольные или чашевидные. Канальцы в ложбинках одиночные, на комиссуральной стороне их два; все они отделены от эндокарпия обычно всего одним слоем клеток. Иногда в некоторых ложбинках обнаруживаются более мелкие дополнительные канальцы, которые могут располагаться и в толще краевых ребер, не заходя, однако, выше реберных проводящих пучков. Такие дополнительные канальцы также бывают окружены тонкостенной паренхимой.

Реберные канальцы чаще всего одиночные в спинном и промежуточных и по 2 в краевых ребрах, иногда наблюдаются дополнительные реберные канальцы (рис. 7, Б). Располагаются они либо в дистальной части реберного проводящего пучка, либо прилегая к пучку, либо будучи от него удаленными.

### Секция *Ostericum* (Hoffm.) Maxim.

Плоды видов этой секции обладают рядом существенных общих признаков. У них очень узкая комиссура и крупные, обычно даже несколько вздутые клетки экзокарпия. В отличие от других секций рода оболочки клеток мезокарпия, за исключением небольшого участка, прилегающего к колонке, остаются очень тонкими и не одревесневают. В ходе созревания плода большая часть ткани мезокарпия разрушается, так что между эндокарпием и ложбиночными канальцами, с одной стороны, и реберными проводящими пучками — с другой, возникает полость, а пучки оказываются как бы «подвешенными» близ вершин ребер на остатках тонкостенной мезокарпической паренхимы. Флоэма проводящих пучков, как кажется, остается единой и не разобщается на изолированные участки разрастающейся ксилемой. Реберные канальцы располагаются обычно в дистальной части пучков, иногда обнаружить их не удается.

Различия между анатомическими особенностями плодов, относящихся к этой секции видов — *Angelica palustris* (Bess.) Hoffm. (*Osteri-*

*cum palustre* Bess.) (рис. 8), *A. viridiflora* (Turcz.) Benth. ex Maxim. (рис. 9); *A. maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim.

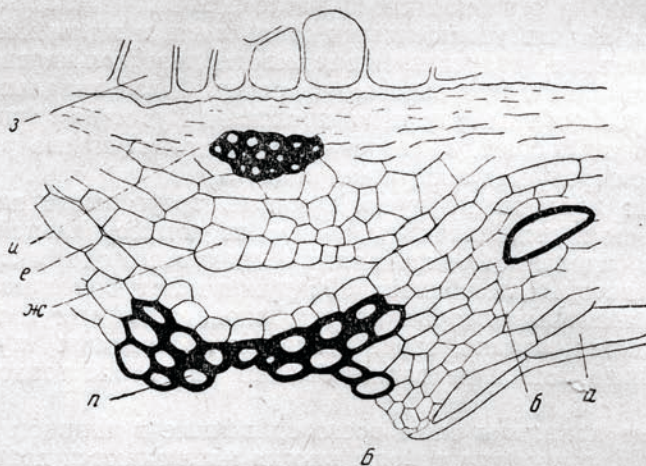
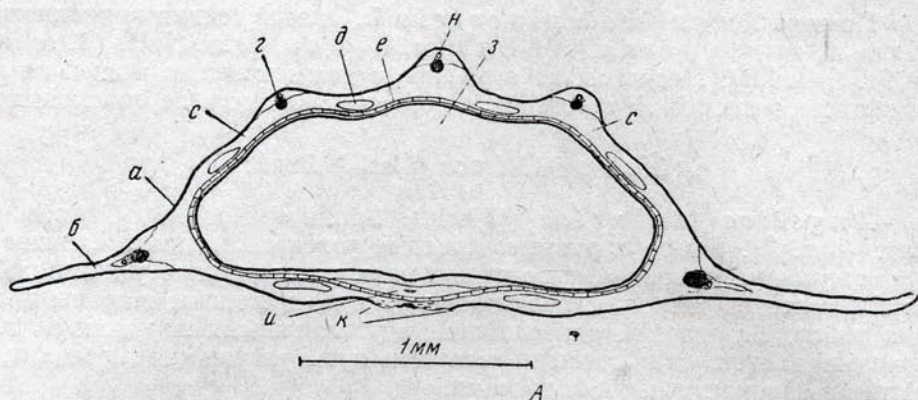


