



МЕМОРИАЛЬНЫЙ
КАДЕНСКИЙ
СБОРНИК



Москва
2014

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет

**МЕМОРИАЛЬНЫЙ
КАДЕНСКИЙ
СБОРНИК**



МОСКВА – 2014

УДК 58
ББК 28.5
М49

Печатается по решению Учёного совета биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова
от 19 декабря 2013 г., протокол № 10

Рецензенты:

член-корреспондент РАН, д.б.н., профессор В.Н. Павлов;
д.б.н., профессор В.В. Чуб

Мемориальный каденский сборник / Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. –
М49 М.: МАКС Пресс, 2014. – 248 с.: ил.
ISBN 978-5-317-04787-0

В сборнике приведена краткая биография ведущего советского карполога Н.Н. Кадена, полный список его публикаций и студенческие воспоминания о нём. Описаны карпологические признаки Apiaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae, родов *Lotus* и *Valeriana* применительно к систематике этих таксонов; подробно описана специфика плода *Alchemilla* и *Scheuchzeria*; охарактеризована анатомия плодоножки у разных видов *Malus* как адаптация к агенту распространения плодов этих видов; представлены описания и определительные ключи плодов российских представителей семейства Polygonaceae.

Сборник адресован профессиональным карпологам и систематикам высших растений, специалистам в области репродуктивной биологии покрытосеменных растений, аспирантам и магистрантам, специализирующимся по ботанике, историкам науки.

Ключевые слова: карпология, плод, околоплодник, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий, семя, спермодерма, теста, тегмен, гинецей.

УДК 58
ББК 28.5

Kaden's Memorial Book [Book in Memory of Prof. Kaden] / Eds. L.I. Lotova,
A.C. Timonin. – Moscow: MAKS Press, 2014. – 248 p.

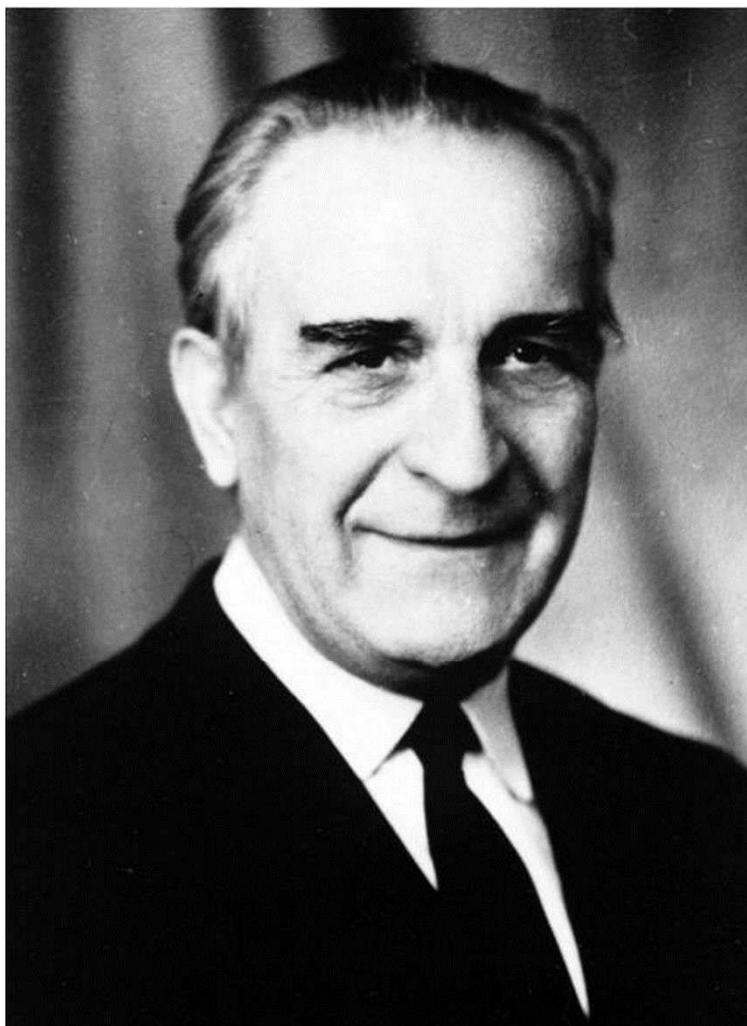
The book gives a brief biography of an outstanding Soviet carpologist Nikolai N. Kaden, it also contains a complete list of his publications and students' memories of him. The book provides data on carpological characters in the families Apiaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae, in the genera *Lotus* and *Valeriana* with emphasis on the phylogeny of these taxa and detailed descriptions of the fruit of *Alchemilla* and *Scheuchzeria*; characterizes peduncle anatomy in different species of *Malus* as an adaptation to fruit dispersal; provides descriptions and identification keys for fruits of Russian species of the family Polygonaceae.

The book intended for specialists in carpology and taxonomy, experts in the field of reproductive biology of angiosperms, postgraduate and undergraduate students specializing in botany, historians of science.

Keywords: carpology, fruit, pericarpium, exocarpium, mesocarpium, endocarpium, seed, seed coat, testa, tegmen, gynoecium

ISBN 978-5-317-04787-0

© Авторы статей, 2014
© Биологический факультет
МГУ имени М.В. Ломоносова, 2014



Жуков

11 НОЯБРЯ 1914 – 29 МАЯ 1976

ПРЕДИСЛОВИЕ

Николай Николаевич Каден очень недолго руководил кафедрой высших растений Московского университета, но сравнительно долго работал за рубежом, лишь эпизодически возвращаясь на кафедру. Тем не менее он оставил глубокий след в истории кафедры, да и советской ботаники в целом. В то время в ботанике уходила эпоха учёных-универсалов и наступала эпоха узких специалистов. Н.Н. Каден принадлежал к переходному поколению. Его старшие современники и предшественники на посту заведующего кафедрой высших растений высокопрофессионально занимались весьма далёкими друг от друга областями ботаники: К.И. Мейер был крупным альгологом, морфологом и эмбриологом, Л.В. Кудряшов известен как фитогеограф, биоморфолог и эмбриолог. Н.Н. Каден был основательно подготовлен во всех основных ботанических дисциплинах и, по свидетельству очевидцев, превосходно вёл такой в сущности интегративный курс как систематика высших растений, чему, несомненно, способствовало непосредственное знакомство (впервые с начала XX века, когда выпускник и будущий заведующий кафедрой М.И. Голенкин около года стажировался в Бейтензоргском ботаническом саду на Яве!) с тропической и субтропической флорой Азии и Африки. Н.Н. Каден прекрасно организовывал и проводил флористические полевые практики. Однако при всей широте эрудиции в своих научных ботанических изысканиях он неизменно ограничивался изучением структуры и развития плодов.

Такая специализация имела следствием особую статусность и самого Н.Н. Кадена, и его исследований. Если и К.И. Мейера, и Л.В. Кудряшова воспринимали как одних из весьма немногих, но всё же нескольких, ведущих альгологов, биоморфологов, эмбриологов, то Н.Н. Каден определённо был номером 1 среди советских карпологов середины прошлого века. Впрочем, оборотной стороной специализации всегда оказывается вероятность чрезмерного внимания к деталям, когда за «деревьями» становится всё труднее разглядеть «лес». По-видимому, в какой-то мере это произошло и с Н.Н. Каденом. Представляется вовсе неслучайным, что в последние годы своего творчества он всё больше внимания уделял этимологическим вопросам ботанической номенклатуры. Адекватную оценку этой сферы деятельности Н.Н. Кадена могут дать профессионалы-лингвисты. Нам же остаётся только сожалеть, что лишь малая часть подготавливаемых им материалов была опубликована.

Н.Н. Каден не был первым карпологом, работавшим на кафедре высших растений. Основатель кафедры Г.-Ф. Гофман в своё время заложил основы карпологии *Umbelliferae*, через столетие плоды зонтичных изучал Б.М. Козо-Полянский, но эти работы не получали продолжения и завершались с уходом этих ботаников с кафедры. Только с работ Н.Н. Кадена карпология стала одним из направлений, вот уже почти полвека с большей или меньшей интенсивностью, но непрерывно разрабатываемых на нашей кафедре. Вот почему нам показалось достойным отметить 100-летие со дня рождения Н.Н. Кадена изданием сборника воспоминаний о нём, дополненного оригинальными карпологическими работами, выполненными как непосредственными его учениками, так и сотрудниками кафедры, пусть и не заставшими Н.Н. Кадена, но в

той или иной мере продолжающимися начатые им карпологические исследования. Среди включённых в сборник работ особый смысл имеет статья А.А. Симоновой, которая представляет собой её специально слегка переработанную дипломную работу, выполненную под непосредственным руководством Н.Н. Кадена и потому в наибольшей степени отражающую каденский подход к исследованиям в области прикладной карпологии, составлявшей весьма значительную (и значимую) часть его научного творчества. Остальные исследовательские статьи раскрывают главным образом таксономическое значение карпологических признаков применительно к разным группам цветковых растений, дополнительно характеризуют редкие типы плода аггедула и амальтея, а также признаки, связанные с распространением плода. Статьи биографомемуарного типа позволяют узнать Н.Н. Кадена не только как оригинального учёного, но и как незаурядную личность, настоящего наставника, оставившего неизгладимые впечатления у тех, кому повезло общаться с ним в разных учебных и неучебных ситуациях.

А.К. Тимонин

НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ КАДЕН. К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

Л.И. Лотова

Lotova L.I. NIKOLAI NIKOLAEVICH KADEN. TO THE CENTENARY.

В 2014 г. кафедра высших растений Московского университета будет отмечать столетие со дня рождения Николая Николаевича Кадена. Н.Н. Каден родился в Москве 11 ноября 1914 г., но вскоре был перевезён в Орехово-Зуево, где жил его отец. В этом городе прошли детские и школьные годы Николая Николаевича, там у него появился интерес к природе, особенно к растительному миру, определивший всю его дальнейшую судьбу.

Окончив среднюю школу, Н.Н. Каден поехал в Москву поступать в университет, на организованную незадолго до этого, в 1929 г., кафедру геоботаники, во главе которой стоял известный «степевед» Василий Васильевич Алёхин. Он внимательно следил за успехами принятого в 1932 г. на кафедру студента Кадена, привлекал его к участию в своих экспедициях по изучению флоры и растительности северо-степных районов Европейской части Советского Союза. Учитывая незаурядные способности и трудолюбие Н.Н. Кадена, В.В. Алёхин поручил ему самостоятельно исследовать растительность Центрально-Чернозёмного заповедника. По итогам этого исследования Н.Н. защитил дипломную работу, впоследствии опубликованную.

После окончания университета в 1937 г. Н.Н. Кадену пришлось в течение трёх лет работать на должностях, не имевших никакого отношения к полученной им специальности. Он преподавал немецкий язык в школе села Давыдково Клинского района Московской области, был заведующим учебной частью этой школы, ответственным специалистом и начальником цеха предприятия «Агропособие», изготовлявшего наглядные пособия для школ по биологии и сельскому хозяйству. Лишь после окончания этой «трудовой повинности», в 1940 г., Н.Н. смог вернуться к ботанике. Он поступил в аспирантуру Московского университета, но не на кафедру геоботаники, а на кафедру высших растений, возглавляемую Константином Игнатьевичем Мейером (1880–1965), который и стал руководителем его диссертационной работы. К.И. Мейер предложил Н.Н. заняться морфологией плодов, Учёный совет биологического факультета утвердил эту тему будущей кандидатской диссертации, но приступить к полноценной работе над ней не удалось, так как в 1941 г. началась Великая Отечественная война, и Н.Н. Каден был призван в Красную Армию (фото 1). На протяжении всего периода войны он служил в действующей армии переводчиком, был награждён орденом «Красной Звезды» и медалью «За победу над Германией».

Демобилизовавшись, Н.Н. вернулся в университет (фото 2) для завершения диссертации. В 1947 г. он окончил аспирантуру и был зачислен на должность ассистента кафедры высших растений, а в 1949 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Сравнительная морфология плодов и семян лютикоцветных». В 1953 г. Н.Н. был переведён на должность доцента той же кафедры (фото 3). С первых дней работы на кафедре Н.Н. активно включился в учебный процесс. На дневном и вечернем отделениях биологического факультета он читал лекции и проводил практические занятия по морфологии высших растений, а после ухода Л.В. Кудряшова на пенсию в 1970 г. – и по курсу систематики растений.



Фото 1. Н.Н. Каден (слева) в день приёма в члены КПСС (30.VI.1945) с секретарём партбюро штаба 53 гвардейской стрелковой дивизии (в центре) и гвардии капитаном Бендерским (справа)

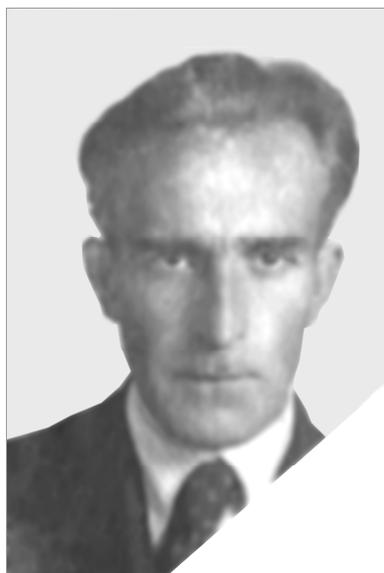


Фото 2

Н.Н. Каден,
аспирант кафедры высших растений
(середина 1940-х гг.)

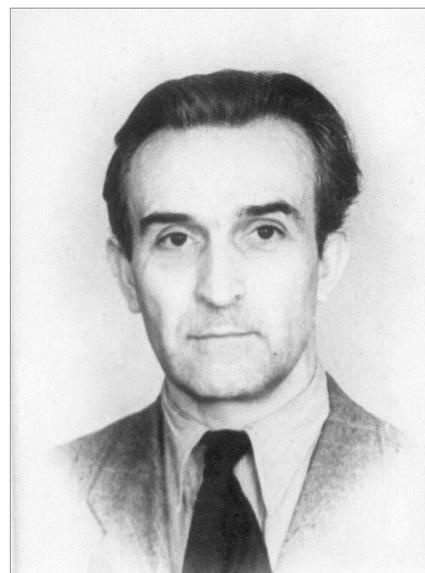


Фото 3

Доцент кафедры высших растений
Н.Н. Каден
(середина 1950-х гг.)

Лекции Н.Н. читал чётко, не торопясь. Он не любил, когда студенты убегали с лекции, не дожидаясь звонка. После одного из таких «побегов» он сказал: «Звонок – это предупреждение лектору, что надо сделать перерыв или закончить лекцию, а не студентам, которые должны дать преподавателю возможность договорить начатую фразу». Закончив лекцию, он говорил «перекур» и вместе со слушателями выходил из аудитории.

На экзаменах он обычно выслушивал студента до конца, прерывая лишь в том случае, если в ответе было много неточностей и грубых ошибок. Задав дополнительный вопрос, Н.Н. Каден терпеливо ждал начала ответа, используя время для работы с картотекой. В результате экзамены нередко затягивались до полуночи, но Н.Н. не прекращал опрос пока не убеждался в том, что студент подготовлен по всему материалу учебного семестра.

После весенней сессии Н.Н. вместе с другими преподавателями кафедры ездил со студентами на летнюю практику – самое приятное время весеннего семестра. В первые послевоенные годы ботанические экскурсии проводили в разных местах Подмосковья, куда выезжали по железным дорогам через день. Наиболее популярным местом была станция Ромашково по Белорусской железной дороге, а позднее – некоторые станции по Октябрьской и Ярославской дорогам. Целью этих поездок было не только знакомство студентов с разными типами растительности, гербаризация растений и составление альбома рисунков цветков и их деталей, но и решение вполне прозаической задачи: факультет, располагавшийся в зданиях на улице Герцена (Большой Никитской), был крайне стеснен в помещениях. Поэтому обрабатывать материал в имевшихся лабораториях практикума можно было только через день.

Несколько лет практику проводили либо на Звенигородской биостанции МГУ (фото 4), либо снимали дома в деревнях по Оке – Лужках, Енино, Турово, – но и там практически негде было заниматься, хотя и существовала возможность использовать школьные классы или заниматься на открытом воздухе. Студенты жили в деревенских домах, без всяких удобств, гербарии сушили, прислонив сетки к горячей печке. Н.Н. каждый вечер проходил по деревне, проверяя наличие студентов.



Фото 4. Летняя практика на Звенигородской биостанции МГУ, 1947 г.
Слева направо: Г. Волкевич, М.Ф. Сливкова, Н.Н. Каден, Р.П. Барыкина

Несколько лет летнюю практику студентов проводили в Чашниково, на Агробиологической станции МГУ. Н.Н. Каден вместе с зоологом Владимиром Ивановичем Зацепиным не раз ходили к ректору, убеждая его в необходимости превратить Агробиостанцию в полноценную базу для проведения летних студенческих практик. Их настойчивость увенчалась успехом, хотя отняла много сил и времени. Территорию станции очистили от хлама и руин строений, разрушенных во время боёв под Москвой в 1941 г., были построены прекрасные, светлые лаборатории для занятий, разбит палаточный лагерь для проживания студентов (фото 5), построены столовая, баня, налажено медицинское обслуживание.



Фото 5. Палаточный лагерь студентов на Агробиостанции МГУ «Чашниково», 1950-е гг.

При необходимости поехать на дальние экскурсии, в частности для знакомства с болотными растениями, всегда пользовались машинами с университетской автобазы, так как ехать надо было более 30 км. Обычно ездили на лесное болото в Муравьёвке, на котором росла морощка – нетипичное растение для Подмосковья, и в Верт-

лино, на заболоченные берега озера ледникового происхождения с богатым набором видов растений, не встречавшихся в Чашниково. Позднее были обнаружены и другие места, интересные во флористическом отношении.

Н.Н. Каден многократно был начальником летней практики. Ежедневно он проводил линейки, на которых должны были присутствовать не только студенты, но и все преподаватели. Кроме того, Н.Н. регулярно посещал студенческий лагерь, беседовал со студентами, рассказывал об экспедициях, в которых он участвовал, интересовался бытом студентов. Его издали можно было заметить по тубетейке, которую он не снимал, а в прохладную погоду – по стёганым брюкам с ключами в карманах от всех лабораторий и телогрейке. Н.Н. был строгим, но справедливым начальником практики.

В начале 1970-х гг. Н.Н. Каден провёл специальную практику для студентов кафедры высших растений от Подмосквья до Карпат (фото 6; см. статью К.П. Глазуновой и Т.А. Остроумовой в этом сборнике).

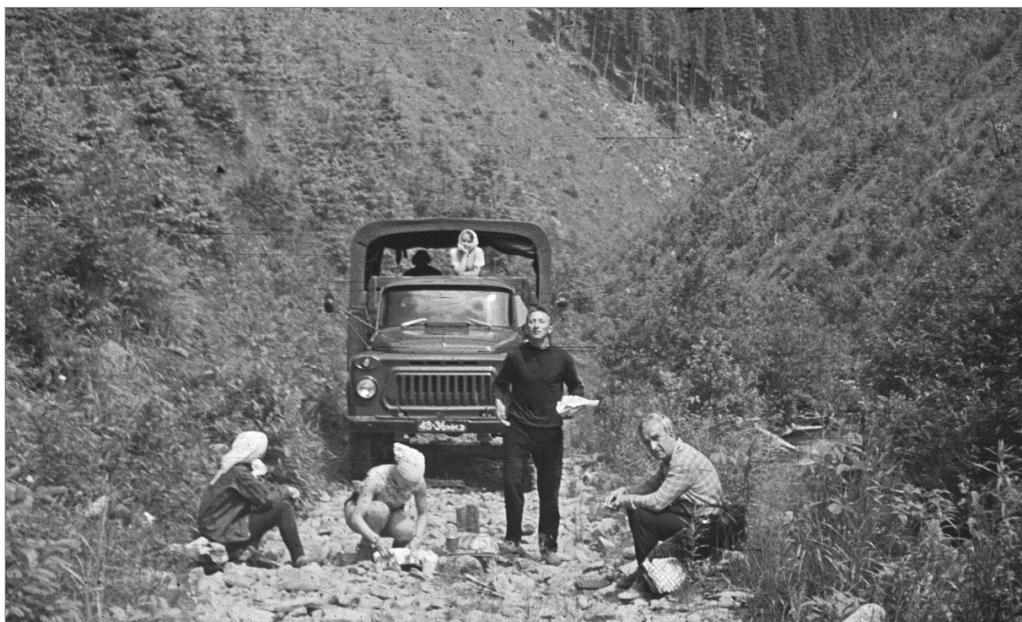


Фото 6. Практика студентов кафедры высших растений в Карпатах, 1970 г.

На переднем плане слева направо: Н.И. Сухорукова, Т.А. Макеева (Остроумова), шофёр Николай, Н.Н. Каден; в кузове автомашины Н.Е. Богданова, В.В. Толочко

Н.Н. был одним из первых преподавателей Московского университета, откликнувшимся на призыв Правительства поехать со студентами в Казахстан, на целину, на уборку урожая (1956, 1957 гг.).

В свободное от занятий время Николай Николаевич объездил почти всю Россию, собирая плоды и семена для своих научных исследований. В этих поездках его нередко сопровождали сотрудники Орехово-Зуевского педагогического института, в котором он заведовал кафедрой и читал лекции в 1968–1970 гг. Уезжая в далёкие или близкие экспедиции, Н.Н. всегда запасался тарой для сбора материала. Ею служили пакеты для сахарного песка, которыми были забиты все карманы его одежды.

В конце 1950 – начале 1960 гг. Н.Н. Каден работал за границей. Он преподавал в Пхеньянском университете (КНДР), 2 года заведовал кафедрой в Ханойском университете (ДРВ), руководил группой советских преподавателей в Гвинее, в Мали был экспертом ЮНЕСКО и ректором Сельскохозяйственного института. Научные результаты последней поездки отражены в «Конспекте флоры Мали», оставшемся неопубликованным (рукопись сохранилась на кафедре высших растений). В заграничных командировках его интересовали не только особенности преподавания биологии и общая постановка преподавания в высшей школе, но и история этих стран, национальная культура, быт, занятость и т.д. Возвращаясь в Москву, Н.Н. охотно делился с сотрудниками кафедры своими впечатлениями о пребывании в этих странах. Пребывание за рубежом Н.Н. Каден использовал для сбора образцов плодов растений тропической и субтропической флоры.

Непрестанными усилиями Н.Н. Кадена на кафедре высших растений была собрана уникальная карпологическая коллекция, включающая около 4000 образцов плодов 2500 видов из всех порядков цветковых растений Старого Света. На основании этих коллекций были выполнены многочисленные исследования как самим Н.Н., так и его учениками. Вплоть до наших дней материалы этой коллекции широко используют не только сотрудники кафедры высших растений, продолжающие научные традиции Николая Николаевича, но и ботаники других учреждений.

Несмотря на большую загруженность преподавательской и административной работой как на родине, так и в зарубежных командировках, Н.Н. Каден успешно развивал свои карпологические исследования и в 1964 г. защитил докторскую диссертацию «Основы эволюционной морфологии плодов». Ученик и преемник Н.Н. член-корреспондент РАН В.Н. Тихомиров писал о грандиозности поставленной Каденом задачи «выделить и охарактеризовать единые по происхождению типы плодов, дать им точные и однозначные наименования и предложить такую классификацию, которая отражала бы возможность более детального развития одних типов плодов из других». Это имело бы огромное значение для развития филогенетической систематики, эволюционной морфологии и репродуктивной биологии растений. В работе по теме докторской диссертации участвовали многочисленные ученики Н.Н., выполнявшие под его руководством свои курсовые и дипломные работы. Развитие и строение плодов сложноцветных отражены в кандидатской диссертации Т.П. Головой, а исследования структуры гинецея и плода зонтичных составили основу кандидатской диссертации В.Н. Тихомирова. Хотя их руководителем официально числился заведовавший в то время кафедрой высших растений проф. К.И. Мейер, но непосредственное руководство обеими работами осуществлял Н.Н.

В результате тщательного изучения анатомо-морфологических признаков плодов и семян растений российской флоры Н.Н. Каден заложил основу «Определителя сорных растений по плодам и семенам», имеющего большое значение для карантинных лабораторий.

Рассматривая вопрос об основных принципах эволюции плодов, Н.Н. считал необходимым принимать во внимание прежде всего тип гинецея, из которого развился плод, а также признаки, приобретённые в процессе адаптивной эволюции. Большое значение он придавал разработке терминологии, используемой в описаниях генеративных и вегетативных органов растений. Результаты этой работы были опубликованы в ведущих советских и зарубежных журналах, а составленная Н.Н. Каденом

классификация плодов была напечатана в Большой советской и Британской энциклопедиях.

В течение многих лет Н.Н. собирал материал для этимологического словаря названий растений. Собранную огромную картотеку он всегда носил с собой в портфеле и в каждую свободную минуту работал с ней. К сожалению, Н.Н. не суждено было довести эту работу до конца: удалось напечатать только первый том словаря с названиями на букву «А», и то уже после его смерти. Большую часть работы по подготовке публикации выполнила безвременно ушедшая из жизни Наталья Николаевна Терентьева.



Фото 7

Дружеский шарж Г.Б. Кедрова к 60-летию Н.Н. Кадена, 1974 г.

ного советов, на которых Н.Н. обязан был присутствовать, оставляли мало времени на занятия наукой. Часто Н.Н. Каден последним, за полночь, уходил с кафедры. Сотрудники кафедры удивлялись его выносливости и не знали, что у него были серьёзные проблемы с сердцем. Н.Н. даже пришлось лечь в больницу, но выйдя из неё, он вернулся к прежнему ритму жизни. Всё же в 1975 г. он вынужден был обратиться к ректору с просьбой освободить его от заведования кафедрой и перевести в научные штаты. С января 1976 г. Н.Н. Каден стал работать в должности старшего научного сотрудника кафедры высших растений и смог, наконец, сосредоточиться на научных исследованиях (фото 8).

Весной каждая кафедра по заведённой традиции помогала сотрудникам Ботанического сада МГУ приводить его в порядок. Н.Н. считал своим долгом участвовать наравне со всеми сотрудниками кафедры в уборке территории сада. Не было исключением и весна 1976 г. Во время субботника в Ботаническом саду накануне майских праздников Кадену стало плохо, но от «скорой помощи» он отказался и уехал домой. Однако вскоре ему пришлось всё-таки лечь в больницу. Но и там он продолжал упорно работать над словарём до очередного сердечного приступа.

С 1970 г., после ухода на пенсию Л.В. Кудряшова, Н.Н. Каден исполнял обязанности заведующего кафедрой высших растений, а в 1972 г. был официально утверждён в должности заведующего (фото 7). Он очень серьёзно подошёл к исполнению своих обязанностей, уделяя основное внимание учебному процессу, в первую очередь – внедрению новых методов изучения растений – математической статистике, гистохимическому анализу, а также оригинальному курсу латинского языка для ботаников. Н.Н. Каден весьма придирчиво подбирал кандидатуры для чтения общих и специальных курсов. Прежде чем утверждать их на заседании кафедры, он считал необходимым лично побеседовать с ними и не только получить согласие, но и внимательно ознакомиться с предлагаемыми программами новых курсов.

Руководство кафедрой, большая учебная нагрузка и общественная работа, многочисленные заседания административного и диссертационного



Фото 8. Н.Н. Каден, середина 1970-х гг.

Поставленный лечащими врачами диагноз был весьма неутешительным, требовалось незамедлительное оперативное вмешательство. С большим трудом удалось уговорить Н.Н. согласиться на операцию. В процессе операции его сердце перестало биться. Это произошло 29 мая 1976 г. Урна с прахом Н.Н. Кадена захоронена в колумбарии московского Николо-Архангельского кладбища.

Его кончина стала тяжёлой потерей не только для жены и горячо любимой дочери, но и для сотрудников кафедры и всего ботанического сообщества. Ушёл из жизни человек, привлекавший всех, с кем ему приходилось общаться, своей организованностью, выдержанностью, пунктуальностью, порядочностью. Н.Н. был неизменно корректен и внимателен со всеми независимо от их статуса и регалий. Истинная интеллигентность, доброта, готовность оказать помощь в работе любому, кто в ней нуждается, привлекали к Н.Н. не только молодёжь, начинающую самостоятельную жизнь в науке, но и известных учёных.

Закончить повествование о Н.Н. Кадене хотелось бы несколькими строчками стихотворения, написанного другим выдающимся ботаником, Алексеем Александровичем Урановым:

И жить бы мне, забыв про все невзгоды –
Просторно, щедро, а не как-нибудь.
Да только жаль, что быстро тают годы
И их уже никак нельзя вернуть.

Николаю Николаевичу было всего 62 года...

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ Н.Н. КАДЕНА

1. *Каден Н.Н.* 1940. Очерк растительности Казацкой степи под Курском // Тр. Центрально-Чернозёмного заповедника. – М.: Главное управление по заповедникам. – Вып. 1. С. 321–368.
2. *Каден Н.Н., Гарри Н.В.* 1942. Фенология степных растений и закон Минио – Илличевского // Бот. журн. СССР. Т. 27. № 5. С. 81–93.
3. *Каден Н.Н.* 1947. К вопросу о ложных плодах // Вестн. Моск. ун-та. № 12. С. 21–30.
4. *Каден Н.Н.* 1947. Генетическая классификация плодов // Вестн. Моск. ун-та. № 12. С. 31–42.
5. *Каден Н.Н.* 1947. Гертнер Иосиф // С.Ю. Липшиц. Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь. – М.: МОИП. – Т. 2. С. 265–268.
6. *Каден Н.Н.* 1949. Сравнительная морфология плодов и семян среднерусских лютикоцветных. – Дисс... канд. биол. наук. – М.: МГУ.
7. *Каден Н.Н.* 1950. Плоды и семена среднерусских лютикоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 55. № 6. С. 71–90.
8. *Каден Н.Н.* 1951. Плоды и семена среднерусских кувшинковых и барбарисовых // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. С. 81–90.
9. *Каден Н.Н.* 1951. Александров В.Г., Коновалов И.Н. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных // Вестн. Моск. ун-та. Сер. физико-математических и естественных наук. № 5. С. 143–146.
10. *Каден Н.Н.* 1951. Соплодия и соцветия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. физико-математических и естественных наук. № 6. С. 89–99.
11. *Каден Н.Н.* 1953. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 58. № 3. С. 82–85.
12. *Каден Н.Н.* 1953. Роголистники европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 58. № 3. С. 86–89.
13. *Каден Н.Н.* 1954. Морфология растений // Методическое письмо к учебному плану I курса биологического факультета заочного отделения МГУ. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – С. 44–47.
14. *Каден Н.Н., Тихомиров В.Н.* 1954. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 59. № 3. С. 79–83.
15. *Каден Н.Н.* 1955. Плод // Большая советская энциклопедия. – Изд. 2. – М.: Изд-во Советская энциклопедия. – Т. 33. С. 264–266.
16. *Каден Н.Н.* 1955. О статьях З.Т. Артюшенко и И.Н. Коновалова по морфологии плодов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 60. № 6. С. 115–119.
17. *Каден Н.Н.* 1957. Апокарпия гинецея и плода злаков // Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (май 1957 г.): Тез. докл. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Вып. 1. Секция морфологии и эволюции. С. 43–45.
18. *Каден Н.Н.* 1957. Морфогенез апокарпных плодов // Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (май 1957 г.): Тез. докл. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Вып. 1. Секция морфологии и эволюции. С. 46–48.

19. *Каден Н.Н.* 1957. Соцветие // Большая советская энциклопедия. – Изд. 2. – М.: Изд-во Советская энциклопедия. – Т. 40. С. 145–147.
20. *Каден Н.Н.* 1957. Водная растительность // Труды Прикаспийской экспедиции географического факультета МГУ. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – С. 54–57.
21. *Каден Н.Н.* 1958. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 3. С. 113–123.
22. *Каден Н.Н.* 1958. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным тератологии // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 4. С. 111–117.
23. *Каден Н.Н.* 1959. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 3. С. 147–159.
24. *Каден Н.Н.* 1959. Зерновка как основной тип плода злаков // Совещание по морфогенезу растений: Тезисы. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 265–266.
25. *Каден Н.Н., Тихомиров В.Н.* 1960. О работе Р.Е. Левиной «Типы плодов и их классификация» // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 3. С. 217–219.
26. *Каден Н.Н.* 1961. Зерновка как основной тип плода злаков // Ред. Н.Н. Каден. Морфогенез растений: Труды совещания по морфогенезу растений 12–17 ноября 1959 г., посвящённого 100-летию выхода в свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов». – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 307–310.
27. *Каден Н.Н.* 1961. О подтипах зерновки // Ред. Н.Н. Каден. Морфогенез растений: Труды совещания по морфогенезу растений 12–17 ноября 1959 г., посвящённого 100-летию выхода в свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов». – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 311–314.
28. *Каден Н.Н.* 1961. Способы распространения плодов злаков // Ред. Н.Н. Каден. Морфогенез растений: Труды совещания по морфогенезу растений 12–17 ноября 1959 г., посвящённого 100-летию выхода в свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов». – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 315–318.
29. *Каден Н.Н.* 1961. Морфогенез зерновки // Ред. Н.Н. Каден. Морфогенез растений: Труды совещания по морфогенезу растений 12–17 ноября 1959 г., посвящённого 100-летию выхода в свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов». – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 319–322.
30. *Каден Н.Н.* 1961. О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов // Бот. журн. Т. 46. № 4. С. 496–504.
31. *Каден Н.Н.* 1962. Типы продольного вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 47. № 4. С. 495–505.
32. *Каден Н.Н.* 1963. Морфология гинецея и плода герани // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 4. С. 104–109.
33. *Каден Н.Н., Тахтаджян А.Л.* 1963. Плод // Основы палеонтологии: Справочник для палеонтологов и геологов СССР. – М.: Госгеолтехиздат. – Т. 15. Голосеменные и покрытосеменные. С. 414–418.
34. *Каден Н.Н.* 1964. Основы эволюционной морфологии плодов. – Дисс... докт. биол. наук. – М.: МГУ.

35. *Каден Н.Н.* 1964. Морфология плодов гераниевых // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. № 2. С. 97–102.
36. *Каден Н.Н.* 1964. К вопросу о дробных плодах // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 966–973.
37. *Каден Н.Н.* 1964. Ещё о способах вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1776–1779.
38. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1964. К морфологии плодов норичниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69. № 3. С. 77–90.
39. *Каден Н.Н.* 1964. Эволюция плодов розоцветных // Второе Московское совещание по филогении растений (20–25 марта 1964 г.): Тез. докл. – М.: издание МОИП. С. 24–25.
40. *Каден Н.Н.* 1964. Об основных проблемах эволюционной морфологии плодов // Первая научная отчётная конференция, 9–12 марта 1964: Рефераты докл. Биолого-почвенный факультет МГУ. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 198–199.
41. *Kaden N.N.* 1964. Fundamental problems of evolutionary carpology // Ed. B.L. Burt. 10th International Botanical Congress: Abstracts. – Edinburgh. – P. 395–396.
42. *Каден Н.Н.* 1965. О новой карпологической классификации Р.Е. Левиной // Бот. журн. Т. 50. № 4. С. 579–581.
43. *Каден Н.Н.* 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Бот. журн. Т. 50. № 6. С. 775–787.
44. *Каден Н.Н., Закалюкина Т.П.* 1965. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. № 3. С. 31–41.
45. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1965. Типы и подтипы плодов сорных бурачниковых СССР // Вторая годовичная научная конференция, 13–15 апреля 1965: Рефераты научных сообщений. Биолого-почвенный факультет МГУ. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 159–160.
46. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1965. Морфологические признаки плодов сорных бурачниковых // Вторая годовичная научная конференция, 13–15 апреля 1965: Рефераты научных сообщений. Биолого-почвенный факультет МГУ. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – С. 160–162.
47. *Kaden N.N., Kirpicznikov M.E.* 1965. A possible contemporary system of fruit terminology // Taxon. Vol. 14. No 7. P. 218–223.
48. *Каден Н.Н.* 1966. Б.Е. Балковский. Цифровой политомический ключ для определения растений (1964) // Бот. журн. Т. 51. № 3. С. 452–453.
49. *Каден Н.Н., Кирпичников М.Е.* 1966. Проект новой системы номенклатуры плодов // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 473–483.
50. *Kaden N.N., Kirpicznikov M.E.* 1967. Once more on fruit terminology // Taxon. Vol. 16. No 3. P. 181–183.
51. *Каден Н.Н., Кондорская В.Р.* 1967. Морфология цветка и плода лоховых // Ред. А.Н. Сладков. Морфология растений. Сборник статей, посвящённый памяти проф. К.И. Мейера. – М.: Наука. С. 102–118.
52. *Каден Н.Н.* 1968. Эволюция плодов розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 2. С. 127–135.

53. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1968. Морфология плодов сорных губоцветных СССР // Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений: Реф. докл. конф. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 117–118.
54. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1968. Определение сорных родов бурачниковых СССР по плодам с помощью цифрового политомического ключа // Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений: Реф. докл. конф. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 118–120.
55. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1968. Применение перфокарт для определения сорных бурачниковых СССР по плодам // Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений: Реф. докл. конф. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 120.
56. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1968. Морфология плодов и семян сорных солянок СССР (*Salsola* L. s. l.) // Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений: Реф. докл. конф. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 121–122.
57. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1968. Типы плодов и карпологические признаки сорных маревых СССР // Ред. Л.В. Кудряшов. Морфология высших растений. – М.: Наука. С. 70–84.
58. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1969. Морфология плодов сорных крапивных СССР. Сообщение 1 // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. № 2. С. 59–63.
59. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1969. Морфология плодов сорных крапивных СССР. Сообщение 2 // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. № 3. С. 57–64.
60. *Каден Н.Н.* 1971. Введение. Сем. Agaceae Neck. – Аронниковые. Сем. Balsaminaceae S.F. Gray – Бальзаминовые. Сем. Hydrophyllaceae Lindl. – Водолистниковые. Сем. Juncaginaceae Lindl. – Ситниковые. Сем. Lobeliaceae Juss. – Лобелиевые. Сем. Nyctaginaceae Lindl. – Никтагиновые. Сем. Parnassiaceae S.F. Gray – Белозоровые. Сем. Portulacaceae Lindl. – Портулаковые // Морфология плодов и семян некоторых сорных растений СССР / Учён. зап. Моск. обл. педагогич. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 292. Вып. 5. Ботаника. С. 3–5; 6–8; 29–34; 46–47.
61. *Каден Н.Н., Лопухина Н.А.* 1971. Сем. Rutaceae Juss. – Рутовые // Морфология плодов и семян некоторых сорных растений СССР / Учён. зап. Моск. обл. педагогич. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 292. Вып. 5. Ботаника. С. 48–55.
62. *Каден Н.Н., Терентьева Н.Н.* 1971. Сем. Phytolaccaceae Lindl. – Лаконосовые. Сем. Cannabaceae Lindl. – Коноплёвые // Морфология плодов и семян некоторых сорных растений СССР / Учён. зап. Моск. обл. педагогич. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 292. Вып. 5. Ботаника. С. 8–12; 34–35.
63. *Каден Н.Н., Смирнова С.А.* 1971. К морфологии цветка и соцветия маревых // Ред. Л.В. Кудряшов. Морфология цветковых растений. – М.: Наука. С. 157–169.
64. *Каден Н.Н., Урманцев Ю.А.* 1971. Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований // Бот. журн. Т. 56. № 2. С. 161–174.
65. *Урманцев Ю.А., Каден Н.Н.* 1971. Изомерия в живой природе. III. С-, К-изомерия и биосимметрия // Бот. журн. Т. 56. № 8. С. 1060–1067.

66. Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. 1971. Правила произношения латинских названий животных и растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Вып. 1. 32 с.
67. Каден Н.Н. 1974. О некоторых задачах и методах карпологии // Составление определителей по плодам и семенам. – Киев: Наукова думка. С. 5–10.
68. Каден Н.Н. 1974. Некоторые задачи карпологии // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. IV Всесоюзное совещание: Рефераты докл. – Новосибирск: Наука. С. 15–17.
69. Каден Н.Н., Загородняя Г.Ю. 1974. Карпологические определители родов и видов сорных мареноцветных СССР // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. IV Всесоюзное совещание: Рефераты докл. – Новосибирск: Наука. С. 135–136.
70. Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1974. Метод составления карпологических описаний // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. IV Всесоюзное совещание: Рефераты докл. – Новосибирск: Наука. С. 136–137.
71. Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1974. К методике составления карпологических описаний // Составление определителей по плодам и семенам. – Киев: Наукова думка. С. 54–57.
72. Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1974. Морфология плодов сорных видов рода *Corynepertum* L. флоры СССР // Составление определителей по плодам и семенам. Киев: Наукова думка. С. 95–104.
73. Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. 1974. Латинские названия животных и растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 150 с.
74. Каден Н.Н. 1975. Плод // Большая советская энциклопедия. – Изд. 3. – М.: Изд-во Советская энциклопедия. – Т. 20. С. 95–96.
75. Kaden N.N. 1975. Fruit morphology in Nymphaeales, Nelumbonales and Alismatanae // XII International Botanical Congress: Abstracts. – Leningrad: Nauka Publish. – Vol. 1. P. 218.
76. Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. 1975. Этимологический словарь латинских названий растений, встречающихся в окрестностях агробиостанции МГУ «Чашниково». – М.: Изд-во Моск. ун-та. 203 с.
77. Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. 1979. Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Вып. 1. 267 с.
78. Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. 2008. Учебное пособие к летней практике по ботанике: латинские названия высших растений и животных. – Тула: Гриф и К. 104 с.

РУКОПИСНОЕ НАСЛЕДИЕ Н.Н. КАДЕНА

А.Г. Девятков, И.М. Калинин

Devyatov A.G., Kalinichenko I.M. MANUSCRIPTS OF N.N. KADEN.

На кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова хранятся архивные материалы Н.Н. Кадена. Это рукописи его неопубликованных работ и обширное собрание переводов литературных источников, отражающих круг его научных интересов. Все рукописные работы доступны для использования специалистами. На кафедре имеется полный электронный каталог рукописных конспектов и переводов Н.Н. Кадена.

Блестяще зная иностранные языки, Николай Николаевич сделал полные переводы, конспекты, выписки, нередко снабжённые копиями рисунков, целого ряда классических и специальных работ, до сих пор не утративших своего значения. Всего в собрании около 700 источников. В настоящее время подлинники многих из этих работ целиком или частично размещены в Интернете и достаточно широко цитируются современными авторами.

Ниже предпринята попытка обобщить и систематизировать эти переводы источников информации.

Общие вопросы ботаники, такие как системы покрытосеменных, происхождение цветка, его морфология и васкулярная анатомия, занимают большое место в собрании Н.Н. Кадена. Этим вопросам посвящено свыше 200 единиц хранения.

Большой интерес для Н.Н. Кадена представляли вопросы морфологической природы гинецея и плода. Он опубликовал ряд оригинальных научных работ по общим вопросам морфологии, анатомии и вскрывания плодов (Каден, 1947, 1955, 1961, 1962, 1964, 1965, 1974), а также несколько научно-популярных статей в разных изданиях. В этой связи наиболее интересны перевод некоторых частей работы К. Goebel «*Organographie der Pflanzen...*», снабжённый копиями рисунков, а также переводы 20 статей E.R. Saunders, вышедших с 1923 по 1937 г., и статей о происхождении и классификации плодолистиков: работы W. Zimmermann, вышедшие с 1936 по 1949 г., J. Parkin (1926, 1936, 1955), T.G. Hill, E. Fraine (1914) и статей по васкулярной анатомии цветка и гинецея G. Henslow (1890) и P. Grelot (1896, 1897).

Конспекты и переводы статей о происхождении, эволюции односемянных плодов и олигомеризации гинецея содержат множество данных, позволяющих анализировать эти проблемы с разных точек зрения.

Сравнительно-морфологические материалы по этим вопросам представлены в переводах статей E.A. Bessey (1898), H. Jumelle (1934), W. Rauh, H. Reznik (1951), H. Schaepfi, F. Steindl (1950), R. Viguier (1907), J.E. Webb (1902), анатомические данные – статей H.M. Chute (1930), H.O. Juel (1918), W. Rauh (1952), E.R. Saunders (1927), C. Sterling (1953), A. Trecul (1873), H.V. Tukey, J.O. Young (1939). Описания онтогенеза цветков и плодов представлены в изложениях работ E.S. Goff (1899), F. Pechutre (1901) и P. Tschierske (1886). Тератологические аспекты освещены в статьях E. Fournier, M. Bonnet (1862), G.L. Philp (1933) и Z.R. Tunker (1934).

Имеются также переводы статей, описывающих морфологию и анатомию цветков и плодов отдельных видов (Juiliano, 1931; Saunders, 1935; Schaepfi, 1953).

Разные аспекты происхождения, эволюции и структуры плодов, в образовании которых принимает участие гипантий, и разные точки зрения на эти проблемы ос-

вещены в переводах и конспектах работ С.А. Black (1916), Н.В. Blaur, J. Eisnet (1920), G. Bonne (1925, 1926), G.A. Boulegner (1925), P. Gavaudan, G. Debraux (1951), Н. Dermen (1953), P. Duharte (1891), G. Jackson (1934), L.H. MacDaniels (1940), а также диссертациях G. Bonne (1928), E. Boutineau (1883), R.M. Smock (1937), С. Sterling (1965). Анатомические данные и данные по васкулярной анатомии содержатся в переводах и извлечениях из трудов F.C. Bradford (1915), A. Hillmann (1910), E.J. Kraus (1916), D. McAlpine (1912), Н. Potonie (1880, 1888), E.R. Saunders (1925), Н.В. Tukey (1937), P. Van Tieghem (1878), а тератологические сведения – работ G. Bonnier (1881), D.G. Brandza (1865), L. Wittmack (1884).

Многие из этих работ размещены в Интернете (Black, 1916; Blaur, Eisnet, 1920; Bonnier, 1881; Bradford, 1915; Brandza, 1865; Chute, 1930; Hillmann, 1910; Juel, 1918; Juiliano, 1931; Kraus, 1916; McAlpine, 1912; Schaeppi, Steindl, 1950; Sterling, 1953; Tschierske, 1886; Tukey, Young, 1939) и цитируются современными авторами.

Н.Н. Каден проявлял особый интерес к разнообразию плодов семейства розоцветных, их эволюции и морфологическим переходам от одного типа плодов к другому. Он уделял особое внимание переходным формам и разработал довольно детальную генетическую классификацию плодов этой большой и важной в систематическом отношении группы (Каден, 1957, 1968; Каден, Александров, Коновалов, 1951). В его докторской диссертации этому вопросу посвящена отдельная глава.

В собрании рукописных переводов и конспектов имеется более 60 работ по розоцветным и близким к ним семействам. Кроме переводов отрывков из фундаментальной сводки А. Engler, K. Prantl (1894), имеется много переводов, конспектов и выписок из статей, которые посвящены основным морфологическим преобразованиям в семействе: образованию односемянных плодов, олигомеризации гинецея, происхождению и эволюции гипантия, а также строению плодов отдельных видов розоцветных. Это статьи E.A. Bessey (1898), С.А. Black (1916), Н.В. Blaur, J. Eisnet (1920), G. Bonne (1925, 1926, 1928), G. Bonnier (1881), G.A. Boulegner (1925), D.G. Brandza (1865), Н.М. Chute (1930), Н. Dermen (1953), P. Duharte (1891), E. Fournier, M. Bonnet (1862), P. Gavaudan, G. Debraux (1951), A. Hillmann (1910), G. Jackson (1934), Н.О. Juel (1918), J.B. Juiliano (1931), Н. Jumelle (1934), E.J. Kraus (1916), L.H. MacDaniels (1940), D. McAlpine (1912), F. Pechutre (1901), G.L. Philp (1933), Н. Potonie (1880, 1888), W. Rauh (1952), W. Rauh, Н. Reznik (1951), E.R. Saunders (1925, 1927, 1930, 1935), Н. Schaeppi (1953), Н. Schaeppi, F. Steindl (1950), R.M. Smock (1937), С. Sterling (1953, 1965), A. Trecul (1873), P. Tschierske (1886), Н.В. Tukey (1937), Н.В. Tukey, J.O. Young (1939), Z.R. Tunker (1934), P. Van Tieghem (1878), R. Viguier (1907), J.E. Webb (1902), L. Wittmack (1884). Многие из этих конспектов снабжены копиями рисунков. Имеются также переводы наиболее важных частей работ F.C. Bradford (1915) и E.S. Goff (1899).

Наряду с широко известными источниками есть переводы и конспекты работ, опубликованных в таких изданиях, как «Annual report of the Agricultural Experiment Station of the University of Wisconsin» (Goff, 1899), «Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Stockholm: Handlingar» (Juel, 1918), «Memoirs of Agricultural Experiment Station of Cornell University» (MacDaniels, 1940), «Hilgardia» (Smock, 1937), а также конспекты диссертаций G. Bonne (1928) и E. Boutineau (1883). Эти издания, особенно их ранние выпуски, есть в очень ограниченном числе библиотек и малодоступны.

Плодам-ценобиям растений из семейств бурачниковых и губоцветных Н.Н. Каден также уделял большое внимание и посвятил 8 работ (Каден, 1964; Каден, Закалюкина, 1965; Каден, Смирнова, 1965 (2 работы), 1968 (3 работы); Смирнова, Каден, 1977).

В собрании есть переводы и конспекты 15 работ по строению цветка и завязи губоцветных и бурачниковых, а также их соцветий. Работы касаются как взаимосвязи этих семейств с родственными таксонами (Clos, 1855; Germain de Saint-Pierre, 1855, 1857; Grelot, 1897; Hillson, 1959; Junell, 1934; Lawrence, 1937; Van Tieghem, 1907), так и строения отдельных объектов (Gillot, Parmentier, 1897; Junell, 1937; Rupert, 1902; Moore, 1936; Vidal, 1898) и строения соцветий Boraginaceae в целом (Kaufmann, 1869). (В Интернете размещены работы P. Grelot (1897), C.J. Hillson (1959), J.R. Lawrence (1937), J.A. Moore (1936), J. Rupert (1902), L. Vidal (1898).)

Наибольший интерес представляют полные конспекты работ P. Grelot (1897), C.J. Hillson (1959), J.R. Lawrence (1937), J.A. Moore (1936), J. Rupert (1902), P. Van Tieghem (1907), L. Vidal (1898), большинство из которых снабжено копиями рисунков, а также конспект диссертации S. Junell (1934).

Кроме ценобиев, Н.Н. Каден интересовался вопросами возникновения и морфологической природы других распадающихся плодов. Особый интерес здесь представляют подробные конспекты десяти работ Н. Ваум, вышедших с 1948 по 1953 г. В собрании его рукописей есть переводы малодоступных теперь трудов G. Chauveaud (1892), Т.Н. Corry (1884), Т.С. Fry (1902), посвящённых морфологии и анатомии плодов Asclepiadaceae, работ А. Грис (1861, 1862) о плодах Euphorbiaceae, большой работы М.Г. Вауманн-Боденгейм (1955) о группе Araliaceae – Umbelliferae.

Морфологической природе зерновки злаков, её происхождению и эволюции Н.Н. Каден уделял очень большое внимание. Этой теме он посвятил 9 статей, вышедших в 1957, 1958 (2 работы), 1959 (2 работы), 1961 (4 работы) гг., и самую объёмную часть своей докторской диссертации.

Около 80 переводов и конспектов в собрании рукописей Н.Н. Кадена охватывают самые разнообразные стороны карпологии злаков: разнообразие их плодов, природу гинецея и происхождение плода со сравнительно-морфологической, анатомической, тератологической и онтогенетической позиций. Сравнительно-морфологические данные по зерновкам злаков представлены в переводах и конспектах трудов С.Г. Неес фон Эсенбек (1825, 1830), J. Roeper (1844), С. Nägeli (1846), J.C. Doll (1868, 1870), L.J. Čelakovsky (1895), K. Goebel (1895), E.R. Walker (1906), J. Schuster (1910), P. Weatherwax (1923), A. Arber (1934), W. Cruse (1830), E. Hackel (1881), G. Holzner (1881), M. Astie (1964), H. Baillion (1893), St. J. Golinski (1893), H. Jumelle (1888), W. Munro (1868), R. Nozeran (1959), тератологические данные – статей P. Weatherwax (1925), A. Arber (1927), E.J. Salisbury (1936), J.H. Kempton (1913), M.E. Stratton (1923).

Кроме теоретических трудов, в собрании имеются переводы и конспекты многих статей, описывающих строение зерновок и частей соцветия конкретных видов (Čelakovsky, 1889; Walker, 1906; Schuster, 1910; Weatherwax, 1916, 1917; Randolph, 1936; Arber, 1926, 1927, 1928, 1929; Holzner, 1882; Koernicke, 1896; Guignard, 1901; Poindexter, 1903; Persival, 1921; Andersen, 1927; Artschwager et al., 1929; Artschwager, McGuire, 1949; Blaringheim, 1920; Bonnet, 1937; Cannon, 1900; Caron-Edingen, 1918; Collins, 1918; Duval-Jouve, 1866; Guerin, 1898; Krauss, 1933; Kudelka, 1875; Michaud,

1944; Randolph, 1926; Stapf, 1904). Кроме обычных таксонов, здесь есть информация о таких редких и даже экзотических для нас родах, как *Lamarckia*, *Schysostachium*, *Gigantochloa* (Arber, 1926), *Cephalostachyum*, *Pariana* (Arber, 1927), *Saccharum* (Artschwager et al., 1929), *Euchlaena* (Cooper, 1937), *Bambusa*, *Coleanthus* (Schnarf, 1957), *Melocanna* (Stapf, 1904).

Материалы по онтогенезу представлены в статьях L.F. Randolph (1936), M. Raspail (1825), A. Wigand (1854), S. Banerjee, F. Wienhues (1965), C. Barnard (1955, 1956), O.T. Bonnet (1937, 1940, 1948), St. J. Golinski (1893), E.C. Miller (1919), S. Narayanaswami (1957), W.R. Philipson (1935), R.H. True (1893).

Эмбриологические сведения приводятся в публикациях D.C. Cooper (1937), U. Hamann (1962), K. Schnarf (1957), E.L. Stover (1937).

Многие из этих работ размещены в Интернете (Döll, 1868, 1870; Walker, 1906; Schuster, 1910; Weatherwax, 1916, 1917, 1923; Randolph, 1936; Arber, 1927, 1928, 1929, 1934; H.C. Cutler, M.C. Cutler, 1948; Wigand, 1854; Koernicke, 1896; Guignard, 1901; Poindexter, 1903; Persival, 1921; Andersen, 1927; Artschwager et al., 1929; Artschwager, McGuire, 1949; Baillion, 1893; Barnard, 1955; Bonnet, 1937, 1940, 1948; Cannon, 1900; Caron-Edingen, 1918; Collins, 1918; Cooper, 1937; Hamann, 1962; Jumelle, 1888; Kempton, 1913; Krauss, 1933; Michaud, 1944; Miller, 1919; Munro, 1868; Narayanaswami, 1957; Nozeran, 1959; Philipson, 1935; Randolph, 1926; Schnarf, 1957; Stapf, 1904; Stover, 1937; Stratton, 1923; True, 1893) и активно цитируются.

Наибольшей полнотой отличаются переводы статей C.G. Nees von Esenbeck (1825, 1830), E.R. Walker (1906), J. Schuster (1910), P. Weatherwax (1916, 1917, 1925), L.F. Randolph (1926, 1936), A. Arber (1926), M. Raspail (1825), E. Hackel (1881), E.J. Salisbury (1936), A.M. Andersen (1927), M. Astie (1964), S. Banerjee, F. Wienhues (1965), C. Barnard (1956), R.K. Bhide (1919), L. Blaringheim (1920), F. Bugnon, R. Genot (1964), J. Duval-Jouve (1866), P. Guerin (1898), U. Hamann (1962), H. Jumelle (1888), J.H. Kempton (1913), L. Krauss (1933), F. Kudelka (1875), E.C. Miller (1919), S. Narayanaswami (1957), R. Nozeran (1959), K. Schnarf (1957), O. Stapf (1904), M.E. Stratton (1923), R.H. True (1893). Многие из этих конспектов снабжены копиями рисунков.

Кроме полных переводов, в собрании есть большое число кратких конспектов и выписок основных в смысловом отношении мест, где формулируются взгляды авторов на предмет исследования (Roepert, 1844; Nägeli, 1846; Döll, 1868, 1870; Čelakovsky, 1889, 1895; Goebel, 1895; Weatherwax, 1923; Arber, 1927, 1928, 1929, 1934; H.C. Cutler, M.C. Cutler, 1948; Cruse, 1830; Wigand, 1854; Holzner, 1881, 1882; Koernicke, 1896; Guignard, 1901; Poindexter, 1903; Persival, 1921; Artschwager et al., 1929; Artschwager, McGuire, 1949; Baillion, 1893; Barnard, 1955; Bonnet, 1937, 1940, 1948; Cannon, 1900; Caron-Edingen, 1918; Collins, 1918; Cooper, 1937; Golinski, 1893; Michaud, 1944; Munro, 1868; Philipson, 1935; Stover, 1937).

Наряду с широко известными источниками есть переводы и конспекты работ, опубликованных в таких малодоступных изданиях, как «Agricultural Journal of India» (Bhide, 1919), «Naturalia Monspeliensia» (Nozeran, 1959), «Memoirs of Agricultural Experiment Station of Cornell University» (Stratton, 1923; Randolph, 1926).

Изучение плодов Geraniaceae занимало заметное место в творчестве Н.Н. Кадена. Этому вопросу посвящено несколько его работ (Каден, 1963, 1964; Каден, Лановая, 1963), а также раздел докторской диссертации.

В собрании переводов и конспектов морфологии, анатомии плодов и соцветий гераниевых посвящено 29 переводов, сделанных главным образом в 1953–1954 гг. Здесь имеются как конспекты и переводы отрывков из известных сводок (Bentham, Hooker, 1862; De Candolle, 1824; Endlicher, 1836; Engler, Prantl, 1896; Engler, 1912; Leclerc du Salbon, 1884; North American Flora, 1907), так и работы, посвящённые непосредственно исследованию карпологических структур гераниевых и близких семейств (Bosschere, 1912; Brandza, 1889; Clos, 1857; Dahlgren, 1945; Hedlund, 1902; Hofmeister, 1864; Irmisch, 1874; Jannicke, 1886; Klotzsch, 1836; Netolitzky, 1926; Olbers, 1885; Raunkiaer, 1887; Sauer, 1933; Seringe, 1838; Sorensen, 1911).

Многие из этих работ сохранили свою актуальность по сей день. Так, работы Ch. Bosschere, M. Brandza, D. Clos, T. Hedlund, W. Jannicke, Leclerc du Salbon, F. Netolitzky, H. Sauer, а также «North American Flora» размещены в Интернете и активно цитируются.

Особый интерес представляют полные переводы с немецкого и французского языков работ M. Brandza (1889), D. Clos (1857), T. Hedlund (1902), T. Irmisch (1874), W. Hofmeister (1864), C. Raunkiaer (1887), H. Sauer (1933), N.C. Seringe (1838), W. Sorensen (1911), посвящённых структуре гинецеев и плодов конкретных объектов из Geraniaceae и близких семейств. В ряде случаев переводы снабжены копиями рисунков. Хотя работа F. Netolitzky (1926) является классической и относительно доступной, ценность представляет подробный перевод с немецкого языка, снабжённый иллюстрациями.

Наряду с публикациями из относительно доступных изданий, в собрании переводов, посвящённых Geraniaceae, имеются конспекты и выписки из статей из относительно редких в наших библиотеках журналов, таких как «Abhandlungen herausgegeben von der Senkenbergischen Naturforschenden Gesellschaft» (Jannicke, 1886), «Victorian Naturalist» (Morris, 1933), «Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling» (Sorensen, 1911).

Небольшая подборка переводов по крестоцветным (5 работ) посвящена главным образом трактовке их гинецея. Помимо перевода из «Das Pflanzenreich», здесь есть конспекты работ M. Chadeaud (1954), A.J. Eames, C.L. Wilson (1928, 1930), снабжённые копиями рисунков.

Среди рукописного наследия Н.Н. Кадена особое место по праву принадлежит материалам к «Этимологическому словарю научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР» (далее – Словарь), над составлением которого Николай Николаевич работал в последние годы своей жизни. Этот грандиозный по замыслу, полноте и тщательности исполнения труд до сих пор не утратил своего значения. Работа над Словарем была им с помощью Н.Н. Терентьевой фактически закончена. Однако издать удалось только первую часть, содержащую названия растений на букву «А», да и то после его кончины (Каден, Терентьева, 1979). Во «Введении» к этому изданию изложена основная концепция Словаря, правила пользования им и разного рода комментарии. Это авторское «Введение» относится ко всем остальным частям Словаря. Рукопись Словаря также хранится в библиотеке кафедры и представлена в виде 32 папок (Каден, Б. г.). Материал расположен по буквам в порядке латинского алфавита, а также имеются разного рода дополнения, уточнения и указатели по группам букв.

Словарь знакомит с происхождением и смысловым значением научных названий растений. Он содержит названия и эпитеты: 1) дикорастущих растений бывшего СССР, а также всех ископаемых и не встречающихся в нашей стране растений, упоминаемых в 30-ти томах «Флоры СССР»; 2) дикорастущих растений, не вошедших во «Флору СССР», но перечисленных в сводках С.К. Черепанова; 3) дикорастущих и интродуцированных деревьев и кустарников, описанных в 6-ти томах «Деревья и кустарники СССР»; 4) декоративных растений открытого грунта; 5) тропических и субтропических растений, разводимых в оранжереях Главного ботанического сада РАН и Ботанического института РАН. Кроме того, в него вошли названия таксонов и эпитетов разного ранга (от отдела до формы), включая и синонимы. Подробно о структуре Словаря написано в том же «Введении» к изданной первой части.

В своё время В.Н. Тихомиров и С.А. Смирнова опубликовали статью о Словаре в «Бюллетене МОИП» (Тихомиров, Смирнова, 1992). В ней приведены примеры и показано, как и какую информацию можно получить, пользуясь Словарем. Вряд ли кто-нибудь лучше авторов статьи, учеников Н.Н. Кадена, подаст этот материал, поэтому приводим примеры из этой публикации (см. рисунок).

BROMELIACEAE, *árum f. plur.* Бромелиевые (Juss. — fam.)
Bromèlia ↑ + — áceae, унифицированный конечный элемент названий семейств. Bromeliales.

Anisantha, *ae f.* («Неравноцветница»; С. Koch — Poáceae).
От греч. *ánisos* неравный и *ánthos, eos* цветок. По различным цветкам в колоске: нижний — фертильный, следующий — тычиночный, остальные — стерильные. [Ссылки на источники.]

argenteo-marginatus, *a, um* (Bérberis⁺, Castánea⁺, Córnu⁺, Пех⁺, Quércus⁺, Thelycránia⁺) серебристо-окаймленный. От лат. *argenteus* ↓ серебристый и *marginátus* окаймленный (см.). По окраске листьев. [Ссылки на источники.]

borysthenicus, *a, um*, (Achilléa, ... Astrágalus, ... Centauréa, Corispérmum, Cymbária и т. д. — всего перечислено 36 родовых названий, в которых встречаются виды с данным эпитетом) днепровский. От греч. Borysthénes = лат. Borysthenes, *is m.* Борисфен, ныне Днепр. Георг.

Bucklandia, *ae f.* Бакландия (R. BR. ex Griff. — Hamamelidaceae). Búckland (1784—1856) английский священник, автор работ по геологии.

Daphne, *es f.* (Волчник; L. — Thymelaeáceae). Лат. транслитерация греч. *Dáphnē* — имени дочери Гея, которая, убегая от преследовавшего ее Аполлона, была принята матерью и превращена в лавровое дерево (*Dáphnē*). По сходству с лавром — листьями и плодами. [Ссылки на источники.]

decálvans, *gen. antis* (Alchemilla) лысеющий. От лат. *de-cálvo, áre* делать лысым. По опадению волосков.

Рисунок. Фрагмент страницы рукописи
Этимологического словаря названий растений

Во многих случаях в Словаре приведены практические комментарии к толкованию названий и эпитетов.

Материалы Словаря достаточно широко использовались и используются в учебном процессе студентов-биологов. Ещё при жизни Николая Николаевича было издано через Научно-методический кабинет МГУ учебное пособие «Латинские названия животных и растений» (Горностаев и др., 1974), которое было разослано во все университеты бывшего СССР. Специально для проведения летней полевой практики

студентов I курса биологического факультета МГУ было подготовлено учебное пособие «Этимологический словарь латинских названий растений, встречающихся в окрестностях Агробиостанции Чашниково» (Каден, Терентьева, 1975).

В наше время материалы Словаря были использованы, с учётом всех новейших данных в этой области, при написании учебного пособия к летней практике по ботанике для студентов первых курсов биологического факультета, факультета биоинженерии и биоинформатики и факультета фундаментальной медицины МГУ, проходящих практику на Звенигородской биостанции МГУ (Этимологический словарь..., 2008).

На кафедре хранится также рукопись Н.Н. Кадена «Конспект флоры Мали» (Kaden, 1967). Эта работа – итог «африканского периода» деятельности Николая Николаевича, когда он в 1967 г. в качестве эксперта ЮНЕСКО и лектора в Сельскохозяйственном политехническом институте в Катибугу работал в Республике Мали (Тихомиров, 1975).

В заключение ещё раз обращаем внимание коллег на доступность всех рукописных работ и переводов Н.Н. Кадена и возможность работать с ними на кафедре высших растений.

Литература

Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. 1974. Латинские названия животных и растений: Учеб. пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 147 с.

Каден Н.Н. Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР: [рукопись]. – М., Б.г. – 32 папки.

Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. 1975. Этимологический словарь латинских названий растений, встречающихся в окрестностях Агробиостанции МГУ «Чашниково» / Ред. В.И. Мирошенкова. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 203 с.

Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. 1979. Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР / Ред. В.И. Мирошенкова. – М.: Изд-во Моск. ун-та.– Вып. 1: А. 267 с.

Kaden N.N. 1967. *Conspectus Florae Maliensis = Abrégé de la Flore du Mali*: [рукопись] / République du Mali, Institut Polytechnique Rural; Université Lomonosov à Moscou. – Kati-bougou. IV, 158, V–LVII, [7] p.

Тихомиров В.Н. 1975. Николай Николаевич Каден (к 60-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. № 2. С. 146–151.

Тихомиров В.Н., Смирнова С.А. 1992. Н.Н. Каден. Этимологический словарь // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. № 5. С. 131–132.

Этимологический словарь латинских названий растений природной флоры окрестностей Звенигородской биостанции МГУ: Учеб. пособие к летней практике по бот. / Сост. А.Г. Девятов; отв. ред. А.К. Тимонин. 2008. – Тула: Гриф и К. 99 с.

ПРОФЕССОР Н.Н. КАДЕН В ВОСПОМИНАНИЯХ СТУДЕНТОВ КАФЕДРЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

К.П. Глазунова, Т.А. Остроумова (Макеева)

Glazunova K.P.†, Ostroumova T.A. MEMORIES OF STUDENTS OF THE DEPARTMENT OF HIGHER PLANTS OF PROF. N.N. KADEN.

На биолого-почвенном факультете МГУ им. М.В. Ломоносова мы специализировались по кафедре высших растений (1969–1972 гг.); в группе было 12 человек. Программа обучения по специальности включала объёмные теоретические и практические зимние спецкурсы и летние учебно-производственные практики. Заведующий кафедрой профессор Л.В. Кудряшов и ведущие преподаватели считали, что на летних практиках студенты-ботаники должны изучать растения в их естественных местообитаниях в разных природных зонах. Помимо флоры и растительности средней полосы Европейской части СССР (практики на Звенигородской биостанции, в Чашниково, в Мещёре), мы познакомились за период обучения и с растениями европейского севера на Белом море, и с растениями юга в Крыму (практику в Никитском ботаническом саду в январе – феврале 1971 г. вёл доцент В.Н. Вехов). Экспедиция в Закарпатье состоялась летом 1970 г. Л.В. Кудряшов направил руководителем этой практики профессора Николая Николаевича Кадена, а в помощь ему назначили лаборантку Нину Ефимовну Богданову (фото 1), которая всегда сердечно опекала студентов.



Фото 1. Нина Ефимовна Богданова за разборкой гербария

На факультете Н.Н. Каден был известен как опытный и успешный организатор самых ответственных факультетских мероприятий. Например, он был начальником летней практики первокурсников в Лужках и в Чашниково в 1950-е гг., руководил студенческими отрядами биолого-почвенного факультета на целине, но основной работой профессора Н.Н. Кадена был учебный процесс – чтение лекций, ведение практических занятий, приём экзаменов, руководство курсовыми, дипломными и аспирантскими работами. В научной работе Николай Николаевич специализировался на репродуктивной биологии и был широко известным карпологом. Студенты знали его как авторитетного, внимательного и доброжелательного преподавателя, поэтому все студенты нашей группы были рады при известии о назначении его руководителем практики в Закарпатье.

По заказу факультета автобаза МГУ предоставила для практики большую крытую экспедиционную машину и замечательного шофёра Николая. Не все студенты из нашей студенческой группы смогли поехать, поэтому Н.Н. Каден пригласил несколько студенток из пединститута г. Орехово-Зуево, где он преподавал по совместительству. Организованные Ниной Ефимовной, мы закупили продукты, быстро собрали и погрузили экспедиционные и личные вещи в машину, на которой по плану предполагалось проехать за два летних месяца по маршруту Москва – Киев – Канев – Белая Церковь – Львов – Ужгород – Чоп – Мукачево – Рахов – Ясиня – Апшинец – Москва. Н.Н. Каден определил цель практики – провести экспедиционное изучение региональной флоры и растительности природных зон Восточно-Европейской равнины и горных поясов Восточных Карпат. Для сбора гербария и проработки флоры студенты группы были разделены Н.Н. Каденом на «двойки» с конкретными темами работы, например «Флора горных хвойных лесов Восточных Карпат», «Флора широколиственных лесов Восточных Карпат», «Флора луговых равнинных растений», «Флора растений карпатских полонин» и т.д. Нашей «двойке» досталась тема «Флора сорных и заносных растений», по которой мы собирали гербарий и делали фотографии для общего отчёта об экспедиционной практике. Кроме того, мы собирали гербарий для курсовых работ; удалось привезти в Москву примерно по 250 гербарных листов манжеток и душистого колоска (*Alchemilla* – К. Глазунова; *Anthoxanthum odoratum* – Т. Макеева). Также, в помощь Н.Е. Богдановой, собирали и фиксировали материал для зимних малого и большого практикумов кафедры.

Быстро доехав до Киева, мы пробыли в этом красивом городе три дня. Июньским утром мы приехали в Центральный академический ботанический сад Киева, где у веера дорожек нас встретила Александра Трофимовна Артющенко, специалист по истории флоры и палинологии (фото 2). Она показала нам ухоженные участки систематики, полезных растений, дендрарий и альпинарий на террасированных склонах к Днепру. Николай Николаевич интересовался видовым составом растений вновь создаваемого участка редких видов Украины, а также давал консультации по карпологии. Затем мы поехали на Каневскую биостанцию Киевского университета, расположенную в лесном массиве на высоком берегу Днепра, познакомились со студентами и преподавателями. Для нас провели экскурсию по местной флоре; здесь мы начали собирать гербарий южных видов, отсутствующих в Подмосковье.



Фото 2. Экскурсия в Центральный академический ботанический сад, г. Киев (Украина). Сотрудница сада А.Т. Артюшенко (крайняя слева), Н.Н. Каден (третий слева) в окружении студентов

Город Белая Церковь, в котором мы провели один день, утопал в зелени. Н.Н. Каден повёл нас на экскурсию в дендрологический парк «Александрия», показал интродуцированные крупные хвойные и цветковые, рассказал о ландшафтном способе устройства парка. Эту бывшую дворянскую усадьбу украшали декоративные «Руины» и скульптуры, которые уже разрушались, да и старый дворец не сохранился. Посередине широкой поляны замечательно красивым было цветущее дерево *Liriodendron tulipifera*. Николай Николаевич признался, что сам впервые видит цветущий *Liriodendron*. Выстроив «живую пирамиду» из трёх студенток, мы смогли достать из высокой кроны цветки для фиксации. На соседствующих с парком плантациях клубники шёл сбор ягод. Николай Николаевич купил на всех два ведра душистой спелой клубники, чтобы витамины дополнили наш экспедиционный рацион. От г. Белая Церковь на запад в сторону Львова шла дорога, обсаженная деревьями обильно плодоносящей черешни. Особенно много было таких деревьев в небольших городках и сёлах. Однажды на остановке, когда мы закупали продукты в сельском магазине, студентки не выдержали картины изобилия ягод и залезли на деревья полакомиться. Николай Николаевич стыдил нас, что ведём себя слишком вольно; пришлось спускаться с деревьев на виду сельчан, но они нас не ругали. Ещё вспоминается очень ухоженное село Малиновка, родное село Н.С. Хрущёва. Местные жители поведали нам, что мы очень худенькие девочки, не то что местные барышни.

Открытием красоты и гармонии старинного европейского города стал для нас г. Львов. Мы были в университете на кафедре ботаники (там Кадена надолго задержали для консультаций), гуляли по городу и с восторгом рассматривали на улицах и во дворах огромные цветущие катальпы, платаны и болотные кипарисы (*Taxodium distichum*) с корнями-пневматофорами. Уезжая из Львова на юго-запад, миновали невысокий Ужковский перевал и приехали в небольшой и очень озеленённый г. Ужгород. Местная газета оперативно известила горожан о прибытии в Ужгородский университет «группы студентов Московского университета во главе с профессором Кадером» – так и написали! Ужгородский дендролог Стефан Стефанович Фодор провёл экскурсию по городу и показал приёмы озеленения, которые использовали в

XIX и начале XX вв. венгерские ландшафтные архитекторы. Биологи университета рассказали нам о растительности Закарпатья, о предгорьях и хребтах Карпатских гор, Полонинах, реках и Закарпатской низменности; пригласили на биостанцию Ужгородского университета на полонине Руна. Советовали посетить Карпатский заповедник в Черногорье.

Наш маршрут лежал теперь к предгорьям Полонинского хребта. Недалеко от села Глубокое, расположенного на равнине, мы начали подниматься в пояс широколиственных лесов. Николай Николаевич привёл нас в настоящий буковый лес. В яркий солнечный день мы оказались как бы внутри высокого храма. В его тенистых сводах прямые стройные стволы бука напоминали колонны, солнечные лучи блестели сквозь тёмную листву в кронах и мелькали зайчиками на ковче низкой травы. Возражение вело далеко в воздушное пространство среди уходящих вверх тёмных стволов и струящихся светлых лучей... Николай Николаевич не торопил нас уезжать, он тоже любовался буковым лесом... Конечно, он рассказал нам и о том, что здесь, в Карпатской подпровинции Центрально-Европейской провинции, находится восточная граница ареала *Fagus sylvatica*, и о фитоценозе букового леса.

Мы поднимались выше в горы сквозь пояс еловых лесов; вблизи можжевельников редколесий остановились, достигнув пояса высокогорных лугов. Цветущие растения необъятного луга создали под солнцем незабываемую яркую картину. Впервые мы увидели не на фотографиях, а в природе арнику горную, горечавку жёлтую, разные лютиковые и губоцветные, познакомились с краснокнижными видами *Astrantia major*, *Lilium martagon*, *Allium ursinum* и др. Много экземпляров прекрасных растений мы заложили в гербарий. Ещё выше в горах появилась альпийская растительность. На самом высокогорье Полонины Руна мы провели около недели на биостанции Ужгородского университета, экскурсировали по окрестностям, гербаризировали (фото 3). Николаю Николаевичу с трудом удавалось собрать группу на маршруте, потому что было много интересного и все далеко расходилось, хотя и были в поле видимости на просторной Полонине. Вечерами показывали друг другу находки.



Фото 3. Закарпатская область, Ужгородский район. Полонина Руна.
Вдали – домики биостанции Ужгородского университета.
Студенты на экскурсии

Из-за наступивших пасмурных дней и плохого высыхания растений в гербарии решили уехать раньше запланированного срока и спустились с Полонины вновь в Закарпатскую низменность, отыскивая природные местообитания редких растений. Например, около г. Чоп мы нашли водоёмы с *Marsilea*. Пока мы собирали гербарий, нас заметили пограничники. Совсем неожиданно рядом с нашей машиной оказался БТР, у нас всех проверили документы, а затем довольно долго сопровождали нашу машину. Мы направились на восток в сторону г. Рахов по шоссе вдоль реки Тисы и южной границы государства. В городках и посёлках знакомились с местными обычаями и промыслами, рассматривали деревянные храмы и красивые белые домики жителей, украшением которых всегда служили полные цветущих растений палисадники. Своеобразная гуцульская архитектура очень гармонично вписывается в облик гористого ландшафта.



Фото 4. Закарпатская область, Раховский район. Яблоницкий перевал.
Студентка Т.А. Макеева (Остроумова) на экскурсии

Дорога от г. Рахов к Яблоницкому перевалу (фото 4) сначала шла в предгорьях вдоль реки Чёрная Тиса, а затем поднялась в лесной пояс; вдаль мы увидели горную цепь и конус горы Говерлы – самой высокой точки (2061 м н. у. м.) Черногорского хребта Восточных Карпат. Проехали г. Ясиня и направились вдоль реки Апшинец. Мы поселились совсем одни на три недели в двухэтажном доме базы географического факультета МГУ «Апшинец» (по предварительной договорённости Н.Н. Кадена с деканатом геофака); позже к нам присоединилась группа студентов-гуманитариев МГУ. Вот тут-то Нина Ефимовна организовала с дежурными отличное четырёхразовое питание, пользуясь замечательными плитами в столовой биостанции, что было очень хорошо после того, как дежурные готовили обеды на маршрутах с помощью гудящей паяльной лампы. Дни были заполнены экскурсиями, сбором растений, а вечерами мы сушили и приводили в порядок гербарий – иногда до поздней ночи.

Николай Николаевич контролировал нашу работу и собирал карпологический материал, благо погода стояла отличная. Разгружённая машина стала лёгкой, и наш шофер Николай – ас в своём деле – вывозил оперативные группы под руководством Кадена в гористые ущелья Карпатского заповедника – вверх вдоль ручья Апшинец

(фото 5) практически до тех мест, где горы сходились, а на дороге были завалы из крупных камней. Возвращались на базу ночевать и закладывать в прессы гербарий. Никто не хотел дежурить на базе, все хотели в маршруты. Большинство растений в набранном большом гербарии мы успели определить до видов по толстой книге «Визначник рослин України» (1965). Тогда это был самый современный и полный определитель растений Украины. Так как он составлен на украинском языке, то мы сделали список переводов терминов на русский язык. Руководил этим Николай Николаевич, всегда поощрявший тех, кто хотел освоить новые для себя языки. Некоторые украинские термины созвучны русским, а звучат очень трогательно. Потом зимой, после экспедиции, мы вспоминали квітки, віночки и кошики. А Николай Николаевич требовал от нас самостоятельной работы. Мы договорились, что он будет только помогать нам переводить термины, а определение растений – задача самих студентов. Он терпеливо объяснял, что такое «листя чергові», «стебелі дуже разгалужені» или «лусочки». Но если кто-нибудь из студентов кричал через всю комнату: «Николай Николаевич, а какие лусочки у этого растения?», то профессор сердито советовал рассмотреть растение самим. Он не боялся сказать, что не знает какого-то растения, нередко сам проходил по ключу и уточнял определение.



Фото 5. Закарпатская область, Раховский район.

Урочище Ворожищик в верховьях ручья Апшинец.

Слева направо: Н. Сухорукова, шофёр Николай, Т. Макеева (Остроумова),
справа сидит Н.Н. Каден, вверху в кузове В. Толочко

С большой благодарностью к Николаю Николаевичу хочется вспомнить его разрешение совершить восхождение на гору Петрос (2020 м. н. у. м., Черногорский хребет, Карпатский заповедник), что мы и совершили за полный летний день с утра до вечера, набрав почти по две сотни листов гербария. Мы сознательно поднимались не по туристской тропе, а произвольно, в поисках нужных растений. Кучевая облачность стояла низко, не было жарко. У вершины горы в западине рельефа мы обнаружили, как ни странно, небольшое болотце со сфагнумом. Впервые увидели настоящий цветущий белозор (*Parnassia palustris*). Спуск был также не по тропе, мы попали в заросли ольшаника, пробирались по крупным скальным выступам, пришлось скользить на четвереньках, но мы спасли полные раздувшиеся гербарные папки. Разбирали и перекладывали растения уже ночью. Воз-

вращались в Москву через г. Ивано-Франковск. Практика в Закарпатье осталась незабываемым ярким событием студенческих лет. Своим успехом практика обязана её организатору и руководителю – Николаю Николаевичу Кадену. Позже стало известно, что Л.В. Кудряшов и Н.Н. Каден обсуждали возможности летней практики на Алтае для студентов на следующий год, но она не реализовалась из-за дальности поездки на машине.

Вспоминая сейчас студенческие годы, наши летние поездки и занятия, нашу дипломную 516-ю аудиторию, хочется поблагодарить кафедру. Нас приучили серьёзно относиться к учёбе, не пропускать занятия; экзамены у нас всегда принимали строго. На 4 и 5 курсах три семестра Николай Николаевич читал нам лекции по систематике цветковых растений (по А.Л. Тахтаджяну, 1966) и провёл очень большой практикум, во время которого мы проанализировали и зарисовали строение цветков у представителей нескольких сотен видов покрытосеменных из коллекции кафедры (она и теперь включает около 800 видов влажных образцов, а карпологическая коллекция занимала целую комнату). Рассказывая о тропических семействах, Каден показывал фотографии и коллекционные материалы, которые он привёз на кафедру из экспедиций во Вьетнаме и Мали.

В лекциях Николай Николаевич давал логическую схему построения филогенетической системы на основе сравнительно-морфологического и других методов. Он показал нам фундаментальные основы науки, логику постановки задач и принятия решений. Например, запомнилось как общая рекомендация, что для карпологического изучения видов покрытосеменных недостаточно материала только плодов, а следует изучить развитие цветка, чтобы выявить (в свете преемственности функций) преобразования структурных элементов цветка, которые будут доминировать в зрелом плоде. Структурное единство бутона, цветка и плода подчёркивал ещё К. Линней, рекомендуя использовать для этой репродуктивной единицы термин «фруктификация». Плод есть преемственная структура относительно цветка, специализированная в зрелом состоянии (в терминальный период развития) для выполнения функции созревания и распространения семян. Эту позицию подкрепляют многочисленные специальные статьи Н.Н. Кадена и его учеников – С.А. Смирновой, В.Р. Кондорской, В.Н. Тихомирова и других.

На занятиях практикума по систематике растений мы, получив задание, препарировали и рисовали цветки видов разных семейств покрытосеменных, а Николай Николаевич за своим столом работал с большой картотекой латинских названий растений. Он владел ведущими европейскими языками и, ратуя за глубокое освоение студентами специальности, вводил латинский язык в обучение ботаников, факультативно читал нам курс латинского языка. Так как он носил во внутреннем кармане пиджака список исключений из правил ударения в латинских названиях, то к нему можно было подойти за справкой в любое время и получить точный ответ. Его огорчала безграмотность в употреблении латинских названий и в произношении. Исправления в работах студентов и стажёров он делал настойчиво, но деликатно. Он мечтал издать учебник латинского языка для ботаников, а успел опубликовать (совместно со своей верной помощницей Наташей Терентьевой) справочники по латинским названиям растений агробиостанции «Чашниково» и СССР (вышел том с буквой А). В рукописях хранятся его многочисленные переводы немецких текстов трудов европейских классиков ботаники.

Встречаясь с Николаем Николаевичем каждый день на занятиях или на практике, мы ощущали себя в атмосфере доброжелательности и серьёзного отношения к профессии. А теперь, с годами, приходит понимание, что личность Николая Николаевича Кадена была так гармонична, многогранна, исполнена стремлением усовершенствовать мир и поделиться своими знаниями, что на нас он оказал судьбоносное влияние. Благодарим судьбу за такого Учителя.

Литература

Визначник рослин України / Ред. Д.К. Зеров. 1965. – 2-е випр. і доп. изд. – Київ: Урожай. – 876 с.

Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука. – 610 с.

ВСПОМИНАЯ ЛЕКЦИИ ПРОФЕССОРА...

Т.В. Лаврова

Lavrova T.V. REMEMBERING PROFESSOR'S LECTURES...

В 1971 г., после двух первых лет обучения в разных группах на биологическом факультете МГУ, мы стали студентами третьего курса кафедры высших растений, избрав ботанику в качестве дальнейшей специализации. Нас было восемь студентов: А. Вишняков, Е. Ключков, Т. Клычкова, Е. Косицына, Т. Лаврова, Н. Матвеевко, В. Труфанова и А. Чичёв.

Мои первые студенческие впечатления о кафедре: прохладные высокие коридоры, манящие, завораживающие витрины-выставки ботанических редкостей – тропических плодов (сухих и заспиртованных) из далёких стран. Двери с табличками, на которых написаны имена и должности научных сотрудников и преподавателей кафедры. И, конечно, самый важный кабинет с кожаным диваном и креслами, куда мы заходили всегда с трепетом – кабинет Н.Н. Кадена. Николай Николаевич – заведующий кафедрой, профессор, крупный учёный. Он средних лет, красивый, с серебристой шевелюрой, всегда в безукоризненном костюме с галстуком.



Н.Н. Каден и В.Н. Павлов (слева), май 1974 г., защита дипломов на кафедре высших растений

Наше профессиональное обучение на кафедре началось с изучения основного курса – систематики цветковых растений. Лекции по систематике читал Н.Н. Каден. Его лекции были для нас увлекательнейшими. Во-первых, это главный наш предмет, позволявший приблизиться к постижению многообразия растений с помощью их классификации. Во-вторых, лекции читал сам Николай Николаевич, излагая материал в хорошей академической манере превосходным языком. Задавая нам вопросы, он порой хитро прищурился и едва улыбался, а глаза светились очень по-доброму. Говорил Николай Николаевич спокойным ровным голосом, без излишних эмоций. Весь интерес был в самом предмете, в логичном построении лекций, в их объёме и полноте. Обширные знания, грамотная речь, манера поведения, внешний облик – всё в нём было абсолютно гармонично. Для нас Н.Н. Каден олицетворял классический тип русского профессора университета. Конспекты его лекций у меня сохранились. Заглядываю, вчитываюсь – до сих пор это кладёзь знаний!

В лекциях изложена история систематики, приведены имена древних мыслителей, философов, ботаников, названия и основные сведения об их работах, принципы древних классификаций, появление первых «травников» с описанием растений и первых ботанических садов. Подробно рассказано о периодах искусственных, затем естественных и, наконец, филогенетических систем; разобраны принципы построения, а также отмечены достоинства и недостатки наиболее известных из них. За основу изложения им была принята самая современная в то время система А.Л. Тахтаджяна (1966). Далее описаны общие признаки строения и развития покрытосеменных растений, включая процесс оплодотворения, теории строения цветка, различия между классами двудольных и однодольных. Характеристики таксонов в лекциях были выстроены по единой схеме с обязательным выделением эволюционно продвинутых и примитивных признаков. В описаниях порядков и семейств Николай Николаевич приводил сведения о географическом распространении, данных морфологии и анатомии с эволюционной оценкой признаков, обращал внимание на родство таксонов. Для семейств он указывал большое число представителей с их главными особенностями и использованием. Лекции Н.Н. Кадена отличало предельно чёткое и ясное изложение материала, сопоставимость характеристик порядков, позволяющая проследить ступени эволюции отдельных таксонов и признаков.

Иногда Николай Николаевич рассказывал о своих собственных ботанических путешествиях. Его рассказ о тропиках Вьетнама, где ему удалось побывать в те годы, запомнился надолго. Он был очень красочным, живым, с юмором. Безусловно, личное знакомство и изучение флоры других областей позволяет ботанику, особенно преподавателю, не только провести научные исследования, но и поделиться личными впечатлениями со студентами. Такой рассказ или лекция резко отличается от книжного изложения и откладывается в памяти на долгие годы. Изучение далёких от нас тропических семейств растений Николай Николаевич сделал для нас не просто доступным, но и захватывающим, занимательным и любопытным.

Про плод дуриана (сем. *Bombacaceae*) я впервые услышала на его лекции. Ярчайшее описание его божественного вкуса в сочетании с отвратительным запахом («вкус сливочного пирожного, протянутого через канализацию») осталось в памяти навсегда, породило равнодушие к тропикам и тропическим плодам, пробудило, казалось, неосуществимое тогда желание побывать в регионах дождевых тропиче-

ских лесов. Благодаря его блестящему изложению, запомнились и такие тропические семейства, как Анноновые, Страстоцветные, Кариковые, Миртовые и другие.

Прошли десятилетия. Посетить тропические страны теперь стало вполне реальным, сбываются давние мечты. Я с восторгом смотрю на хлебное дерево, родственник ему джекфрут с огромными соплодиями, папайю с громадными кружевными листьями на верхушке и висящими под ними прямо на неодревесневшем стволе продолговатыми плодами, величественное дерево манго. Держа в руках плод анноны, открываю «флоры» и определители, вспоминаю лекции Кадена – определяю вид и пробую!

Как карполог Николай Николаевич, естественно, уделял большое внимание в своих лекциях строению и эволюции плодов, приводил собственную систему их классификации. Все полученные знания закреплялись, детализировались на большом практикуме по систематике растений, который проводила Нина Ефимовна Богданова. Профессор интересовался успехами студентов на практических занятиях, просматривал выполненные нами ботанические рисунки. Экзамена по систематике растений мы ждали с волнением и готовились очень серьезно. Прошло уже 42 года, я не помню все дисциплины в расписании третьего курса, даже и по кафедре, но курс систематики, безусловно, выделялся как главный и по сути предмета и, конечно, благодаря высокому уровню преподавания и значимости лектора. Сдавать экзамен Николаю Николаевичу было не трудно. Заинтересованность студентов в изучаемой дисциплине в соединении с профессионализмом и масштабом личности преподавателя приводит, как правило, к хорошему результату. Достойным завершением курса систематики растений для студентов служила летняя ботаническая практика в составе Мещёрской экспедиции, которой руководил Вадим Николаевич Тихомиров. Значение полевой практики для студента-ботаника вообще трудно переоценить, особенно если эту практику вёл такой крупный талантливый флорист и систематик, как В.Н. Тихомиров, а студенты работали вместе с опытными сотрудниками кафедры и Ботанического сада.

Читая курс систематики растений, профессор параллельно обращал внимание студентов на правильную постановку ударений в латинских названиях таксонов, объясняя основные правила, рассказывал о происхождении тех или иных названий растений. Благодаря таким урокам латынь, безусловно, делается ближе и понятнее для биолога, становится его вторым научным профессиональным языком. Н.Н. Каден был даже в те давние годы уникальным профессором ботаники, владеющим не только латинским, но и греческим языками. А мы были счастливицами, которым удалось прослушать специальный курс Николая Николаевича для ботаников по латинскому языку со всеми спряжениями глаголов и склонениями существительных. Среди его многочисленных научных трудов есть и учебные пособия по латинскому языку для студентов (Горностаев, Забинкова, Каден, 1971; Каден, Терентьева, 1975 и другие).

К этим книгам и записям лекций по латинскому языку я с благодарностью обращалась позже, когда в своей научной работе по систематике зонтичных мне приходилось составлять первоописания новых таксонов на латыни.

Один из новых родов, выделенных нами (Пименов, Тихомиров, Лаврова, 1986) в результате критической ревизии группы *Foeniculinae* (*Apiaceae*), был назван в честь Н.Н. Кадена – *Kadenia Lavrova et V.N. Tikhom.* Этот род включает два вида: *K. dubia* (Schkuhr) Lavrova et V.N. Tikhom. [*Seseli dubium* Schkuhr; *Cnidium dubium*

(Schkuhr) Thell.] – Кадения сомнительная, или Жгун-корень, произрастающий в средней полосе Европы, в Сибири и Казахстане, и более редкий вид *K. salina* (Turcz.) Lavrova et V.N. Tikhom. (*Cnidium salinum* Turcz.) – Кадения солончаковая, распространённая в Восточной Сибири, Монголии и в северных районах Китая, на солонцеватых, сырых лугах.

Вадим Николаевич Тихомиров проводил свои первые научные исследования строения гинецея и плода зонтичных будучи аспирантом Н.Н. Кадена. Моя научная деятельность началась на третьем курсе под руководством В.Н. Тихомирова с изучения карпологии рода *Torilis* Adans. (Apiaceae), нуждавшегося в уточнении систематического положения. Такая преемственность поколений привела к развитию темы карпологии как источника, поставщика основных диагностических признаков для систематики отдельных таксонов зонтичных. В систематике зонтичных карпологические признаки оказались самыми весомыми (по сравнению с остальными), давая наибольшее число постоянных характеристик. Описание рода *Kadenia* – это наша дань уважения и благодарной памяти Николаю Николаевичу.

Опоздать на лекции профессора считалось просто невыносимым. Будучи предельно чётким, аккуратным, пунктуальным, обязательным, он подавал нам пример достойного поведения. Николай Николаевич был всегда корректным и сдержанным, хотя отношение его к студентам было тёплым, заинтересованным и в то же время требовательным. Мы его очень уважали. Яркая гармоничная личность, талантливый учёный, скромный, красивый внешне и внутренне человек – его образ очень чётко сохраняется в памяти.

Лекции, занятия с нашими профессорами и преподавателями, прослушанные в юношеские годы, воспринятые пытливым умом, дали нам твёрдый фундамент, базу для дальнейшей исследовательской и педагогической работы. Преподавателей кафедры и студентов объединяла общая увлечённость предметом, сознание принадлежности к традициям Московского университета и кафедры.

Литература

Горностаев Г.Н., Забинкова Н.Н., Каден Н.Н. 1971. Правила произношения латинских названий животных и растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 31 с.

Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. 1975. Этимологический словарь латинских названий растений, встречающихся в окрестностях агробиостанции МГУ «Чашниково». – М.: Изд-во Моск. ун-та. 201 с.