Рис. 8. *Angelica palustris* (Bess.) Hoffm. Поперечный срез мерикарпия. А — схема; Б — комиссура незрелого плода (увел.  $7\times 40$ ). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

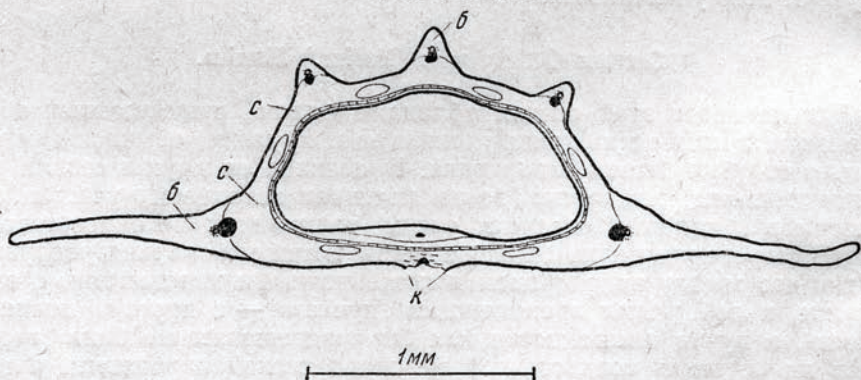


Рис. 9. *Angelica viridiflora* (Turcz.) Benth. ex Maxim. Поперечный срез мерикарпия (схема). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

(рис. 10) и *A. koreana* Maxim. (рис. 11), — мало существенны и касаются в основном количественных показателей. Так, у *A. koreana*

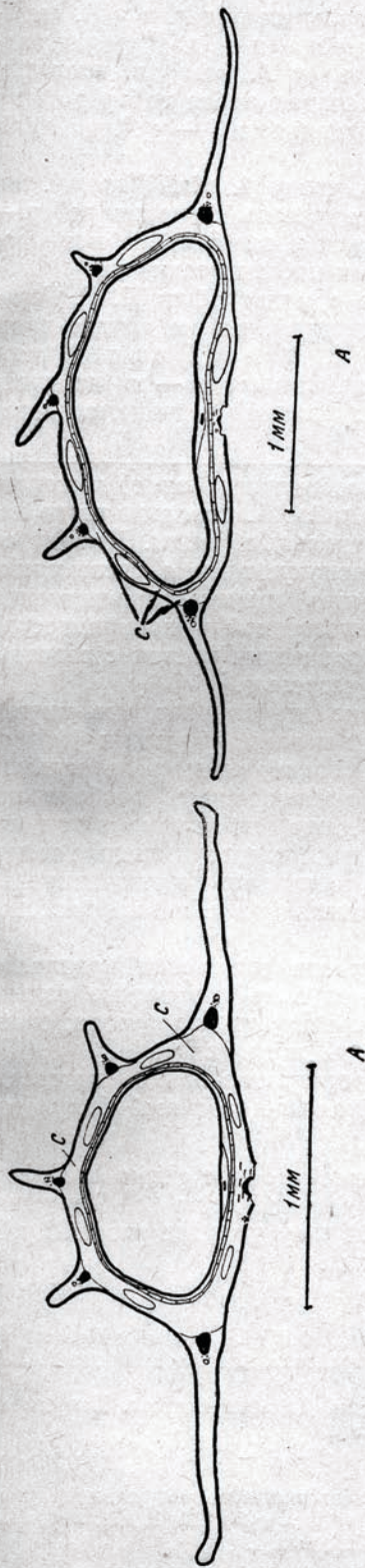


Рис. 10. *Angelica taximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim. Поперечный срез мерикарпия. А — схема; Б — участок краевого ребра (увел. 15×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