Пименов М.Г., Тихомиров В.Н., Лаврова Т.В. 1986. Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (Umbelliferae-Apioideae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. № 2. С. 90–98.

Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука. 620 с.

О ПОЕЗДКЕ НА ЦЕЛИННЫЕ ЗЕМЛИ ПОД НАЧАЛОМ Н.Н. КАДЕНА

Н.А. Березина

Berezina N.A. ON A WORKING TRIP TO THE VIRGIN LANDS UNDER THE COMMAND OF N.N. KADEN.

В июле 1956 г. большая группа первокурсников биофака, не закончив летнюю практику в Чашникове, с энтузиазмом отправилась в Казахстан, на так называемые целинные земли на уборку урожая. Мы, будущие ботаники, отправившиеся на «целину», уехали именно с ботанической части практики. И нам, будущим ботаникам, повезло, что руководителем целинного студенческого отряда стал Н.Н. Каден. Благодаря ему мы получили массу сведений о растениях казахских степей, в значительной степени восполнив потерянную ботаническую практику.

Мы несколько суток (может быть, неделю) добирались до Кустаная в вагонах-теплушках (так называемых «телятниках»), где были устроены нары. В других товарных вагонах ехали студенты других факультетов. В самые первые часы при распределении людей по вагонным отсекам проявился организаторский талант Николая Николаевича и, конечно, его многолетний опыт начальника летних студенческих практик. Запомнились его вездесущая фигура в плащ-палатке, чёткие распоряжения и команды. Всё было им учтено: разбивка на бригады, поочерёдное дежурство, назначены ответственные за наличие свежей воды, организовано питание и другие бытовые подробности.

До Кустаная мы добирались долго, вне железнодорожного расписания, постоянно ощущая «недрёманное око» Н.Н. Эта долгая дорога оставила очень хорошее впечатление: вспоминаются общение с однокурсниками, литературные и научные обсуждения, песни, наблюдения за сменой ландшафтов, за жизнью людей на частых и долгих остановках.

В Кустанайской области, в совхозе, куда нас распределили, Н.Н. энергично распорядился, указывая, где ставить палатки, организовал быт. Мы расселились в палатках по бригадам.

Сначала, до созревания урожая, мы работали на прополке сахарной свёклы. Запомнилась невыносимая жара, палящее солнце, жажда, очень длинные грядки, уходящие за горизонт. Нормы были, по нашим меркам, огромные. Не имея опыта сельскохозяйственных работ, дневную норму почти никто выполнить не мог. Старый казах ежедневно привозил в поле огромную бочку с холодной колодезной солоноватой водой, которую при 40-градусной жаре мы потребляли в невероятных количествах. Н.Н. чётко и строго всех проинформировал, что при большой жаре, обезвоженном организме, нельзя сразу пить много воды, а также обязателен головной убор. Работали и на бахче. Но главное впечатление – обширные золотистые поля созревшей пшеницы. Комбайны сгружали зерно в грузовики, везли его на ток. Мы работали на току: необходимо было просушить свежее зерно, и мы его «перелопачивали» специальными совками (плицами). Потом по очереди ездили в Кустанай сопровождающими сдавать зерно на элеватор, где грузовики взвешивали, зерно сгружали и выдавали квитанции. Дороги на степных просторах были плохие, машины подсакивали на ухабах и ямах, дороги были засыпаны зерном.

Раза два мы ходили в гости в казахский аул по приглашению местных жителей, объяснялись с помощью нашей однокурсницы-татарки, которая переводила наши рассказы о Москве и МГУ. Периодически удавалось выходить в степь на самостоятельные ботанические экскурсии. Флоры мы не знали и приносили вырванные травы Николаю Николаевичу. Он называл растения, давал краткие сведения по морфологии и экологии, мы записывали. По-видимому, Н.Н. экскурсировал и сам: по злакам и осокам, собранным где-то в окрестностях, он провёл целое занятие. Благодаря этим сведениям исчезло ощущение упущенного ботанического образования. Впечатления от степи (ещё не всё было распаханно) были очень яркие: заросли степной вишни, обильный её урожай, солончаки с выцветами солей, обилие солянок сем. маревых, сильный разогретый запах полыни...

По окончании работ в конце августа мы получили какие-то деньги и памятные подарки в виде книг из кустанайского книжного магазина. Вероятно, это в значительной степени было организовано Н.Н. Книги были с благодарственными надписями, подписями начальников и с круглой лиловой печатью. Н.Н. с интересом и иронией внимательно наблюдал за каждым получающим так называемую зарплату, первую в жизни каждого из нас. Некоторые поёживались от этого пристального наблюдения и (несомненно) каких-то психологических или иных выводов.

Уезжали, когда начались уже ночные заморозки, оставляя за собой огромные бурты пшеницы, оставленные на полях под дождём. Зерно разогревалось, от него шёл пар, оно прорастало (элеваторы не смогли вместить урожай). Масштабы потерь ошеломляли.

Обратный путь показался нам комфортным, так как вагоны были пассажирскими – и это несмотря на то что в вагонах было душно (вентиляция не работала), народу было много, студенты размещались и на верхних багажных полках.

Мы, члены той кустанайской бригады, закончившие разные кафедры биофака, иногда собираемся вместе. Яркие впечатления за годы не померкли. С годами всё больше понимаем и ценим важную (и блестящую) организаторскую и педагогическую роль Н.Н.: было чему поучиться.

К ВОПРОСУ О ГЕТЕРОЭРЕМОКАРПИИ У БУРАЧНИКОВЫХ

В.Ю. Алёнкин, Р.П. Барыкина

Alyonkin V.Yu., Barykina R.P. TOWARDS THE PROBLEM OF HETEROEREMOCARPY IN THE BORAGINCEAE. Heteroeremocarpy is one of the kinds of heterocarpy (Voitenko, Oparina, 1985). Heterocarpy is a typical feature of annual plants, but biennials and perennials sometimes have it too. Heterocarpy manifests in unequal abscission of erems and results in winter or spring forms of plants. It affects the structure of monocarpic shoots (rosette to half-rosette in winter plants and elongated in spring counterparts), the volume of buds, the branching mode, the seasonal rhythm of leaf development and plant morphogenesis, the ratio of virgin and generative stages. Reproductive stage of the spring plants outpaces that of the winter ones. Heteroeremocarpy is of great importance for species surviving.

У большинства внетропических бурачниковых плод ценобий (термин «coenobio» впервые введён С.Ф. Бриссо де Мирбелем (Brisseau-Mirbel) в 1815 г.), распадающийся при созревании на 4 нераскрывающихся эрема (термин «eremus» введён К.Г. Несом фон Эзенбеком (Nees von Esenbeck, 1821)). Среди многочисленных работ, посвящённых изучению ценобия (Артюшенко, Коновалов, 1951; Левина, 1957, 1987; Артюшенко, Фёдоров, 1986), особое место занимает публикация Н.Н. Кадена и Т.П. Закалюкиной (1965). Проведённые этими авторами тщательные сравнительно-морфологические и анатомические исследования ценобия в ходе его развития у разных представителей позволили сделать убедительный вывод о нём как о высокоспециализированном типе плода. В 1917 г. Р.Г. Бетнером было высказано предположение о присутствии у бурачниковых выраженной в той или иной степени структурной и физиологической неоднородности эремов в пределах одного ценобия, что позже было подтверждено другими исследователями (Lotská, 1974; Войтенко, Опарина, 1985, 1987; Опарина, 1997; Барыкина, Алёнкин, 1999, 2002). В частности, на примере *Echium vulgare* L., *Lithospermum arvense* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. и *L. barbata* (Vieb.) Guerke, В.Ф. Войтенко и С.Н. Опарина (цит. раб.) продемонстрировали существенное различие эремов в ценобии по форме, весу, размерам, характеру развития эпизоохорных придатков, способности отделения от карпобазиса, способу диссеминации, а также по экофизиологическим особенностям покоя и прорастания. Это явление получило название гетерозремокарпии, особого подтипа гетерокарпии (Войтенко, Опарина, 1987).

Существует довольно много данных по анатомическому строению гетероморфных эремов (Янишевский, 1927; Федосеева, 1935, 1956; Hilser, Richter, 1982; Giberti, 1981; Войтенко, Опарина, 1987; Смирнова, 1986; и др.), однако относительно мало исследований о влиянии гетерозремокарпии на динамику развития растения, особенности формирования его побеговой системы, адаптацию к условиям местообитания. Здесь следует упомянуть работы Р.Г. Бетнера (1917), Ф.П. Любича (1951), Р.П. Барыкиной и В.Ю. Алёнкина (1999, 2002), в которых показано, что структурная и физиологическая неоднородность эремов при гетерозремокарпии может привести к возникновению сезонных форм – яровых и озимых, которые по совокупности морфолого-анатомических признаков вегетативных органов растения, особенностям онто- и морфогенеза резко отличаются друг от друга.

Однако до сих пор неясно, как широко распространена гетерокарпия у бурачниковых, в каких формах она проявляется, как влияет на сроки и особенности прорастания, дальнейший онтогенез, биоморфологические особенности растения.

Материал и методика

Объектами нашего исследования послужили представители 11 видов из 8 родов: *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Asperugo procumbens* L., *Symphytum cordatum* Wald. et Kit., *S. tuberosum* L., *S. caucasicum* Bieb., *S. × uplandicum* Nym., *Borago officinalis* L., *Brunnera sibirica* Stev., *Lycopsis arvensis* L., *Lithospermum arvense* L., *Echium vulgare* L., различающиеся продолжительностью жизни и обладающие во взрослом состоянии разной жизненной формой.

Наблюдение за ростом и развитием плодов, сбор гербария, материала для морфологического и анатомического анализа проводили в природе на территории Звенигородской биологической станции МГУ (Московская область, Одинцовский район), в областях Калужской, Орловской, Липецкой, на территории Молдовы (район Ботаника, г. Кишинёв), Украины (Одесская область, д. Коблево), а также в культуре: альпинарий, участок систематики Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; теневой участок, оранжереи Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН; дендрарий, альпинарий, участок систематики Ботанического сада АН Республики Молдова.

При морфологическом анализе ценобиев и эремов внимание было обращено на размеры (длина, ширина), форму, цвет, характер элайсомы и др. Для изучения анатомического строения плодов образцы фиксировали в разные фазы зрелости в 70° этиловом спирте. Для размягчения сухих плодов использовали смесь этилового спирта, глицерина и воды (1:1:1). Срезы делали от руки и обрабатывали по методике приготовления постоянных препаратов (Барыкина и др., 2004).

Строение зародышей изучали после их извлечения из эремов, предварительно выдержанных на влажной фильтровальной бумаге в течение от 6 часов до одних суток с тем, чтобы легче можно было снять перикарпий и семенную кожуру и извлечь зародыш. Микроструктуру исследовали на продольных и поперечных срезах, сделанных по всей длине оси зародыша.

Обсуждение результатов и заключение

Проведённые нами исследования эремов травянистых бурачниковых подтвердили данные В.Ф. Войтенко и С.Н. Опариной (1985, 1987) о наличии у некоторых из них выраженной в той или иной степени структурной и физиологической неоднородности диаспор в пределах одного ценобия (гетерозермокарпия). В частности, нами установлено, что у *Echium vulgare* все четыре эрема ценобия, будучи по размерам, форме и окраске более или менее одинаковыми, различаются между собой по времени и последовательности отделения от карпобазиса: один из эремов (адаксиальный) долгое время остаётся в чашечке, в то время как три других при созревании легко и рано осыпаются. Однако гетерозермокарпия у этого вида носит факультативный характер и обнаруживается не во всех ценобиях одной особи. В богатом гетерокарпными видами роде *Lappula* физиологическая и морфологическая неоднородность эремов отчётливо выражена у *Lappula squarrosa*. Она проявляется в одновременном их отделении от карпобазиса, мощности развития эпизоохорных придатков – шипов и шипиков, быстроте набухания. При изучении плодов у *Lycopsis arvensis* нами также обнаружена гетерозермокарпия, ранее не отмеченная для этого вида и выражающаяся в неодинаковой окраске и разной степени сформированности отдельных эремов ценобия.

В целом следует отметить, что по результатам нашего исследования гетерокарпия присуща в основном однолетним видам, реже – двулетним (*Lappula squarrosa*, *Echium vulgare*) и, как исключение, встречается у многолетних (представители рода *Symphytum*). Независимо от жизненной формы эремы разных видов характеризуются некоторыми общими чертами анатомического строения: наличием полностью сформированного, дифференцированного на основные органы зародыша и отсутствием эндосперма (рис. 1), что было отмечено ещё К.О. Гарцем (Harz, 1885) и Ф. Нетолицким (Netolitzky, 1926). Гетерозремокарпия у изученных видов проявляется в разной степени сформированности и неодновременном отделении эремов ценобия от карпо-базиса.

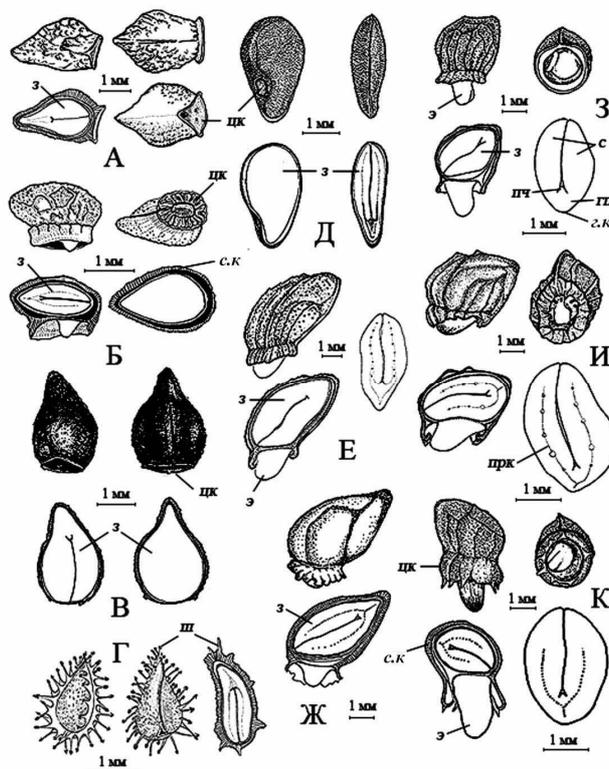


Рис. 1. Строение эремов *Echium vulgare* (А), *Lycopsis arvensis* (Б), *Lithospermum arvense* (В), *Lappula squarrosa* (Г), *Asperugo procumbens* (Д), *Borago officinalis* (Е), *Symphytum xuplandicum* (Ж), *Brunnera sibirica* (З), *Symphytum cordatum* (И), *S. tuberosum* (К):

гп – гипокотиль; г.к – главный корень; з – зародыш; прк – прокамбий; пч – почечка;
с.к – семенная кожура; цк – цикатрикс; ш – шипы; э – элайосома

Просмотр большого числа ценобиев у *Symphytum cordatum*, *S. tuberosum*, *S. caucasicum* и *Brunnera sibirica* показал, что значительная часть эремов неполноценна, из 4-х эремов в большинстве случаев развивается лишь один. Н.Н. Каден и Т.П. Закалюкина (1965) считают, что это «случайное явление, оно не заслуживает особого внимания» (стр. 39). Результаты наших наблюдений позволяют с этим не согласиться (рис. 2). Морфолого-анатомическое изучение показало, что эремы, формирующиеся в ценобиях, где три других погибают или недоразвиваются, содержат

более крупный зародыш с хорошо выраженными тяжами прокамбия, который заметно отличается от таковых в эремах полноценных ценобиев. Впервые у *Brunnera sibirica*, характеризующейся неустойчивым числом зрелых эремов в ценобии, нами установлено явление полиэмбрионии (рис. 3). Не исключено, что её возникновение у данного вида обусловлено недоразвитием в ценобии эремов.

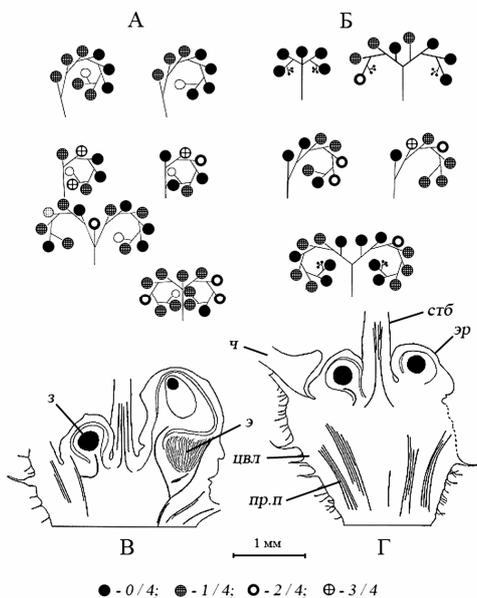


Рис. 2

Схемы соцветий *Symphytum cordatum* (А) и *S. tuberosum* (Б), продольные срезы плодов *S. cordatum* (В, Г), иллюстрирующие разную степень сформированности эремов в ценобиях и зародышей в семенах после оплодотворения:

з – зародыш; пр.п – проводящий пучок;
стб – столбик; цвл – цветоложе;
ч – чашечка; э – элайосома; эп – эрем.

В числителе – число полноценных эремов,
в знаменателе – общее число эремов

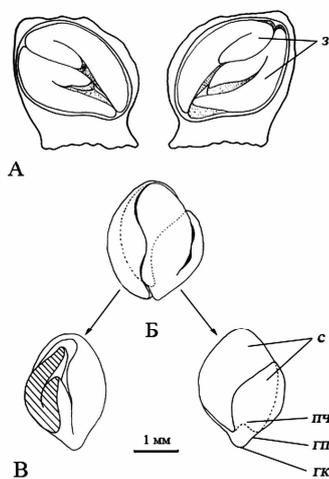


Рис. 3

Полиэмбриония у *Brunnera sibirica*

А – два зародыша внутри эрема, продольный разрез;
Б – объёмное изображение взаиморасположения двух зародышей; В – отдельные зародыши:

гк – главный корень; гп – гипокотиль;
з – зародыш; пч – почка; с – семядоли

Как показали наши исследования, раньше других отделяющиеся от карпобазиса эремы, прорастая осенью в год диссеминации, образуют озимую форму, а эремы, опадающие позже, развивают новые растения лишь весной следующего сезона (яровая форма) или, наконец, сохраняются более длительное время в составе почвенного банка семян. Озимые и яровые формы используют соответственно осенний и весенний световые максимумы. С гетерозерокарпией сопряжены и особенности моно-

карпического побега: его структура, цикличность морфогенеза, локализация зоны ветвления, ёмкость почек, сезонное развитие листового аппарата и др. (рис. 4). Прорастающие осенью однолетники (*Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Lithospermum arvense* и др.), как было показано нами ранее (Барыкина, Алёнкин, 2002), формируют розеточный зимующий вегетативный побег, терминальная почка возобновления которого в следующий вегетационный сезон образует удлинённые междоузлия, летнезелёные листья и соцветие. Формирование полурозеточного монокарпического побега сопровождается активацией пазушных почек его базальных метамеров, которые составляют морфофункциональную зону кущения. Развивающиеся боковые побеги повторяют структуру материнского. Для монокарпического побега яровой формы характерна более упрощённая структура: отсутствие розетки (*Asperugo procumbens*, *Lycopsis arvensis*, *Lithospermum arvense*) или её малочленность (1–2 листа в основании), летнезелёность, меньшее число вегетативных метамеров, пазушные почки самых нижних из них слабо развиты и в дальнейшем отмирают. Вместе с тем наблюдается ускоренное формирование с весны почек в зоне флорального обогащения, образование силлептических паракладиев (двух-трёх порядков). Это компенсирует в известной мере отсутствие у яровых форм побегов кущения.

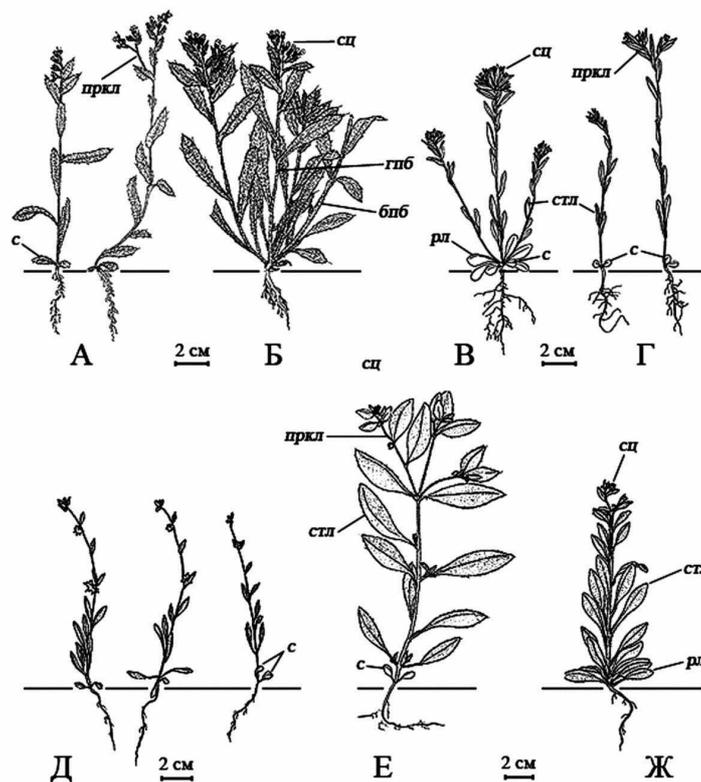


Рис. 4. Яровые (А, Г, Д, Е) и озимые (Б, Ж) сезонные формы некоторых однолетников семейства Boraginaceae: А, Б – *Lycopsis arvensis*; В, Г – *Lithospermum arvense*; Д–Ж – *Asperugo procumbens*: блб – боковой побег; глб – главный побег; пркл – паракладий; рл – розеточные листья; с – семядоли; стл – стеблевые листья; ст – соцветие

От времени прорастания эремов (осенью или весной) зависит также соотношение продолжительности виргинильного и генеративного периодов в большом жизненном цикле. У озимых форм однолетних видов (*Asperugo procumbens* и др.) генеративный период намного короче виргинильного и в среднем составляет от 30 до 40 дней, у яровых форм тех же самых видов оба периода по продолжительности примерно одинаковы (40–45 дней каждый).

Гетерозремокарпия имеет большое значение, она даёт возможность приспособления к более широкому комплексу условий, повышает конкурентные возможности вида, способствует лучшему выживанию растения.

Литература

Артюшенко З.Т., Коновалов И.Н. 1951. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Вып. 2. С. 170–192.

Артюшенко З.Т., Фёдоров А.А. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л.: Наука. 392 с.

Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. 1999. Морфолого-биологические аспекты становления однолетников в семействе Boraginaceae Juss. // X Московское совещ. по филогении растений: Материалы. – М.: Изд. МОИП. С. 17–19.

Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. 2002. Жизненные формы некоторых малолетников семейства Boraginaceae Juss. и возможные пути их структурной эволюции // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. № 3. С. 57–63.

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

Бетнер Р.Г. 1917. О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках (*Lithospermum arvense* L.) // Тр. Бюро прикл. бот. Т. 10. Вып. 2. С. 203–217.

Войтенко В.Ф. 1971. К филогенетической оценке гетерокарпии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. № 8. С. 58–60.

Войтенко В.Ф., Опарина С.Н. 1985. Гетерокарпия в семействе Boraginaceae // Бот. журн. Т. 70. № 7. С. 865–875.

Войтенко В.Ф., Опарина С.Н. 1987. Анатомический анализ гетерокарпии в семействе Boraginaceae // Бот. журн. Т. 72. № 5. С. 569–580.

Каден Н.Н., Закалюкина Т.П. 1965. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестн. Моск. ун-та. Т. 2. С. 5–14.

Левина Р.Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 358 с.

Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука. 160 с.

Любич Ф.И. 1951. Разнокачественность плодов и семян у растений и её значение в жизни вида // Агробиология. № 5. С. 21–27.

Опарина С.Н. 1997. Экофизиологические особенности покоя и прорастания диаспор гетерокарпных видов семейства Boraginaceae // Бот. журн. Т. 82. № 11. С. 6–17.

Смирнова С.А. 1986. Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. № 2. С. 83–89.

Федосеева А.И. 1935. К анатомо-карпологической характеристике семейства Boraginaceae // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Бот. отд. Т. 7. С. 43–67.

Федосеева А.И. 1956. Микрокарпологическая таблица для определения родов бурачниковых Европейской части СССР // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Т. 36. С. 57–63.

Янишевский Д.Е. 1927. К характеристике *Polygonum salsugineum* М.В. и гетерокарпия у рода *Polygonum* секции *Avicularia* // Изв. Саратовск. об-ва естествоиспыт. Т. 2а. Вып. 1. С. 16–19.

Brisseau-Mirbel C.F. 1815. *Eléments de physiologie végétale et de botanique*. – Paris: Magimel. – Т. 1. 470 р., Т. 2. P. lii + 471–1028.

Nees von Esenbeck C.G. 1821. *Handbuch der Botanik*. – Nürnberg: J.L. Schrag. – Bd. 2. 374 S.

Giberti G.C. 1987. The ethnobotany of *Odontocarya asarifolia* (Menispermaceae) and edible plant from the Chaco // *Economic Botany*. Vol. 41. No 3. P. 361–369.

Harz C.O. 1885. *Landwirtschaftliche Samenkunde. Handbuch für Botaniker, Landwirthe, Gartner, Droguisten, Hygieniker*. – Berlin: Paul Parey. – 552 S.

Hilser H.H., Richter U. 1983. Untersuchungen zur Ausbildung der Klausen und ihrer Oberflächenskulpturen bei *Paracaryum intermedium* (Boraginaceae) aus Jordanien // *Beitr. Biol. Pfl.* Bd. 57. Hf. 4. S. 205–220.

Lotská M. 1974. Ein neuer Typ der Heteromerikarpie // *Folia Geobot. Phytotaxon. Praha*. Hf. 9. S. 437–438.

Netolitzky F. 1926. *Anatomie der Angiospermen-Samen* // *Handbuch der Pflanzenanatomie*. – Berlin: Linsbauer. – Bd. 10. Abt. 2. Vol. 2. 276 S.

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОЖЕК ВИДОВ ЯБЛОНИ (*MALUS*) В СВЯЗИ С РАЗМЕРАМИ ПЛОДА И СПОСОБАМИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Л.С. Ванина, А.Г. Девятков

Vanina L.S., Devyatov A.G. ANATOMY OF FRUIT STALKS IN SPECIES OF GENUS *MALUS* IN RELATION TO FRUIT SIZE AND MODE OF DISPERSAL. Anatomical structure of fruit stalks was studied in 15 small-fruited and large-fruited species of *Malus*. The apples of the former species are dispersed by birds, those of the latter species are dispersed by mammals. The fruit stalks of the large-fruited species are more durable due to lignification of their piths, more numerous and lignified phloem fibers, advanced secondary xylem with numerous libriform cells, but they have basal abscission layer to enhance fruit abscission to make the fruit accessible for the mammals.

Виды рода яблони, имеющие сочные плоды, относят к эндозоохорным растениям. Однако они очень неоднородны, и даже среди культивируемых форм есть группа мелкоплодных яблонь с непадающими плодами и группа крупноплодных яблонь, плоды которых при созревании опадают. В дикой природе ситуация такая же. Мы проанализировали данные литературы по размерам плодов яблони местных и интродуцированных видов флоры бывшего СССР (Юзепчук, 1936; Фёдоров, Полетико, 1954) и Китая (Gu Cuizhi, Spongberg, 2003). Всего для этой флоры приводят 44 вида яблони. Большинство их (23 вида) имеют мелкие плоды (до 15 мм в диаметре), 15 видов имеют относительно крупные плоды (более 25 мм в диаметре), у 7 видов плоды промежуточной величины (от 15 до 25 мм).

Мелкоплодные яблони распространяют птицы (Нечаев, 2001; Aslan, Rejmánek, 2010), в распространении семян видов с более крупными плодами участвуют млекопитающие. Среди распространителей семян крупноплодных видов яблони отмечены бурый и чёрный медведи, которые распространяют *Malus angustifolia*, *M. domestica*, *M. doumeri*, *M. formosana*, *M. sieboldii* и *M. sylvestris* (Образцов, 1961; Maehr, Brady, 1982; Clevenger et al., 1992; Hwang et al., 2002; Mei-Hsiu Hwang, Yu-Cen Jhong, 2007), кабаны, распространяющие *M. domestica*, *M. sieboldii* и *M. sylvestris* (Образцов, 1961; Rose, Rose, 1988; Buttenschon, Buttenschon, 1999; Schmidt et al., 2004), лоси, олени, лани, распространяющие *M. ionensis* и *M. sylvestris* (Petrokas, Danusevicius, 2000; Stinson, Fischer, s.a.), лисица, распространяющая *M. ionensis*, *M. sieboldii* и *M. sylvestris* (Cook, Hamilton, 1944; Образцов, 1961; Papageorgiou et al., 1988; MacGowan, 2003). Наша задача состояла в выяснении, насколько приспособление к распространению плодов млекопитающими (увеличение массы яблока, опадение по мере созревания) отражается на морфолого-анатомическом строении плода разных видов *Malus*.

Материал и методы

Осенью 2011 и 2012 гг. в Ботаническом саду МГУ им. М.В. Ломоносова были собраны зрелые плоды *Malus domestica* Borkh., *M. × floribunda* Siebold ex van Houte, *M. fusca* (Raf.) C.K. Schneid., *M. hamardabanica* Vartapetyan et Solovjeva, *M. hupehensis* (Pamp.) Rehder, *M. × kadoi* hort. ex K. Koch, *Malus* sp. ('nan-schan'), *M. platycarpa* Rehder, *M. sieboldii* Rehder, *M. sieversii* M. Roem., *M. × spectabilis* Borkh., *M. sylvestris* (L.) Mill., *M. transitoria* C.K. Schneid., *M. yunnanensis* C.K. Schneid., *M. × zumi* (Matsum.) C.K. Schneid. Они представляют восточноазиатскую, европейскую и североамериканскую группы видов.

Анатомические характеристики плодоножек яблони

Вид	Географическое происхождение и секция	Диаметр плода (по данным литературы)	Диаметр плода (собственные данные)	Наличие отделившегося слоя	Наличие зоны склереид	Вторичное утолщение	Лигнификация сердцевинны
<i>M. sieboldii</i>	Восточная Азия <i>Sorbomalus</i>	6–8 мм (Gu Cuizhi, Stephen, 2003)	7–8 мм	Нет	Единичные	Нет	Нет
<i>M. transitoria</i>	Восточная Азия <i>Sorbomalus</i>	6–8 мм (Gu Cuizhi, Stephen, 2003)	До 10 мм	Нет	1–2 слоя со слабо утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. × floribunda</i>	Восточная Азия <i>Sorbomalus</i>	0,6–0,8 см (Фёдоров, Полегико, 1954)	До 10 мм	Нет	Единичные	Нет	Нет
<i>M. hupehensis</i>	Восточная Азия <i>Gymneteles</i>	1 см (Фёдоров, Полегико, 1954; Gu Cuizhi, Stephen, 2003)	10–11 мм	Нет	1–2 слоя со слабо утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. × zumi</i>	Восточная Азия <i>Sorbomalus</i>	1,2 см (Фёдоров, Полегико, 1954)	10 мм	Нет	Единичные	Нет	Нет
<i>M. × kadoi</i>	Восточная Азия <i>Gymneteles</i>	10–15 мм (Gu Cuizhi, Stephen, 2003)	10 мм	Есть	1–2 слоя со слабо утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. fusca</i>	Северная Америка <i>Sorbomalus</i>	1,5 см (Фёдоров, Полегико, 1954)	16–18 мм	Нет	3–4 слоя со слабо утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. × spectabilis</i>	Восточная Азия <i>Malus</i>	20 мм (Gu Cuizhi, Stephen, 2003) 1,5–2 см (Фёдоров, Полегико, 1954)	17 мм	Есть	1–2 слоя с сильно утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>Malus</i> × sp. ('nan-schan')	Восточная Азия	–	22 мм	Есть	3–4 слоя с сильно утолщёнными стенками	Нет	Есть

Вид	Географическое происхождение и секция	Диаметр плода (по данным литературы)	Диаметр плода (собственные данные)	Наличие отделительного слоя	Наличие зоны склеренд	Вторичное утолщение	Лигнификация сердцевины
<i>M. sylvestris</i>	Европа <i>Malus</i>	2–2,5 см (Юзепчук, 1939) 2,5–3 см (Фёдоров, Полетико, 1954)	20–30 мм	Есть	5–6 слоёв с сильно утолщёнными стенками	Есть, слабое, 3–4 слоя либриформа	Есть
<i>M. yunnanensis</i>	Восточная Азия <i>Sorbotalus</i>	–	25 мм	Есть	3–4 слоя с сильно утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. ionensis</i>	Америка <i>Chlorotalus</i>	2,5–3,5 см (Фёдоров, Полетико, 1954)	до 30 мм	Есть?	1–2 слоя со слабо утолщёнными стенками	Нет	Есть
<i>M. platycarpa</i>	Америка <i>Chlorotalus</i>	–	40 мм	Есть	5–6 слоёв с сильно утолщёнными стенками	Нет	Есть, клетки сердцевины с утолщёнными стенками
<i>M. niedzwetskyana</i>	Средняя Азия <i>Malus</i>	3–4 (4,5) см (Фёдоров, Полетико, 1954)	30 мм	Есть	5–6 слоёв с сильно утолщёнными стенками	Есть, слабое, 3–4 слоя либриформа	Есть, клетки сердцевины с утолщёнными стенками
<i>M. domestica</i>	<i>Malus</i>	более 5 см	более 5 см	Есть	5–8 слоёв с сильно утолщёнными стенками	Есть, вторичная ксилема состоит в основном из либриформа и образует кольцо	Есть

Плоды всех исследованных видов были измерены в 10-кратной повторности; результаты приведены в таблице. Среди исследованных видов оказались виды с мелкими, средними по размеру и крупными плодами. Следует отметить, что в зависимости от места произрастания, экологических условий, а также колебаний сезонных погодных условий размеры плодов несколько варьируют.

Зрелые плоды были зафиксированы в 70% спирте. Срезы разных частей плода, изготовленные бритвой от руки, были обработаны флороглюцином с соляной кислотой и просмотрены под световым микроскопом в проходящем свете.

Сначала были проанализированы срезы плодоножек мелкоплодной (*M. hamardabanica*) и крупноплодной (*M. domestica*) яблонь с целью поиска различий в их анатомическом строении.

Результаты

Плодоножки *M. hamardabanica* (рис., Б) в поперечном сечении округлые, 0,6–0,9 мм в диаметре. Первичная кора состоит из эпидермы, под которой находятся 2–3 слоя пластинчатой колленхимы и 7–15 слоёв паренхимы. Во внутреннем слое первичной коры имеются единичные склерифицированные волокна. Наружный слой центрального цилиндра состоит из слабо одревесневших волокон протофлоэмы, глубже которых расположен мягкий луб. Первичная ксилема состоит из располагающихся радиальными цепочками сосудистых элементов и паренхимы. Сердцевина паренхимная.

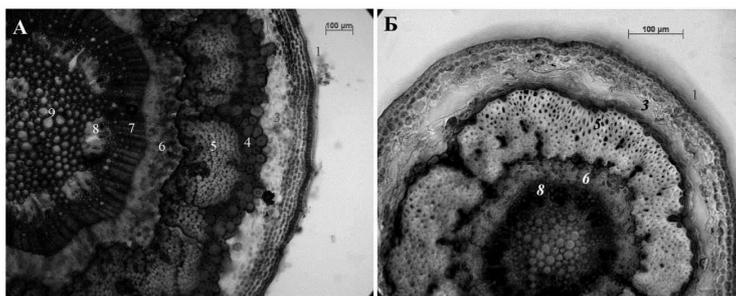


Рисунок. Поперечные срезы плодоножек *Malus domestica* (А) и *M. hamardabanica* (Б):

- 1 – эпидерма; 2 – колленхима первичной коры; 3 – паренхима первичной коры;
4 – слой макросклерид; 5 – волокна протофлоэмы; 6 – мягкий луб; 7 – вторичная ксилема с преобладанием волокон; 8 – первичная ксилема, 9 – сердцевина

При поедании зрелых плодов птицами яблоки отделяются по мацерированной мякоти вблизи дистального конца плодоножки.

Плодоножки *M. domestica* (рис., А) в сечении округлые, 2–3 мм в диаметре. Первичная кора состоит из эпидермы, 5–6 слоёв пластинчатой колленхимы, 10–15 слоёв паренхимы и 5–6 слоёв макросклерид с сильно утолщёнными лигнифицированными стенками. Протофлоэмные волокна также лигнифицированы. Внутри от слоя мягкого луба располагаются камбиальная зона и слой вторичной ксилемы, состоящей главным образом из либриформа. Первичная ксилема состоит из сосудистых элементов, располагающихся радиальными рядами, и паренхимы. Сердцевина паренхиматизирована.

На проксимальном конце плодоножки к моменту созревания плода развивается отделительный слой, благодаря которому яблоки опадают.

Таким образом, мы установили следующие отличия крупноплодного вида яблони от мелкоплодного: наличие отделительного слоя, наличие зоны склерейд в первичной коре, наличие вторичного утолщения, лигнификация сердцевины.

Разнообразие плодов доступных нам видов яблони по этим признакам представлено выше в таблице.

Таким образом, с увеличением размеров плодов яблони мы наблюдаем две тенденции: появление отделительного слоя и увеличение количества и разнообразия лигнифицированных тканей.

Появление отделительного слоя мы связываем с экологией распространения. У мелкоплодных видов основными агентами энтозоохорного распространения семян являются птицы. У более крупноплодных видов заметную роль начинают играть млекопитающие, которые подбирают плоды с земли.

На возрастание количества одревесневших тканей с увеличением размеров плода указывали и ранее (Horbens et al., 2012). Однако эти авторы обращали внимание лишь на увеличение числа и мощности склерейд в коре в дополнение к флоэмным волокнам. Наши исследования позволили выявить несколько анатомических зон, в которых происходит лигнификация элементов.

1. Сердцевина. У мелкоплодных видов яблони мы встречали как лигнифицированную (*M. transitoria*, *M. hupehensis*), так и нелигнифицированную (*M. sieboldii*, *M. floribunda*, *M. zumi*) сердцевину. У всех видов яблони с диаметром плода больше 15 мм сердцевина оказалась лигнифицированной. У двух видов с крупными плодами (*M. platycarpa* и *M. niedzwetskyana*) в сердцевине выявлены также элементы с утолщёнными клеточными оболочками, однако у самого крупноплодного вида *M. domestica* этой особенности не было.

2. Примыкающая к флоэме зона первичной коры. У мелкоплодных видов склерейды либо единичные, либо расположены в 1–2 слоя; клеточные стенки их слабо утолщены. У крупноплодных видов число слоёв склерейд больше, их стенки сильно утолщены.

3. Ксилема. Образование вторичной ксилемы с механическими элементами характерно для крупноплодных видов яблони (*M. sylvestris*, *M. niedzwetskyana*, *M. domestica*). При этом у *M. sylvestris* и *M. niedzwetskyana* вторичное утолщение плодоножки выражено слабо, и пучки ксилемы располагаются раздельно друг от друга. У *M. domestica* этот процесс выражен гораздо сильнее, вторичная ксилема сливается в сплошное кольцо, в котором преобладают механические элементы.

Литература

Нечаев В.А. 2001. Птицы – потребители и распространители плодов и семян древесных растений в Приморском крае // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 106. № 2. С. 14–21.

Образцов Б.В. 1961. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи // Сообщения лаборатории лесоведения. – М.: Изд-во АН СССР. – Вып. 3. С. 69–88.

Фёдоров А.А., Полетико О.М. 1954. Род Яблоня – *Malus* Mill. // Деревья и кустарники СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Т. 3. С. 414–458.

Юзенчук С.В. 1939. Род Яблоня – *Malus* // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Т. 9. С. 357–372.

- Aslan C.E., Rejmánek M. 2010. Avian use of introduced plants: Ornithologist records illuminate interspecific associations and research needs // *Ecol. Applicat.* Vol. 20. No 4. P. 1005–1020.
- Buttenschon R.M., Buttenschon J. 1999. Population dynamics of *Malus sylvestris* stands in grazed and ungrazed, semi-natural grassland and fragmented woodlands in Mols Bjerge, Denmark // *Ann. Bot. Fenn.* Vol. 35. P. 233–246.
- Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. 1992. Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain // *J. Mammalogy*. Vol. 73. P. 415–421.
- Cook D.B., Hamilton W.J. 1944. The ecological relationships of red fox food in eastern New York // *Ecology*. Vol. 25. P. 91–104.
- Gu Cuizhi, Spongberg S.A. 2003. *Malus* // *Flora of China*. – St. Louis: Science Press. – V. 9. P. 179–189.
- Horbens M., Hofer-Julius M., Neinhuis C. 2012. Sclereids to structurally optimise resistance to bending stress in *Malus* peduncles // 7th Plant Biomechanics International Conference, Clermont-Ferrand, August 2012. – P. 220.
- MacGowan B.J. 2003. Designing hardwood tree plantings for wildlife. – Purdue Univ. Cooperative Extension Service Publication, FNR-213. Hardwood Tree Improvement and Regeneration Center. – 8 p.
- Maehr D.S., Brady J.R. 1982. Fall food habits of black bears in Baker and Columbia counties, Florida // *Proc. Ann. Conf. SEAFWA*. Vol. 36. P. 565–570.
- Mei-Hsiu Hwang, Yu-Cen Jong, 2007. Effects of fruit types and consumption by Asiatic black bears on seed dispersal // 18th International Conference on Bear Research & Management. – Mexico. – P. 23.
- Papageorgiou N.K., Sfougaris A., Christopoulou O.G., Vlachos CG., Petamidis J.S. 1988. Food habits of the red fox in Greece // *Acta Theriologica*. Vol. 33. P. 313–324.
- Petrokas R., Danusevicius J. 2000. Variability of *Malus* trees in Lithuanian forests // *Baltic Forestry*. Vol. 6. No 2. P. 85–89.
- Rose B., Rose D. 1988. Birds and berries. – Carlton: T. et A.D. Poyser. – 268 p.
- Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W.-U., Ellenberg H.J., Oheimb G. 2004. Dispersal of vascular plants by game in Northern Germany. Part 1: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scropha*) // *European J. Forest Res.* Vol. 123. P. 167–176.
- Stinson C., Fischer G. Native plants for wildlife. – [Electronic resource.] – Mode of access: http://online.nwf.org/site/DocServer/Native_Plants_for_Wildlife.pdpf?docID=1428 1

**ФОРМИРОВАНИЕ СПЕРМОДЕРМЫ
У ВИДОВ ПОДРОДА *AMARANTHUS* РОДА *AMARANTHUS* L.
(AMARANTHACEAE)**

Т.Д. Веселова, Х.Х.Джалилова, А.К.Тимонин

Veselova T.D., Dzhaliilova Kh.Kh., Timonin A.C. DEVELOPMENT OF SEED COAT IN SPECIES OF GENUS *AMARANTHUS* L. SUBGENUS *AMARANTHUS* (AMARANTHACEAE). The seed coat comes from both integuments in black-seeded *Amaranthus hypochondriacus* and *A. retroflexus* and in white-seeded *A. caudatus* and *A. cruentus*. The outer integument is basically 2-layered, but it is multilayered in chalaza and raphe regions. The middle layers result from periclinal cell divisions in its inner layer which can be succeeded by periclinal cell divisions in the innermost middle layer. The inner integument is basically 2-layered, but it is 3- to 4-layered in micropyle region and sometimes discontinuous in the chalaza region. Its inner cell layer invariably changes into thin endotegmen of small highly flattened thin-walled cells with inner cell walls bearing numerous striate thickenings typical of many centrosperm's seeds. The outer cell layer of the inner integument always obliterates in both black seeds and white ones. The outer integument transforms into the testa, which differs in black and white seeds. The inner cell layer of this integument develops into continuous endotesta of thin-walled cells in black seeds. These cells are deformed but quite distinguishable in mature seed coat. This cell layer mostly obliterates in white seeds, though it sometimes remains in micropylar and/or chalazal regions as highly deformed endotesta fragment/s. Deformed parenchymal mesotesta is occasionally visible in chalaza and/or raphe regions of black seeds. The outer cell layer of the outer integument changes into thick exotesta in black seeds and into much thinner one in white counterparts. The black seed exotesta cells have very thick outer cell wall. It is yellowish brown due to deposited high polymeric tannic substances and contains numerous anticlinal blackish stalactites. Much thinner outer cell walls of the white seed exotesta cells are colorless and contain short hardy visible pale gray stalactites. These cell walls must contain less polymeric colorless tannic substances, which block applied histochemical reactions. Then, the seed coat of black seeds is basically 3-layered, testal endotegminal, whereas that of white seeds is 2-layered, exotestal endotegminal. The difference must have been resulted from prolong selection for thin and fragile seed coat in white-seeded crop amaranths. Mature black and white seeds have 2 discernible cuticles: cuticle 1 on the exotesta surface and the thickest cuticle 3 on the endotegmen surface. The cuticles on the surfaces of endotesta and exotegmen are indiscernible.

Спермодерму видов *Amaranthus*, как и других представителей семейства Amaranthaceae (Netolitzky, 1926; Sachar, Murgai, 1959; Бутник, Жапакова, 1991; Veselova, Timonin, 2009; de Oliveira Oyana et al., 2010), обычно описывают как производное обоих двухслойных интегументов, представленное в дефинитивном состоянии экзо- и эндотестой и эндотегменом (Netolitzky, 1926; Woodcock, 1931; Kowal, 1954; Бутник, Жапакова, 1991; Тихомиров, Фёдорова, 1997). Лишь в области микропиле она возникает целиком из внутреннего интегумента (эндостома) (Netolitzky, 1926; Бутник, Жапакова, 1991; Тихомиров, Фёдорова, 1997) и состоит из 4-5 слоёв клеток (Тихомиров, Фёдорова, 1997). Впрочем, Ф. Нетолицкий (Netolitzky, 1926), по-видимому, считал, что спермодерма многослойна в области халазы, где оба интегумента утолщены. А.А. Бутник и У.Н. Жапакова (1991) и В.Н. Тихомиров и Т.А. Фёдорова (1997) отмечали, что эндотеста может местами облитерировать.

Однако Г. Суарес-Рамос и Е.М. Инглеман (Suárez Ramos, Engleman, 1980) и Г.М. Камаева и Н.Ф. Шатунова (1981) описали полное разрушение внутренней эпи-

дермы наружного интегумента в ходе развития спермодермы. Вследствие этого последняя состоит в зрелом семени только из двух слоёв клеток – экзотесты и эндотегмена.

Согласно А. Палу с соавторами (Pal et al., 1990) и Г.Б. Салаховой с соавторами (1992), спермодерма зрелых семян соответственно *Amaranthus hypochondriacus* L. и *A. cruentus* L. представлена лишь одним слоем клеток – экзотестой. Д. Вуд-Ирвинг с соавторами (Wood Irving et al., 1981) также отметили однослойность спермодермы зрелых семян *Amaranthus cruentus*, но отождествили её с «ближайшим к перисперму» слоем былых интегументальных клеток, то есть, очевидно, с эндотегментом.

Д. Айзли (Isely, 1947) считал, что спермодерма у амарантовых бывает как одно-, так и двухслойной, но не указывал гомологию слоёв.

Для уточнения строения спермодермы в роде *Amaranthus* мы исследовали её генезис в семенах *A. caudatus* L., *A. cruentus* L., *A. hypochondriacus* L. и *A. retroflexus* L. из типового подрода *Amaranthus* (Mosyakin, Robertson, 1996).

Материалы и методы

Были исследованы чёрносемянные *A. hypochondriacus* L. и *A. retroflexus* и бело-семянные формы *A. caudatus* и *A. cruentus* L. Материал по *A. retroflexus* собран в Московской области с дикорастущих растений. Растения остальных видов были выращены в открытом грунте в Московской области. Фрагменты многоцветковых соцветий с семенами на разных стадиях развития и отдельные зрелые семена из вскрытых плодов были зафиксированы в фиксаторе FAA. Фиксированный материал был обезвожен в серии спиртов восходящей крепости и через смеси спирта и ксилола заключён в парафин согласно прописи М.Н. Прозиной (1964). Микротомные срезы толщиной 10 мкм монтировали на предметных стёклах, депарафинировали и гидратировали по обычной методике (Прозина, 1964).

Часть срезов после депарафинирования заключали без окрашивания в канадский бальзам для сохранения естественной окраски спермодермы. Для выявления химических изменений в клетках развивающейся спермодермы перед её заключением в бальзам проводили следующие гистохимические тесты согласно методикам, описанным в справочнике Р.П. Барькиной с соавторами (2005):

- реакция ШИК на полисахариды;
- окраска алциановым синим на целлюлозу;
- окраска рутением красным на пектин;
- окраска суданом IV и суданом чёрным на липоидные вещества;
- окраска проционовым синим на белки;
- флороглюциновая реакция на одревеснение;
- реакция с хлорным железом на конденсированные танины.

Кроме того, для выявления окремнения спермодерму зрелых семян сжигали между слюдяными пластинами с последующим анализом препарата в поляризованном свете, а также обрабатывали срезы спермодермы расплавленным фенолом на предметном стекле согласно методикам, описанным М.Н. Прозиной (1964).

Микрофотографии были сделаны на световом микроскопе «AxioPlan 2 imaging» с цифровой камерой «AxioCam MR» и микроскопе Univar (Reichert) с цифровой камерой DCM-510. Цифровые изображения были отредактированы в программе Corel Photopaint 11.0.

Результаты

Вполне развитый кампилотропный семязачаток на стадии сформированного зародышевого мешка битегмальный (рис. 1). Оба интегумента в основном двухслойные, но в области микропиле слоистость внутреннего интегумента увеличена, а наружный интегумент отсутствует (эндостом). Кроме того, местами клетки внутренней эпидермы наружного интегумента делятся периклиально, так что там образуется ещё один, промежуточный слой (рис. 1). В халазальной области семязачатка клетки этого слоя и сами повторно делятся периклиально. В результате в этом месте наружный интегумент становится многослойным, а внутренний остаётся двухслойным и даже бывает прерван (рис. 1, *стрелка*).

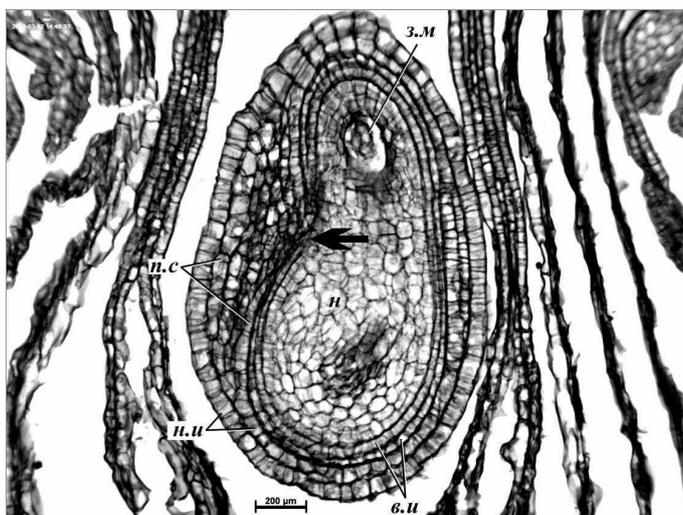


Рис. 1. Семязачаток на стадии сформированного зародышевого мешка *Amaranthus retroflexus* (окраска гематоксилином):

в.и – внутренний интегумент; *з.м* – зародышевый мешок; *н.и* – наружный интегумент; *п.с* – промежуточные слои наружного интегумента; *стрелка* – место, где внутренний интегумент прерван

Сразу после оплодотворения интегументы начинают превращаться в спермодерму. Их клетки быстро увеличиваются в размерах, несколько уплощаясь тангенциально, и накапливают крахмал. При этом в обоих интегументах становится заметной гистологическая дифференциация (рис. 2). В наружном интегументе клетки наружной эпидермы, развивающейся в экзотесту, содержат особенно крупные и многочисленные амилопласты с крахмальными зёрнами. Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента, дающей экзотегмен, максимально уплощены периклиально и мельче клеток внутренней эпидермы.

На стадии шаровидного зародыша гистологическая дифференциация формирующейся спермодермы усиливается (рис. 3). В ней становятся хорошо различимы внутренняя кутикула, покрывающая изнутри поверхность эндотегмена, и более тонкая наружная кутикула, покрывающая снаружи поверхность экзотесты. Крахмал в клетках полностью исчезает во всей спермодерме кроме области микропиле и халазы. Экзотеста сложена наиболее крупными клетками. Они вытянуты антиклиально, тонкостенны, сильно вакуолизированы и имеют слабо окрашивающуюся цитоплазму.

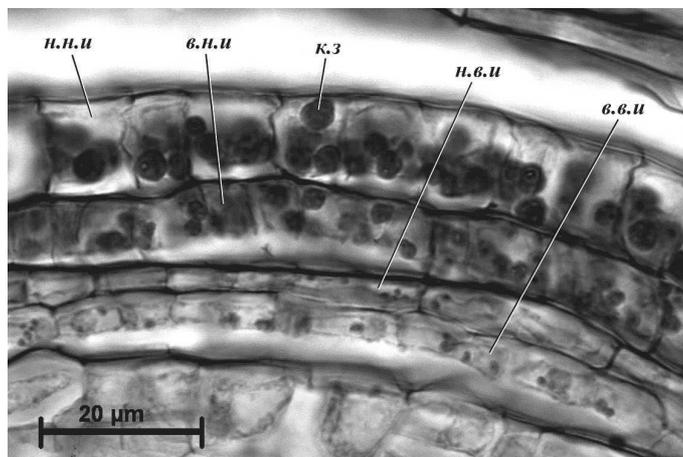


Рис. 2. Начало гистологической дифференциации в спермодерме *Amaranthus retroflexus* (реакция ШИК):

в.в.и – внутренний слой внутреннего интегумента; в.н.и – внутренний слой наружного интегумента; к.з – крахмальное зерно; н.в.и – наружный слой внутреннего интегумента; н.н.и – наружный слой наружного интегумента

Во многих из них заметны пока ещё немногочисленные шаровидные включения конденсированных танинов. Эндотеста состоит из также антиклинально вытянутых, но заметно более мелких клеток с тонкими стенками, крупной вакуолью, без танинов. Экзотегмен наиболее мелкоклеточный. Его клетки сильно уплощены периклинально и имеют оптически плотную, интенсивно окрашивающуюся цитоплазму, что знаменует скорое начало их деструкции. Клетки эндотегмена в сечении квадратные, несколько крупнее клеток эндотесты. Их содержимое подобно таковому клеток экзотесты, но танинов в них меньше.

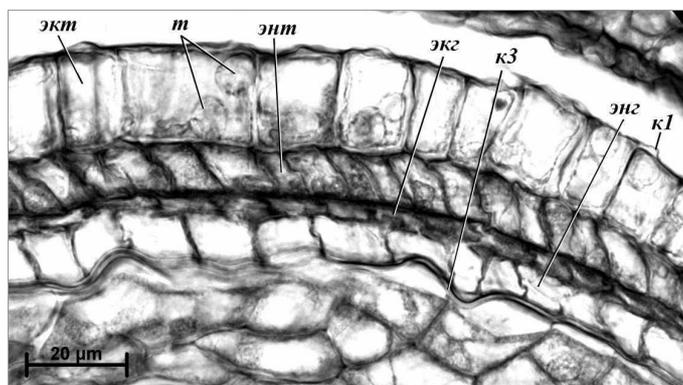


Рис. 3. Дифференцирующаяся спермодерма *Amaranthus retroflexus* на стадии шаровидного зародыша (окраска алциановым синим):

к1 – наружная кутикула; кз – внутренняя кутикула; т – включения танина; экз – экзотегмен; энг – эндотегмен; экт – экзотеста; энд – эндотеста

На стадии сердцевидного зародыша проступают первые отчётливые различия в строении спермодермы у чёрно- и белосемянных форм.

У чёрносемянных *A. hypochondriacus* L. и *A. retroflexus* на этой стадии начинается утолщение наружной стенки клеток экзотесты. При этом внутренняя поверхность этих стенок становится папиллозной, а поверхность обращённого к ней протопласта – ямчатой (рис. 4, А). Стенки дают характерные реакции на полисахариды, включая пектин, и белок. Содержимое клеток становится зернистым, а затем – гомогенным, жёлто-бежевым из-за присутствия там танинов (рис. 4, Б). В то же время оно даёт положительную реакцию на полисахариды (по-видимому, декстрины, так как крахмальные зёрна в таких клетках уже не различимы) и белок. Только в микропиллярной области экзотесты, в жёлто-бежевом гомогенном содержимом её клеток ещё сохраняются оформленные крахмальные зёрна. Клетки эндотесты практически не изменяются. Клетки экзотегмена отмирают, опустошаются и облитерируются. Эндотегмен сохраняется, но клетки его уплощаются периклиально.

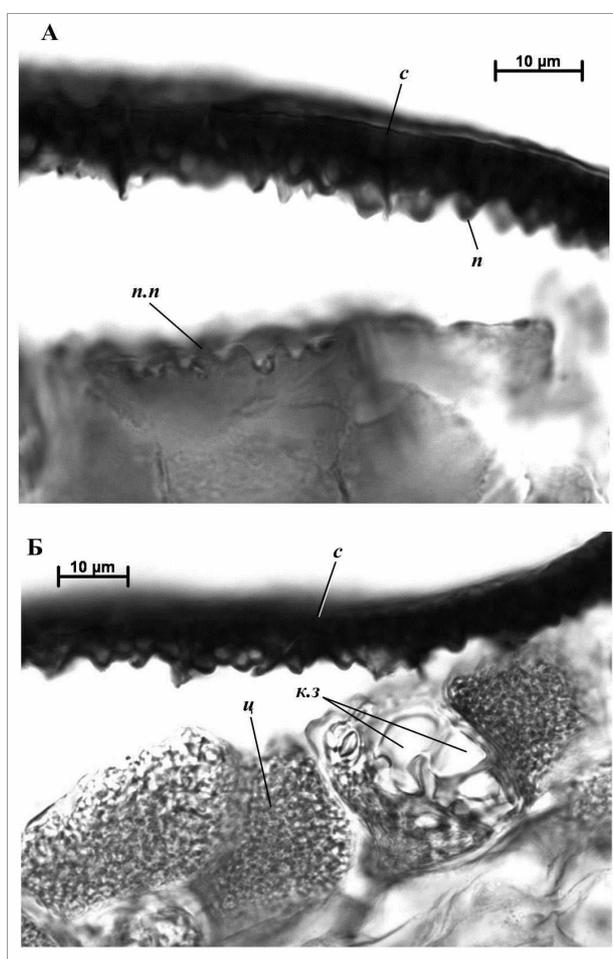


Рис. 4. Дифференцирующаяся экзотеста *Amaranthus retroflexus* на стадии сердцевидного зародыша (окраска алциановым синим). А – поверхности клеточной стенки и протопласта; Б – содержимое клеток:

к.з – крахмальные зёрна; n – папилла на внутренней поверхности наружной стенки клетки экзотесты; n.n – поверхность протопласта; c – клеточная стенка; и – цитоплазма

На стадии торпедовидного зародыша толщина наружных стенок клеток экзотесты доходит до половины толщины всей экзодермы. В стенках выявляется более узкая наружная жёлто-бежевая и более широкая внутренняя бесцветная зона, в которой видна очень тонкая антиклинальная исчерченность – узкие каналы-предшественники сталактитов (рис. 5). Наружная зона стенки чётко отделена зубчатой линией от внутренней и интенсивно окрашивается реактивами на белок, тогда как внутренняя зона даёт слабую реакцию. В то же время при окраске алциановым синим и после реакции ШИК вся стенка окрашивается равномерно, без подразделения на зоны. Клетки эндотесты остаются живыми, но заметно деформируются (рис. 5). Клетки эндотегмена начинают развивать тонкие параллельные утолщения на своих стенках (рис. 5). Обработка срезов суданом выявляет тонкую наружную кутикулу К1 и толстую – внутреннюю К3; «промежуточная кутикула» К2 (= комплекс внутренней кутикулы наружного интегумента, слипшейся с наружной кутикулой внутреннего интегумента) бывает заметна редко.

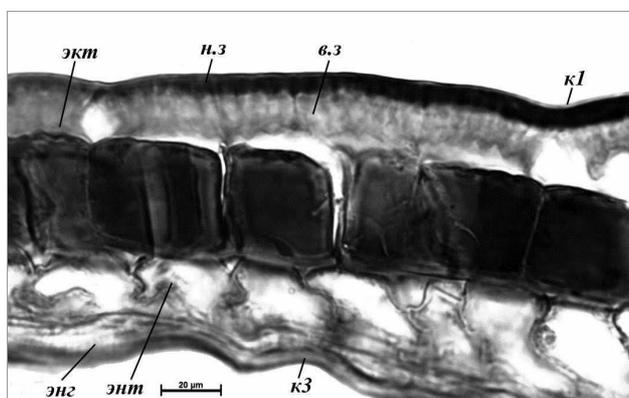


Рис. 5. Строение спермодермы *Amaranthus retroflexus* на стадии позднего торпедовидного зародыша (окраска суданом IV):
 в.з – внутренняя зона наружной стенки клетки экзотесты; к1 – наружная кутикула;
 к3 – внутренняя кутикула; н.з – наружная зона наружной стенки клетки экзотесты;
 экт – экзотеста; энг – эндотегмен; энт – эндотеста

На стадии окончания роста зародыша (зародыш сформирован, но семя ещё светлое) толщина наружных стенок клеток экзотесты в 5–6 раз превышает антиклинальный размер полости клетки (рис. 6, А). Эти стенки перестают окрашиваться алциановым синим, но дают интенсивную реакцию ШИК за исключением наружной зоны, которая сохраняет свой естественный жёлто-бежевый цвет, более интенсивный, чем на предшествующей стадии развития спермодермы. Такой же цвет имеют и сталактиты, отходящие от жёлто-бежевой зоны в значительно более толстую внутреннюю зону стенки. Во внутренней более молодой зоне стенки и в сталактитах выявляются белки. Полости клеток экзотесты заполнены гомогенным бурым содержимым. Клетки эндотесты лишены содержимого, несколько деформированы. В клетках эндотегмена ещё различимы цитоплазма, ядро, золотистые включения танинов, а клеточные стенки выглядят исчерченными из-за многочисленных тонких параллельных утолщений (рис. 6, Б).

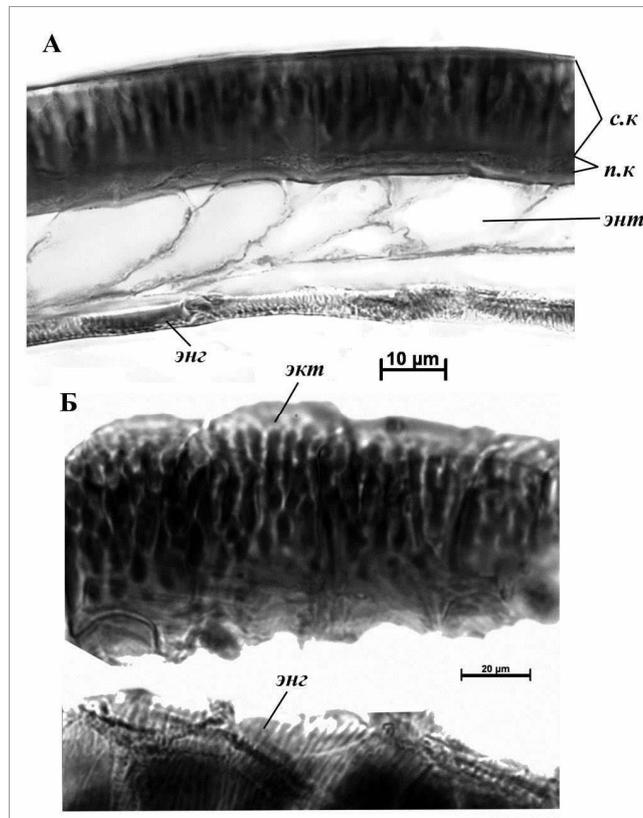


Рис. 6. Строение спермодермы *Amaranthus retroflexus* на стадии окончания роста зародыша (окраска проционовым синим).

А – поперечный срез; Б – косо-поперечный срез:

п.к – полость клетки экзотесты; с.к – наружная стенка клетки экзотесты;
 энг – эндотегмен; экт – экзотеста; энт – эндотеста

В спермодерме вполне зрелого семени (рис. 7) судан IV и судан чёрный интенсивно прокрашивают тонкую наружную и толстую внутреннюю кутикулы, промежуточная кутикула не заметна. Полости клеток экзотесты очень узкие, пустые или заполненные однородным содержимым, которое даёт слабую реакцию на липидные вещества. Иногда в них выявляются танины. Стенки клеток экзотесты на срезах светло-коричневые, чуть более яркие в наружной половине. Они перестают окрашиваться большинством применённых гистохимических красителей и только после окрашивания суданом IV приобретают розовый оттенок. В сталактитах стенки откладывается вещество почти чёрного цвета (вероятно, меланин). В самом поверхностном слое оболочек экзотестальных клеток локализованы частицы солей кремния. Эндотеста представлена довольно крупными пустыми несколько деформированными клетками. Экзотегмен не различим. Клетки эндотегмена отмершие, пустые. Их в целом тонкие стенки пропитаны танинами и не окрашиваются применёнными гистологическими красителями. На стенках развиты многочисленные параллельные утолщения, дающие слабую реакцию на липидные вещества под действием судана.

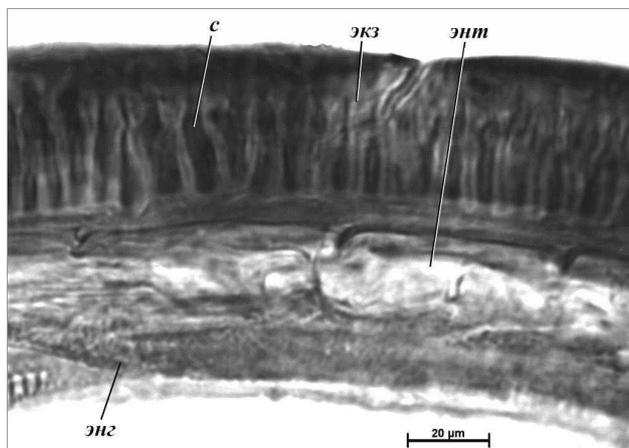


Рис. 7. Спермодама зрелого семени *Amaranthus retroflexus* (окраска проционовым синим):

с – сталактит; энг – эндотегмен; экз – экзотеста; энт – эндотеста

У белосемянных *A. caudatus* и *A. cruentus* утолщение наружных стенок клеток экзотесты начинается позднее, на стадии раннего торпедовидного зародыша. При этом клетки экзотесты не накапливают танинов, но в них имеются очень крупные сложные крахмальные зёрна, которые локализируются у стенок (рис. 8). Такие же зёрна крахмала бывают видны и в клетках эндотесты, а единичные – и в клетках тегмена. Оболочка наружной стенки нарастает папиллами (зубчиками) (рис. 9, А), как и у тёмных семян. Зубчики интенсивно окрашиваются алциановым синим, рутением красным, дают реакцию ШИК на полисахариды и реакцию с проционовым синим на белки. В дальнейшем внутренняя поверхность утолщающейся стенки становится более крупнобугорчатой (рис. 9, Б).

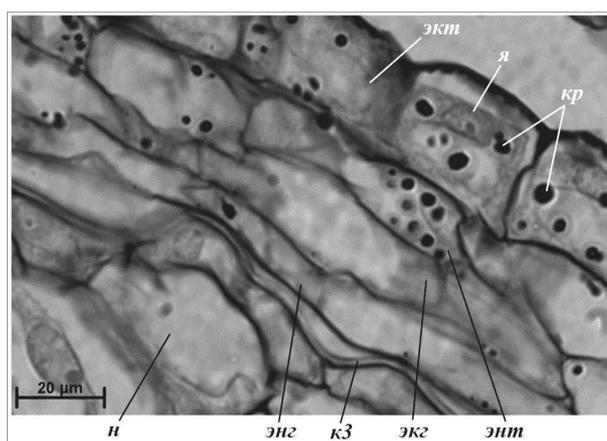


Рис. 8. Формирующаяся спермодама *Amaranthus caudatus* на стадии торпедовидного зародыша (окраска алциановым синим):

кр – крахмальные зёрна; кз – внутренняя кутикула; н – нуцеллус; экз – экзотегмен; энг – эндотегмен; экт – экзотеста; энт – эндотеста; я – ядро

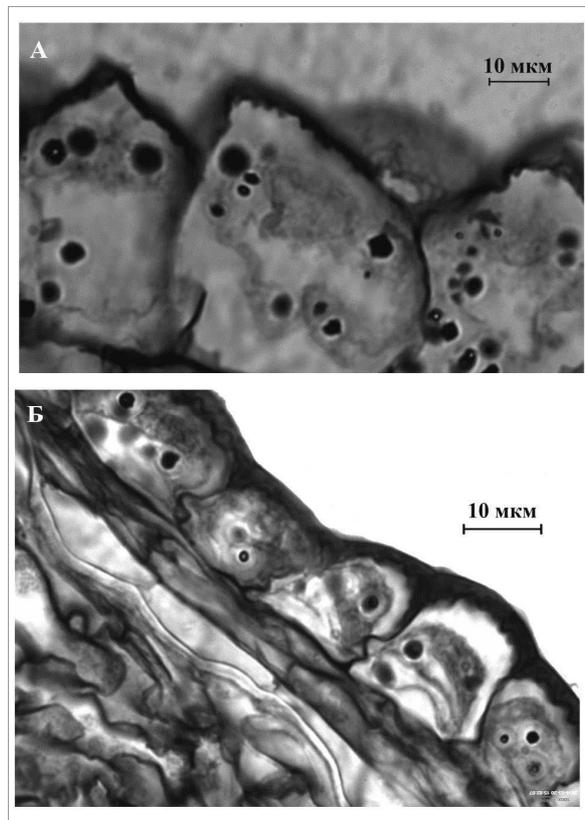


Рис. 9. Начальная (А) и более поздняя (Б) стадии утолщения наружной стенки клеток экзотесты (окраска алциановым синим)

Для белых семян характерно раннее уплощение всех слоёв формирующейся спермодермы внутри от экзотесты. Впоследствии облитерируется не только экзотегмен, как у чёрных семян, но и эндотеста. В зрелой спермодерме остаются только довольно тонкая экзотеста и тангенциально сплюснутый эндотегмен с тонкими параллельными утолщениями внутренней клеточной стенки (рис. 10). Лишь иногда в халазальной и микропиллярной частях семени остаются небольшие участки неразрушенной эндотесты.

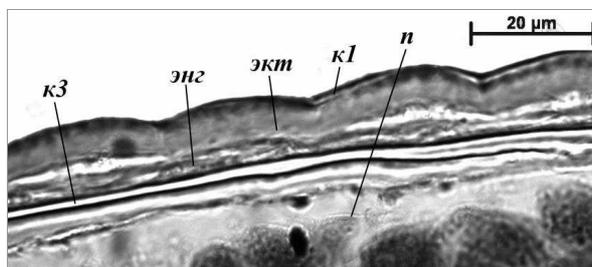


Рис. 10. Зрелая спермодерма *Amaranthus caudatus* (окраска проционовым синим):
 к1 – наружная кутикула; к3 – внутренняя кутикула; энг – эндотегмен;
 экт – экзотеста; п – перисперм

Толщина зрелой экзотесты белых семян заметно меньше, чем у чёрных. В зрелой экзотесте от полости клетки остаётся узкое пространство, в котором иногда попадаются 1–2 крахмальных зерна, не использованных при построении клеточной стенки¹. В наружных стенках клеток экзотесты белых семян слабо различимы бледно-серые короткие сталактиты. Сами стенки бесцветные и выглядят однородными, но гистохимические реакции выявляют их зональность. Наружная зона не даёт реакций на полисахариды и жиры, не окрашивается алциановым синим, обработка хлорным железом не выявляет в ней танинов, но она проявляет слабую реакцию на белок (рис. 10). Кроме того, в самой наружной части этой зоны находятся многочисленные очень мелкие кристаллики солей кремниевой кислоты (рис. 11). Внутренняя зона наружной стенки клеток белых семян, как и на ранних стадиях генезиса, окрашивается алциановым синим и – в отличие от стенок клеток экзотесты чёрных семян – даёт положительную реакцию ШИК на полисахариды.



Рис. 11. Кристаллы кремниевой кислоты в зрелой экзотесте *Amaranthus caudatus* (обработка расплавленным фенолом)

Обсуждение и заключение

Практически вся спермода́рма исследованных видов образуется из обоих интегументов, что типично для *Amaranthaceae* и совпадает с данными более ранних исследований (Netolitzky, 1926; Woodcock, 1931; Kowal, 1954; Бутник, Жапакова, 1991; Тихомиров, Фёдорова, 1997; и др.). Наружный интегумент в основном двухслойный, что опять-таки описывают как типичную особенность всего семейства *Amaranthaceae* (Бутник, Жапакова, 1991). Однако, как и у *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (de Oliveira Oyana et al., 2010), местами он становится трёхслойным, а в области халазы – многослойным. Трёхслойность наружного интегумента обусловлена периклиными делениями клеток его внутренней эпидермы. В области халазы число слоёв клеток внутренней ткани интегумента увеличено вследствие периклиальных делений клеток её самого внутреннего слоя. Эта многослойная ткань даёт мезотесту халазального участка спермода́рмы, сохраняющуюся и в зрелом семени. В остальных местах (однослойная) мезотеста полностью облитерируется в ходе дифференциации спермода́рмы в противоположность мезотесте *Chamissoa altissima*. Внутренний интегумент, вопреки данным К.Т. Себастиана и Б.Д. Дешпанди (Sebastian, Deshpande, 1974), всегда оставался двухслойным (кроме эндостома) и в области многослойного наружного интегумента мог быть даже прерванным.

По данным Г.М. Камаевой и Н.Ф. Шатуновой (1981), семенам видов *Amaranthus* свойственны две одинаково толстые кутикулы – промежуточная и внутренняя. В спермода́рме исследованных видов начиная со стадии шаровидного зародыша

¹ Такие крахмальные зёрна мы иногда наблюдали и в экзотесте проросших семян.

чётко различимы также две кутикулы, но это – наружная кутикула, на внешней поверхности экзотесты, и более толстая внутренняя кутикула, на внутренней поверхности эндотегмена, что вполне соответствует опубликованным данным и других авторов (Kowal, 1954; Suárez Ramos, Engleman, 1980; Бутник, Жапакова, 1991). Промежуточная же кутикула у исследованных нами видов очень тонка и часто вообще не различима под световым микроскопом даже после окраски суданом IV или суданом чёрным.

Как в светлых, так и в тёмных семенах утолщающиеся наружные стенки клеток экзотесты вначале имеют папиллозную внутреннюю поверхность, что, вероятно, увеличивает площадь соприкосновения стенки с плазмалеммой и тем самым повышает интенсивность отложения материала клеточной стенки. На более поздних стадиях внутренняя поверхность утолщающихся наружных стенок сглаживается, что скорее всего связано со снижением интенсивности её утолщения.

В ходе созревания семени химический состав стенок клеток спермодермы закономерно изменяется сопряжённо с динамикой содержания танинов в цитоплазме. Эти соединения вначале выявляются в клетках экзотесты и эндотегмена в виде золотисто-жёлтых гранул разного размера, а затем – сплошного бежевого массива, заполняющего всю полость клетки. Вероятно, эти танины находятся в комплексе с белками и углеводами, с которыми они легко взаимодействуют, давая нерастворимые соединения (Hageman, Butler, 1991; Schofield et al., 2001). Позднее танины обнаруживаются в стенках клеток спермодермы чёрных семян, в особенности в наружных стенках клеток экзотесты.

В зрелом семени около половины толщины спермодермы приходится на экзотесту, основной объём которой составляют очень толстые наружные стенки клеток, инкрустированные мелкими включениями кремнезёма. Строение и химический состав этих стенок различны у бело- и чёрносемянных форм. У последних они окрашены конденсированными танинами и содержат сталактиты. Отложение танинов в стенках клеток тесты у чёрных (и бурых) семян в целом характерно для центросемянных (Bittrich, do Carno Amaral, 1991), а наличие в наружных стенках клеток экзотесты сталактитов – характерная черта *Amaranthaceae* (Бутник, Жапакова, 1991). У белосемянных форм эти стенки бесцветны, но можно предполагать и в них отложение низкомолекулярных неокрашенных танинов, поскольку стенки не окрашиваются реакциями на углеводы, а именно такие реакции блокируются соединениями низкомолекулярных танинов с углеводами, что было показано и у белосемянных растений *A. hypochondriacus* (Suárez Ramos, Engleman, 1980).

Ранее отмечали полное (Pal, 1969; Suárez Ramos, Engleman, 1980; Камаева, Шатунова, 1981; Pal et al., 1990; Салахова и др., 1992) или локальное (Бутник, Жапакова, 1991; Тихомиров, Фёдорова, 1997) разрушение эндотесты в ходе формирования спермодермы у амарантовых. У исследованных нами чёрносемянных видов клетки эндотесты отмирали и несколько деформировались по мере формирования спермодермы. Однако они никогда не облитерировались, и эндотеста полностью сохранялась в зрелых семенах как слой ясно различимых клеток, составляющий примерно треть толщины всей спермодермы. У белосемянных форм эндотеста действительно практически полностью облитерируется.

Вопреки данным А. Пала с соавторами (Pal et al., 1990) и Г.Б. Салаховой и др. (1992), эндотегмен всегда присутствует в спермодерме зрелого семени и состоит из

сильно уплощённых пустых клеток с характерно утолщёнными стенками, что можно считать типичным для этого рода и Amaranthaceae в целом (Netolitzky, 1926; Kowal, 1954; Бутник, Жапакова, 1991). Однако эндотегмен никогда не был единственным слоем, сохранившимся в спермодерме зрелого семени, как полагали Д. Вуд-Ирвинг с соавторами (Wood Irving et al., 1981).

По-видимому, роду *Amaranthus* в целом присуща спермодерма типичного для амарантовых строения, только у белосемянных форм уменьшено число слоёв спермодермы и их толщина. У них также наружные стенки клеток экзодермы более тонкие, а их химический состав изменён, по-видимому, вследствие селекции этих зерновых культур. Остальные описанные в литературе уклоняющиеся варианты можно признать ошибочными интерпретациями, вероятно, обусловленными довольно лёгким расслаиванием и разрушением спермодермы зрелых семян при резке материала.

Благодарности

Мы глубоко признательны Л.В. Озеровой (Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, Москва), А.Б. Шипунову (Minot State University, North Dakota, USA) и И.М. Калиниченко (биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова) за помощь в получении ряда труднодоступных изданий.

Литература

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 312 с.

Бутник А.А., Жапакова У.Н. 1991. Семейство Amaranthaceae // Ред. А.Л. Тахтаджян. Сравнительная анатомия семян. – Л.: Наука. – Т. 3. Двудольные Caryophyllidae – Dilleniidae. С. 74–77.

Камаева Г.М., Шатунова Н.Ф. 1981. Сравнительная характеристика спермодермы родов *Amaranthus* L. и *Atriplex* L. // Ред. В.Н. Тихомиров. Морфологическая эволюция высших растений (Материалы VI Московского совещания по филогении растений, посвящённого 100-летию со дня рождения профессора Московского университета Константина Игнатьевича Мейера. Декабрь 1981 г.). – М.: Наука. С. 51–52.

Прозина М.Н. 1960. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа. – 205 с.

Салахова Г.Б., Иванова О.Г., Чернов И.А. 1992. Развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *Amaranthus cruentus* (Amaranthaceae) в условиях интродукции // Бот. журн. Т. 77. № 3. С. 31–36.

Тихомиров В.Н., Фёдорова Т.А. 1997. Сравнительная анатомия семенной кожуры представителей рода *Amaranthus* (Amaranthaceae) // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 16–24.

Bittrich V., do Carno Amaral M.E. 1991. Proanthocyanidins in the testa of Centrospermous seeds // Biochem. Syst. Ecol. Vol. 19. No 4. P. 319–321.

Hagerman A.E., Butler L.G. 1991. Tannins and Lignins // Eds. G.A. Rosenthal, M.R. Berenbaum. Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. – 2nd ed. – San Diego: Academic Press. – Vol. 1. The chemical participants: P. 355–388.

Isely D. 1947. Investigations in seed classification by family characteristics // Agric. Res. Bull. Vol. 028. P. 315–380.

Kowal T. 1954. Cechy morfologiczne i anatomiczne nasion rodzaju *Amaranthus* L. oraz klucze do ich oznaczania // Monogr. bot. Vol. 2. P. 162–193.

- Mosyakin S.L., Robertson K.R.* 1996. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae) // Ann. Bot. Fennici. Vol. 33. P. 275–281.
- Netolitzky F.* 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen // Hrsg. K. Linsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie. – Berlin: Gebrüder Borntraeger. – Abt. II. Teil 2. Pteridophyten und Anthophyten. Bd. 10. x + 364 S.
- de Oliveira Oyana S., de Souza L.A., Muneratto J.C., Meyer Albiero A.L.* 2010. Morphological and anatomical features of the flowers and fruits during the development of *Chamissoa altissima* (Jacq.) Kunth (Amaranthaceae) // Brazil. Arch. Biol. Technol. Vol. 53. No 6. P. 1425–1432.
- Pal A., Singh R.P., Pal M.* 1990. Development and structure of seeds in *Amaranthus hypochondriacus* L. and its wild progenitor *A. hybridus* L. // Phytomorphology. Vol. 40. No 1–2. P. 145–150.
- Sachar R.C., Murgai P.* 1959. Diplosporous parthenogenesis in *Aerva tomentosa* Forsk. // Phytomorphology. Vol. 9. No 2. P. 119–129.
- Sebastian K.T., Deshpande B.D.* 1974. Embryological studies in *Amaranthus leucocarpus* S. Wats. // Taiwania. Vol. 19. No 2. P. 148–156.
- Shofield P., Mbugua D.M., Pell A.M.* 2001. Analysis of condensed tannins: a review // Animal Feed Sci. Technology, Vol. 91. No 1. P. 21–40.
- Suárez Ramos G., Engleman M.E.* 1980. Deposito de taninos en la testa de *Amaranthus hypochondriacus* L. (alegría) // Agrociencia. No 42. P. 35–50.
- Veselova T.D., Timonin A.C.* 2009. *Pleuropetalum* Hook. f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence // Wulfenia. Bd.16. P. 99–116.
- Woodcock E.F.* 1931. Seed development in *Amaranthus caudatus* L. // Pap. Michigan Acad. Sci., Arts & Letters. Vol. 15. P. 173–180.
- Wood Irving D., Betschart A.A., Saunders R.M.* 1981. Morphological studies on *Amaranthus cruentus* // J. Food Sci. Vol. 46. No 4. P. 1170–1174.

**ФОРМИРОВАНИЕ ПЛОДА «АМАЛЬТЕЯ»
У МАНЖЕТКИ ОБЫКНОВЕННОЙ
(*ALCHEMILLA VULGARIS* L. S. L., ROSACEAE)**

К.П. Глазунова

Glazunova K.P. † DEVELOPMENT OF «AMALTHEA» FRUIT IN *ALCHEMILLA VULGARIS* L. S. L. (ROSACEAE). Amalthea monomera is dry superior apocarpous monomerous non-dehiscent monospermous fruit with filmy pericarp of nutlet and a spathe of persistent hypanthium (sensu N.N. Kaden, 1968). The structure and development of this fruit is described basing on material of living and dry specimens of common East European microspecies of the group *Alchemilla vulgaris* s. l. (Alchemilleae Rydb., Rosoideae Focke, Rosaceae Juss.).

Положение рода *Alchemilla* L. в системе семейства Rosaceae Juss. авторы разных систем трактуют по-разному. Например, В.Н. Тихомиров и др. (1995, с. 83) отмечают: «Монограф рода В. Ротмалер рассматривает его в пределах трибы Potentilleae Spreng. (Rothmaler, 1937). Ряд авторов относит этот род к трибе Sanguisorbeae Spreng. (Focke, 1894; Тахтаджян, 1987), иногда выделяют самостоятельную трибу Alchemilleae Rydb. (Rydberg, 1963; Колчанов, 1970)». Точка зрения А.Л. Тахтаджяна (1987) о том, что *Alchemilla* следует относить к трибе Sanguisorbeae (Poterieae) подсемейства Rosoideae Focke, долгое время превалировала в литературе, однако позже А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1997) счёл необходимым относить *Alchemilla* и *Aphanes* к трибе Alchemilleae Rydb.

Р.В. Камелин (2006) выделяет в подсемействе Rosoideae трибу Alchemilleae R. Kam. (4 рода), которую предположительно сближает в филеме розоцветных и с примитивными Spiraeoideae, и с примитивными Rosoideae. Он характеризует плод Манжетки как односемянный (реже двусемянный) орешек, заключённый в почти полностью замкнутый гипантий.

Д.Р. Морган, Д.Е. Солтис и К.Р. Робертсон (Morgan, Soltis, Robertson, 1994) на основании молекулярного анализа области *rbcL* у представителей 45 родов четырёх подсемейств Rosaceae обнаружили, что *Alchemilla* наиболее близка к *Potentilla*, и отметили, что её целесообразно включить в трибу Potentilleae. К сожалению, в молекулярный анализ Rosaceae Д.Р. Моргана, Д.Е. Солтиса и К.Р. Робертсона не был включён род *Sibbaldia*, весьма сходный с родом *Alchemilla* по анатомии стебля (Лотова, Тимонин, 2005).

Разнообразие мнений исследователей о таксономических отношениях рода *Alchemilla* с внешне сходными розоцветными родов *Potentilla*, *Aphanes*, *Lachemilla*, *Sibbaldia*, *Sanguisorba*, *Poterium* и другими пока не удаётся свести к единой точке зрения во многом потому, что изученность этих родов фрагментарна и разнородна и не даёт достаточного материала для сравнительного филогенетического анализа. Это замечание относится и к неполноте карпологических данных о разных родах подсемейства Rosoideae. Нами в данной статье представлено детальное описание особенностей цветка и плода *Alchemilla* на материале распространённых восточно-европейских микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s. l.

Материал и методы

Материалом для работы послужили живые и гербаризированные образцы микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s. l.: *A. baltica* G. Sam. ex Juz., *A. glaucescens* Wallr., *A. filicaulis* Buser и *A. monticola* Opiz. Морфофункциональные особенности

цветков изучены на живых растениях (в первом цветении) этих микровидов, собранных на пойменных лугах р. Москвы на Звенигородской биостанции МГУ и в Ботаническом саду МГУ (Ленинские горы). Строение и развитие гинцея изучено на собранном в Ботаническом саду МГУ и зафиксированном материале с использованием традиционных методов микротехники и микроскопирования (Прозина, 1960).

Сухой материал плодов взят в гербарии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW) со следующих гербарных образцов: *A. baltica* – Владимирская обл., Суздальский р-н, ниже с. Сеславинское. На лугу по подножию левого коренного берега долины р. Ирпень, у лещинника на склоне берега. Густые колонии. Зр. пл. и цв. 28.VIII.1979. Ю. Леонидов, В.Н. Тихомиров; *A. glaucescens* – Рязанская обл., Касимовский р-н, бл. п. Гусь-Железный. По дороге в сосново-еловом лесу. 17.VIII.1972. К. Глазунова, В.Н. Тихомиров.

Микрофотографии плода «амальтея одночленная» и освобождённого из покрывала односемянного орешка получены с помощью сканирующего микроскопа Camscan 4DV.

Результаты

Тип плода. Среди многочисленных публикаций Н.Н. Кадена по общей и частной карпологии (см. список публикаций Н.Н. Кадена в этой книге) очень интересна статья, посвящённая типологии и эволюции плодов розоцветных (Каден, 1968). Лаконично описывая плоды розоцветных из подсемейств Spiraeoideae, Rosoideae, Prunoideae и Maloideae, он приводит типификацию их названий, анализирует морфологию плодов и предлагает схему вероятных направлений морфогенеза плодов основных карпологических типов розоцветных. Плод представителей рода Манжетка (*Alchemilla* L.) назван «амальтея¹ одночленная» (*Amalthea monomera* – Каден, 1965, 1964, 1968; Каден, Кирпичников, 1966) и охарактеризован следующими при-

¹ В древнегреческой **мифологии** именем «Амальтея» звали чудесную козу, вскормившую своим молоком Зевса, когда его мать Рея на острове Крит спасала младенца Зевса от отца-тирана Кроноса, пожиравшего своих детей (Кроносу была предсказана смерть от одного из его детей). Сын Амальтеи козлоногий Пан стал молочным братом Зевса, а позже получил от него в награду громкоголосый рог Тритона. Забавляясь ужасными звуками рога, Пан приводил слушателей в панику. Дочь Зевса Афина Паллада содрала шкуру (эгиду) с Пана и сделала её своим символом власти, натянув на свой щит. Амальтею Зевс поместил среди звёзд, а её рог сделал рогом изобилия, исполняющим желания (Публий Овидий Назон, «Метаморфозы»).

Астрономическая Амальтея – пятый по величине спутник Юпитера, имеет форму широкого кубка с углублением.

В поэзии: А.А. Фет.

Зевс

Шум и гам – хохочут девы,

В медь колотят музыканты.

Под визгливые напевы

Скачут-пляшут корибанты.

В кипарисной роще Крита

Вновь заплакал мальчик Реи,

Потянул к себе сердито

Он сосцы у Амальтеи.

Юный бог уж ненавидит.

Его крики мстью дышат,

Но земля его не видит,

Небеса его не слышат.

знаками: сухой, верхний, апокарпный, мономерный, невскрывающийся, односемянный плод с плёнчатым перикарпием орешка и покрывалом из сохраняющегося гипантия (рис. 1, 2).

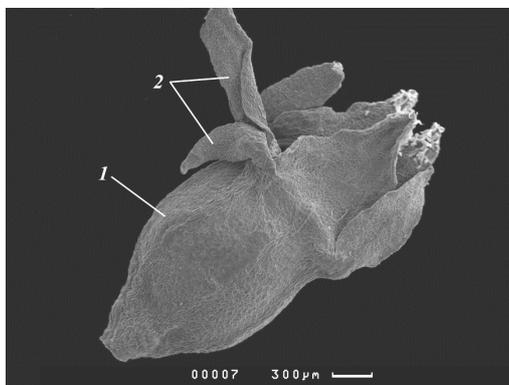


Рис. 1. Сухой плод «амальтея одночленная» *Alchemilla baltica* G. Sam. ex Juz.:

- 1 – покрывало, образованное гипантием;
- 2 – чашелистики и листочки подчашия (Camscan 4DV)

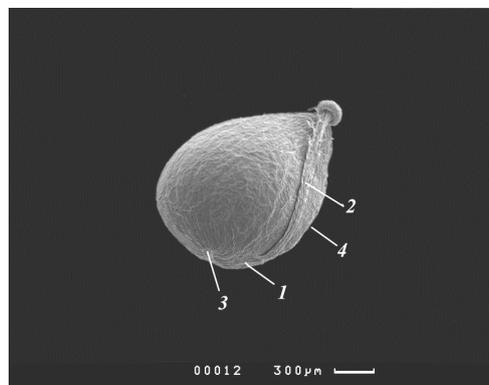


Рис. 2. Сухой орешек *Alchemilla glaucescens* Wallr.,

- извлечённый из покрывала амальтеи:
- 1 – короткий брюшной шов; 2 – стилодий;
 - 3 – рубец отделения орешка от цветоложа;
 - 4 – односемянный орешек (Camscan 4DV)

По наличию одиночного орешка «*Amalthea monomera*» отличается от плода типа «амальтея малочленная» (*Amalthea oligomera*) с 2–5 орешками, характерного для родов *Agrimonia*, *Poterium* и др. Предполагается (Каден, 1968), что плод «амальтея одночленная» возник в филогенезе розоцветных из плода типа «малоорешек с покрывалом» (*Paucinucula velata*), характерного для большинства видов *Potentilla*. Среди видов рода *Potentilla* есть и обладающие примитивным для розоцветных плодом типа «многоорешек с покрывалом» (*Multinucula velata*). Эволюционные преобразования, приведшие к формированию плода «амальтея одночленная» у *Alchemilla*, шли по линии уменьшения числа плодолистиков в цветке до одного (равно и односемянных орешков), формирования защитного покрывала (бокальчатого гипантия) и использования распротёртых высохших пластинок чашелистиков как зубцов-зацепок (приспособление к экзозоохории).

Логика построения морфогении плодов розоцветных в статье Н.Н. Кадена (1968) убедительна. Однако карпологическую терминологию в данном случае приходится считать условной, поскольку перикарпием (околоплодником) обычно называют внесеменные части плода, а Н.Н. Каден (1968) у манжетки называет перикарпием стенку плодолистика (орешка), хотя орешек «амальтеи одночленной» обладает покрывалом (гипантием цветка). Н.Н. Каден, как и К. Линней (1989), Р.Е. Левина (1974) и другие, придерживался мнения, что плод – это зрелый цветок, у которого часто и в зрелом состоянии присутствуют не только ткани гинецея, но и ткани других частей цветка: «Нередко в зрелых верхних плодах сохраняются, не срастаясь с перикарпием, или видоизменённый околоцветник, или особые образования различной морфологической природы» (Левина, 1974).

Следует отметить, что в плоде «амальтея одночленная» внешними по отношению к семени являются как ткани стенки плодолистика, так и ткани гипантия – и те,

и другие отвечают определению понятия «перикарпий». Однако у розоцветных с цветками, обладающими верхней завязью и свободно заключённым в сочный или сухой гипантий гинецеем, в качестве перикарпия условно описывают стенку плодолистика (Каден, 1968; Левина, 1974). Строение сухого гипантия при этом часто не учитывают вовсе. В наших описаниях мы будем придерживаться той же условной терминологии, что и Н.Н. Каден (1968), и Р.Е. Левина (1974), и начнём с рассмотрения цветка.