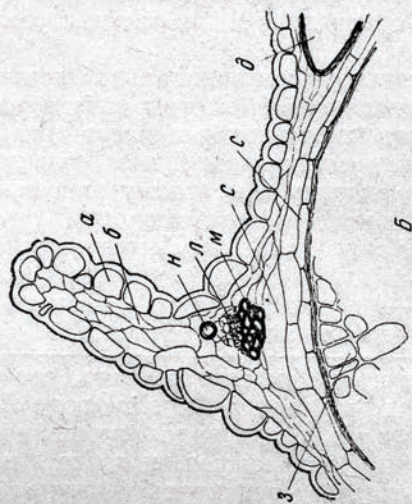


Рис. 11. *Angelica koreana* Maxim. Поперечный срез мерикарпия. А — схема; Б — спинное ребро молодого плода (увел. 15×8). Условные обозначения те же, что и на рис. 1

гораздо более широкие каналцы, чем у остальных видов, а у *A. maximowiczii* нередко слегка вздуты основания ребер, и т. д. Дополнительные ложбиночные каналцы наблюдались у *A. koreana*, иногда у *A. palustris* и *A. viridiflora*. Уменьшение в тератах числа ребер до 4 на мерикарпии отмечено у *A. palustris*, а увеличение до 6 — у *A. palustris* и *A. koreana*.

Замечательно и принципиально важно, что у *A. viridiflora*, *A. koreana* и *A. maximowiczii* может сильно варьировать ширина ребер — настолько, что крыловидными могут оказаться и все 5 ребер мерикарпии, и 3 (спинное и краевые), и 4 (краевые и промежуточные).

Судя по рисунку и краткому описанию в монографии П. Г. Горового (1966), такой же анатомической структурой, как и другие виды секции *Ostericum*, характеризуется плод *A. miqueliana* Maxim. Особенностью данного вида является обилие каналцев — их насчитывается по 2—4 в ложбине и до 8 на комиссуральной стороне, следовательно, до 24 в каждой мерикарпии.

Подводя итоги, можно отметить, что особенности анатомического строения плода в подроде *Angelica* рода *Angelica* L. довольно четко характеризуют секции, а в ряде случаев и отдельные виды. Наряду со «стандартными» признаками, издавна используемыми в систематике зонтичных, следует учитывать прежде всего степень одревеснения мезокарпии и взаимное расположение тонкостенной мезокарпической паренхимы и слегка одревесневших мезокарпических клеток с сетчато-утолщенными оболочками и щелевидной пористостью.

Вместе с тем проведенное исследование показывает, что многие признаки, считающиеся обычно секционными и даже родовыми (форма ребер, число секреторных каналцев и др.), подвержены столь сильной изменчивости, что взаимно, казалось бы, исключаящие особенности плода удается наблюдать у одного вида и даже на одном и том же экземпляре. Это, конечно, заставляет относиться к использованию таких признаков в систематике с известной осторожностью и подчеркивает еще раз настоятельную необходимость выяснения их истинной таксономической ценности.

Более подробное обсуждение значения анатомических признаков плода для систематики рода *Angelica* может быть проведено только после того, как будет закончено исследование других видов рода, относимых нами к подроде *Archangelica* (Hoffm.) Maxim. ex Drude.

Московский государственный университет,  
биолого-почвенный факультет

### Summary

Anatomy of the fruit was studied in 13 species of the genus *Angelica*. Anatomical characters do not give grounds for a division of the genus *Angelica* into several independent genera but they give the possibility to rather distinctly characterize individual sections.

### ЛИТЕРАТУРА

- Горовой П. Г. 1966. Зонтичные (сем. Umbelliferae Moris.) Приморья и Приамурья. Систематический обзор, географическое распространение, качественный химический состав. М.—Л., «Наука».
- Пименов М. Г. 1965. *Angelica anomala* Avé-Lall. на Дальнем Востоке. Новости систематики высших растений. 1965. М.—Л., «Наука».
- Тихомиров В. Н. 1967. Конспект системы рода *Angelica* L. флоры СССР. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, № 1.
- Тихомиров В. Н. и Галахова О. Н. 1965. Материалы по морфологии группы *Angelicinae*. 1. Исследование анатомии плода *Angelica sylvestris* L. как лектотипа рода *Angelica* L. «Бюл. МОИП», отд. биол., т. LXX, вып. 1.