Цветок. Как при апомиктического, так и при амфимиктического способе образования семян у манжеток цветок (плод) имеет одну и ту же структурную организацию. У всех микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s. l. строение цветков в типе одинаково (Глазунова, 1983, 2008). Цветок обоеполюй, зелёный, тетрамерный, безлепестный (рис. 3). Чашечка, листочки подчашия и нити четырёх тычинок, срастаясь основаниями, образуют бокальчатый аппендикулярный гипантий, который окружает гинецей, не срастаясь с ним (Каден, Кондорская, 1967). Пластинки чашелистиков и листочков подчашия свободны выше уровня нектарника, перегораживающего наверху бокал гипантия, и отогнуты в стороны горизонтально. Завязь верхняя. Гинецей состоит в типе из одного плодолистика (мономерно-апокарпный), но в соцветиях можно встретить отдельные цветки с 2 и более свободными плодолистами (Penzig, 1921; Глазунова, 1986; Глазунова, Нилова, 1994; Тихомиров и др., 1995). Развитие цветка исследовал ещё Ж.-Б. Пэйе (Payer, 1857) и изобразил на серии рисунков. В данной работе мы рассмотрим структурно-функциональные особенности гинецея и околоцветника с тычинками как составных частей будущего плода «амальтея одночленная».

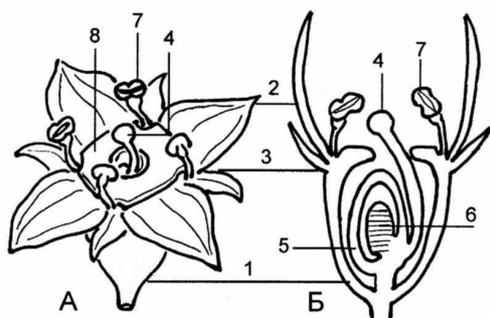


Рис. 3. Морфологические особенности цветка *Alchemilla baltica* G. Sam. ex Juz.

А – внешний вид цветка; Б – продольный разрез цветка:

1 – гипантий; 2 – чашелистик; 3 – листочек подчашия; 4 – рыльце стилодия плодолистика;
5 – завязь плодолистика; 6 – семязпочка; 7 – пыльник тычинки; 8 – нектарник

Околоцветник и андроцей. Околоцветник на диаграммах цветка изображён как квадрат (Eichler, 1875, 1878; Fröhner, 1995). Цветок *Alchemilla* четырёхкруговой: круг листочков подчашия, круг чашелистиков (иногда круги 1-й и 2-й считают за один круг чашелистиков, снабжённых прилистниками), круг андроцея (4 тычинки), круг гинецея (1 плодолистик). У тычинок, расположенных перед листочками подчашия, короткие тычиночные нити и небольшие пыльники, вскрывающиеся поперечной щелью (если содержат много нормальной пыльцы) или сморщенные и невскрывающиеся (если пыльцевые зёрна в массе abortивные). Пыльники рано опадают,

легко отламываясь от тычиночной нити по отделительному рубцу. В стенке гипантия и отогнутых пластинках чашелистиков и листочков подчасия у молодого цветка хлорофиллоносные клетки располагаются рыхло и разделены множеством межклетников; наружная эпидерма однослойная, без трихом (*A. baltica*) или с одноклеточными тонкостенными нитевидными трихомами (*A. glaucescens*). При созревании плода околоцветник высыхает без лигнификации.

Гинецей. Плодолистик в раскрывшемся цветке имеет короткую ножку, яйцевидную завязь и гинобазический стилодий с округлым верхушечным рыльцем (рис. 4). В нижней части плодолистика, под отходящим вверх стилодием, есть короткий брюшной шов (Payson, 1857; Глазунова, 1986). При заложении в бутоне плодолистик овальной формы; на поперечном срезе – серповидный. У него сближенные боковые части, длинный брюшной шов и утолщённая верхушка (будущий стилодий). Рост брюшной стороны идёт медленнее, чем спинной, вследствие чего спинная сторона приобретает большую выпуклость. При общем увеличении размеров плодолистика брюшной шов остаётся относительно очень коротким. Верхушка плодолистика вытягивается в длинный стилодий с головчатым рыльцем. Из-за быстрого роста спинной стороны завязи верхушечный стилодий оказывается в нижнебоковом положении и выглядит гинобазическим. По особенностям развития и строения плодолистика его трактуют как кондупликатный (Тихомиров, Нотов, Петухова, Глазунова, 1995). В ножку плодолистика входят три проводящих пучка. Два длинных брюшных тянутся в стилодий на две трети его высоты. Спинной пучок очень короткий, едва выходит за пределы длины короткой ножки плодолистика. Стенка молодого плодолистика состоит из шести-семи слоёв клеток сходного облика, их очертания округлые или овально-слабовытянутые, оболочки тонкие, цитоплазма густая, ядра крупные. В формирующемся орешке произойдёт послойная разнотипная дифференциация клеток перикарпия по мере созревания в нём семени.

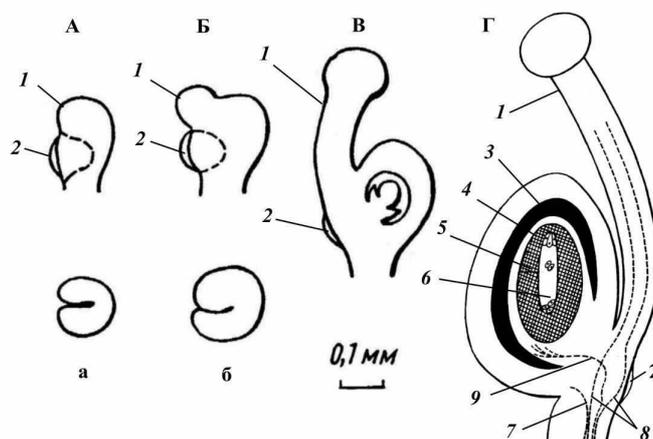


Рис. 4. Развитие плодолистика манжетки: А, Б, В – последовательные стадии развития молодого плодолистика (вид сбоку); Г – зрелый плодолистик; а, б – поперечный срез в области брюшного шва молодого плодолистика: 1 – стилодий (вытягивающаяся верхушка плодолистика); 2 – брюшной шов; 3 – полость завязи; 4 – семяпочка; 5 – нуцеллус; 6 – зародышевый мешок; 7 – спинной (укороченный) проводящий пучок; 8 – брюшные проводящие пучки; 9 – проводящий пучок семяпочки

Семяпочка. В полости завязи вблизи от основания брюшного шва у одного из краёв плодолистика расположена единственная крупная, почти ортотропная (атропная) семяпочка. Пучок в семяпочку идёт от одного из брюшных проводящих пучков плодолистика. Плацентация базальная, развившаяся из субмаргинальной. Нуцеллус в красинуцеллятной семяпочке массивный, защищённый одним интегументом, края которого срастаются так, что микропиле не выражено. Археспорий многоклеточный. Формируется спорогенный комплекс клеток. В норме образуется один крупный зародышевый мешок. В одном и том же соцветии в разных цветках зародыши появляются апомиктически (несколько типов) или, реже, амфимиктически (Глазунова, 1983). Эндосперм целлюлярный. Зародыш прямой, дифференцированный, бесхлорофилльный. Запасную функцию выполняют семядоли.

В формирующемся семени недолго можно различать остаточный тонкий слой клеток эндосперма вокруг зародыша. Семенная кожура (производное единственного интегумента) состоит из трёх слоёв тонкостенных клеток. Наружный слой на выпукло-клиновидной (микропилярной) части семяпочки сложен бочкообразными, быстро теряющими живое содержимое клетками с тонкими кососпиральными утолщениями оболочки. Эти клетки похожи на членики сосудов. Соприкасаясь торцевыми порами, они образуют тяжи наподобие сосудов ксилемы. Эти тяжи состоят из 8–9 клеток и достигают внутри полости плодолистика вогнутой внутренней поверхности его стенки, выстланной в этой зоне немногочисленными толстостенными пористыми удлинёнными клетками адаксиальной поверхности стенки плодолистика. Эти специализированные клетки семенной кожуры и стенки плодолистика в совокупности формируют подобие проводящего пучка из тяжёлых клеток, обликом похожих на водопроводящие элементы ксилемы. Этот «пучок» протягивается от апекса будущего корня зародыша к клиновидному верхнему выступу орешка (выпуклой спинной части стенки плодолистика), который направлен к отверстию нектарного диска, то есть по пути выпадания орешка из покрывала.

Преобразования плодолистика и семяпочки при созревании плода. Шесть исходных слоёв клеток стенки завязи плодолистика дифференцируются по-разному. Строение этой стенки орешка обычно описывают как перикарпий (см. выше). Ранее было проведено его условное подразделение на зоны экзо-, мезо- и эндокарпия (Меликян, Бондарь, 1996) на примере плодов северной *A. murbeckiana* Buser. Мы обнаружили у разных микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s. l. (*A. monticola*, *A. baltica*, *A. filicaulis* и др.) из средней полосы Европейской части России сходное строение перикарпия. В экзокарпии наружный (эпидермальный) слой состоит из довольно крупных, слегка уплощённых клеток с утолщёнными наружными стенками и кутикулой; клетки субэпидермального слоя не делятся более, приобретают узкие поперечные утолщения оболочки, становясь гидроцитами. В мезокарпии клетки третьего от периферии слоя (в стенке завязи молодого плодолистика) многократно делятся с образованием новых, косо налегающих друг на друга, слоёв прозенхимных клеток со значительно утолщёнными оболочками и узкими просветами полости клетки. Под ними расположен слой неделящихся клеток, в которых ещё во время развития мегагаметофита начинается рост кристаллов. В зрелом перикарпии в этих клетках видны очень крупные кубические или многогранные кристаллы, сравнимые по размерам с внутренним объёмом клетки. В эндокарпии после деления клеток пятого от периферии слоя стенки завязи молодого плодолистика образуются косо ле-

жащие слои клеток, позже дифференцирующихся в прозенхимные толстостенные клетки с маленькой остаточной центральной полостью; шестой от периферии слой (самый внутренний слой перикарпия) также состоит из прозенхимных клеток с утолщёнными оболочками. Эти клетки расположены перпендикулярно к продольной оси орешка. Вблизи микропилярной области плода стенки этих клеток приобретают по несколько пор. Верхушечная часть стенки орешка (непосредственно над областью «микропиле» семяпочки) представляет собой участок из плотно расположенных клеток с невысокими спиральными утолщениями стенок, который тянется до слоя кристаллоносных клеток перикарпия. На орешках, освободившихся из покрывала, опавших на сырую землю и пролежавших на ней, можно наблюдать отслоение внешних клеточных слоёв перикарпия до кристаллоносного слоя мезокарпия.

Семя и стенка завязи плодолистика (перикарпий) не срстаются, но расположены плотно рядом друг с другом и не разделяются при диссеминации. Занимающее большую часть внутреннего объёма орешка семя хорошо дифференцировано. По мере созревания семени происходит уплощение клеток в слоях семенной кожуры. Снаружи боковые поверхности семени несут один слой мелких гидроцитов (экзотеста) с утолщениями оболочек в виде тонких балок. Нижележащие клетки мезотесты сдавленные, уплощённые. Эндотеста представлена слоем плотно расположенных крупных клеток с коричневым гранулярным содержимым. Зародыш крупный, его массивные семядоли выполняют запасную функцию. По строению зрелого семени невозможно сделать заключение об апомиктическом или амфимиктическом способе образования его зародыша. Отмечены случаи полиэмбрионии (Глазунова, 1986).

Распространение плодов. При опадении зрелых плодов отделение покрывала (гипантия) с заключённым внутри орешком происходит по отделительному рубцу плодоножки. Гипантий обезвоживается при созревании плода, теряет рыхлое расположение клеток вследствие значительного уменьшения межклетников, высыхает, приобретает уже не зелёный, а жёлто-коричневый цвет. Если имеется опушение на внешней поверхности бокала гипантия, то торчащие волоски могут долго сохраняться даже на опавших амальтеях. Высохшие чашелистики гипантиев, зацепляясь за шерсть животных, способствуют диссеминации. Усыхающие гипантии, выдавливая орешки, баллистически их распространяют. Часть орешков зимует в опавших на землю покрывалах. При выращивании растений из семян требуется стратификация.

Диагностическое значение признаков строения плодов для определения микровидов *Alchemilla vulgaris* L. s. l. обусловлено наличием опушения на гипантиях, которое может длительное время сохраняться при подсыхании плодов (Юзепчук, 1941; Fröhner, 1995).

В системе размножения у факультативно-апомиктических микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s. l. осуществляется как вегетативное размножение, так и семенное воспроизведение (Тихомиров, Петухова, Нотов, Глазунова, 1995). Вегетативное размножение выражено слабо и связано со старением. Реальная семенная продуктивность одного генеративного побега составляет в среднем от 30,8% у *A. sarmatica* Juz. (среднее число цветков в соцветии – 632) до 60,3% у *A. schistophylla* Juz. (среднее число цветков в соцветии – 348), а на растении бывает за сезон 3–6 генеративных побегов (т.е. щитковидно-метельчатых фрондулёзных соцветий). Семенное воспроизведение осуществляется из банка семян в почве лугов и из ежегодно осыпавшихся односемянных орешков. Лишь до 2,7% ореш-

ков дают проростки (Джалилова, 1965 – цит. по Тихомиров и др., 1995). При невысоких цифрах показателей размножения манжетки на лугах многочисленны: на участке в 1 м² встречается около 30–40 генеративных плодоносящих побегов (обычно нескольких микровидов).

Литература

- Глазунова К.П. 1983. Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L. – Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 17 с.
- Глазунова К.П. 1986. Гинецей манжетки (*Alchemilla* L.) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. № 4. С. 15–19.
- Глазунова К.П. 2008. Амальтея одночленная – плод представителей рода *Alchemilla* L. // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: Материалы международной конференции, посвящённой памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сборник научных статей. – Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 208–212.
- Глазунова К.П., Нилова М.В. 1994. Изменчивость и редукция частей цветка у факультативно-апомиктической манжетки (*Alchemilla* L., Rosaceae) // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Труды междунар. симпоз. (Саратов, 21–24 июня 1994 г.). – Саратов. С. 36–38.
- Каден Н.Н. 1964. Эволюция плодов розоцветных // Второе Московское совещание по филогении растений 20–25 марта 1964 г.: Тезисы докладов. – М.: Изд. МОИП. С. 24–25.
- Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Бот. журн. Т. 50. № 6. С. 775–787.
- Каден Н.Н. 1968. Эволюция плодов розоцветных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. № 2. С. 127–135.
- Каден Н.Н., Кирпичников М.Э. 1966. Проект новой системы терминологии плодов // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 473–483.
- Каден Н.Н., Кондорская В.Р. 1967. Морфология цветка и плода лоховых // Морфология растений: Сборник статей, посвящённый памяти проф. К.И. Мейера. – М.: Наука. С. 102–118.
- Камелин Р.В. 2006. Розоцветные (Rosaceae). – Барнаул: Алтайские страницы. – 100 с.
- Левина Р.Е. 1974. Морфология и типы плодов. – Ульяновск: УГПИ. С. 1–31.
- Линней К. 1989. Философия ботаники / Пер. с лат. Н.Н. Забинковой, С.В. Сапожникова под ред. М.Э. Кирпичникова. – М.: Наука. – 456 с.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. 2005. Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значение. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 264 с.
- Меликян А.П., Бондарь Н.А. 1996. Семейство Rosaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Мир и семья. – Том 5. Двудольные. Rosidae I. С. 102–123.
- Прозина М.П. 1960. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа. – 205 с.
- Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. – 439 с.
- Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. 1995. Род Манжетка // Ред. В.Н. Павлов, В.Н. Тихомиров. Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Моск. ун-та; Аргус. – Вып. 10. С. 83–118.
- Юзепчук С.В. 1941. Манжетка–*Alchimilla* L. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд. АН СССР. – Т. 10. С. 308–409.

- Eichler A.W.* 1875. Die Blütendiagramme. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – Bd. 1. VIII + 348 S.
- Eichler A.W.* 1878. Die Blütendiagramme. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – Bd. 2. XX + 575 S.
- Fröhner S.* 1995. *Alchemilla L.* // *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 2. Auflag. – Berlin; Wien: Weissdorn-Verlag. – Bd. 4. Teil 2B. S. 13–242.
- Morgan D.R., Soltis D.E., Robertson K.R.* 1994. Systematic and evolutionary implications of *rbcL* sequence variation in Rosaceae // *Amer. J. Bot.* Vol. 81. No 7. P. 890–903.
- Payer J.-B.* 1857. Traite d'organogenie comparée de la fleur: Atlas. – Paris: Librairie de Victor Masson. – 748 p.
- Penzig O.* 1921. Pflanzen-Teratologie. – Berlin: Gebrüder Borntraeger. – Bd. 2. S. 312–313.
- Rydberg P.A.* 1963. Rosaceae Juss. // *The North American flora.* – New York: NY Botanical garden. – Vol. 22. Pt. 3/5. P. 239–560.
- Takhtajan A.L.* 1997. Diversity and classification of Flowering Plants. – New York: Columbia Univ. Press. – x + 643 p.

КАРПОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *VALERIANA* L. ФЛОРЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Ю.Н. Горбунов

Gorbunov Yu.N. MORPHOLOGY AND ANATOMY OF FRUITS OF SPECIES OF THE GENUS *VALERIANA* L. OF THE FLORA OF RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES. The carpological characters have been underused in taxonomy and systematics of the genus *Valeriana* so far. The morphology and anatomy of fruits of 34 *Valeriana* species are studied and shown to shed light on relationships of species of this genus and ways of their evolution. Significant taxonomic features are: pubescence character, size of fruit edges, shape of fruit, structure of endocarp of sterile cavities. The endocarp of sterile cavities of a fruit was apparently decreasing in the course of genus evolution. Consequently, the two-layered endocarp of cells with highly thickened and lignified cell walls by the sterile cavities (*Alliariifoliae*, *Sisymbriifoliae*) is concluded to be primitive trait of *Valeriana* fruit. So ancestral fruit has advanced to one-layered endocarp, to decreased structural similarities between the endocarp cells by sterile cavity and those by the fertile ones and to weaker lignification of the sterile cavity endocarp. The type of a Valerianaceae fruit is discussed.

Строение плодов представителей семейства Valerianaceae изучено очень слабо несмотря на то, что некоторые авторы отмечали большое значение карпологических признаков для систематики этого семейства (Höck, 1882; Nielsen, 1949; Meyer, 1951). Плод у валериановых развивается из нижней синкарпной завязи, состоящей из трёх плодолистиков. В пределах семейства наблюдается различная степень редукции двух из трёх гнёзд завязи, что наряду со структурой чашечки при плоде имеет большое значение для подразделения этого семейства на трибы и роды.

Признаки морфологии плодов почти не используют в диагнозах и ключах для определения видов, лишь в редких случаях принимая во внимание форму плода, его размеры и опушение. Исключение составляют работы О. Борзини (Borsini, 1944, 1966) по систематике валериановых Южной Америки, в которых для всех видов приведены не только рисунки внешнего вида плодов, но и схемы их поперечного сечения.

Нами проведено изучение морфологии и анатомии плодов всех видов р. *Valeriana* L. флоры бывшего СССР с целью выявления новых признаков, полезных для систематики, а также для выяснения вопроса о типе плода валериановых. В завязи валерианы два гнезда недоразвиты, а в фертильном гнезде закладывается одна висючая, анатропная семяпочка. «Синкарпная зона» остаётся в зрелом плоде лишь в верхней части, и стерильные, недоразвитые плодолистики заметны на его абаксиальной стороне в виде двух бугорков около верхушки (Szentpetery, Sarkany, 1963; Gutlein, Weberling, 1982). В процессе развития стенки плода клетки внутренних слоёв околоплодника одревесневают и образуют эндокарпий зрелого плода, в то время как клетки остальных слоёв остаются неодревесневшими. Провести границу между экзокарпием и мезокарпием затруднительно. Семя заполняет всю полость плода, в качестве запасных веществ содержит гетерогенный алейрон и жирное масло, которое сосредоточено, главным образом, в семядолях. Интересно, что зародыш часто содержит хлорофилл и приобретает зеленоватую окраску. У плода валерианы отсутствуют специальные приспособления для вскрывания, и корешок зародыша пробивает околоплодник в месте срастания фертильного плодолистика с одним из стерильных.

От сросшейся плёнчатой части хохолка – короны – отходят лучи, покрытые длинными, мягкими, белыми волосками. У незрелых плодов лучи хохолка загнуты внутрь, при полном созревании плода они расправляются. Число лучей варьирует не только у разных видов, но и в пределах видов и даже популяций. По короне проходят продольные жилки, которые затем входят в лучи, и, следовательно, их число соответствует числу лучей. На абаксиальной стороне плода проходят три продольные жилки: медианная и две латеральные, а на адаксиальной – одна жилка. Плод валерианы уплощённый, по бокам его в большей или меньшей степени развивается кайма, представляющая собой вырост, заполненный паренхимной тканью с проходящим продольно сосудистым пучком.

В литературе по морфологии и систематике Valerianaceae нет единого мнения о типе их плода. Встречаются самые разнообразные наименования: «орех», «костянка» (Артюшенко, Коновалов, 1951), «семянка» (Höck, 1882; Meyer, 1951; Nielsen, 1949; Грубов, 1958; Szentpetery, Sarkany, 1962), «семянка (орешек)» (Комарницкий и др., 1962), «ореховидный» (Тахтаджян, 1966), «аггедула» (Каден, 1965). Однако почти все эти названия не применимы к плоду валерианы. Его нельзя назвать «орехом», так как у плодов этого типа одревесневает весь перикарпий, в то время как у валерианы одревеснению подвергается лишь внутренний слой его. Плод представителей рода *Valeriana* трёхчленный и синкарпный, а не двучленный и паракарпный, как у семянков сложноцветных. Не подходит и название «костянка» вследствие того, что никакой косточки в процессе развития плода у валерианы не образуется. Что касается термина «орешек», то им обычно обозначают апокарпный плод либо плодик полимерного апокарпного плода. Плод валерианы настолько морфологически своеобразен, что заслуживает специального названия. Нам представляется, что на данном этапе ботанических знаний наиболее приемлемым для плода валериановых является название «аггедула», предложенное Н.Н. Каденом (1965).

Морфологическое изучение плодов видов валерианы флоры бывшего СССР показало, что они обладают достаточными видовыми отличиями, которые могут быть использованы при определении видовой принадлежности изучаемого образца. Нами были составлены подробные описания плодов 34 видов валерианы по методике Н.Н. Кадена и С.А. Смирновой (1974), а также ключ для определения видов по карпологическим признакам (Горбунов, 2002).

Изучение морфологии плодов видов валерианы позволило выявить дополнительные таксономические признаки (рис. 1) для характеристики рядов, к числу которых относятся наличие опушения плода и степень развития каймы по краю. Опушённые плоды характерны для таксонов рядов *Tuberosae*, *Cardaminoides*, *Sisymbriifoliae* и большинства видов ряда *Officinales*. Хорошо развитая кайма по краю плода (более 0,2 мм) характерна для рядов *Tuberosae* (кроме *V. leucophaea* DC.), *Caespitosae*, *Petrophilae*, *Cardaminoides* и некоторых видов ряда *Officinales* и является дополнительным свидетельством родственных связей этих таксонов. Очень сильное развитие каймы (до 2,5 мм) характерно для *V. daghestanica* Rupr. ex Boiss. Диагностическое значение на уровне видов, кроме отмеченных выше признаков, имеют: цвет, размеры и форма плода, число лучей хохолка и др. Таксоны с голыми плодами образуют две группы с очень сходной морфологией плодов. К первой группе относятся виды рядов *Capitatae*, *Dioicae*, *Alpestres*, *Alliariifoliae* и *Montanae*, а ко второй – *Caespitosae* и *Petrophilae*. Морфология плода у видов в пределах рядов

очень однообразна за исключением *Officinales*, где встречаются фактически все типы плодов, в связи с чем карпологические признаки в пределах этого ряда имеют ограниченное таксономическое и диагностическое значение. Выделяются только *V. sambucifolia* Mikan fil. и *V. colchica* Utkin, имеющие голые плоды, а также *V. alternifolia* Ledeb., *V. rossica* P. Smirn. и *V. ajanensis* (Regel et Til.) Kom., характеризующиеся плодами с развитой каймой по краю. Признаки плодов остальных видов этого ряда перекрываются и могут быть использованы для их идентификации лишь в качестве дополнительных признаков. Величина плодов в этой группе коррелирует с уровнем плоидности вида.

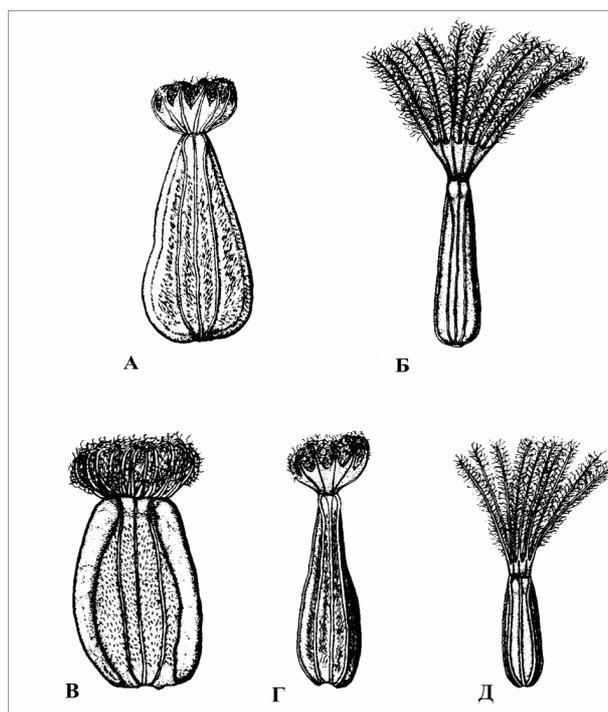


Рис. 1. Внешний вид плодов видов *Valeriana* L.
 А – *V. cardamines* Bieb., Б – *V. colchica* Utkin, В – *V. daghestanica* Rupr. ex Boiss.,
 Г – *V. eriophylla* (Ledeb.) Utkin, Д – *V. jelenevskyi* P. Smirn.

Сведения по анатомии плодов валериановых встречаются в литературе редко. Д. Эрнет (Ernet, 1977) провёл подробное изучение анатомии плодов видов родов *Valerianella* и *Fedia*. Специально посвящена анатомии плода сем. *Valerianaceae*, в том числе и некоторых видов валерианы, работа Р. Гутлейна и Ф. Веберлинга (Gutlein, Weberling, 1982). Данные этих авторов свидетельствуют о том, что анатомические признаки плодов могут иметь систематическое значение. Отдельные сведения по морфологии и анатомии плодов содержатся в работе Л. Видаля (Vidal, 1903).

Исследование анатомической структуры плодов р. *Valeriana* флоры бывшего СССР показало, что наибольшие различия между видами наблюдаются в структуре тканей в области стерильных гнезд зрелых плодов. В средней части структура перикарпия менее разнообразна и обладает меньшим постоянством. На поперечном срезе верхней части плода, где он трёхгнездный, наблюдаются семь основных сосудистых

пучков: три медианных, три проходящих вдоль швов между плодолистиками и один центральный (плацентарный). Последний пучок дистально разветвляется на 4 пучка, один из которых входит в семезачаток, а три других идут в завязь (Vidal, 1903). В средней части плода центральный пучок уже не обнаруживается.

Стерильные гнёзда в плодах изученных видов имеют небольшие по сравнению с фертильным гнездом размеры и у большинства из них заканчиваются на уровне фуникулюса фертильного семезачатка. Лишь у *V. saliunka* All. зафиксированы стерильные гнёзда почти такой же величины, как и фертильное гнездо (Gutlein, Weberling, 1982). Среди видов, изученных нами, наиболее крупные стерильные гнёзда были обнаружены у *V. alliariifolia* Adams и *V. tiliifolia* Troitz.

Стерильные гнёзда почти не изменяют своих размеров в ходе созревания плода. В центральной части плода оба стерильных или все три гнезда соединяются друг с другом посредством более или менее широкого канала (Gutlein, Weberling, 1982) (рис. 2, Б). По данным Е. Асплунда (Asplund, 1920), в стерильных гнёздах закладывается один или два рудиментарных семезачатка, однако они в зрелых плодах настолько деформированы, что установить их число не представляется возможным.

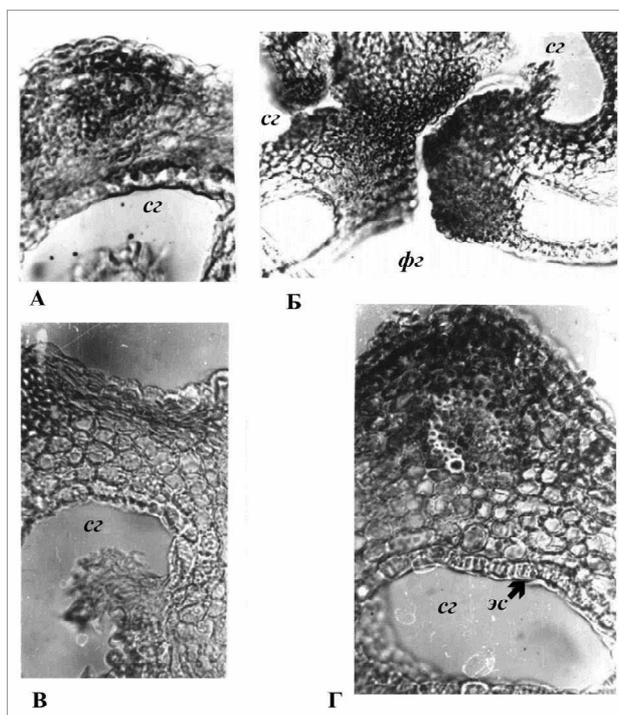


Рис. 2. Поперечные срезы плодов видов *Valeriana* L.

А – *V. alliariifolia* Adams, стерильное гнездо, Б – *V. alliariifolia* Adams, канал между стерильными и фертильным гнёздами; В – *V. tripteris* L., стерильное гнездо; Г – *V. tiliifolia* Troitzk., стерильное гнездо:

сг – стерильное гнездо, фг – фертильное гнездо, эс – эндокарпий стерильного гнезда

Структура эндокарпия зрелого плода у всех видов рода *Valeriana* одинакова (рис. 3, Г; 4, Б). Он состоит из двух сильно склерифицированных слоёв клеток. Клетки наружного слоя имеют U-образно утолщённые стенки и каждая клетка содер-

жит кристалл оксалата кальция. Мезокарпий паренхимный за исключением области крыльев, где между эндокарпием и латеральным пучком могут находиться в различной степени склерифицированные клетки. Здесь и особенно часто в области стерильных гнезд плода встречаются клетки особого типа, которые Л. Видаль (Vidal, 1903) называл «сетчатыми клетками» (Netzzellen), а Р. Гутлейн и Ф. Веберлинг (Gutlein, Weberling, 1982) – «окончатыми клетками» (Fensterzellen). Речь идёт о сильно склерифицированных клетках, стенки которых неравномерно утолщены, но в них остаются многочисленные слабо утолщённые участки – «окна» (рис. 4, Г). Мы вслед за последними авторами принимаем для этих клеток название «окончатые клетки».

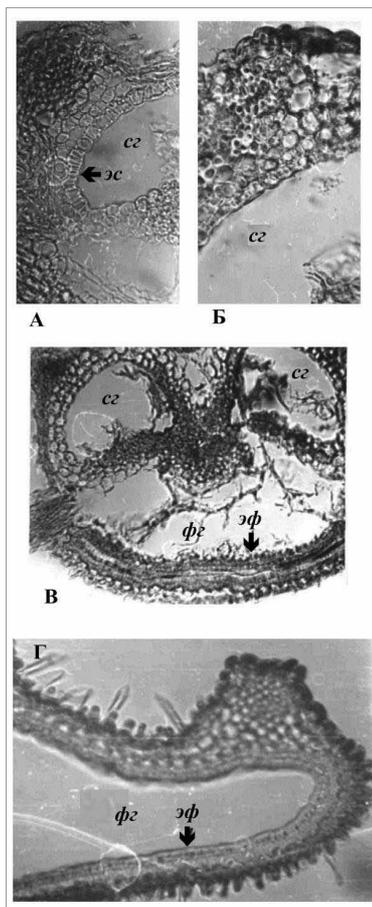


Рис. 3. Поперечные срезы плодов видов *Valeriana* L.

- А – *V. martjanovii* Kryl.;
 Б – *V. petrophila* Bunge;
 В – *V. alpestris* Stev.;
 Г – *V. ficariifolia* Boiss.,
 крыло в средней части плода:
 эф – эндокарпий фертильного гнезда;
 остальные условные обозначения см. на рис. 2

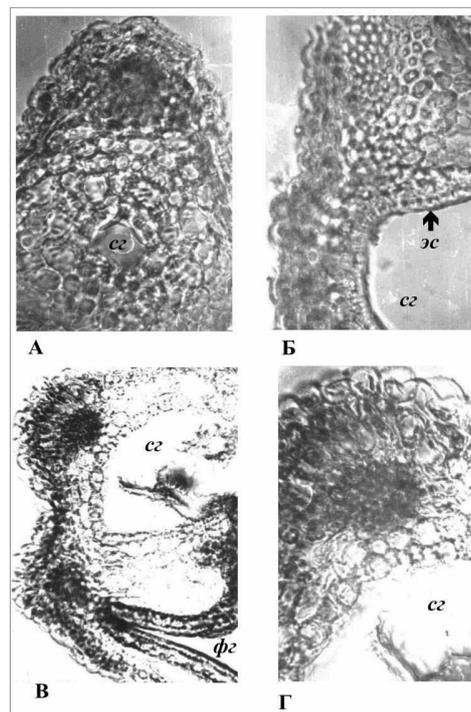


Рис. 4. Поперечные срезы плодов видов *Valeriana* L.

- А – *V. sisymbriifolia* Vahl, стерильное гнездо;
 Б – *V. sisymbriifolia* Vahl, средняя часть плода;
 В – *V. simplicifolia* (Reichenb.) Kabath;
 Г – *V. simplicifolia* (Reichenb.) Kabath, стерильное гнездо:

условные обозначения см. рис. 2

При сравнении анатомической структуры плодов разных видов особое внимание придавалось следующим признакам: относительный размер стерильных гнёзд плода; степень дифференциации эндокарпия стерильных гнёзд; характер клеток между стерильными гнёздами и латеральными пучками; степень развития латеральных пучков и характер их обкладок; степень развития крыльев и особенности их анатомической структуры в средней части плода. Ниже мы приводим краткие описания с указанием наиболее характерных признаков структуры плодов видов валерианы флоры бывшего СССР.

СЕКЦИЯ *TUBEROSAE* (НОЕСК) GRUB.

Эндокарпий стерильного гнезда образован одним слоем относительно тонкостенных, неодревесневших клеток. Клетки, расположенные между эндокарпием стерильного гнезда и латеральным пучком, также имеют неодревесневшие или слабо одревесневшие оболочки. Для всех трёх видов этой секции характерно сильное развитие склеренхимной обкладки пучков. У плодов *V. tuberosa* L. и *V. chionophila* Porph. et Kult. сильно развиты крылья, в которых наблюдаются одревесневшие «окончатые клетки». У *V. leucophaea* крылья относительно слабо развиты и сдвинуты на адаксиальную сторону плода. У *V. tuberosa* и *V. leucophaea* клетки эпидермиса вытянуты, и он принимает «сосочковидный» характер.

СЕКЦИЯ *RHIZOPHORAE* GRUB.

Ряд *Alliariifoliae* Grub.

Для видов этого ряда – *V. tiliifolia* и *V. alliariifolia* – характерно сильное развитие стерильных гнёзд в зрелом плоде, которые часто доходят до его середины, что можно рассматривать как примитивный признак. Анатомическая структура плода этих видов очень сходна (рис. 2, А, Г). Эндокарпий стерильного гнезда образован двумя слоями одревесневших клеток. Клетки внутреннего слоя очень напоминают по структуре клетки внутреннего слоя эндокарпия фертильного гнезда, а наружный слой образован «окончатыми клетками». Между эндокарпием стерильного гнезда и латеральным пучком располагаются одревесневшие «окончатые клетки». Латеральные пучки относительно слабо развиты, со склеренхимной обкладкой. Крылья плода слабо дифференцированы, «окончатые клетки» в них отсутствуют.

Ряд *Alpestris* Grub.

Эндокарпий стерильных гнёзд плода *V. saxicola* C.A. Mey. и *V. jelenevskyi* P. Smirn. состоит из двух слоёв, а у *V. alpestris* Stev. – из одного слоя «окончатых клеток» (рис. 3, В). Между стерильным гнездом и латеральным пучком располагается один-два слоя «окончатых клеток». Латеральные пучки слабо дифференцированы, у *V. saxicola* и *V. jelenevskyi* они со склеренхимной обкладкой, у *V. alpestris* без обкладки. Крылья плода видов этого ряда слабо развиты, в них между эндокарпием и пучком расположена склеренхима, «окончатых клеток» нет.

Ряд *Montanae* Grub.

Эндокарпий стерильных гнёзд плода *V. tripteris* L. образован одним слоем клеток с сильно одревесневшими утолщёнными стенками, сходных с клетками внутреннего слоя эндокарпия фертильного гнезда. Между стерильным гнездом и латеральным пучком располагаются «окончатые клетки». Латеральные пучки относительно слабо развиты, со склеренхимной обкладкой (рис. 2, В).

Ряд *Capitatae* Grub.

Анатомическая структура плодов *V. altaica* Sumn., *V. capitata* Pall. ex Link и *V. gotvanskyi* Vorosh. et Schlothg. очень сходна. Эндокарпий стерильного гнезда состоит из двух слоёв одревесневших «окончатых клеток». Между ним и латеральным пучком – два слоя клеток такого же типа. Латеральные пучки слабо дифференцированы, с однорядной склеренхимной обкладкой. В крыльях между эндокарпием фертильного гнезда и сосудистым пучком расположена склеренхима, отдельные клетки которой имеют утолщения по типу «окончатых клеток».

Ряд *Sisymbriifolia* Grub.

Стерильные гнёзда плодов *V. sisymbriifolia* Vahl и *V. ficariifolia* Boiss. имеют относительно небольшой диаметр, их эндокарпий образован 1-2 слоями одревесневших клеток с сильными U-образными или по типу каменистых клеток утолщениями оболочек (рис. 4, А, Б). Латеральные пучки слабо развиты, со склеренхимной обкладкой, между ними и стерильными гнёздами находятся «окончатые клетки». Крылья плода у обоих видов сдвинуты на его адаксиальную сторону, эпидермис «сосочковидный» (рис. 3, Г). «Окончатые клетки» в крыльях не встречаются, между пучком и эндокарпием фертильного гнезда расположены типичные склеренхимные клетки.

Ряд *Cardaminoides* Grub.

Помимо видов флоры бывшего СССР, относящихся к этому ряду, нами изучена анатомия плода *V. phu* L. Интересно, что *V. eriophylla* (Ledeb.) Utkin и *V. phu* имеют идентичную структуру плодов, что подтверждает родство этих видов. Эндокарпий стерильных гнёзд у всех видов этого ряда состоит из одного слоя слабо одревесневших клеток. Клетки между ним и латеральным пучком у *V. eriophylla* и *V. phu* имеют неодревесневшие стенки, а у трёх других видов имеют структуру «окончатых клеток». У *V. cardamines* Bieb. и *V. daghestanica* Rupr. ex Boiss. «окончатые клетки» имеются и в крыльях – между пучком и фертильным гнездом, а у *V. eriophylla*, *V. phu* и *V. kassarica* Charadze et Kapell. таких клеток в этой области нет. Для *V. cardamines* и *V. eriophylla* характерно также отсутствие замкнутой склеренхимной обкладки у латеральных пучков, склеренхима развита только со стороны ксилемы.

Ряд *Officinales* Grub.

Структура плодов видов этого ряда очень разнообразна. Необычным строением отличается эндокарпий стерильных гнёзд плодов *V. officinalis* L. s. str. Он однослойный и в основном состоит из паренхимных клеток с одревесневшими оболочками. Однако со стороны латерального пучка клетки эндокарпия более крупные и вытянуты в тангенциальном направлении, с утолщениями стенок по типу «окончатых клеток». У *V. armena* P. Smirn. клетки однослойного эндокарпия стерильного гнезда, прилегающие к центральной части плода, имеют сильно утолщённые и одревесневшие оболочки, в то время как остальные его клетки остаются неодревесневшими. Клетки эндокарпия стерильных гнёзд плода *V. collina* Wallr. слабо одревесневшие, а у остальных видов они имеют неутолщённые целлюлозные оболочки. Клетки, расположенные между латеральным пучком и стерильным гнездом, также различаются по характеру утолщений и степени лигнификации оболочек. Так, у *V. officinalis* эти клетки относятся к типу «окончатых», у *V. collina* их оболочки равномерно утолщённые и слабо одревесневшие, а у всех других таксонов они имеют неодревеснев-

шие оболочки. Латеральный пучок может иметь склеренхимную обкладку (*V. officinalis*, *V. collina*, *V. wolgensis* Kazak.), либо склеренхимы вокруг него нет. Крылья у плодов большинства видов цикла *V. officinalis* s. l. развиты относительно слабо, при этом «окончатые клетки» в них не обнаруживаются. У некоторых видов (*V. grossheimii* Worosch., *V. officinalis*, *V. fauriei* Briq., *V. collina*, *V. wolgensis*) паренхимные клетки в крыльях между эндокарпием и пучком имеют равномерно утолщённые и одревесневшие оболочки. Анатомическая структура плода *V. colchica* Utkin практически идентична таковой плодов *V. grossheimii* и *V. sambucifolia* Mikan fil. Для *V. ajanensis* Kom. характерно сильное развитие крыльев, в которых имеются «окончатые клетки». В области стерильных гнёзд структура плода этого вида очень сходна со структурой плодов *V. alternifolia* и *V. fauriei* с той лишь разницей, что обкладка латеральных пучков у *V. ajanensis* склеренхимная.

Ряд *Petrophilae* Grub.

Стерильные гнёзда плодов *V. petrophila* Bunge и *V. martjanovii* Kryl. (рис. 3, А, Б) имеют относительно большой диаметр, их эндокарпий состоит из одного слоя слабоодревесневших клеток со слабо утолщёнными оболочками. Клетки между стерильными гнёздами и эндокарпием имеют слабоодревесневшие оболочки по типу «окончатых клеток». Склеренхима в латеральных пучках *V. petrophila* слабо развита, примыкает к пучкам с внутренней стороны, а у *V. martjanovii* склеренхимная обкладка пучков сплошная.

Ряд *Caespitosae* Grub.

Стерильные гнёзда в плоде *V. fedschenkoii* Coincy небольшого диаметра, их эндокарпий состоит из одного слоя клеток с сильно утолщёнными одревесневшими оболочками. Между стерильными гнёздами и латеральными пучками располагаются «окончатые клетки». Латеральные пучки слабо развиты, с единичными элементами склеренхимы. Крылья сдвинуты на адаксиальную сторону, «окончатых клеток» в них нет. В целом плоды *V. fedschenkoii* очень сходны с плодами видов ряда *Sisymbriifoliae*.

Заключение

Анализ результатов, полученных при изучении анатомии плодов, показывает, что структурные карпологические признаки возможно использовать в систематике рода при характеристике отдельных рядов и видов, а также для выяснения степени родства и для диагностики видов. Диагностическая ценность этих признаков особенно велика для группы видов, обладающих сходной внешней морфологией плодов (ряды *Alliariifoliae*, *Montanae*, *Capitatae*, *Officinales*).

В семействе Valerianaceae в процессе эволюции происходила постепенная редукция стерильных гнёзд завязи. В связи с этим логично допустить, что в ходе эволюции происходила и редукция эндокарпия стерильных гнёзд плода, т.е. наличие двухслойного эндокарпия стерильных гнёзд с сильно утолщёнными и одревесневшими оболочками клеток (*Alliariifoliae*, *Sisymbriifoliae*) следует отнести к числу примитивных признаков. Переход от двухслойного к однослойному эндокарпию, уменьшение сходства клеток эндокарпия стерильного гнезда с клетками эндокарпия фертильного гнезда и меньшая степень их лигнификации можно рассматривать как прогрессивное направление морфогении плода. Наличие «окончатых клеток» между латеральными пучками и стерильными гнёздами, по-видимому, коррелирует со сте-

пенью одревеснения эндокарпия стерильных гнезд, а в крыльях – со степенью их развития (у плодов с развитыми крыльями в последних, как правило, наблюдаются «окончатые клетки»). Разнообразие структуры плода у видов ряда *Officinales* свидетельствует о возможных параллельных тенденциях в развитии анатомической структуры плода в процессе эволюции рода.

Полученные при изучении плодов данные показывают, что их признаки использовались в таксономии и систематике рода недостаточно, тогда как они способны пролить свет на родственные связи и пути эволюции видов валерианы. Анализ карпологических признаков свидетельствует об относительно изолированном положении рядов *Tuberosae* и *Alliariifoliae* и о значительном сходстве рядов *Alpestris*, *Montanae* и *Dioicae*, а также рядов *Cardaminoides* и *Sisymbriifoliae*. Ряд *Officinales* характеризуется исключительным разнообразием морфологии и анатомии плодов, по ряду признаков к нему примыкают виды рядов *Cardaminoides*, *Capitatae*, *Petrophilae* и *Caespitosae*.

Литература

- Артюшенко З.Т., Коновалов И.Н. 1951. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. VII, Морфология и анатомия растений. Вып. 2. С. 185–196.
- Горбунов Ю.Н. 2002. Валерианы флоры России и сопредельных стран. – М.: Наука. – 207 с.
- Грубов В.И. 1958. Сем. Valerianaceae DC. // Флора СССР. – М.; Л.: Издание АН СССР. – Т. 23. С. 585–642.
- Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Ботан. журн. Т. 50. № 6. С. 775–787.
- Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1974. К методике составления карпологических описаний // Составление определителей растений по плодам и семенам. – Киев: Наукова думка. – С. 54–67.
- Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. – Л.: Наука. – 611 с.
- Asplund S. 1920. Studie über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen // Kungl. Svenska Vetenskapakad. Handl. Bd. 61. Hf. 3. 65 S.
- Borsini O.E. 1944. Valerianaceae // Descole K. Genera et species plantarum Argentinarum. – Buenos Aires: Guillermo Kraft Ltda. – P. 275–372.
- Borsini O.E. 1966. Valerianaceae de Chile // Lilloa. V. 32. P. 375–476.
- Ernet D. 1977. Fruchtbau und Verbreitungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia* // Plant Syst. Evol. Bd. 130. S. 85–120.
- Gutlein R., Weberling F. 1982. Fruchtanatomische Untersuchungen an Valerianaceae // Ber. Dtsch. bot. Ges. Bd. 95. Hf. 1. S. 35–43.
- Höck F. 1882. Beiträge zur Morphologie, Gruppierung und geographischen Verbreitung der Valerianaceen. – Leipzig: Engelmann. – 73 S.
- Meyer F.G. 1951. *Valeriana* in North America and the West Indies (Valerianaceae) // Ann. Miss. Bot. Gard. Vol. 38. No 4. P. 377–503.
- Nielsen S.D. 1949. Systematic studies in the Valerianaceae // Amer. Midland. Natur. Vol. 42. No 2. P. 480–501.
- Szentpetery G.R., Sarkany S. 1963. A hazai gyógyhatású Valerianatajok edyedfejlodési vizsgálatá I. Vegetatívaza-kasz // Herba hung. T. 1. No 2. S. 169–188.
- Vidal L. 1903. Contribution a l'anatomie des Valerianacees // Ann. Univ. Grenoble. T. 15. P. 561–605.

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА MALOIDEAE (ROSACEAE)

И.С. Громенко, Л.И. Лотова

Gromenko I.S., Lotova L.I. COMPARATIVE ANATOMY OF FRUITS IN REPRESENTATIVES OF MALOIDEAE (ROSACEAE). Syncarpous and hemisyncarpous gynoecia are revealed in both tribes investigated. Pseudoapocarpous gynoecium is also revealed in some representatives of the tribe Crataegeae. All investigated species have indistinctive anatomical zones in their fruits. In tribe Crataegeae, the pulp must have come from the hypanthium tissues and the putamen must be homologous with the whole pericarpium of Maleae species. However, the outer tissue of the putamen could have derived from the inner tissue of hypanthium. In tribe Maleae, the pulp is a complex derivative of hypanthium and carpel tissues, though the inner tissues of the carpels are lignified in few representatives of the tribe (*Malus* sp., *Sorbus aucuparia* etc.). The fruits in both tribes initially grow diffusely by means of multidirectional divisions of their cells (anticlinal cell divisions prevail in the epidermis). The fruits grow by means of pulp cell growth after the fruit cells have ceased dividing. The fruits of intergeneric hybrids are anatomically similar with those of either parent. The gynoecium type, characters of epidermal and hypodermal cells, presence of sclereids and phlobaphen-bearing cells and their disposition are all of diagnostic value. *Mespilus germanica* differs from other representatives of tribe Crataegeae in some anatomical traits of its fruits.

Подсемейство Maloideae семейства Rosaceae, распространённое главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария, включает 23 рода и около 600 видов (Гладкова, 1970), многие из которых являются ценными плодовыми и декоративными растениями. Иногда его рассматривают как отдельное семейство Malaceae (Small, 1933). В подсемействе Maloideae чаще всего различают 2 трибы: Maleae (*Stranvaesia*, *Photinia*, *Eriobotrya*, *Raphiolepis*, *Sorbus*, *Aronia*, *Pyrus*, *Malus*, *Eriolobus*, *Amelanchier*, *Peraphyllum*, *Docynia*, *Cydonia*, *Pseudocydonia*, *Chaenomeles*) и Crataegeae (*Cotoneaster*, *Malacomeles*, *Chamaemeles*, *Pyracantha*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Hesperomeles*, *Osteomeles*) (Schulze-Menz, 1964; Lehman, 1971; Тахтаджян, 1987), иногда включая в него также Lindleyeae (*Lindleya*, *Vauquelinia*) (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997) и Kagineckieae (*Kagineckia*) (Takhtajan, 1997). Однако Дж.Р. Рорер с соавторами (Rohrer et al., 1991) считают, что деление подсемейства Maloideae на трибы основано лишь на строении «сердцевины» плода и не подтверждается другими признаками плода и цветка. В подсемействе часто возникают межродовые гибриды: *Sorbopyrus*, *Sorbaronia*, *Amelasorbus*, *Sorbocotoneaster*, *Crataegomespilus* и др. (Гладкова, 1981).

Для всех представителей этого подсемейства характерен плод яблоко (Горяинов, 1841; Гоби, 1921; McDaniels, 1940; и др.), однако анатомия плодов достаточно хорошо изучена лишь у некоторых наиболее распространённых видов. Данные по анатомии плодов остальных представителей подсемейства весьма скудны и касаются только отдельных признаков, что не позволяет составить общего представления об их анатомическом строении. В то же время анатомо-карпологические признаки могут быть использованы для уточнения системы того или иного таксона и диагностики его представителей. Так, многие авторы отмечают, что такие признаки как толщина кутикулы, форма и размеры клеток эпидермы, число слоёв, размеры и степень утолщения оболочек клеток гиподермы могут служить для диагностики от-

дельных видов и решения спорных вопросов систематики (Рыбин, 1925; Матиенко, 1973; Ротару, 1972; Ахунова, 1987).

Плод яблоко имеет комплексную природу. Основания чашечки, лепестков и тычинок сращены в мясистую цветочную трубку (гипантий), которую большинство исследователей считает аппендикулярным образованием. Завязь нижняя или полунижняя из (1)2–5 плодолистиков, более или менее сросшихся между собой вентрально и приросших дорсально к гипантию. Граница между завязью и цветочной трубкой не всегда различима. По мнению К. Эзау (1980), она проходит между медианными пучками плодолистиков и десятью основными пучками цветочной трубки. Семязачатков в гнездах завязи 2 (редко 1 или 3–4), либо их много (20–24) (Деревья и кустарники, 1954; Гладкова, 1981). В образовании стенки плода участвуют цветочная трубка (гипантий) и ткани плодолистиков (карпеллярная часть плода).

У родов, включаемых в состав трибы *Crataegeae*, вся карпеллярная часть плода одревесневает, каждый плодолистик образует твёрдую, одревесневшую «косточку», заключающую семя, а гипантий даёт начало мясистой наружной части стенки плода. У родов, относимых к трибе *Maleae*, жёсткой становится лишь внутренняя часть плодолистиков. Н.Н. Каден (1964) в карпеллярной части плодов представителей трибы *Maleae* выделяет мясистый экзомезокарпий и хрящевидный пергаментный или кожистый эндокарпий. Однако В. Тролль (Troll, 1957) считает, что плодолистики образуют только хрящевидную ткань (эндокарпий), а между ними и вокруг них расположена соединительная ткань, принадлежащая осевой части цветка – цветоложу. Р.Е. Левина (1987) в связи с этим выделяет 2 типа яблока: типичное яблоко (у представителей трибы *Maleae*) и костянковидное яблоко (у представителей трибы *Crataegeae*). По степени срастания плодолистиков, их числу и числу семязачатков в гнездах Н.Н. Каден (1964) выделяет 4 типа яблок: гемисинкарпное яблоко (неполное срастание плодолистиков, многочисленные семязачатки в каждом гнезде завязи), пятистворчатое яблоко (5 плодолистиков, по 2 семязачатка в каждом гнезде), мономерное яблоко (1 орешек), псевдоапокарпное яблоко (плодолистики в разной степени срастаются между собой, иногда весьма слабо, как у *Cotoneaster*).

Н.Н. Каден (1964) считает неправильным употребление термина «косточка» по отношению к плодам представителей трибы *Crataegeae*, так как в плодах *Cotoneaster* и *Crataegus* склерифицируется ткань плодолистика целиком, что гомологично всему монокарпеллярному плоду *Prunus*, а не только его «косточке». Он считает более уместным вместо «косточки» использовать для названия склерифицированной части плода *Crataegus* термин «орешек».

Е. Краус (Kraus, 1885) у боярышника и представителей других подсемейств розоцветных, в плодах которых имеются «косточки», различает 4 слоя: наружный (экзокарпий), в состав которого входит наружная эпидерма и гиподерма, внутренний (эндокарпий), состоящий из склереид и волокон, и средний (мезокарпий), который автор делит на 2 части: наружную и внутреннюю.

Г.И. Ротару (1972) различает в зрелом плоде яблоневого:

I. экзокарпий;

II. мезокарпий, состоящий из 4 подзон: 1) гиподермы; 2) подзоны округлых и овальных клеток; 3) подзоны радиально удлинённых и округлых клеток; 4) подзоны овальных клеток;

III. эндокарпий.

В костянковидном яблоке она считает эндокарпием лишь внутреннюю часть «косточки», остальную же её часть она относит к подзоне овальных клеток мезокарпия, полагая, что паренхимные клетки этой подзоны рано перестают делиться, их оболочки утолщаются и одревесневают, образуя сплошной слой. По мнению автора, деление на подзоны облегчает определение границы между цветочной трубкой и тканью плодолистиков, которая проходит между 3-ей и 4-ой подзонами мезокарпия.

В.Т. Лангенфельд (1991) в строении типичного яблока выделяет 3 части: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий и мезокарпий он считает производными цветочной трубки (гипантия), а эндокарпий – разрастающихся плодолистиков.

Гистология перикарпия

Гипантиальная часть плода состоит из эпидермы, нескольких слоёв гиподермы и паренхимы с кольцом проводящих пучков. На поперечных срезах клетки эпидермы могут быть треугольными, трапециевидными и прямоугольными (культурные сорта *Malus* и *Pyrus*, некоторые виды *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Amelanchier* и др.), тангенциально удлинёнными (*Sorbus aucuparia*, некоторые виды *Amelanchier*, дикорастущие виды *Malus*) и радиально удлинёнными (*Cydonia oblonga* L., *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl.). По данным Г.И. Ротару (1972), у *Mespilus germanica* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz и *Pyrus serotina* Rend. развивается наружная перидерма. Однако Р.Х. Миллер (Miller, 1984) считает, что покровная ткань плодов *Mespilus germanica* представлена 4–6-слойной эпидермой, причём каждый эпидермальный слой покрыт кутикулой. В плодах представителей родов *Cydonia* и *Chaenomeles* найдены «двухэтажные» эпидермальные клетки (Ротару, 1972; Матиенко, 1973).

Эпидерма покрыта кутикулой, толщина которой увеличивается в процессе развития яблока (Tetley, 1930, 1931). В ней выделены 2 зоны: наружная, состоящая из кутина, и внутренняя, кутинизированная, пронизанная микроканальцами и включениями разной электронной плотности. Предполагают, что по этим микроканальцам жидкие воскоподобные вещества доходят до поверхности плода и, полимеризуясь, образуют эпикутикулярный воск (Miller, 1982; Кумахова, 1987).

Б.Т. Матиенко (1969) различает два типа кутикулы : 1) наружную, покрывающую только наружные стенки клеток эпидермы; и 2) наружно-внутреннюю, внедряющуюся также между антиклинальными стенками эпидермальных клеток.

Эпикутикулярный воск откладывается в виде отдельных зёрен. Он особенно хорошо выражен у плодов, содержащих антоцианы (*Cotoneaster*, *Amelanchier*, *Aronia*, *Crataegus*, *Sorbus*, некоторые виды *Malus*) (Ротару, 1972). По данным Д.С. Скене (Skene 1966), восковой налёт состоит из тонких (0,5–4 мкм) пластинок.

Молодые плоды у большинства яблоневых покрыты волосками. Волоски формируются и начинают функционировать как образования, поглощающие и испаряющие влагу на ранних стадиях развития органа, когда его межклетники развиты ещё очень слабо, устьичный аппарат полностью не сформирован (Мирославов, 1974). В процессе развития плода волоски ломаются у основания, но суберинизированный слой оболочки, находящийся в этом месте, защищает плод от проникновения спор грибов.

В молодой эпидерме имеются немногочисленные устьица, окружённые 5–8 околустьичными клетками. Таким образом, устьичный аппарат аномоцитный. На начальных стадиях развития устьица обычно равномерно распределены по всей поверхности плода, хотя у зрелых плодов одни авторы (Zschokke, 1897) отмечали их

обилие на верхушке плода, другие (Kidd, Beaumont, 1925) – наоборот, их малочисленность. У некоторых дикорастущих видов яблоневых устьица на зрелых плодах вообще не обнаружены (Ротару, 1972). По мере развития плода устьица перестают функционировать, и их заменяют чечевички, состоящие преимущественно из групп опробковевших клеток (Clements, 1935). Иногда видно, что под устьищем формируется пробка (Tetley, 1930). Чечевички могут быть открытыми или закрытыми в зависимости от характера гиподермальных клеток. Последние могут быть кутинизированными или суберинизированными и закрытыми для свободного движения газов. Чечевички открыты, если гиподермальные клетки не видоизменены или видоизменённые клетки были повреждены (Clements, 1935). Чечевички образуются также под рубцами, остающимися после опадения волосков, и в трещинах кожуры. Появление коричневых пятен на кожуре плодов объясняется образованием в этих местах пробки (Tetley, 1930).

Гиподерма представлена в основном пластинчатой колленхимой. Исключение составляет *Aronia arbutifolia*, у которой гиподерма не обнаружена. Гиподерма состоит из 1–7 слоёв клеток, имеющих округлые очертания или вытянутых в тангенциальном направлении. Обычно внутренний слой является переходным, или промежуточным, между гиподермой и подзоной округлых и овальных клеток мезокарпия (Ротару, 1972). Эпидермальные и субэпидермальные клетки сохраняют способность к делению в течение всего процесса развития, что связано с быстрым разрастанием глубже лежащих тканей (Tetley, 1930). Более продолжительный период деления клеток гиподермы обуславливает их меньшие, чем остальных клеток мякоти плода размеры.

Паренхима мякоти плода, расположенная глубже, как правило, состоит из крупных, тонкостенных, реже – толстостенных сильно вакуолизированных клеток, часто с хорошо развитыми межклетниками. Её пронизывают проводящие пучки, расположенные на поперечных срезах кольцами: 5 пучков чашелистиков чередуются с 5 пучками лепестков. Было показано, что клеточные деления в мякоти плода прекращаются через несколько недель после завязывания плода, соответственно дальнейшее увеличение толщины мякоти происходит большей частью благодаря росту клеток, а также увеличению размеров межклетников (Tetley, 1930; Bain, Robertson, 1951). У некоторых видов рода *Sorbus* среди клеток мякоти отмечены островки крупных клеток с тёмным содержимым (Габриэлян, 1978; Rohrer et al., 1991).

Механическая ткань в плодах яблоневых весьма разнообразна как по структуре, так и по локализации в основной паренхиме. Склериды расположены поодиночке, собраны в группы или образуют сплошной слой. У представителей рода *Pyrus* группы склерид создают прерывистые наружный и внутренний слои (Ротару, 1972). У представителей трибы *Crataegeae* склерид в мякоти плода мало или нет совсем (Rohrer et al., 1991). В.Г. Александров и Л.И. Джапаридзе (1927) описали раздревеснение оболочек каменистых клеток в плодах айвы при длительном их хранении. Удаление из одревесневших оболочек лигнина сопровождалось исчезновением поровых каналов. Однако более поздними исследованиями других авторов раздревеснение оболочек каменистых клеток не было подтверждено (Бенецкая, Тонян, 1950).

Внутренняя часть плода состоит из 1–5 плодолистиков, в большей или меньшей степени сросшихся между собой, но у *Cotoneaster*, *Heteromeles* и *Pyracantha* срастание между плодолистиками отсутствует. У большинства видов плодолистик полностью срастаются с гипантием, а у *Aronia*, *Cotoneaster* и некоторых других родов

срастание с гипантием почти полное. У видов *Crataegus*, *Hesperomeles*, *Mespilus* и *Osteomeles* лигнифицированные плодолистики разделены тонким слоем мякоти (Rohrer et al., 1991). Такие плодолистики, называемые «косточками» или «орешками», функционируют как индивидуальные диаспоры (Каден, 1964), их одревеснение обеспечивает защиту семян от переваривания в желудке животного.

У видов рода *Amelanchier* в области средней жилки плодолистика иногда появляется вырост, который в виде ложной перегородки может доходить до середины гнезда завязи (Каден, 1964).

Обычно в каждом гнезде развиваются 1–2 семязачатка, но в гнездах плодов *Cydonia* и *Chaenomeles* семязачатки многочисленны.

Дж.Р. Ропер с соавторами (Rohrer et al., 1991) считают, что эволюция яблока происходила в разных направлениях путём 1) редукции числа плодолистиков, 2) увеличения числа семязачатков в гнезде или, наоборот, их редукции до одного, 3) увеличения степени срастания между плодолистиками, а также между плодолистиками и гипантием. Другие авторы многочисленность семязачатков в гнездах плода рассматривают как примитивный признак (Лобачёв, Коровина, 1981). Некоторые ботаники (Potonie, 1888; Косец, 1941; и др.) связывают эволюционное происхождение яблока с костянкой. Сравнивая плоды груши с плодами *Crataegus* и *Mespilus*, Г. Потонье (Potonie, 1888) отмечает, что каменистые клетки в плодах груши расположены там, где у боярышника размещается ткань «косточки», и поэтому он рассматривает каменистые клетки как её рудименты.

Материал и методика

Объектами исследования служили следующие представители подсемейства Maloideae.

1) триба Maleae: *Sorbus aucuparia* L., *S. mougeottii* Soy. et Godr., *Amelanchier canadensis* (L.) Medic., *A. florida* Lindl., *Aronia arbutifolia* (L.) Elliot, *Pyrus ussuriensis* Maxim., *P. communis* L., *Cydonia oblonga* L., *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl.

2) триба Crataegeae: *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. et Blytt, *C. alaunicus* Golits., *Crataegus hissarica* A. Pojark., *C. kyrtostyla* Fingerh., *Mespilus germanica* L., *Crataegosorbus miczurinii* Pojark. (= *Sorbus aucuparia* L. × *Crataegus sanguinea* Pall.), *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. (= *Sorbus sibirica* Hedl. × *Cotoneaster melanocarpa* Lodd.).

Материал был собран в Дендрарии Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Плоды собирали на разных стадиях развития каждые 3–4 недели в мае – октябре 1996 г. и фиксировали в 70° спирте. Из каждого сбора исследовали по 2–5 плодов.

Для анатомического анализа готовили срезы бритвой от руки или с помощью микротомы. Плоскости срезов ориентировали строго поперёк плода, в его средней части. Полученные срезы обрабатывали спиртовым раствором флороглюцина и соляной кислотой для обнаружения одревесневших клеток. Для выявления опробковевших и кутинизированных оболочек клеток использовали спиртовой раствор судана III. Содержание крахмала в тканях определяли с помощью раствора йода в водном растворе йодида калия.

Срезы изучали под световым микроскопом АУ-12. Измерения проводили винтовым окулярным микрометром МОВ-I-15х, визируемым по объективной линейке. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Так как граница между гипантием и карпеллярной частью плода практически не выражена, и её лишь условно можно провести между медианными пучками плодолистиков и десятью основными пучками гипантия, то при описании мякоти плода мы не разделяли её на паренхиму гипантия и паренхиму карпеллярной части.

Результаты исследования

Sorbus aucuparia

Плоды обычно не больше 1,5 см в диаметре, почти шаровидные, ярко-красные, в поперечном сечении плоды более или менее округлые, 2–5-гнездные (рис. 1, А).

Плоды, собранные в конце мая, опушены многочисленными простыми волосками. Эпидерма состоит из плотно сомкнутых клеток, покрытых тонким слоем кутикулы (рис. 1, Б). Клетки эпидермы вытянуты в радиальном направлении, почти столбчатые, так как интенсивно делятся антиклинальными перегородками. Гиподерма выражена нечётко, состоит из 2–3 слоёв округлых или слабо вытянутых в тангенциальном направлении тонкостенных клеток, которые делятся в разных направлениях, но преобладают антиклинальные деления. Между клетками встречаются межклетники. Паренхима состоит из тонкостенных, сильно вакуолизированных клеток разной формы, в её толще располагаются коллатеральные проводящие пучки. Клетки мякоти плода делятся в разных направлениях, их размер увеличивается по направлению к центру плода.

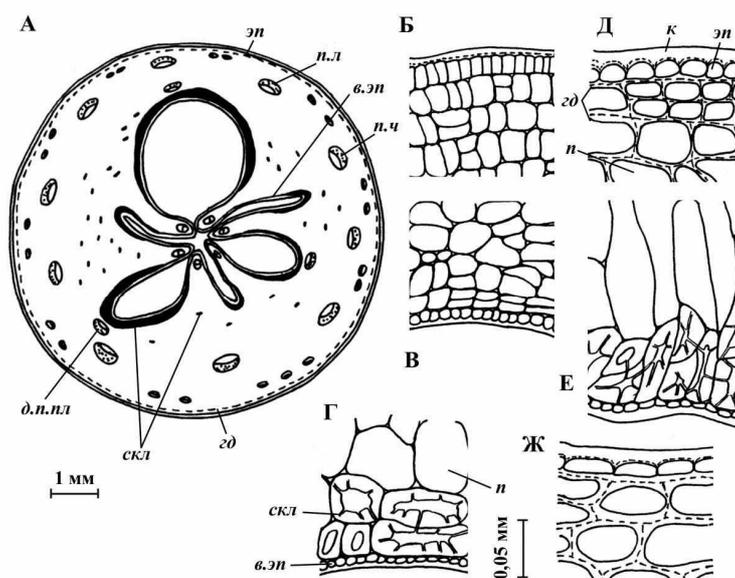


Рис 1. Анатомия плода *Sorbus aucuparia*

А – схема поперечного среза; Б, В – поперечный срез наружной (Б) и внутренней (В) частей перикарпия плода, собранного 20 мая; Г – поперечный срез внутренней части перикарпия плода, собранного 24 июня; Д, Е – поперечный срез наружной (Д) и внутренней (Е) частей перикарпия плода, собранного 15 июля; Ж – поперечный срез наружной части перикарпия плода, собранного 26 августа:

в.эп – внутренняя эпидерма; гд – гиподерма; д.п.пл – дорзальный пучок плодолистика;
к – кутикула; п – паренхима; п.л – пучок лепестка; п.ч – пучок чашелистика;
скл – склеренхима; эп – наружная эпидерма

Внутренняя эпидерма плодолистиков состоит из округлых в очертании клеток, покрытых кутикулой (рис. 1, В). Субэпидермальные клетки делятся периклинально. Наружные части краёв плодолистиков остаются свободными примерно до середины гнёзд. Гнёзда разных размеров.

В плодах, собранных в июне, эпидермальные клетки на поперечных срезах почти квадратных очертаний. Кутикула толще, гиподерма представлена двухслойной пластинчато-рыхлой колленхимой. Клетки её вытянуты в тангенциальном направлении. Число слоёв клеток мякоти плода и их размеры возрастают по сравнению с предыдущей стадией. Во внутренней части плода паренхимные клетки вытянуты в радиальном направлении. В мякоти плода появляются единичные склереиды, расположенные диффузно. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков округлые, тонкостенные, покрытые кутикулой; снаружи к ним примыкают 1–3 слоя округлых или вытянутых в тангенциальном направлении одревесневших склереид, образовавшихся из клеток субэпидермальных слоёв после их делений тангенциальными перегородками (рис. 1, Г). Наружные свободные части краёв плодолистиков имеют столбчатые эпидермальные клетки, субэпидермальные слои представлены колленхимой. На срезе, сделанном выше середины плода, в его центральной части, где плодолистики не сомкнуты, остаётся полость с волосками, отходящими от клеток наружной эпидермы.

В июле плоды имеют мощную кутикулу, вдающуюся между боковыми стенками эпидермальных клеток на 1/3–1/2 их высоты. Гиподерма, как и на предыдущей стадии, состоит из 1–2 слоёв клеток с утолщёнными тангенциальными стенками (рис. 1, Д).

Наружные клетки мякоти плода толстостенные, внутренние – тонкостенные. Склереид меньше, чем на предыдущей стадии, что говорит о возможном их раздревеснении. Изменений в строении эндокарпия не происходит: он полностью сформирован (рис. 1, Е).

На последующих стадиях развития (август, сентябрь) изменения происходят главным образом в гипантиальной зоне плода. Эпидермальные клетки вытягиваются в тангенциальном направлении (рис. 1, Ж). Толщина кутикулы у зрелых плодов составляет 15,6–21,3 мкм. Клетки паренхимы ещё более увеличиваются в размерах, вытягиваются в радиальном направлении. В паренхиме изредка встречаются клетки, содержащие флорафены. В конце августа в мякоти плодов *S. aucuparia* хорошо видны хромопласты игольчатой формы, а также капли жира в клетках. Наибольшее число капель жира и хромопластов в гиподерме и наружных слоях мякоти. В сентябре мякоть плода *S. aucuparia* подвергается естественной мацерации и становится рыхлой.

Sorbus mougeottii

Плоды шаровидные, 1,2 см в диаметре, красно-оранжевые. Схема анатомического строения плодов показана на рисунке 2, А.

Клетки эпидермы у плодов, собранных в мае, более крупные, чем у *S. aucuparia*, имеют почти квадратные очертания на срезе (рис. 2, Б). Гиподерма 4–5-слойная, представлена уголково-пластинчатой крупноклеточной колленхимой, клетки которой делятся в разных направлениях, но преобладают периклинальные деления.

Среди клеток паренхимы выделяются группы более крупных клеток с флорафенами. Во внутренней части мякоти плода диффузно располагаются одревесневшие каменистые клетки.

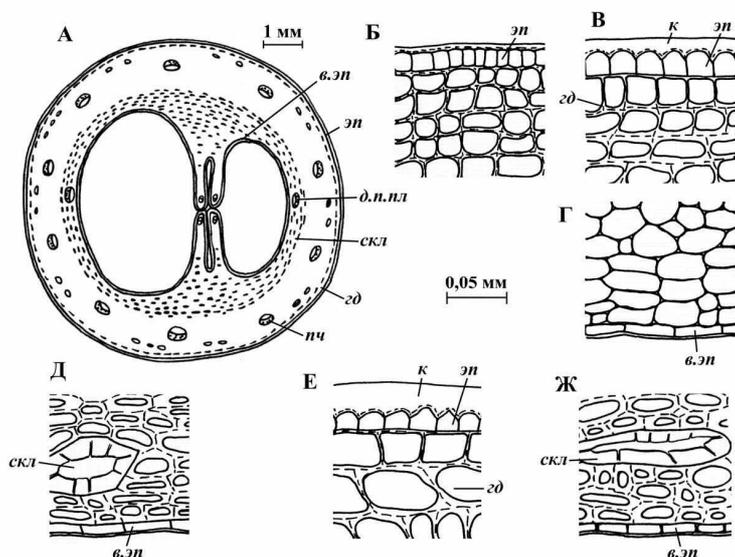


Рис. 2. Анатомия плода *Sorbus mougeottii*

А – схема поперечного среза; Б – поперечный срез наружной части перикарпия плода, собранного 31 мая; В, Г – поперечный срез наружной (В) и внутренней (Г) частей перикарпия плода, собранного 24 июня; Д – поперечный срез внутренней части перикарпия плода, собранного 15 июля; Е – поперечный срез наружной части перикарпия плода, собранного 18 сентября; Ж – поперечный срез внутренней части перикарпия плода, собранного 11 октября:

в.эп – внутренняя эпидерма; гд – гиподерма; д.п.пл – дорзальный пучок плодолистика; к – кутикула; пч – проводящий пучок лепестка; скл – склеренхима; эп – наружная эпидерма

Клетки внутренней эпидермы плодолистиков на их боковых сторонах довольно сильно вытянуты в тангенциальном направлении.

В июне эпидерма покрыта более толстым слоем кутикулы, которая вдаётся в виде клиньев между боковыми стенками клеток эпидермы примерно на $\frac{1}{3}$ их высоты (рис. 2, В). Полости клеток эпидермы разной формы. Клетки наружного слоя гиподермы продолжают делиться преимущественно периклиналино, а внутренние слои разрастаются.

Паренхима рыхлая, из толстостенных клеток. Флобафены содержатся в очень крупных клетках, расположенных большими группами, и в более мелких клетках, одиночных или собранных в мелкие группы. Во внутренней части мякоти плода много крупных склереид.

Гнёзда плода выстланы удлинёнными в тангенциальном направлении клетками внутренней эпидермы и прилежащими к ним разновеликими субэпидермальными клетками (рис. 2, Г).

В плодах июльского сбора кутикула вклинивается между боковыми стенками клеток эпидермы, доходя практически до их основания. Во внутренней части мякоти плода увеличивается число склереид, которые в основном располагаются группами. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков не изменяются. Оболочки клеток субэпидермальных слоёв утолщаются, но не одревесневают (рис. 2, Д).

Эпидермальные клетки на заключительных стадиях развития в августе-сентябре более мелкие, чем у *S. aucuparia*, почти не вытянуты в тангенциальном направлении (рис. 2, Е). Кутикула более мощная, чем у *S. aucuparia*, 16,6–22,9 мкм толщиной. В периферической части паренхимы появляются одревесневшие склереиды.

В октябре эндокарпий имеет то же строение (рис. 2, Ж), но мякоть плода становится рыхлой.

Amelanchier canadensis

Плоды округлые, тёмно-пурпуровые с сизым налетом и отвороченными чашелистиками, в поперечном сечении более или менее округлые, 5-гнёздные (рис. 3), сладкие, съедобные.

Плоды, собранные в конце мая 1996 г., голые или слабо опушённые простыми одноклеточными волосками. Эпидерма состоит из плотно сомкнутых клеток, имеющих почти квадратные очертания и покрытых тонким слоем кутикулы (рис. 4, А). Гиподерма практически не выражена. Клетки нескольких субэпидермальных слоёв делятся в основном периклинальными перегородками; их тангенциальные стенки утолщены. Клетки мякоти плода с угловыми утолщениями оболочек. Внутренняя эпидерма плодолистиков состоит из вытянутых в тангенциальном направлении клеток (рис. 4, Б). Субэпидермальные клетки имеют утолщённые оболочки. В центральной части плода, где не срастаются плодолистики, эпидерма образует многочисленные волоски.

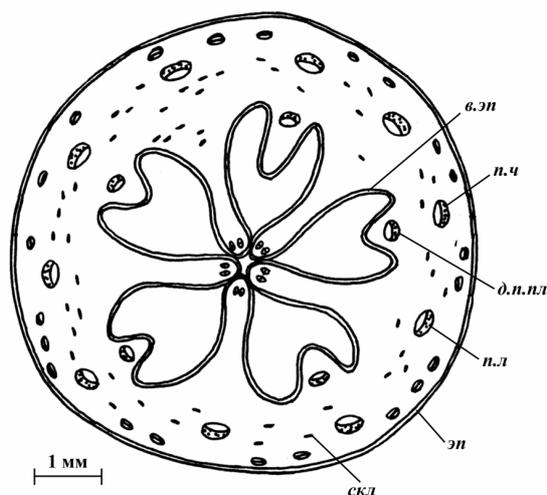


Рис. 3. Схема поперечного среза плода *Amelanchier* sp.:

в.эп – внутренняя эпидерма; *д.п.пл* – дорзальный пучок плодолистика;
п.л – пучок лепестка; *п.ч* – пучок чашелистика; *скл* – склереида; *эп* – наружная эпидерма

На последующих стадиях развития общий план строения плода не изменяется. Клетки эпидермы вытягиваются в тангенциальном направлении, утолщаются их наружные стенки до 14,8–15,6 мкм (рис. 4, В, Г), но кутикула остаётся тонкой (около 3,5–4,2 мкм). Гиподерма на всех стадиях развития выражена нечётко, её клетки отличаются от клеток глубже лежащих слоёв только формой. Субэпидермальные клетки увеличиваются, их оболочки становятся более толстыми.

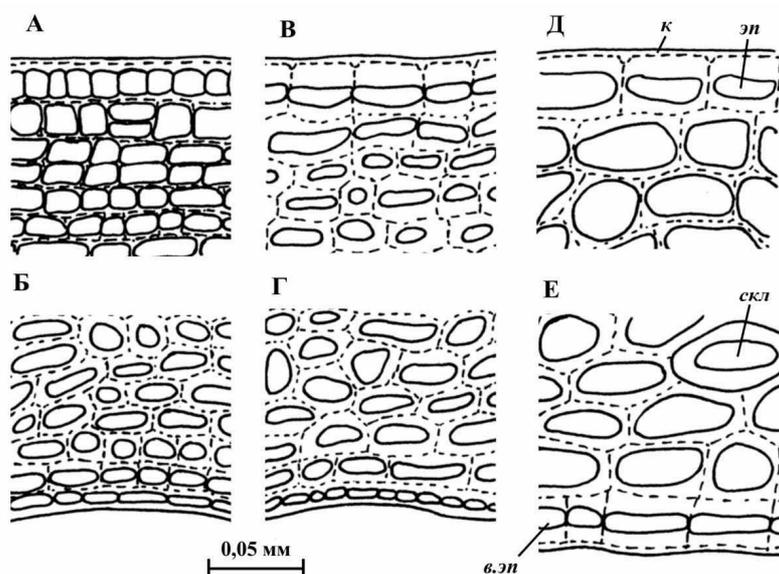


Рис. 4. Поперечные срезы наружной (А, В, Д) и внутренней (Б, Г, Е) частей перикарпия плодов *Amelanchier canadensis*, собранных 20 мая (А, Б), 24 июня (В, Г) и 15 июля (Д, Е):

в.эп – внутренняя эпидерма; к – кутикула; скл – склереида;
 эп – наружная эпидерма

В июне среди клеток мякоти плода появляются единичные или расположенные группами многочисленные одревесневшие склереиды с крупной клеточной полостью (рис. 4, Е). В паренхимных клетках часто встречаются друзы оксалата кальция. В июле происходит мацерация клеток мякоти плода. Как и на ранних стадиях развития, в зрелом плоде внутренняя эпидерма плодолистиков состоит из крупных клеток с утолщёнными оболочками, которые, как правило, не одревесневают (рис. 4, Е). Клетки сильно увеличены в размерах.

В середине июля полностью созревшие плоды осыпаются с дерева.

Amelanchier florida

Плоды округлые, 10–13 мм в диаметре, голые, тёмно-пурпуровые, съедобные.

Анатомически плоды этого вида (рис. 5) очень сходны с плодами *A. canadensis*; основные отличия состоят в следующем. Плоды, собранные в конце мая, густо опушены многочисленными простыми длинными волосками. Других существенных различий в анатомическом строении плодов этих двух видов на ранних стадиях развития нет.

У зрелых плодов *A. florida* эпидермальные клетки более мелкие, покрытые тонкой кутикулой (рис. 5, Д). Гиподерма 1–3-слойная, представлена уголково-пластинчатой колленхимой. Склереид в мякоти плода меньше, чем у *A. canadensis*. Внутренняя эпидерма плодолистиков состоит из более мелких и более тонкостенных клеток (рис. 5, Е). Созревают и опадают плоды *A. florida* чуть позже плодов *A. canadensis* – в конце июля.

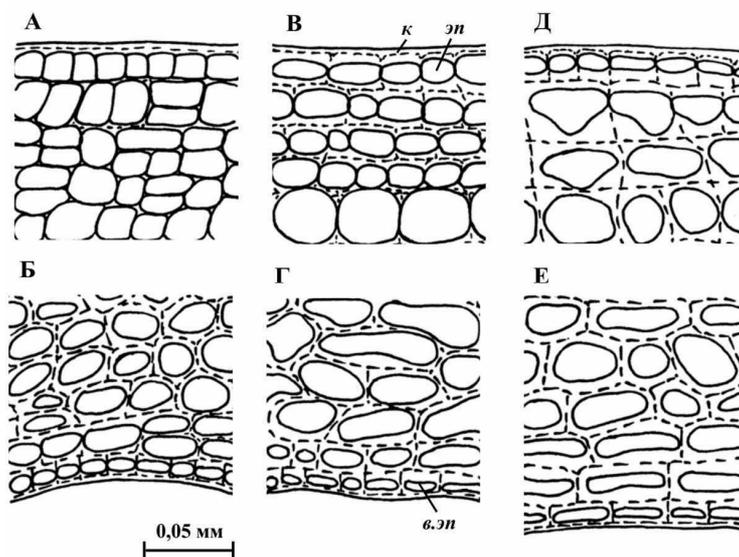


Рис. 5. Поперечные срезы наружной (А, В, Д) и внутренней (Б, Г, Е) частей перикарпия плодов *Amelanchier florida*, собранных 20 мая (А, Б), 24 июня (В, Г) и 15 июля (Д, Е):

в.эн – внутренняя эпидерма; *к* – кутикула; *эн* – наружная эпидерма

Aronia arbutifolia

Плоды 5–7 мм в диаметре, почти круглые или грушевидные, ярко- или тусклокрасные, долго не опадающие. В поперечном сечении плоды округлые, 5-гнездные (рис. 6, А).

Плоды, собранные в конце мая, опушены простыми, длинными, несколько извилистыми волосками. Эпидермальные клетки вытянуты в радиальном направлении вследствие их частых антиклинальных делений (рис. 6, Г). Кутикула тонкая. Гиподерма не выражена. Клетки мякоти плода тонкостенные, сильно вакуолизированные, делятся в разных направлениях. Наиболее интенсивно делятся субэпидермальные клетки. В паренхимных клетках часто встречаются друзы оксалата кальция (рис. 6, Д). Клетки внутренней эпидермы плодолистиков на этой стадии развития крупноядерные, с плотным цитоплазматическим содержимым. Во внутренней и наружной частях гнёзд они мелкие, а на боковых – вытянуты в тангенциальном направлении. В центре плода, где плодолистики не смыкаются, эпидерма образует волоски.

Клетки эпидермы плодов, собранных в июне, почти изодиаметрические, покрыты более толстым слоем кутикулы (рис. 6, Б). Клетки мякоти плода увеличиваются в размерах, многие из них содержат флобафены. Во внутренней части плода много склереид с хорошо выраженной полостью. Отдельные склереиды непосредственно примыкают к клеткам внутренней эпидермы плодолистиков (рис. 6, В). В центральной части плода, в области брюшных пучков плодолистиков, находится уголковопластинчатая колленхима. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков в наружной и внутренней частях гнёзд мелкие, с утолщёнными стенками, а на боковых частях – сильно вытянутые тангенциально, более или менее тонкостенные (рис. 6, В).

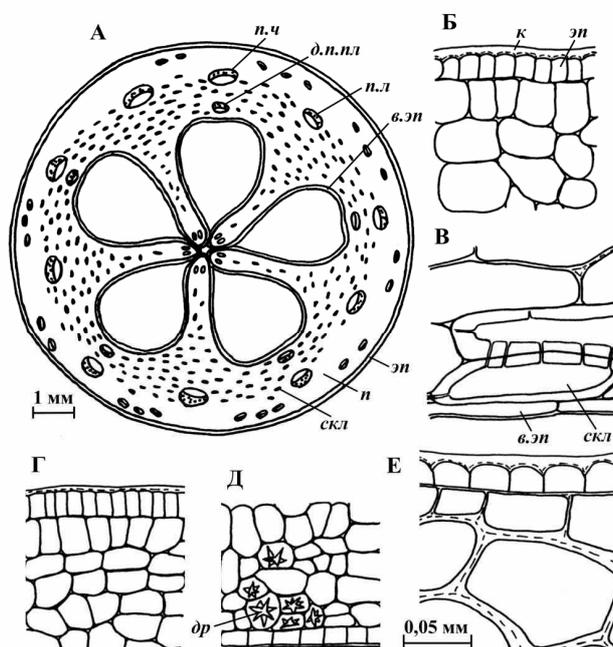


Рис. 6. Анатомия плода *Aronia arbutifolia*

А – схема поперечного среза; Б, В – поперечный срез наружной (Б) и внутренней (В) части перикарпия плода, собранного 24 июня; Г, Д – поперечный срез наружной (Г) и внутренней (Д) части перикарпия плода, собранного 31 мая; Е – поперечный срез наружной части перикарпия плода, собранного 26 августа:

в.эп – внутренняя эпидерма; др – друза оксалата кальция; д.п.пл – дорзальный пучок плодolistика; к – кутикула; п – паренхима; п.л – пучок лепестка; п.ч – пучок чашелистика; скл – склереида; эп – наружная эпидерма

На последующих стадиях развития изменения происходят главным образом в периферической части плода. Клетки эпидермы увеличиваются в размерах и несколько вытягиваются в тангенциальном направлении (рис. 6, Е). Кутикула утолщается – до 9,8–12,1 мкм. Утолщаются оболочки субэпидермальных клеток. Клетки мякоти плода содержат антоцианы. В августе начинается мацерация клеток мякоти плода.

Pyrus ussuriensis

Плоды с короткими плодоножками, желтоватые или зеленоватые, иногда с красноватыми пятнами, округлые или несколько грушевидные, в поперечном сечении более или менее округлые, 5-гнездные, диаметром около 3–5 см (рис. 7, А).

Плоды, собранные в середине мая, голые, у плодоножки суженные, далее – шаровидные. Эпидерма состоит из плотно сомкнутых клеток, покрытых тонкой кутикулой (рис. 8, А). Клетки эпидермы вытянуты в радиальном направлении, почти столбчатые, так как интенсивно делятся антиклинальными перегородками. Некоторые из этих клеток делятся периклинально. Несколько слоёв субэпидермальных клеток делятся в основном тангенциальными перегородками (рис. 8, А). Плоды быстро растут и уже в конце мая – начале июня достигают 8–13 мм в диаметре. К этому времени происходят некоторые изменения в их анатомическом строении.

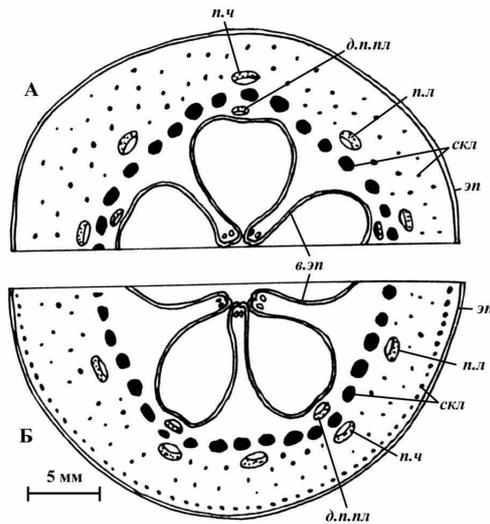


Рис. 7. Схемы поперечных срезов плодов *Pyrus ussuriensis* (А) и *Pyrus communis* (Б):
в.эп – внутренняя эпидерма; *д.п.пл* – дорзальный пучок плодолистика; *п.л* – пучок лепестка;
п.ч – пучок чашелистика; *скл* – склереиды; *эп* – наружная эпидерма

Клетки паренхимы мякоти плода тонкостенные, среди них диффузно располагаются многочисленные склереиды с крупной клеточной полостью и относительно тонкой одревесневшей оболочкой. Они часто образуют большие скопления. Вокруг гнезд завязи склереид нет. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков имеют квадратные очертания или немного вытянуты в тангенциальном направлении (рис. 8, Г). В центральной части плода, где плодолистики свободные, эпидерма образует волоски. Субэпидермальные клетки делятся периклинально.

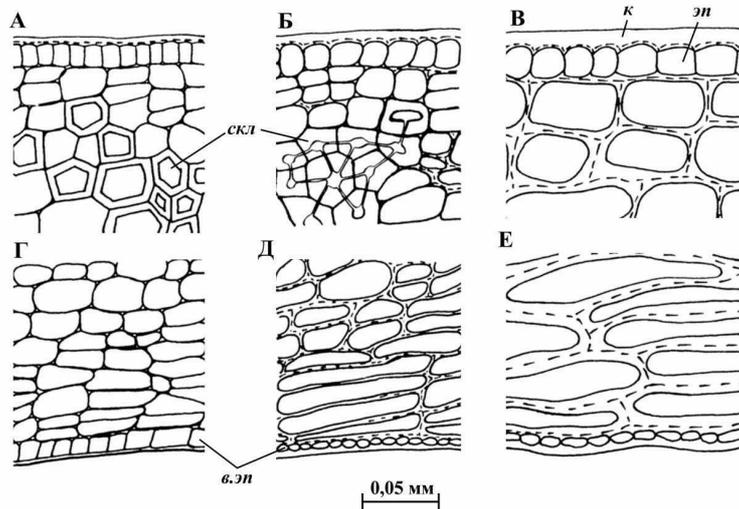


Рис. 8. Поперечные срезы наружной (А, Б, В) и внутренней (Г, Д, Е) частей перикарпия плодов *Pyrus ussuriensis*, собранных 20 мая (А, Г), 31 мая (Б), 24 июня (Д) и 26 августа (В, Е):

в.эп – внутренняя эпидерма; *к* – кутикула; *скл* – склереиды; *эп* – наружная эпидерма

Немного утолщаются оболочки субэпидермальных клеток (рис. 8, Б), возрастает общее число склереид. В центре их скоплений, как правило, располагаются толсто-стенные склереиды с узкой клеточной полостью, а по краям – склереиды, находящиеся на разных стадиях развития. В июне – июле огромные скопления склереид в виде каменных клеток составляют большую часть мякоти плода; между ними находятся немногочисленные тонкостенные паренхимные клетки. Клетки внутренней эпидермы округлых очертаний, мелкие, с толстой оболочкой; 6–10 слоёв субэпидермальных клеток вытянуты в тангенциальном направлении, их оболочки утолщены (рис. 8, Д).

В августе диаметр плодов достигает 2,5–3 см. Эпидермальные клетки зрелых плодов почти изодиаметрические, кутикула толщиной 9,6–11,9 мкм (рис. 8, В). Субэпидермальные клетки крупные, с утолщёнными оболочками. Глубже расположены тонкостенные клетки мякоти плода. Клетки, непосредственно примыкающие к скоплениям склереид, расположены венцом вокруг склереид и вытянуты в радиальном относительно их групп направлении (рис. 9, А). Таким образом, увеличение размеров плода на заключительных этапах развития происходит благодаря разрастанию паренхимных клеток. Скопления склереид расположены диффузно, наиболее крупные из них приурочены к внутренней части мякоти плода. В клетках мякоти плода обнаружены многочисленные крахмальные зёрна. В центральной части плода, где смыкаются плодолистики, паренхимные клетки мелкие, по характеру утолщения стенок они напоминают уголковую колленхиму. Клетки внутренней эпидермы и субэпидермальные клетки живые, с утолщёнными оболочками (рис. 8, Е). В июле – августе на поверхности плодов появляются многочисленные чечевички (рис. 9, Б). Феллоген закладывается субэпидермально и образует несколько слоёв тонкостенных клеток выполняющей ткани.

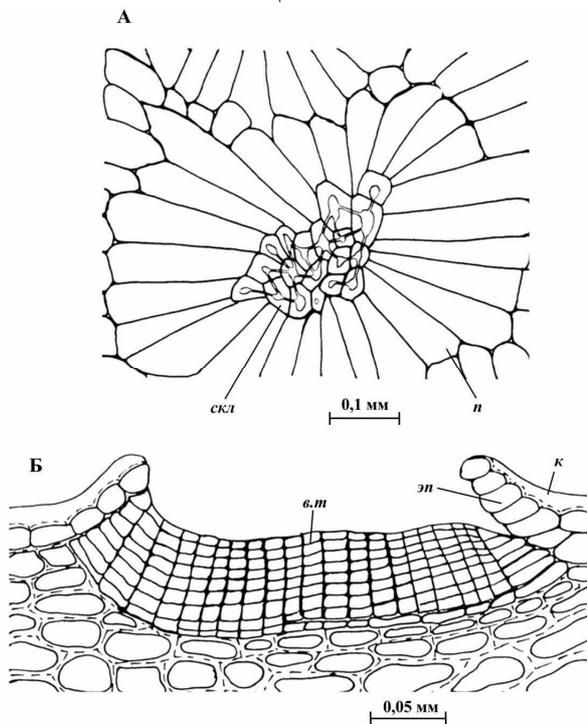


Рис. 9

Участок мякоти (А)
и чечевичка (Б) на поперечном
срезе плода *Pyrus ussuriensis*:

- в.т – выполняющая
ткань чечевички;
- к – кутикула;
- п – паренхима;
- скл – склереиды;
- эп – наружная эпидерма

Pyrus communis

Плоды шаровидные или сплюснутые, 3–4 см в диаметре, на ножках, в 2–3 раза превышающих длину плода.

Анатомическое строение плодов *P. communis* на ранних стадиях развития очень сходно со строением плодов *P. ussuriensis*, но в строении зрелых плодов (рис. 7, Б) есть некоторые отличия. Эпидерма плодов *P. communis* покрыта более тонкой кутикулой (7,9–11,3 мкм), на поперечном срезе более чётко выражены 2–3 слоя мелких субэпидермальных клеток, скопления склереид распределены по всей мякоти плода, причём мелкие скопления склереид находятся в периферической части плода, а более крупные – во внутренней. Внутренняя часть плода практически не претерпевает изменений.

Cydonia oblonga

Плоды от грушевидных до шаровидных, нередко тупо-ребристые, зрелые – лимонно-жёлтые, иногда с бурыми точками, сбоку красноватые, у диких форм 2,5–3,5 см длиной, у культурных 5–12 см длиной. Гинецей состоит из 4–5 плодолистиков, не сросшихся друг с другом на большом протяжении (рис. 10). В гнездах завязи развиваются многочисленные семязачатки.

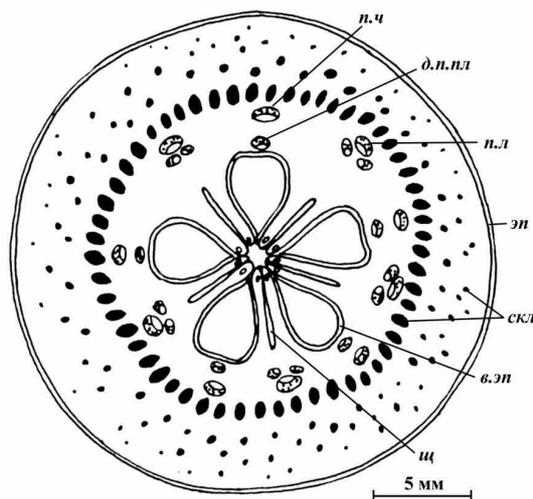


Рис. 10. Схема поперечного среза плода *Cydonia oblonga*:

в.эп – внутренняя эпидерма; д.п.пл – дорзальный пучок плодолистика;

п.л – пучок лепестка; п.ч – пучок чашелистика; скл – склереиды;

щ – щель между несросшимися участками плодолистиков;

эп – наружная эпидерма

Завязи, собранные в середине мая, в период цветения, опушены многочисленными длинными волосками. Все клетки содержат крупные ядра, разрастание завязи происходит вследствие интенсивных делений клеток мякоти.

Эпидерма молодых плодов, собранных в конце мая, состоит из удлинённых в радиальном направлении клеток, покрытых тонкой кутикулой (рис. 11, А). Многие из эпидермальных клеток образуют волоски. Субэпидермальные клетки тонкостенные, немного вытянутые в тангенциальном направлении, делящихся клеток очень мало. В наружной части плода среди клеток паренхимы выделяются группы клеток

с флобафенами, также здесь появляются первые скопления склереид с крупными клеточными полостями и довольно слабо утолщёнными оболочками.

Клетки внутренней эпидермы (рис. 11, Г) плодолистиков мелкие, некоторые субэпидермальные клетки делятся тангенциальными перегородками. В центральной части плода, где плодолистики свободны, эпидерма образует многочисленные волоски.

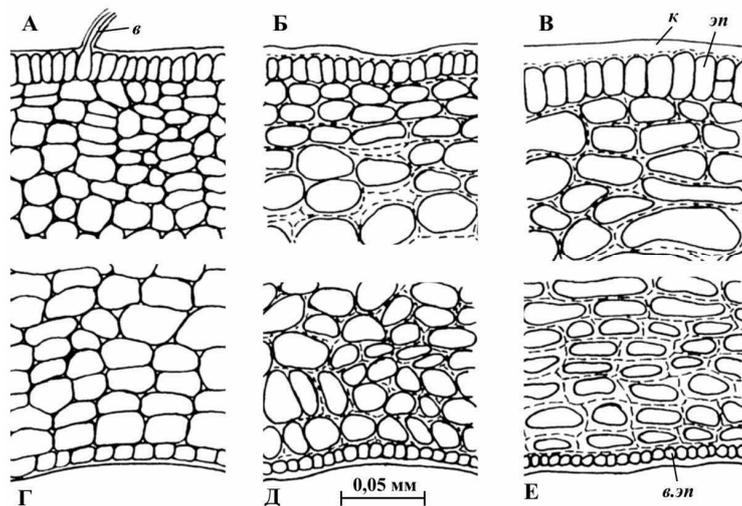


Рис. 11. Поперечные срезы наружной (А, Б, В) и внутренней (Г, Д, Е) частей перикарпия плодов *Cydonia oblonga*, собранных 31 мая (А, Г), 15 июля (Б), 24 июня (Д) и 26 августа (В, Е):

в – волосок; в.эп – внутренняя эпидерма; к – кутикула; эп – наружная эпидерма

В июне – июле происходят некоторые изменения в анатомическом строении плодов. Утолщаются оболочки клеток нескольких субэпидермальных слоёв (рис. 11, Б), между ними появляются крупные межклетники. Увеличивается число склереид, их оболочки утолщаются. Скопления склереид распределены в мякоти плода более или менее диффузно, наиболее крупные – снаружи от проводящих пучков чашелистиков и лепестков. Клетки, находящиеся между крупными массивами склереид, располагаются ровными рядами. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков имеют почти квадратные очертания, покрывающая их кутикула тонкая (рис. 11, Д).

В августе – сентябре диаметр плодов достигает 2,5–3 см. Плоды опушены многочисленными волосками длиной около 1 мм. Кутикула толщиной 6,3–9,0 мкм. В это время отмечено деление столбчатых эпидермальных клеток тангенциальными перегородками (рис. 11, В), по-видимому, это начало заложения феллогена. По мере утолщения плода происходит дальнейшее разрастание клеток мякоти. Клетки, непосредственно примыкающие к скоплениям склереид, вытянуты преимущественно в направлении, перпендикулярном поверхности плода, а не венцом вокруг склереид, как у видов *Pyrus*. В клетках мякоти плода обнаружены многочисленные крахмальные зёрна. В сентябре мякоть плода становится рыхлой.

Клетки внутренней эпидермы плодолистиков почти изодиаметрические, субэпидермальные клетки живые, вытянуты тангенциально, с утолщёнными оболочками (рис. 11, Е). Под клетками эпидермы плодолистиков, обращёнными к центру плода, одревесневают 1–2 слоя субэпидермальных клеток.

Chaenomeles japonica

Плоды яйцевидно-округлые, 3–6 см в диаметре, зелёно-жёлтые, пятнистые, в поперечном сечении более или менее округлые, 5-гнездные (рис. 12).

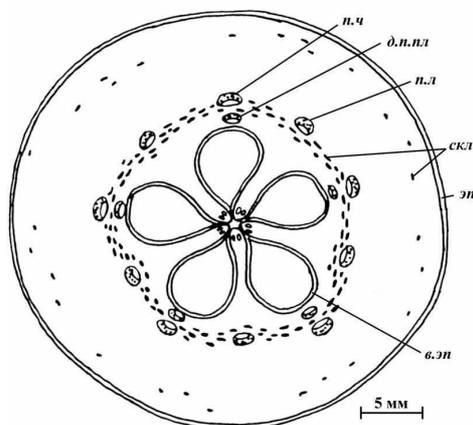


Рис. 12. Схема поперечного среза плода *Chaenomeles japonica*:
в.эп – внутренняя эпидерма; д.п.пл – дорзальный пучок плодолистика;
п.л – пучок лепестка; п.ч – пучок чашелистика; скл – склереиды;
эп – наружная эпидерма

Завязи, собранные 20 мая, в период цветения, голые. Эпидерма состоит из плотно сомкнутых клеток, покрытых тонкой кутикулой (рис. 13, А). Клетки эпидермы вытянуты в радиальном направлении, почти столбчатые, активно делятся антиклинальными перегородками. Клетки мякоти тонкостенные, сильно вакуолизированные. Разрастание завязи происходит вследствие делений клеток мякоти в разных направлениях. Плодолистики срастаются между собой основаниями, верхушки их остаются свободными. В гнездах завязи развиваются многочисленные семязачатки. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков мелкие, клетки 1–2 субэпидермальных слоёв делятся тангенциальными перегородками (рис. 13, Г).

Плоды, собранные в июне, достигают 1,5–3 см в диаметре. К этому времени клетки 3–4 субэпидермальных слоёв вытягиваются тангенциально, их оболочки немного утолщаются. Во внутренней части мякоти плода на уровне проводящих пучков чашелистиков и лепестков появляются группы склереид, которые располагаются в виде прерывистого слоя. В периферической части плода встречаются одиночные склереиды. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков и субэпидермальные клетки вытянуты тангенциально, их оболочки утолщаются. В центральной части плода в месте соединения краёв плодолистиков имеются группы одревесневших клеток.

В июле – августе диаметр плодов достигает 3,5–4 см. Эпидермальные клетки остаются столбчатыми (рис. 13, Б, В). Кутикула 12,5–15,0 мкм толщиной. Клетки 3–4 субэпидермальных слоёв вытянуты тангенциально и имеют сильно утолщённые оболочки. Снаружи внутрь плода изменяются очертания клеток: от вытянутых тангенциально к округлым и глубже – к клеткам, вытянутым радиально. При этом размеры клеток возрастают, а толщина их оболочек снижается. В центральной части плода изменений в анатомическом строении не происходит (сравн. рис. 13, Д и Е). В сентябре мякоть плодов становится рыхлой.

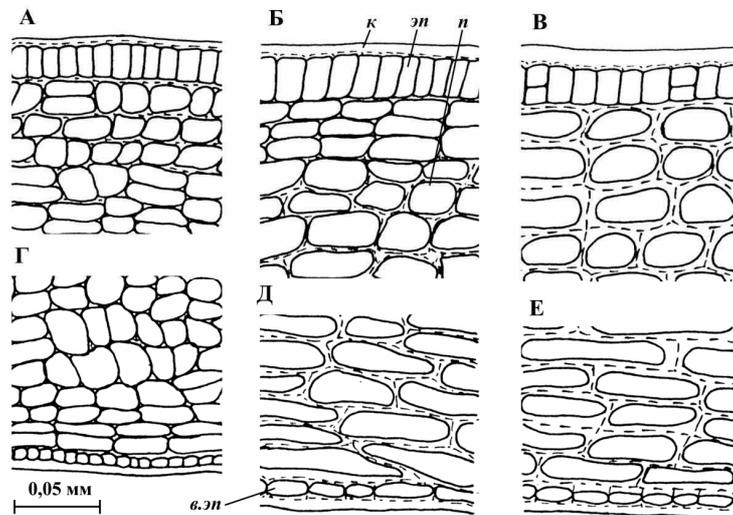


Рис. 13. Поперечные срезы наружной (А, Б, В) и внутренней (Г, Д, Е) частей перикарпия плодов *Chaenomeles japonica*, собранных 20 мая (А, Г), 15 июля (Б, Д) и 26 августа (В, Е):

в.эп – внутренняя эпидерма; к – кутикула; п – паренхима; эп – наружная эпидерма

Cotoneaster melanocarpus

Плоды почти шаровидные или широко-обратнояцевидные, 7–9 мм длиной, чёрные, 4–5-гнездные (рис. 14, А).

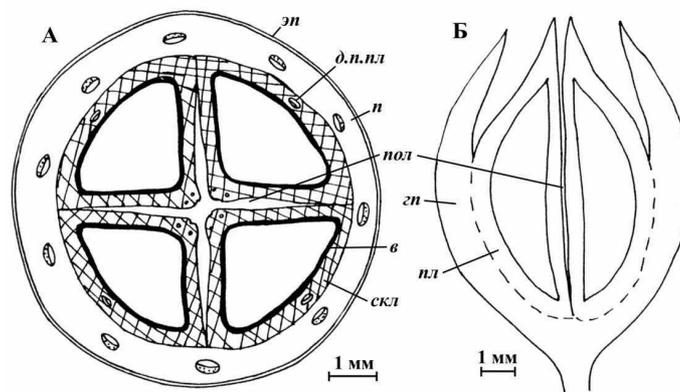


Рис. 14. Схемы поперечного (А) и продольного (Б) срезов плода *Cotoneaster melanocarpus*:

в – волокна; гп – ткань гипантия; д.п.пл – дорзальный пучок плодолистика; п – паренхима; пл – ткань плодолистика; пол – полость между несросшимися друг с другом плодолистами; скл – склеренхима; эп – наружная эпидерма

Плоды, собранные в конце мая, голые, шаровидные. Эпидерма состоит из плотно сомкнутых клеток, покрытых тонкой кутикулой. Клетки эпидермы и субэпидермальные клетки делятся антиклинальными перегородками (рис. 15, А). Паренхима мякоти плода дифференцирована на 2 зоны: наружную, крупноклеточную и внутреннюю, более тёмную, мелкоклеточную (рис. 15, Г). Клетки паренхимы сильно вакуолизиро-

ваны, между ними часто встречаются крупные межклетники. Оболочки клеток немного утолщены. Некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция. Мелкие, почти изодиаметрические клетки внутренней зоны по направлению к центру плода сменяются более крупными, вытянутыми радиально тонкостенными клетками, которые делятся антиклинально. Впоследствии эти клетки склерифицируются. Глубже, вокруг гнёзд, располагаются 3–5 слоёв вытянутых тангенциально клеток, некоторые из них делятся антиклинальными перегородками и образуют тяжи мелких клеток. В них часто встречаются ромбические кристаллы оксалата кальция (рис. 15, Г).

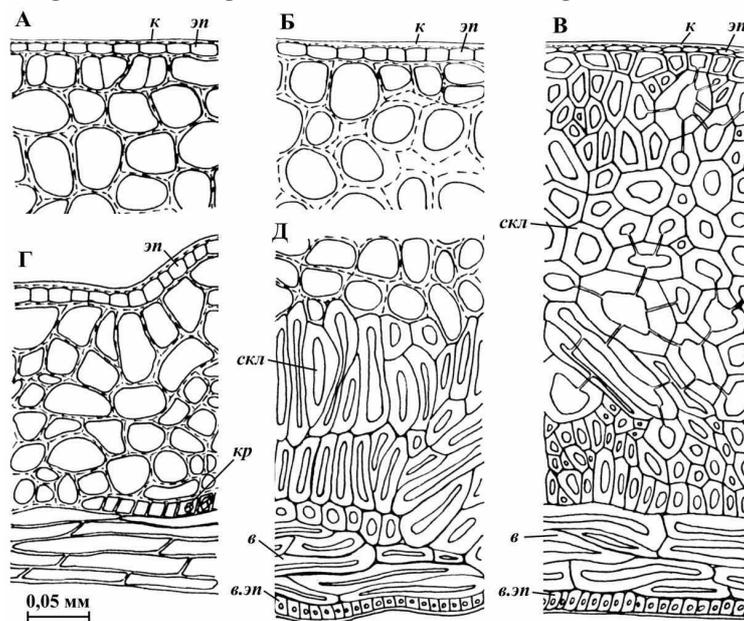


Рис. 15. Поперечные срезы наружной (А, Б), боковой (В, Г) и внутренней (Д) частей перикарпия плодов *Cotoneaster melanocarpus*, собранных 31 мая (А, Г) и 24 июня (Б, В, Д):

в – волокна; в.эп – внутренняя эпидерма; к – кутикула; кр – кристалл оксалата кальция; скл – склеренхима; эп – наружная эпидерма

Плодолистики, сросшиеся с гипантием наружными частями, между собой практически не срастаются (рис. 14). Внутренняя эпидерма плодолистиков на этой стадии развития представлена вытянутыми тангенциально почти прозенхимными клетками с крупным ядром и густым цитоплазматическим содержимым. Позже эти клетки делятся антиклинальными перегородками, образуя ряд коротких клеток. В боковых частях плодолистиков хорошо выражена наружная эпидерма, состоящая из мелких, округлых, плотно сомкнутых клеток, покрытых кутикулой (рис. 15, Г). Под ними располагается слой крупных, вытянутых радиально клеток, а глубже – паренхимные клетки разной формы. Самую внутреннюю часть составляют слои прозенхимных клеток. В центре плода, где плодолистики свободны, видны многочисленные волоски, отходящие от клеток наружной эпидермы.

Эпидерма плодов, собранных в июне, покрыта более толстой кутикулой (рис. 15, Б, Д). Оболочки клеток мякоти плода становятся толстыми, увеличиваются размеры межклетников. Внутренняя часть плода постепенно склерифицируется. В первую очередь склерифицируются клетки внутренней эпидермы, затем – клетки, распо-

женные снаружи от неё, т.е склерификация распространяется центробежно. В боковых частях плодолистиков одновременно с клетками внутренней эпидермы одревесневают клетки, расположенные под наружной эпидермой плодолистиков, от них склерификация распространяется центростремительно. В одревесневших наружных частях плодолистиков можно выделить 3 зоны по ориентации склереид:

- 1) 1–3 слоя наружных склереид, вытянутых радиально;
- 2) 4–5 слоёв склереид, вытянутых тангенциально;
- 3) 1 слой мелких, округлых в поперечном сечении склереид с узкой клеточной полостью, являющихся производными клеток внутренней эпидермы.

Боковые части плодолистиков к концу июня одревесневают полностью за исключением наружной эпидермы, состоящей из мелких, немного вытянутых тангенциально клеток (рис. 15, В). Под клетками наружной эпидермы располагаются слои склереид, имеющих округлые очертания на поперечных срезах. Слоистые оболочки склереид пересечены многочисленными поровыми каналами. Проводящие пучки плодолистиков различимы только на начальных этапах склерификации.

В дальнейшем существенных изменений в анатомическом строении плода не происходит. Кутикула зрелых плодов достигает 6,5–7,3 мкм. В июле – августе клетки мякоти плода мацерируются. В августе созревшие плоды опадают.

Cotoneaster alaunicus

Анатомическое строение плодов этого вида очень сходно со строением плодов *C. melanocarpus*, однако есть некоторые отличия. Кутикула у зрелых плодов *C. alaunicus* тоньше, чем у предыдущего вида – 6,0–6,9 мкм. Гинецей состоит из 3–4 плодолистиков. Плоды характеризуются более быстрым развитием – уже в конце мая начинается одревеснение внутренней части плода.

Crataegus hissarica

Плоды шаровидные, несколько сплюснутые, или коротко эллипсоидальные, 8–12 мм в диаметре, от охристо- или оранжево-жёлтых до оранжево-бурых, рано созревающие, съедобные, обычно 2-гнездные, почти овальные в поперечном сечении, реже – 1-гнездные, округлые (рис. 16), а не 5-гнездные, как отмечали ранее (Ахунова, 1987). Возможно, растение, растущее в Ботаническом саду МГУ, определено неправильно или число плодолистиков у этого вида варьирует.

Завязи, собранные в конце мая, в период цветения, голые. У плодов с 2-гнездной завязью плодолистики срастаются между собой основаниями, верхушки их остаются свободными. Таким образом, на поперечных срезах верхней части плода в центре имеется свободное пространство, окружающая его эпидерма плодолистиков образует многочисленные волоски.

Молодые плоды, собранные в июне, вытянуты в длину. Клетки эпидермы почти квадратных очертаний (рис. 17, Б). Два слоя субэпидермальных клеток вытянуты тангенциально. Все клетки мякоти, расположенные снаружи от проводящих пучков чашелистиков и лепестков, имеют утолщённые оболочки. Глубже расположенные клетки тонкостенные, более или менее вытянутые радиально. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков и 2–3 слоя субэпидермальных клеток тонкостенные, вытянуты тангенциально, а в области брюшных проводящих пучков плодолистика – радиально. В клетках мякоти, прилегающих к удлинённым субэпидермальным клеткам плодолистиков, появляются кристаллы оксалата кальция (рис. 17, Д). Волоски,

находящиеся в центральной части плода, одревесневают. На поверхности плода развиваются чечевички.

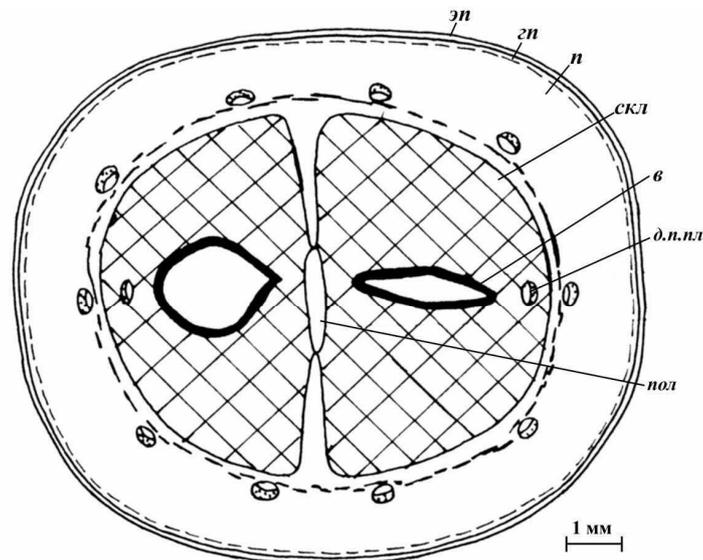


Рис. 16. Схема поперечного среза плода *Crataegus hissarica*:
в – волокна; *гп* – гиподерма; *д.п.пл* – дорзальный пучок плодолистика; *н* – паренхима;
пол – полость между плодолистиками; *скл* – склеренхима; *эн* – наружная эпидерма

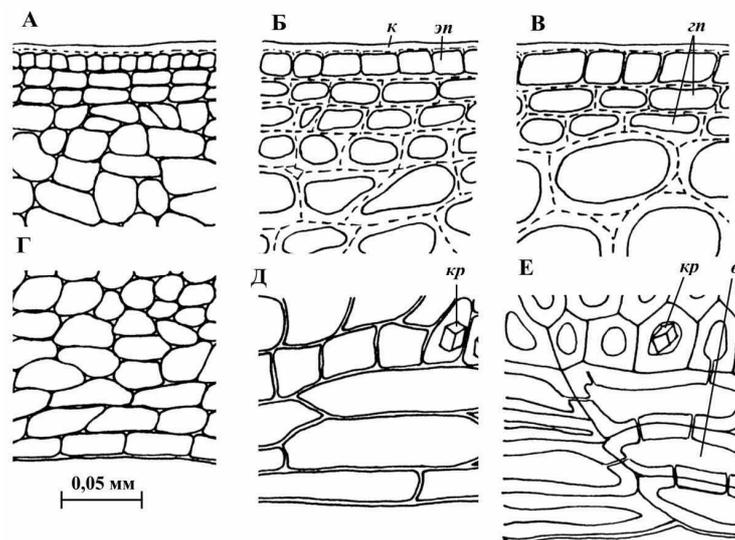


Рис. 17. Поперечные срезы наружной (А–В) и внутренней (Г–Е) частей перикарпия плодов *Crataegus hissarica*, собранных 31 мая (А, Г), 26 июня (Б, Д), 15 июля (Е) и 26 августа (В):
в – волокно; *гп* – гиподерма; *к* – кутикула; *кр* – кристалл оксалата кальция;
эн – наружная эпидерма

Поверхность нижней части плодов, собранных в июле, неровная из-за расположенных по кругу бугорков. В анатомическом строении плодов происходят некоторые изменения. Под немного удлинёнными тангенциально клетками эпидермы хорошо выражены 2 слоя тонкостенных субэпидермальных клеток, на уровне проводящих пучков чашелистиков и лепестков появляется прерывистый слой склереид. Глубже располагаются 3–4 слоя неодревесневших клеток мякоти. Карпеллярная часть плода одревесневает полностью. Возможно, одревесневает и внутренняя часть гипантия, но чёткую границу между гипантием и карпеллярной частью плода провести трудно. У плодов с 2-членным гинецеем между одревесневшими частями плодолистиков остаётся лишь узкий слой мякоти. Таким образом, в отличие от видов *Cotoneaster* плодолистики *Crataegus* срастаются между собой. Клетки, ограничивающие свободное пространство в центре плодов с 2-членным гинецеем, имеют красновато-бурое содержимое, некоторые из них делятся тангенциальными перегородками, возникает ткань, похожая на пробку. Внутренние 3 слоя склереид вытянуты тангенциально, а в спинной и брюшной частях плодолистика – радиально. К ним примыкает слой коротких склереид, содержащих кристаллы оксалата кальция (рис. 17, Е). Остальные склереиды более или менее вытянуты радиально.

Зрелые плоды достигают 8–10 мм в диаметре и 10–13 мм в длину. Кутикула 4,2–5,4 мкм толщиной. На поперечном срезе плода чётко выделяются 2 слоя субэпидермальных клеток – они мельче глубже лежащих клеток, их оболочки менее утолщены (рис. 17, В). Клетки мякоти плода толстостенные, между ними располагаются крупные межклетники. В августе – сентябре плоды опадают.

Crataegus kyrtostyla

Плоды продолговато-эллипсоидальные или цилиндрические, 10–14 мм длиной, красные.

Основные отличия в анатомическом строении плодов *C. kyrtostyla* от предыдущего вида состоят в следующем.

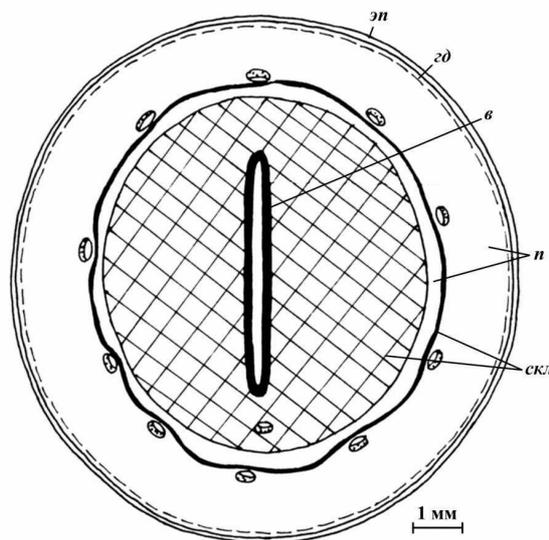


Рис. 18. Схема поперечного среза плода *Crataegus kyrtostyla*:

в – волокна; гд – гиподерма; п – паренхима; скл – склеренхима; эн – наружная эпидерма

Гинецей всегда мономерный, плоды в поперечном сечении более или менее округлые (рис. 18). Клетки эпидермы плодов, собранных в конце мая, удлинены радиально (рис. 19, А). Кутикула толщиной 4,2–4,8 мкм. В июне, т.е. раньше, чем у *C. hissarica*, начинается утолщение оболочек и склерификация клеток карпеллярной части плода (рис. 19, Д). У *C. kurtostyla* слой склереид на уровне чашелистиковых и лепестковых проводящих пучков сплошной, иногда он вплотную подходит к одревесневшей карпеллярной части плода. В зрелых плодах *C. kurtostyla* менее чётко, чем у *C. hissarica*, выражены 1–2 слоя субэпидермальных клеток (рис. 19, В).

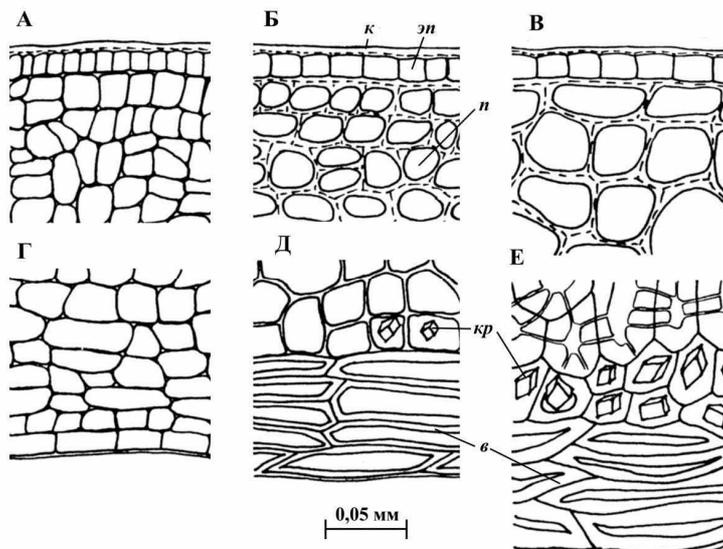


Рис. 19. Поперечные срезы наружной (А–В) и внутренней (Г–Е) частей перикарпия плодов *Crataegus kurtostyla*, собранных 31 мая (А, Г), 24 июня (Б, Д), 15 июля (Е) и 26 августа (В):
в – волокно; к – кутикула; кр – кристалл оксалата кальция; эп – наружная эпидерма

Mespilus germanica

Плоды шаровидные, грушевидные или эллипсоидальные, 2–3 см в диаметре (у культурных форм до 5 и даже до 7 см), грязно-зелёные, позднее буроватые, желтоватые или красновато-бурые с коричневатой мякотью. Гинецей состоит из 5 плодolistиков, которые практически полностью срастаются между собой (рис. 20).

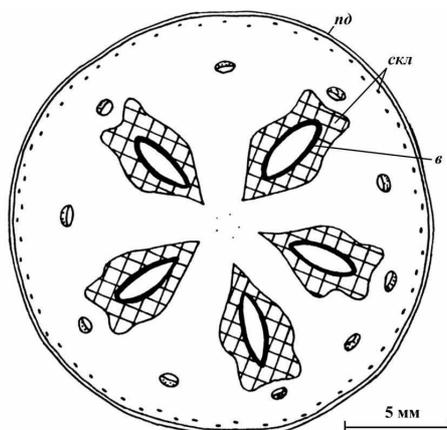


Рис. 20
Схема поперечного среза
плода *Mespilus germanica*:
в – волокна;
пд – перидерма;
скл – склеренхима

Завязи, собранные в конце мая, в период цветения, опушены многочисленными простыми волосками. Волоски на небольших подставках. Эпидермальные клетки немного удлинены тангенциально, покрыты тонкой кутикулой (рис. 21, А). Клетки мякоти плода тонкостенные, сильно вакуолизированные, некоторые из них содержат друзы оксалата кальция. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков вытянуты радиально, содержат крупные ядра (рис. 21, Г). Субэпидермальные клетки делятся тангенциальными перегородками.

У плодов, собранных в июне, на поверхности образуется перидерма с 2–3-слойной пробкой, клетки которой вытянуты тангенциально (рис. 21, Б). Феллоген, по-видимому, закладывается в эпидерме. Наружные клетки пробки со временем отслаиваются. В перидерме находятся чечевички. В периферической части плода поодиночке или небольшими группами располагаются склереиды. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков и 1–2 слоя субэпидермальных клеток вытянуты тангенциально, а в области брюшных проводящих пучков плодолистика – радиально. Прилегающие к ним клетки содержат кристаллы оксалата кальция (рис. 21, Д).

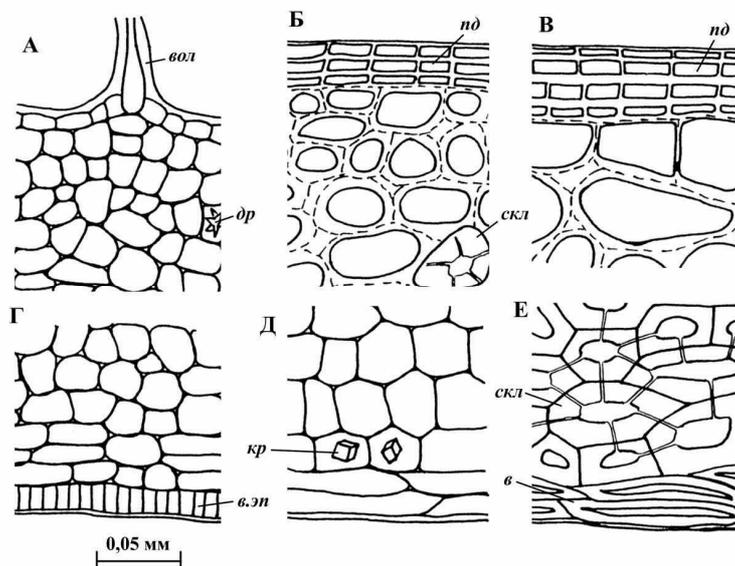


Рис. 21. Поперечные срезы наружной (А–В) и внутренней (Г–Е) частей перикарпия плодов *Mespilus germanica*, собранных 31 мая (А, Г), 24 июня (Б, Д), 15 июля (Е) и 26 августа (В, Е):

в – волокно; вол – волосок; в.эп – внутренняя эпидерма;
др – друза оксалата кальция; кр – кристалл оксалата кальция; нд – перидерма

Зрелые плоды, собранные в сентябре – октябре, голые, достигают 1,5–2 см в диаметре. Пробка 4–5-слойная (рис. 20, В). Клетки мякоти плода с уголковыми утолщениями клеточных оболочек. 10–25 слоёв клеток, окружающих гнёзда плодолистиков, подвергаются склерификации, образуя на поперечных срезах крупные массивы склереид (рис. 21, Е), частично вдающиеся в мякоть плода и имеющие лопастные очертания наружной части. Клетки, расположенные между одревесневшими частями плодолистиков и в центре плода, остаются тонкостенными (рис. 20). Это отличает плоды мушмулы от плодов кизильника, а также от плодов боярышника с

мономерным гинецеем, у которых одревесневает вся карпеллярная часть, и от плодов боярышника с 2–3-членным гинецеем, у которых тонкостенных клеток во внутренней части плода меньше.

Crataegosorbus miczurinii

Завязи, собранные в конце мая, в период цветения, 3–5-гнездные, округлые в поперечном сечении (рис. 22, А), опушённые многочисленными простыми волосками. Все клетки содержат крупные ядра. Разрастание завязи происходит вследствие интенсивных делений её клеток. Наружная эпидерма на этой стадии развития представлена плотно сомкнутыми клетками, вытянутыми радиально (рис. 23, А). Субэпидермальные клетки нередко делятся периклинально (рис. 23, А, Г).

У плодов, собранных в июне, опушение сохраняется только близ верхушки и в основании. Клетки наружной эпидермы почти квадратных очертаний (рис. 23, Б). Кутикула вклинивается между боковыми стенками эпидермальных клеток. Клетки мякоти плода тонкостенные, сильно вакуолизированные, многие из них содержат флорафены.

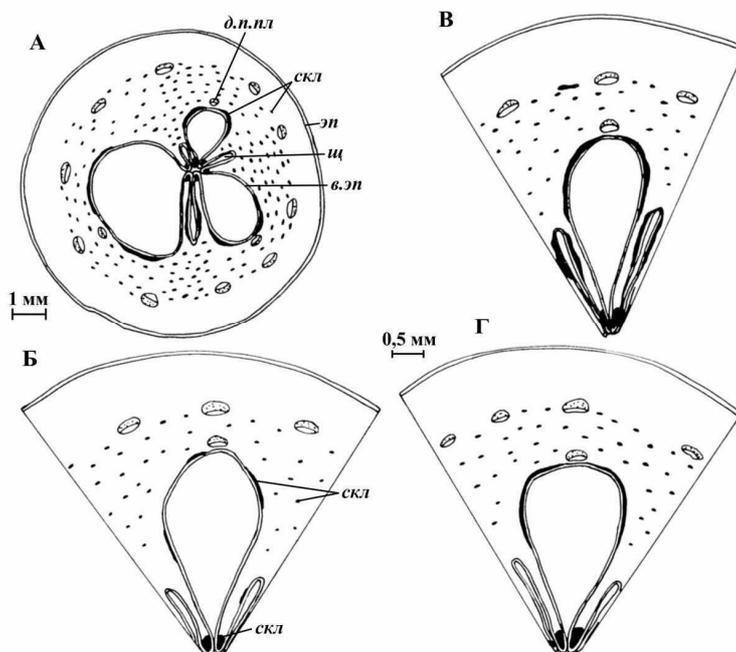


Рис. 22. Схемы поперечных срезов плодов *Crataegosorbus miczurinii*

А – молодой плод, собранный 31 мая; Б–Г – разнообразие расположения склеренхимы в зрелых плодах, собранных 18 сентября:

в.эп – внутренняя эпидерма; д.п.пл – дозальный пучок плодолистика;
скл – склеренхима; эп – эпидерма; ш – щель между несросшимися краями плодолистиков

Во внутренней части плода диффузно или небольшими группами располагаются многочисленные склереиды. Наружные части краёв плодолистиков остаются несросшимися примерно до середины гнезд (рис. 22, Б–Г). Клетки внутренней эпидермы плодолистиков короткие или удлинены тангенциально (рис. 23, Д). Прилегающие к ним клетки в одних случаях склерифицируются и образуют 2–3 слоя

склереид (за исключением области средней жилки плодолистиков), в других – остаются тонкостенными. Клетки наружной эпидермы свободных частей плодолистиков короткие, покрыты толстой кутикулой. Прилегающие к ним клетки имеют утолщённые оболочки, у некоторых плодов эти клетки склерифицируются. В центре плода, в области брюшных швов плодолистиков, одревесневают крупные массивы клеток.

На последующих стадиях развития существенных изменений в анатомическом строении плодов не происходит. В сентябре – октябре плоды достигают диаметра 9–11 мм. Субэпидермальные клетки вытягиваются тангенциально, утолщаются их оболочки (рис. 23, В). Кутикула 18,3–18,8 мкм толщиной. Клетки мякоти удлиняются радиально. У разных плодов варьирует степень развития и локализация механической ткани (рис. 22, Б–Г, 23, Е). В целом анатомическое строение плодов этого гибрида очень похоже на строение плодов *Sorbus*.

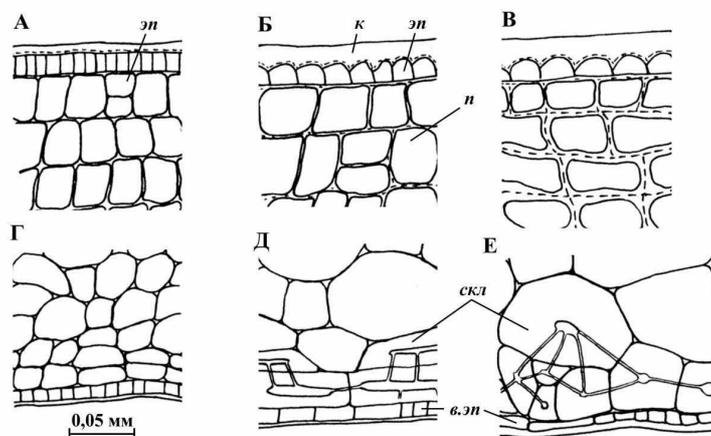


Рис. 23. Поперечные срезы наружной (А–В) и внутренней (Г–Е) частей перикарпия плодов *Crataegosorbus miczurinii*, собранных 31 мая (А, Г), 24 июня (Б, Д), 15 июля (Е) и 18 августа (В, Е):

в.эп – внутренняя эпидерма; к – кутикула; п – паренхима;
скл – склереида; эп – наружная эпидерма

Sorbocotoneaster pozdnjakovii

Плоды округлые, (7) 8–11 мм в диаметре, винно-красные с лёгким сизым налётом или красновато-чёрные с более густым сизым налётом, мякоть сочная, сладковатая с запахом и вкусом плодов рябины, но без горечи.

По общему плану строения плоды сходны с плодами *Cotoneaster* (рис. 14, А). 2–3-гнездные, округлые в поперечном сечении завязи, собранные в конце мая, голые. Клетки эпидермы почти квадратных очертаний (рис. 24, А). Субэпидермальные клетки делятся антиклинально. Клетки мякоти плода тонкостенные, сильно вакуолизированные, некоторые из них содержат друзы оксалата кальция. Плодолистики, сросшиеся с гипантием наружными частями, между собой практически не срастаются. В свободных частях плодолистиков хорошо выражена наружная эпидерма, состоящая из мелких клеток почти квадратных очертаний, покрытых кутикулой (рис. 24, Г). Субэпидермальные клетки крупные, вытянутые радиально, а клетки более глубоких слоёв разной формы. Клетки внутренней эпидермы плодолистиков вытянуты радиально. В наружных частях плодолистиков клетки 3–4 слоёв, прилегающих к внутренней эпидерме, делятся тангенциальными перегородками.

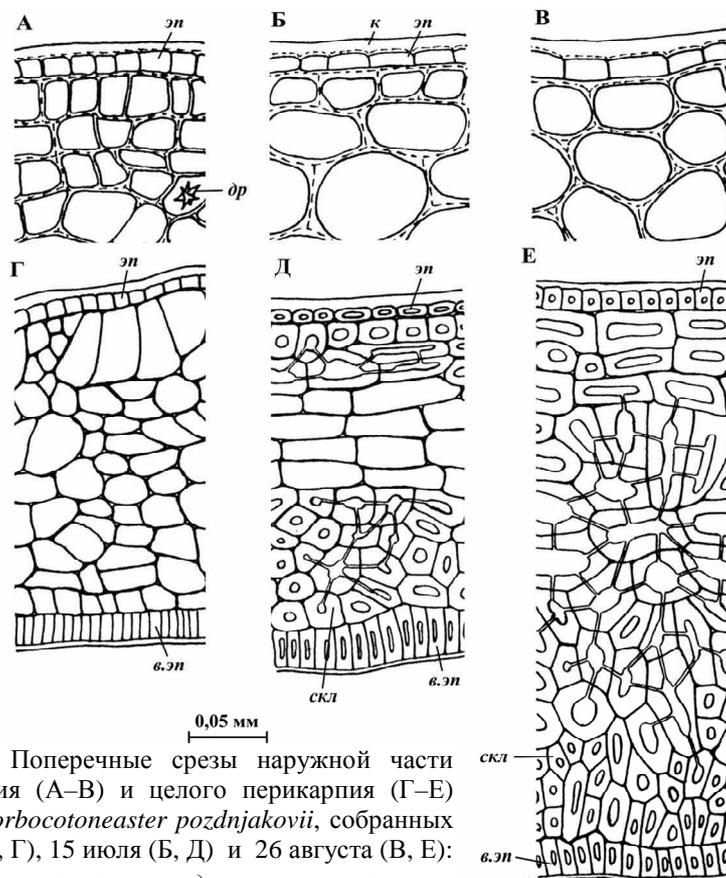


Рис. 24. Поперечные срезы наружной части перикарпия (А–В) и целого перикарпия (Г–Е) плодов *Sorbocotoneaster pozdnjakovii*, собранных 20 мая (А, Г), 15 июля (Б, Д) и 26 августа (В, Е): в.эп – внутренняя эпидерма; др – друза; к – кутикула; скл – склереида; эп – наружная эпидерма

Наружная эпидерма плодов, собранных в июне, состоит из удлинённых тангенциально клеток (рис. 24, Б). Клетки 1–2 субэпидермальных слоёв мельче глубже лежащих клеток мякоти и имеют утолщённые оболочки. К этому времени карпеллярная зона частично одревесневает. В боковых частях плодолистиков одревесневают все клетки за исключением 1–4 слоёв (рис. 24, Д). Не всегда одревесневают клетки наружной эпидермы плодолистиков. В наружных частях плодолистиков под одревесневшими клетками внутренней эпидермы, вытянутыми радиально, располагаются 4–5 слоёв склереид, вытянутых тангенциально, и 1–2 слоя склереид, имеющих округлые очертания.

В июле – августе плоды достигают диаметра 7–10 мм. Толщина кутикулы у зрелых плодов 4,8–5,2 мкм. Субэпидермальные клетки практически не отличаются от глубже лежащих клеток (рис. 24, Б, В). Клетки мякоти удлиняются в радиальном направлении. Карпеллярная часть плода одревесневает практически полностью (рис. 24, Е).

В целом анатомическое строение плодов этого гибрида очень похоже на строение плодов *Cotoneaster*; основное отличие заключается в сроках одревеснения карпеллярной части плода. У изученных видов *C. melanocarpus*, *C. alaunicus* уже в июне карпеллярная зона одревесневает полностью. Плоды *Sorbocotoneaster* имеют тонко-

стенные клетки мякоти, в то время как у плодов изученных видов кизильника обочечки клеток мякоти сильно утолщены.

Обсуждение результатов

Проведённое анатомическое исследование плодов интродуцированных в условиях Москвы представителей подсемейства яблоневых показало, что они различаются по многим анатомическим признакам, в частности, по числу плодолистиков и степени их срастания между собой, характеру развития и локализации механической ткани, особенностям строения периферической части стенки плода.

Для большинства исследованных видов характерен 5-членный гинецей (*Chaenomeles japonica*, *Pyrus* spp., *Amelanchier* spp., *Aronia arbutifolia*, *Mespilus germanica*); однако нередко гинецей состоит из 1 (*Crataegus kyrtostyla*), 2–3 (*Sorbo-cotoneaster pozdnjakovii*) или 3–4 (*Cotoneaster alauicus*) плодолистиков. Меньшее число плодолистиков чаще встречается в трибе Crataegeae. У многих видов число плодолистиков сильно варьирует (2–5 у *Sorbus aucuparia*, *S. mougeottii*; 3–5 у *Crataegosorbus miczurinii*).

По степени срастания плодолистиков исследованные виды составили 4 группы. Для 1-ой группы характерно полное срастание плодолистиков на всём протяжении (*Mespilus germanica*, некоторые виды *Malus*); для 2-ой – практически полное срастание с сохранением в центре плода маленькой полости (*Aronia arbutifolia*, *Malus coerulescens*, *Amelanchier* spp., *Pyrus* spp., *Chaenomeles japonica*, *Crataegus* spp.); для 3-ей – частичное срастание плодолистиков (*Cydonia oblonga*, *Sorbus aucuparia*, *S. mougeottii*); для 4-ой – срастание плодолистиков только с цветочной трубкой, но не друг с другом (*Cotoneaster* spp.). Следовательно, для большинства представителей подсемейства яблоневых характерен гемисинкарпный гинецей (2, 3 группы); реже встречается синкарпный (1 группа) и псевдоапокарпный гинецей (4 группа).

На ранних стадиях развития плоды голые (*Chaenomeles japonica*, *Cotoneaster melanocarpus*, *C. alauicus*, *Crataegus kyrtostyla*, *C. hissarica*, *Malus baccata* (L.) Borkh., *M. kaido* Parde) либо опушённые многочисленными простыми волосками, которые со временем опадают за исключением зрелых плодов *Cydonia oblonga*. Клетки эпидермы очень молодых плодов вытянуты радиально (*Sorbus aucuparia*, *Aronia arbutifolia*, *Cydonia oblonga*, *Chaenomeles japonica*, *Mespilus germanica*, *Crataegus kyrtostyla*) или имеют почти квадратные очертания поперечных сечений. Впоследствии они уплощаются, однако у *Chaenomeles japonica* и *Cydonia oblonga* сохраняют более или менее столбчатый вид. У *Mespilus germanica* на поверхности плода формируется 3–5-слойная пробка. У большинства видов кутикула проникает между боковыми стенками эпидермальных клеток. Исключение составляют виды *Amelanchier*, у которых кутикула над радиальными стенками клеток эпидермы образует небольшие выступы. Представителям трибы Maleae свойственна более мощная кутикула, чем представителям трибы Crataegeae. Наиболее толстую кутикулу имеет *Sorbus mougeottii*, наиболее тонкую – виды *Crataegus*. Сравнительно тонкая кутикула у видов *Amelanchier* компенсируется толстой оболочкой эпидермальных клеток. Чечевички у большинства видов формируются в июне – июле. У некоторых видов (*Cotoneaster* spp.) чечевички не образуются.

Субэпидермальные клетки обычно мельче лежащих клеток (исключение составляет *Aronia arbutifolia*), оболочки их утолщены. Остальная паренхима мякоти

плода состоит из тонкостенных, сильно вакуолизированных клеток, только у *Crataegus* spp., *Cotoneaster* spp. и *Amelanchier* spp. клетки толстостенные. В очень молодых плодах клетки мякоти активно делятся в разных направлениях, но дальнейшее увеличение размеров плода обусловлено сильным разрастанием этих клеток.

Одревесневшие склереиды появляются рано (в мае – июне) и распределены по-разному у разных видов, часто составляя крупные скопления. У многих видов они расположены близ чашелистиковых и лепестковых проводящих пучков гипантия, кольцом вокруг гнёзд плода (*Crataegus*, *Malus*, *Chaenomeles*), а у *Cydonia oblonga* наряду с этим – и в периферической части плода в виде мелких групп. С внутренней стороны проводящих пучков расположены массивы склереид у *Pyrus*, мелкие скопления приурочены к наружной части плода. У *Sorbus mougeottii*, *Aronia arbutifolia* многочисленные склереиды расположены с внутренней стороны от проводящих пучков, а у *S. aucuparia*, *Mespilus germanica*, *Amelanchier* spp. склереид мало, они располагаются диффузно в мякоти плода. Не обнаружены склереиды у *Cotoneaster alanicus* и *C. melanocarpus*.

В наружной части плодов *Cydonia oblonga* и *Sorbus mougeottii* много клеток с флобафенами, собранными в группы, а для плодов *Aronia arbutifolia* характерны клетки с антоцианами.

У большинства исследованных представителей трибы Maleae (*Malus*, *Sorbus*, *Aronia*, *Cydonia*, *Amelanchier*, *Chaenomeles*, *Pyrus*) плодолистики не одревесневают, их субэпидермальные клетки вытягиваются, оболочки утолщаются. В плодах *Sorbus aucuparia* и видов *Malus* одревесневают клетки нескольких внутренних слоёв плодолистиков. У представителей трибы Crataegeae (*Cotoneaster*, *Crataegus*) одревесневают все клетки плодолистика и, возможно, внутренней части гипантия. Как правило, внутренние 2–5 слоёв склереид, окружающие гнёзда завязи, вытянуты тангенциально; в прилегающих к ним склереидах содержатся кристаллы оксалата кальция. Остальные склереиды, составляющие основную часть «косточки», короткие в поперечном сечении или более или менее вытянуты радиально. У видов *Cotoneaster* одревесневшие плодолистики лежат рядом бок о бок и не разделены клетками мякоти. У видов *Crataegus* и *Mespilus* плодолистики сросшиеся, их разделяет тонкий (*Crataegus*) или толстый (*Mespilus*) слой мякоти. Следовательно, у представителей обеих триб чёткая граница между гипантием и карпеллярной частью плода не выражена.

Окружающий плодолистики мощно развитый гипантий, в котором у некоторых видов рано начинаются процессы склерификации, ограничивает разрастание карпеллярной части плода и возможность её дифференциации на анатомо-топографические зоны. При этом экзокарпий редуцируется полностью, а внутренние слои клеток плодолистиков лишь у некоторых видов образуют довольно толстый одревесневший эндокарпий (виды *Sorbus*, *Malus*) или мезоэндокарпий (представители трибы Crataegeae).

Изучение межродовых гибридов показало, что их анатомическое строение очень похоже на строение одной из родительских форм: плоды *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* сходны с плодами *Cotoneaster* (однако у *Sorbocotoneaster* внутренняя часть плода позже одревесневает), а плоды *Crataegosorbus miczurinii* похожи на плоды *Sorbus aucuparia*. В плодах *Crataegosorbus* степень развития и локализация механической ткани варьируют, что связано, по-видимому, с гибридным происхождением этого вида.

Проведённые исследования показали, что по анатомическому строению плодов различаются не только роды, но и виды одного рода. Это позволяет утверждать, что анатомические признаки могут быть использованы в качестве диагностических, и их необходимо учитывать при проведении селекционных работ. В то же время наши исследования в целом подтвердили обоснованность объединения изученных родов в 2 трибы, различия между которыми достаточно хорошо выражены.

1. Представителям обеих триб свойственны как синкарпные, так и гемисинкарпные типы гинецея, но псевдоапокарпия отмечена только в трибе Crataegeae.

2. У представителей трибы Crataegeae одревесневает практически вся карпеллярная часть плода и, возможно, внутренняя часть гипантия. У представителей трибы Maleae карпеллярная часть плода либо совсем не одревесневает, либо одревесневает лишь её внутренняя часть.

3. В мякоти плодов представителей трибы Crataegeae склереид мало или их нет. У представителей трибы Maleae склереид в мякоти плодов больше за исключением некоторых видов, например, *Malus sikkimensis* (Wendzig.) Koehne.

4. У исследованных представителей трибы Maleae развивается более мощная кутикула (6,5–23 мкм), у представителей трибы Crataegeae кутикула тонкая (4,2–7,3 мкм).

По некоторым анатомическим признакам *Mespilus germanica* выделяется среди других представителей трибы Crataegeae. В плодах *Mespilus germanica* механическая ткань, окружающая гнёзда, образует лопасти, которые вдаются в паренхиму гипантия. Между одревесневшими «косточками», а также в центре плодов этого вида расположены широкие тяжи неодревесневших клеток, что отличает *Mespilus* от других представителей трибы, у которых одревесневает почти вся внутренняя часть плода. Также необходимо отметить, что из исследованных нами видов только у *Mespilus* на поверхности плодов образуется перидерма.

Литература

Александров В.Г., Джапаридзе Л.И. 1927. Материалы к выяснению явлений раздережеснения и одережеснения клеточной оболочки // Журн. Рус. бот. о-ва. Т. 12. № 3. С. 307–322.

Ахунова С.С. 1987. О систематическом значении анатомических особенностей перикарпия некоторых представителей рода *Crataegus* (Rosaceae) // Бот. журн. Т. 72. № 6. С. 778–780.

Бенецкая Г.К., Тонян Ц.Р. 1950. Наблюдения над развитием каменистых клеток и клеток паренхимы плодов груши и айвы // Изв. АН АрмССР. Т. 3. № 7. С. 597–604.

Габриэлян Э.Ц. 1978. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. – Ереван: Изд-во АН АрмССР. – 264 с.

Гладкова В.Н. 1970. Карпологическое исследование родов подсемейства Maloideae и вопросы их систематики и филогении. – Дисс... канд. биол. наук. – Л. – 65 с.

Гладкова В.Н. 1981. Семейство розовые, или розоцветные (Rosaceae) // Ред. А.Л. Тахтаджян. Жизнь растений. – М.: Просвещение. – Т. 5(2). С. 175–188.

Гоби Х.Я. 1921. Генетическая классификация плодов семенных растений // Зап. лаб. по семеноведению при Главном бот. саде. Т. 4. № 4. С. 20–25.

Горянинов П.Ф. 1841. Основания ботаники. – СПб. – 376 с.

Каден Н.Н. 1964. Основы эволюционной морфологии плодов. – Дисс... д-ра биол. наук. – М. – Т. 1. 676 с.

- Косець М.Л.* 1941. Систематика, географічне поширення і історія *Sorbus torminalis* (L.) Crantz на фоні загального розвитку роду *Sorbus* // Бот. журн. АН УССР. Т. 2. № 1. С. 25–30.
- Кумахова Т.Х.* 1987. Анатомия и ультраструктура наружных слоёв плодов некоторых сортов яблони // Биол. науки. № 2. С. 59–64.
- Лангенфельд В.Т.* 1991. Яблоня: Морфологическая эволюция, филогения, география, систематика. – Рига: Зинатне. – 232 с.
- Левина Р.Е.* 1987. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука. – 159 с.
- Лобачёв А.Я., Коровина О.Н.* 1981. Айва (Обзор и систематика рода *Cydonia* Mill.) // Бюл. Всес. ин-та растениеводства. Т. 113. С. 34–38.
- Матиенко Б.Т.* 1969. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. – Кишинёв: Картя Молдовеняске. – 113 с.
- Матиенко Б.Т.* 1973. Гистологическая зональность суккулентных плодов. – Кишинёв: Штиинца. – 110 с.
- Мирославов Е.А.* 1974. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. – Л.: Наука. – 120 с.
- Ротару Г.И.* 1972. Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. – Кишинёв: Штиинца. – 137 с.
- Рыбин В.А.* 1925. Анатомические особенности в строении плодов различных сортов яблони // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. Т. 2. С. 32–40.
- Техтаджян А.Л.* 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. – 440 с.
- Эзю К.* 1980. Анатомия семенных растений. – М.: Мир. – Кн. 2. С. 225–560.
- Vain J.M., Robertson R.N.* 1951. The physiology of growth of apple fruits. I. Cell size, cell number and fruit development // Austral. J. Sci. Res. Ser. B. Biol. Sci. V. 4. No 2. P. 75–91.
- Clements H.* 1935. Morphology and physiology of some lenticels of *Pyrus malus* // Bot. Gaz. V. 97. No 1. P.101–117.
- Kidd M.N., Beaumont A.B.* 1925. An experimental study of the fungal invasion of apples with particular reference to invasion through the lenticels // Ann. Appl. Biol. V. 12. P. 138–145.
- Kraus E.* 1885. Ueber den Bau d. trockner Pericarprien // Pringsheim's Jahrb. für Wissensch. Bd. 5. S. 112.
- Lehman C.O.* 1971. Familie Rosengewächse, Rosaceae // Urania Pflanzenreich. – Leipzig; Jena; Berlin: Urania-Verlag. – Höhere Pflanzen 1. S. 410–426.
- MacDaniels L.H.* 1940. The morphology of the apple and other pome fruits // Memoirs of Agricultural Experiment Station of Cornell University. P. 230.
- Miller R.H.* 1984. The multiple epidermis–cuticle complex of medlar fruit *Mespilus germanica* L. (Rosaceae) // Ann. Bot. Vol. 53. P. 779–792.
- Potonie H.* 1888. Über die Bedeutung der Steinkörper in Fruchtfleische der Birnen und der Pomaceen überhaupt // Kosmos. Bd. 8. S. 48–61.
- Rohrer J.R., Robertson K.R., Phipps J.B.* 1991. Variation in structure among fruits of Maloideae (Rosaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 78. No 12. P. 1617–1635.
- Schulze-Menz G.K.* 1964. Rosaceae // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. – 13. Aufl. – Berlin: Borntraeger. – Bd. 2. S. 209–218.
- Skene D.S.* 1966. The distribution of growth and cell division in the fruit of Cox's orange Pippin // Ann. Bot. Vol. 30. No 119. P. 52–58.
- Small J.K.* 1933. Manual of the southeastern flora. – New York: Hafner. – 121 p.

Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of Flowering Plants. – New York: Columbia Univ. Press. – X + 643 p.

Tetley U. 1930. A study of the anatomical development of the apple and some observations on the 'pectic constituents' of the cell walls // J. Pomol. and Hort. Sci. Vol. 8. No 2. P. 153–172.

Tetley U. 1931. The morphology and cytology of the apple fruit with reference to the Bramley's seedling variety // J. Pomol. and Hort. Sci. Vol. 9. P. 278–297.

Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. – Jena: Fischer. – Teil. 2. 420 S.

Zschokke E. 1897. Ueber den Bau der Haut und die Ursachen der verschiedener Haltbarkeit unserer Kernobstfruchte // Landwirt Jahrb. Schweiz. Bd. 2. S. 153.

КАРПОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ТАКСОНОВ ПОРЯДКА APIALES

А.И. Константинова, М.В. Нилова

Konstantinova A.I., Nilova M.V. CARPOLOGICAL REVIEW OF THE MAIN TAXA OF APIALES. The paper presents brief review of main morphological fruit types and pericarp histology details in 6 families currently constituting the order Apiales. The major focus is placed on such traits crucial for Apiales carpology as the secretory system type, supporting elements, structure of the carpel's inner epidermis (endocarp), etc. Pericarp anatomy of *Pennantia* and *Griselinia* species are described for the first time; a novel carpological summary of the monotypic families including these genera is also provided.

В настоящее время в связи с успехами геносистематики система порядка Apiales претерпела значительные изменения. Изменился не только общий объём группы вследствие включения в неё целого ряда новых семейств, таких как Pennantiaceae, Toricelliaceae, Griseliniaceae, Pittosporaceae, но и претерпели значительные перестройки таксоны, ранее уже включённые в Apiales. В корне изменились представления о таксономических взаимоотношениях отдельных родов (к примеру, *Centella* и *Hydrocotyle*, *Platysace* и *Trachymene*), часть из них перемещена в другие семейства (так, *Hydrocotyle*, *Trachymene* перемещены из Apiaceae в Araliaceae; *Mackinlaya*, *Ariopetalum* и *Stilbocarpa*, наоборот, перемещены из Araliaceae в Apiaceae), некоторые были обособлены от общей массы родов Аралиевых и Зонтичных в рамках отдельных семейств (*Delarbreia* и *Myodocarpus* составили семейство Myodocarpaceae). В связи с изменением объёма и состава новых таксонов претерпели изменения и их характеристики, в частности карпологические. В данной работе на основе полученных авторами оригинальных данных сделана попытка дать обобщающие дефиниции плодов для крупных таксонов новой системы порядка Apiales. При этом акцент сделан на таких традиционно важных признаках анатомии перикарпия, как тип секреторной системы, характер механических элементов, особенности внутренней эпидермы плодолистика (эндокарпия) и др.

Система, на которую мы опираемся при изложении материала, наиболее чётко изложена в работе Дж.М. Плункета с соавторами (Plunkett et al., 2004), и хотя в настоящее время она претерпела некоторые незначительные изменения (Nicolas, Plunkett, 2009; Nicolas, Plunkett, 2012; и др.), всё же, по нашему мнению, вполне может послужить основой для карпологического обзора:

Порядок: **APIALES**

Семейство: **TORRICELLIACEAE**

Семейство: **GRISELINIACEAE**

Семейство: **PENNANTIACEAE**

Подпорядок: **APIINAE** Plunkett et Lowry

Семейство: **APIACEAE**

Подсемейство: **Apiioideae**

Подсемейство: **Saniculoideae**

Подсемейство: **Azorelloideae** Plunkett et Lowry

Подсемейство: **Mackinlayoideae** Plunkett et Lowry

Семейство: **ARALIACEAE**

Семейство: **MYODOCARPACEAE**

Семейство: **PITTOSPORACEAE**

Материалы и методы

Мы работаем над изучением плодов представителей порядка Apiales на кафедре высших растений на протяжении многих лет, начав исследования в 1993 г. под руководством Вадима Николаевича Тихомирова. Исследовав особенности строения плодов ряда Apiaceae – Hydrocotyloideae sensu Drude, мы в дальнейшем переключили внимание на представителей Araliaceae, а также Apiaceae – Saniculoideae и Apiaceae – Apioidae. В недавнем прошлом мы попытались составить представление об особенностях строения перикарпия Toricelliaceae, Griselinaceae и Pennantiaceae, с 2004 г. включённых в состав Apiales.

Плоды для исследований собирали на протяжении ряда лет в крупнейших гербариях мира (LE, C, MEL, NSW, WU), а также были любезно предоставлены коллегами (K, E, L). Некоторые объекты были собраны нами или привезены в дар из различных ботанических садов Австралии, Индонезии, США, Чили, некоторые – получены из карпологических коллекций Москвы и Санкт-Петербурга.

Для анатомических исследований перикарпия мы применяли широко известные традиционные методики (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004; O'Brien, McCully, 1981), используя как сухой гербарный материал, так и свежесобранные, фиксированные в спирте или в FAA плоды. Плоды некоторых видов Araliaceae и Griselinaceae удавалось изучать на нескольких стадиях развития. Исследования мы проводили с помощью световых и электронных (Hitachi S-405A and JSM-6380 LA) микроскопов, документируя их фотографиями и рисунками.

Результаты исследования

TORICELLIACEAE

Семейство Toricelliaceae включает в свой состав 3 рода – *Toricellia*, *Melanophylla* и *Aralidium* (Plunkett et al., 2004). Оба вида рода *Toricellia* представлены деревьями и кустарниками, характеризующимися морфологическими различиями между мужскими и женскими цветками. *Toricellia* распространена в Юго-Восточной Азии, включая Бутан, Китай, северную Индию, Непал и Сикким; все 7 видов рода *Melanophylla* – кустарники или небольшие деревья, эндемики Мадагаскара; единственный вид рода *Aralidium* – *A. pinnatifidum* (Jungb. et de Vriese) Miq. – также представлен небольшими деревьями и распространён в Южном Таиланде, Сингапуре, на Малайском полуострове, Суматре и Борнео (Philipson, Stone, 1980).

Toricellia имеет 3–4-гнездную, а *Melanophylla* – 3-(редко 2)-гнездную завязь с одним фертильным гнездом и единственным вызревающим семенем (Трифорова, 2000а, б). Плоды представителей этого семейства, как и плоды большинства Apiales, развиваются из нижней завязи. Перикарпий *Toricellia* и *Aralidium* характеризуется хорошо дифференцированным на карпеллярную и гипантиальную части мезокарпием и хорошо выраженной «косточкой» мезокарпического происхождения (Yembaturova, Konstantinova, 2013). У некоторых Araliaceae (*Motherwellia*, *Schefflera*) и Apiaceae (*Mackinlaya*) «косточка» разомкнута в центральной комиссуральной зоне плода. Однако у *Toricellia* она составлена склереидами и разомкнута снаружи (рис., В) – редкая картина, отмеченная нами ещё только у *Schefflera bodinieri* Rehder (Araliaceae) (Konstantinova, Suchorukow, 2010). Исследователи неоднократно подмечали отсутствие секреторных канальцев в различных частях и органах *Toricellia* и *Aralidium* (Philipson, Stone, 1980; Тахтаджян, 1987; Plunkett et al., 2004), также они отсутствуют и в перикарпии. Оба этих рода объединяет важный биохимический

признак наличия гризелинозида – вещества из группы иридоидных соединений (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 2009), не встречающегося более у других представителей порядка (за исключением, конечно, самого рода *Griselinia*).

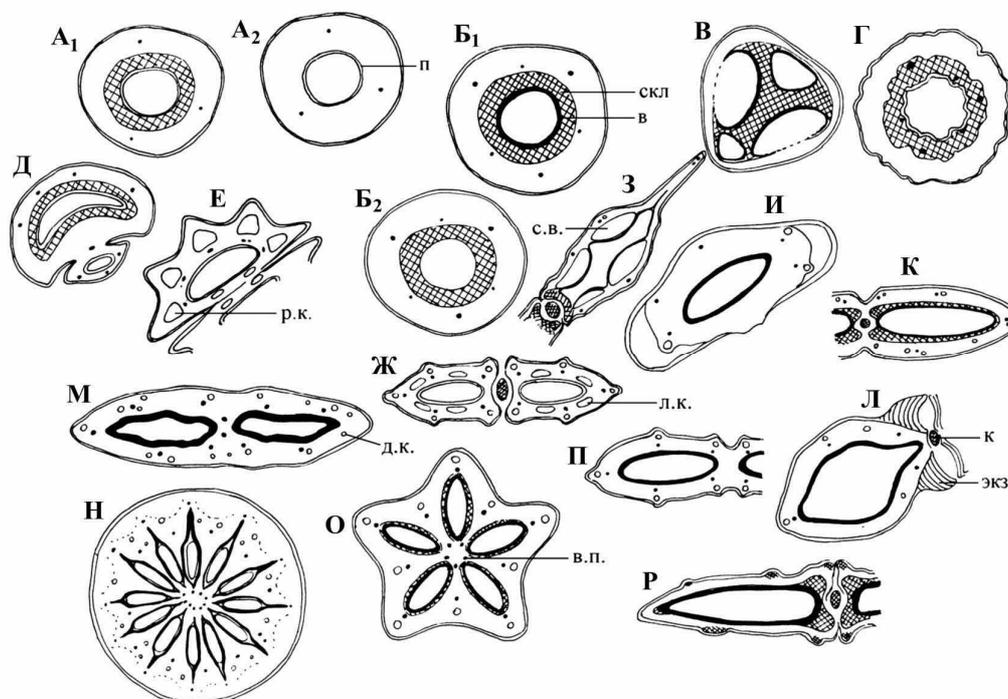


Рис. Основные варианты строения перикарпия таксонов порядка Apiales

A – Pennantiaceae (*Pennantia*): A₁ – *P. corymbosa*, A₂ – *P. cunninghamii*; Б – Griselinaceae (*Griselinia*): Б₁ – *G. lucida*, Б₂ – *G. scandens*; В – Toricelliaceae (*Toricellia*); Г – Toricelliaceae (*Aralidium*); Д – Saniculoideae (*Arctopus*); Е – тип организации Saniculoideae; Ж – тип организации Ариоидеae; З – Myodocarpaceae (*Myodocarpus*); И – Azorelloideae (*Azorella*); К – Mackinlayoideae (*Mackinlaya*); Л – Mackinlayoideae (*Platysace*); М – Araliaceae (*Polyscias*); Н – Araliaceae (*Schefflera*); О – Araliaceae (*Aralia*); П – Araliaceae (*Hydrocotyle*); Р – Araliaceae (*Trachymene*):

в – эндокарпий из волокон; в.п. – вентральные проводящие пучки; д.к. – диффузные секреторные каналы; к – свободная колонка; л.к. – ложбинчатые секреторные каналы; п – паренхимный эндокарпий (внутренняя эпидерма карпеллы); р.к. – реберные секреторные каналы; с.в. – секреторные включения; скл – склериды во внутренних слоях перикарпия; экз – клетки экзокарпия

Вероятно, внутренняя эпидерма плодолистика у *Toricellia* представлена слоем волокон (рис., В), в то время как у *Aralidium* – паренхимными клетками, в которых сохраняются устьица (рис., Г). Таким образом, диаспорой у *Aralidium* является семя, заключённое в механический футляр из склеренхимы мезокарпия карпеллы. Подобная картина отмечена нами и для рода *Delarbreia* (Myodocarpaceae).

GRISELINIACEAE

Монотипное семейство, относительно недавно включённое в порядок Apiales (Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004). В Новой Зеландии распространены 2 вида рода *Griselinia* – *G. littoralis* Raoul и *G. lucida* (J.R. Forst. et G. Forst.) G. Forst.;

в Южной Америке (Чили, Аргентине и юго-восточной Бразилии) – ещё 5: *G. jodinifolia* Taub., *G. carlomunozii* M.O. Dillon et Muñoz-Schick, *G. racemosa* Taub., *G. ruscifolia* Taub. и *G. scandens* Taub. Новозеландские и южноамериканские виды сильно различаются между собой габитуально: в то время как первые представлены деревцами до 15–20 м высотой, вторые редко превышают в высоту 2 м (Dillon, Muñoz-Schick, 1993). Завязь у *Griselinia* нижняя, из 3 плодолистиков, но с 1 плодущим гнездом и 3 отдельными шиловидными стилодиями (Philipson, 1967; Трифонова, Ембатурова, 2000). Гистологические особенности перикарпия у разных видов также различаются. Так, у *G. scandens*, *G. jodinifolia* плод костянквидный (рис., Б₁); у *G. lucida* и *G. littoralis* – скорее ягодообразный, но с некоторым одревеснением в перикарпии (рис., Б₂). У видов *Griselinia* не удаётся обнаружить каналцы даже в молодых, ещё развивающихся плодах (рис., Б₁, Б₂). Механическая составляющая перикарпия представлена склереидообразными элементами мезокарпического происхождения, которые могут присутствовать не только во внутренней, прилежащей к семенной полости части мезокарпия, но также и в его периферической части. Собственно эндокарпий слабо выраженный, разрушенный, либо не отличающийся от прилежащих снаружи элементов мезокарпия (рис., Б₂), либо представленный тонкими узкопросветными волокнами (рис., Б₁).

Виды *Griselinia* имеют много общих карпологических особенностей (отсутствие секреторных каналцев и наличие гризелинозида) с представителями *Toricelliaceae*. Однако больше всего общих черт строения плода демонстрируют роды *Griselinia* и *Aralidium*. Их объединяет сам тип псевдомономерного плода с одним фертильным гнездом, снабжённым проводящими пучками от 3 карпелл, недоразвитие секреторной системы, а также формирующие косточку склереидоподобные элементы. Наиболее значимые карпологические различия кроются, по-видимому, в принципиально разном характере клеток экзокарпия и паренхимы мезокарпия; чёткой границе между гипантиальной и карпеллярной зонами и выраженной тенденции к обособлению косточки в зрелом плоде *Aralidium*; погружённом, вдавленном в толщу склереидоподобных элементов косточки положении прилегающих к «косточке» дериватов проводящих пучков с остатками разрушенной околопучковой паренхимы (рис., Г); руминированном эндосперме и т.п.

PENNANTIACEAE

Монотипное семейство *Pennantiaceae*, недавно включённое в состав *Apiales* (Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004), содержит 4 вида, распространённых в восточной Австралии, Новой Зеландии, о-вах Три-Кингс и Норфолк и представленных высокими деревьями. Ранее *Pennantia* понимали в составе *Icacinaeae* (Gardner, Lange, 2002). Плод *Pennantia*, в отличие от плодов подавляющего большинства представителей *Apiales* (за исключением представителей семейства *Pittosporaceae* и единственного вида из *Araliaceae* – *Tetraplasandra gymnocarpa* (Hillebr.) Sherff), формируется из верхней завязи. Он представляет собой одногнездную, односемянную и, по всей видимости, псевдомономерную структуру, образованную 2 или 3 карпеллами, из которых развивается только одна, а остатки двух других у зрелого плода обнаружить практически не удаётся. Косвенным указанием на псевдомонокарпию видов этого рода служит сидячее трёхраздельное рыльце (Takhtajan, 2009). Наши исследования показали, что виды *Pennantia* значительно отличаются друг от друга по гистологии перикарпия. Так, плоды *Pennantia cunninghamii* Miers лишены

окружающих семенную полость механических элементов, и, следовательно, могут быть признаны ягодообразными (рис., А₂), в то время как вокруг семенной полости *P. corymbosa* J.R. Forst. et G. Forst. развита механическая «косточка», и плод (учитывая его формирование из верхней завязи) можно назвать костянкообразным. Механическая зона мощная, состоящая из различным образом ориентированных волокон различного диаметра, но, вероятно, общего мезокарпического происхождения, так как хорошо заметен паренхимный слушающийся эндокарпий – внутренняя эпидерма плодолистика (рис. А₁).

APIACEAE

Включает около 434 родов и 3780 видов преимущественно травянистых растений, распространённых по всему земному шару, но с преобладанием в умеренной зоне северного полушария. В этом семействе мы имеем дело с высокоспециализированным типом димерного, изредка псевдомономерного дробного сухого пиренария с чётко упорядоченным вариантом расположения дериватов проводящих пучков и секреторных канальцев (Тихомиров, Константинова, 2000). В рамках этого крупного и чрезвычайно разнообразного семейства реализованы различные тенденции карпологического морфогенеза. Диаспора может быть представлена целым димерным плодом (Apiaceae – Azorelloideae, Apiaceae – Mackinlayoideae) или, чаще, отдельным мерикарпием (Apiaceae – Apioideae). Разные представители семейства реализуют тенденции к баллисто-, эпизоо-, гидро- и анемохории.

Apioideae. Эндокарпий Apiaceae – Apioideae, как правило, однослойный, паренхимный. Среди представителей Apiaceae часты случаи отсутствия механического футляра вокруг семени, а если таковой удаётся отметить, то образован он обычно так называемым «гипэндокарпием» – т.е. склеренхимой мезокарпического происхождения, в то время как внутренняя эпидерма карпеллы – собственно эндокарпий – остаётся паренхимной. Упорядоченная секреторная система по типу представителей Apioideae, чётко дифференцированная на крупные ложбиночные и мелкие сопровождающие пучки рёберные канальцы (рис., Ж), хорошо очерчивает эту группу в её нынешнем объеме.

Saniculoideae. Плоды представителей этого подсемейства значительно отличаются габитуально: обильно покрытые волосками, глохидиями (*Sanicula*), чешуйками (*Eryngium*, *Astrantia*), они обладают также хорошо выраженными остающимися чашелистиками, обеспечивающими эпизоохорию (*Eryngium*, *Astrantia*). Плоды большинства представителей Saniculoideae димерные, однако тенденция к псевдомонокарпии хорошо выражена в этом подсемействе. Плоды *Arctopus*, так же как и плоды *Lagoecia cuminoides* L. – вида, помещённого в настоящее время в состав Apiaceae – Apioideae, имеют остатки второго стерильного мерикарпия, в большей (*A. echinatus* L., *A. monacanthus* Carmich. ex Harv. et Sond.) или меньшей (*A. dregei* Sond.) степени обособленного от фертильного (Magee et al., 2008). Следовательно, редукция второго плодолистика у этих представителей идёт путём недоразвития его целиком, а не путём исчезновения межгнёздной перегородки, как, к примеру, у рода *Petagnia*.

Плоды распадаются на мерикарпии без вычленения свободной колонки. Из наиболее ярких отличительных особенностей анатомии плода следует отметить особый тип секреторной системы: крупные рёберные канальцы и отсутствующие ложбиночные (рис., Е). У видов родов *Eryngium* и *Sanicula* в самых внутренних слоях мезокар-

пия могут развиваться мелкие секреторные вместилища, окружающие эндокарпий сплошным кольцом и, вероятно, обеспечивающие защиту семени в процессе его прорастания. В перикарпии *Steganotaenia araliacea* Hochst. секреторные каналы разных типов не обнаруживают видимой связи с пучками, а в сильно склерифицированном перикарпии *Petagnia* и *Arctopus* они и вовсе незаметны. Велико разнообразие механических тканей в перикарпии: наряду с «гидроцитной паренхимой» встречается представленный хорошо одревесневающими волокнами «гипэндокарпий» (*Hacquetia epipactis* DC. (= *Sanicula epipactis* E.H.L. Krause (Calviño, Downie, 2007), *Petagnia*), а также формирующийся в области комиссуры на базе вентральных проводящих пучков и одревесневающей околопучковой паренхимы «комиссуральный стереом» (*Astrantia*, *Actinolema*). Эндокарпий обычно однослойный, паренхимный (*Sanicula*, *Eryngium*, *Astrantia*), однако встречается многослойный эндокарпий из прозенхимных, ориентированных перпендикулярно продольной оси плода клеток с утолщёнными неодревесневшими оболочками (*Actinolema*), а также образованная волокнами механическая «косточка», окружающая семенную полость (*Steganotaenia araliacea*).

Azorelloideae – значительная часть бывшего подсемейства *Hydrocotyloideae* sensu Drude (*Azorella*, *Bolax*, *Bowlesia*, *Dichosciadium*, *Dickinsia*, *Diplaspis*, *Eremocharis*, *Gymnophyton*, *Huanaca*, *Mulinum*, *Schizeilema*, *Spananthe*), род *Stilbocarpa*, ранее относимый к *Araliaceae*, и др. Представители *Azorelloideae*, как и все бывшие *Hydrocotyloideae*, характеризуются наличием рёберной секреторной системы (Тихомиров, Константинова, 2005). Мезокарпий, как правило, однородный, паренхимный, однако иногда в нём встречаются механически укрепленные клетки (*Azorella utriculata* Griseb., *A. trifurcata* Pers.) или «клетки-гидроциты», входящие в состав косточки смешанного происхождения и образующие внешние её слои (*Azorella trifoliolata* Hook. f.). Представленная волокнами внутренняя эпидерма карпеллы (эндокарпий), скорее всего, изначально делится на несколько слоёв, клетки которых затем одревесневают; подстилающей паренхимы не обнаруживается. Для перикарпия некоторых представителей характерно отслоение 2-слойного экзокарпия от субэпидермальных слоёв (рис., И) с образованием воздухоносных полостей (*Azorella utriculata*, *Pozoa*, *Schizeilema*), что, очевидно, связано с распространением диаспор. Колонка представлена в различных состояниях: 1) хорошо вычленяющаяся (*Gymnophyton*, *Stilbocarpa lyalii* J.B. Armstr.); 2) потенциально способная к вычленению, представленная склеренхимным стереомом (*Diplaspis*, *Huanaca*, *Spananthe*, *Mulinum*); 3) не обособляющаяся, представленная только вентральными проводящими пучками в зоне комиссуры (*Azorella*, *Bolax*, *Pozoa*, *Mulinum*, *Stilbocarpa polaris* (Hombr.) A. Gray); 4) вообще отсутствующая (*Azorella*, *Eremocharis*, *Dichosciadium*, *Schizeilema*). Целый ряд морфолого-анатомических особенностей можно отметить для перикарпия небольшого бразильского рода *Klotzschia*: положение его по отношению к другим родам этого подсемейства – предмет дискуссий (Nicolas, Plunkett, 2012). Южноамериканский *Hermas* также, возможно, занимает несколько обособленное положение в подсемействе *Azorelloideae* (Nicolas, Plunkett, 2009). Строение плодов изученных представителей этого рода, действительно, отличается значительным своеобразием (Константинова, ориг. данные).

Mackinlayoideae – часть семейства *Araliaceae* (*Apiopetalum*, *Mackinlaya*) и бывшего подсемейства *Hydrocotyloideae* (*Centella*, *Micropleura*, *Platysace*, *Xanthosia*). Род *Actinotus*, также включаемый в эту группу по молекулярным данным (Plunkett et

al., 2004), выделен в самостоятельное семейство, с нашей точки зрения, находящееся за рамками порядка Apiales (Меликян, Константинова, 2005). Все вышеперечисленные роды своеобразны и в карпологическом отношении имеют между собой мало общего, поэтому охарактеризовать их вместе затруднительно. Плоды *Mackinlaya celebica* (Harms) Philipson обладают интереснейшей особенностью – разомкнутостью, прерывистостью косточки в зоне комиссуры (рис., К), отмеченной также у Kaliphogaceae (Константинова, ориг. данные) и некоторых Araliaceae – *Motherwellia*, ряда видов рода *Schefflera* (Konstantinova, Suchorukow, 2010). У *M. macrosciadea* (F. Muell.) F. Muell. подобная черта не отмечена. *Apiopetalum* (2 вида) не обнаруживает общих карпологических особенностей с Ариасеае, но зато имеет много сближающих черт с представителями семейств Araliaceae (в частности, диффузный тип секреторной системы) и Cornaceae s. l. (Константинова, Ембатурова, 2005). Достаточно крупные роды *Platysace* и *Xanthosia* (28 и 20 видов соответственно) – эндемики Австралии. Мерикарпии *Platysace* отличаются особенностями строения экзокарпия, клетки которого в районах прилегающих к комиссуре краевых рёбер могут значительно вытягиваться в радиальном направлении, а секреторные каналцы не всегда ассоциированы с проводящими пучками, как это обычно для плодов Аралиевых, но не свойственно Зонтичным. В пределах одного лишь рода *Platysace* можно наблюдать различные варианты строения колонки: от полностью свободной, вычлняющейся из ткани карпелл структуры (*P. cirrosa* Bunge, *P. valida* F. Muell.), до нескольких элементов вентральных проводящих пучков в комиссуральной зоне плода (*P. linearifolia* (Cav.) C. Norman, *P. heterophylla* (Benth.) C. Norman, *P. stephensonii* (Turcz.) C. Norman). Последние исследования показали вероятность выделения *Platysace* в отдельное подсемейство (Nicolas, Plunkett, 2009). Мерикарпии *Xanthosia*, напротив, не отделяются друг от друга и не развивают в комиссуральной зоне обособляющих стереомов. Необычные 9-рёберные мерикарпии *Xanthosia* характеризуются своеобразными опушёнными подстолбиями. Остающиеся при плодах заострённые чашелистики и крючковидно изогнутые стилодии, вероятно, способствуют эпизоохорному распространению диаспор, которыми выступают в данном случае димерные плоды целиком.

ARALIACEAE

Семейство гондванского распространения, в традиционном понимании включает около 45 родов и 1450 видов преимущественно деревянистых растений, хотя в его составе встречаются и травянистые формы (Frodin, Govaerts, 2003; Kotina, Oskolski, 2010), и широко представлено в тропических и субтропических областях, в частности в Юго-восточной Азии и массивах суши гондванского происхождения, с зонами наибольшего родового и видового разнообразия и эндемизма на Новой Каледонии и в Малазии; немногие роды выходят в зону умеренного климата (*Panax*, *Hedera*, *Eleutherococcus*, *Kalopanax*, *Oplopanax*, *Aralia*).

У всех представителей Araliaceae плоды развиваются из нижней завязи за исключением *Tetraplasandra gymnocarpa* (Hillebr.) Sherff – единственного в семействе вида, демонстрирующего вторично возникшую гипогинию. В эндемичном для Гавайских островов роде *Tetraplasandra* положение завязи варьирует от полностью нижней (*T. hawaiiensis* A. Gray, *T. flynnii* Lowry et K.R. Wood, *T. oahuensis* Harms, *T. waialealae* Rock, *T. waimeae* Wawra) до частично верхней (*T. kauaiensis* (H. Mann) Scherff) и полностью верхней (*T. gymnocarpa*). В результате ряда исследований было показано, что

верхняя завязь *Tetraplasandra gymnocarpa* не гомологична истинно верхней завязи, но является модифицированным случаем эпигинии (Costello, Motley, 2004).

Плоды представителей Araliaceae весьма разнообразны: варьировать может число гнезд нижней завязи и, соответственно, число созревающих в них впоследствии семян, консистенция перикарпия, в зависимости от особенностей которой в семействе различают сухие и сочные пиренарии либо ягоды, а также основные характеристики диссеминации (нераспадающиеся плоды или дробные плоды – схизокарпии). Иногда встречаются соплодия (*Meryta*, *Schefflera*).

Наиболее распространены в семействе плоды с 3–5 семенными полостями, большее или меньшее число полостей встречается реже, но не представляет исключения. Димерные плоды встречаются в разных родах (*Polyscias* (рис., М), *Oplopanax*, *Kalopanax*, *Motherwellia*, *Brassaiopsis*, *Cephalalaria*, *Hydrocotyle* (рис., П), *Trachymene* (рис., Р), а наиболее редки односемянные псевдомономерные (*Arthrophyllum*) и вторично полимерные (*Schefflera actinophylla* Harms (рис., Н), *S. subintegra* (Craib) C.B. Shang, *S. pueckleri* (K. Koch) Frodin (= *Tupidanthus calyptratus* Hook. f. et Thomson) образования). Кроме того, в одном роде могут сосуществовать представители с димерным и полимерным гинееем, и, следовательно, плодом (*Polyscias* sect. *Tieghemopanax*, *Schefflera* sect. *Didymopanax*). Интересно, что и разные экземпляры одного и того же вида могут подчас отличаться друг от друга числом образующих завязь карпелл (некоторые виды рода *Schefflera*, *Macropanax*, *Oplopanax* (Константинова, 2008а).

Для многих видов *Trachymene* чрезвычайно характерна выраженная в различной степени гетеромерикарпия: от различий в величине, характере рельефа поверхности и опушения (*T. incisa* Rudge, *T. pilosa* Sm.) до полной редукции одного из мерикарпиев (*T. cyanantha* Boyland, *T. glaucifolia* (F. Muell.) Benth.).

Так как плод Araliaceae происходит из нижней завязи, дериваты проводящих пучков в перикарпии расположены обычно в нескольких кругах. В толще сочной части мезокарпия локализованы обычно многочисленные секреторные каналцы, обычно не сопряжённые (*Schefflera*, *Polyscias*) с пучками (рис., Н) и обильно ветвящиеся (диффузная секреторная система). Исключение представляют многие виды рода *Aralia*, секреторная система которых обычно достаточно строго упорядочена (рис., О) (Константинова, 2009).

Перикарпий нижнего плода Araliaceae в большинстве случаев хорошо дифференцирован на происходящую из гипантиальной и карпеллярной частей перикарпия сочную часть мезокарпия, иногда дополнительно механически укрепленную склереидо-подобными элементами [«гидроцитная паренхима» для перикарпия Аралиевых не характерна, но встречается в плодах *Trachymene*, *Hydrocotyle* (Konstantinova, Yembaturova, 2010а) и *Harmsioplanax* (Константинова, 2008б)] и склерифицированную косточку карпеллярного происхождения, включающую или нет внутреннюю эпидерму плодолистика – эндокарпий. Склеренхимный эндокарпий может быть подобен мезокарпическим склеренхимным элементам (волоконам), но отличаться ориентацией последних, паренхимный же эндокарпий в зрелом плоде зачастую подвержен облитерации и становится незаметен. Расслоение «косточки» с образованием в ней заполненных паренхимой полостей (*Macropanax oreophilus* Miq.) или инвагивации, образуемые общей массой волокон этой зоны перикарпия (*Schefflera heptaphylla* (L.) Frodin, *S. minutistellata* Merr. ex H.L. Li), демонстрируют так называемую «ложную» руминацию семян этих представителей Аралиевых (Тамашян, 1951). Встречается в

семействе также «истинная» руминация (*Arthrophyllum javanicum* Blume, *Schefflera chinensis* (Dunn) H.L. Li, *S. hypoleuroides* Harms и др.), однако руминация в целом для Аралиевых далеко не так обычна, как это принято считать.

Следует отметить, что сухие димерные плоды *Hydrocotyle*, *Trachymene* и *Harmsioplanax*, имеющие между собой много сходных карпологических признаков, по типу своего строения значительно отличаются от плодов *Aralia*, *Schefflera*, димерных плодов *Polyscias* sect. *Tieghemoplanax* и других представителей семейства Araliaceae, и такое утверждение хорошо коррелирует с системой, построенной на базе молекулярных данных (Nicolas, Plunkett, 2009).

MYODOCARPACEAE

Семейство включает 2 рода – *Delarbreia* (6 видов) и *Myodocarpus* – 8 видов (Frodin, Govaerts, 2003). Ранее выделяли *Pseudosciadium* Baill., в настоящее время включаемый в род *Delarbreia* как *D. balansae* (Baill.) Lowry et Plunkett (Lowry et al., 2004). Представители этих родов – небольшие деревья, приуроченные к уникальной флоре Новой Каледонии, и лишь 2 вида рода *Delarbreia* (*D. paradoxa* Vieill. ssp. *paradoxa* и *D. michieana* F. Muell.) выходят за пределы этого острова.

Плоды представителей этого семейства димерные (рис., 3), формирующиеся из нижней завязи, сочной (*Delarbreia*) или сухой (*Myodocarpus*) консистенции, и в том, и в другом случаях с потенциально способной к вычленению (свободной) колонкой, способствующей обособлению мерикарпиев.

В перикарпии *Delarbreia* для наружной зоны сочной части гипантиального происхождения характерно присутствие более (*D. paradoxa*, *D. harmsii* R. Vig., *D. montana* R. Vig.) или менее (*D. michieana*) обильных склереид. Внутренняя, примыкающая к косточке зона сочной части перикарпия включает крупные пузыревидные секреторные вместилища, вдавленные снаружи в полость семени и создающие эффект «ложной» руминации эндосперма. Маломощный эндокарпий представлен у *Delarbreia* тонкими узкопросветными, незначительно одревесневающими волокнами, выстилающими семенную полость. Диаспорой является семя, заключённое в косточку смешанного происхождения – внутренняя её часть представлена эндокарпием, а наружная – слегка одревесневающей паренхимой внутренней части карпеллы, заключающей в себе секреторные вместилища (Konstantinova, Yembaturova, 2010b).

Похожую картину можно наблюдать в перикарпии *Myodocarpus* с той лишь разницей, что поскольку у *Myodocarpus* перикарпий значительно менее оводнённый и мощный, то секреторные вместилища хорошо просматриваются с поверхности плода, а колонка не просто способствует сепарации мерикарпиев, но в действительности вычленяется из тканей плодolistиков и начинает играть уже более заметную роль в распространении мерикарпиев. Склереиды отсутствуют, но в перикарпии развита «гидроцитная паренхима», в плодах *Delarbreia* не встречающаяся, а также в целом не свойственная ни одному из семейств порядка Ariales за исключением Araliaceae. Поэтому плод у *Myodocarpus* можно было бы назвать сухим дробным пиренарием, а диаспорой считать в данном случае целый мерикарпий (Konstantinova, Yembaturova, 2010b).

PITTOSPORACEAE

Это семейство включают 9–10 родов и более 200 видов, ограниченных Палеотропиками, с центром разнообразия в Австралии, где 7 родов этого семейства являются эндемиками; тем не менее в целом австралийские *Auranticarpa* и *Hymeno-*

sporium встречаются также в Малайзии; крупнейший род *Pittosporum* (более 140 видов), помимо Австралии, распространён в Новой Зеландии, на Новой Каледонии, островах Океании, в тропических и субтропических регионах Африки и Азии (Chandler et al., 2007).

Плоды представителей Pittosporaceae формируются из верхней завязи и паракарпного гинецея, что отличает их даже от верхних плодов *Pennantia* (Pennantiaceae), образующихся на базе синкарпного гинецея. В отличие от Pennantiaceae, Toricelliaceae, Griselinaceae с псевдомономерными плодами, у представителей семейства Pittosporaceae созревает всегда несколько полноценных семян. Гинецеи и, впоследствии, плоды образуются у Pittosporaceae из разного числа карпелл – от 2 до 3–5 (*Pittosporum*) и значительно различаются по морфологии, консистенции и гистологии перикарпия. Коробочки встречаются у *Billardiera*, *Bursaria*, *Hymenosporum*, *Pittosporum*, костянки – у *Pittosporum*, ягоды – у *Billardiera*, также наблюдаются переходные варианты строения между этими типами (Бобров, Меликян, Романов, 2009). Механические ткани в перикарпии ягодообразного плода *P. undulatum* Vent. формируются на базе проводящих пучков; внутренняя эпидерма карпеллы остаётся неодревесневшей. Секреторные ткани хорошо развиты, однако упорядоченной системы ложбиночных и рёберных канальцев, как у большинства представителей *Araliaceae*, не формируется (Константинова, ориг. данные).

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность всем, кто на протяжении многих лет вносил свой вклад в выполнение этой работы: своим Учителям – Вадиму Николаевичу Тихомирову и Александру Павловичу Меликяну; коллегам, привозившим уникальный материал с разных концов Земли, а также участвовавшим в обсуждении и помогавшим ценными советами – А.П. Сухорукову, Е.Ю. Ембатуровой, А.В. Боброву, М.С. Романову, Е.С. Романовой и многим другим.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 12-04-01298а.

Литература

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Основы микротехнических исследований в ботанике. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 127 с.

Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». – 400 с.

Константинова А.И. 2008а. Основные карпологические признаки, используемые для систематики *Araliaceae* // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Матер. междунар. конф., посвящ. памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 окт. 2008 г.). Сб. науч. статей. – Ульяновск: УлГПУ. С. 198–203.

Константинова А.И. 2008б. Вероятные филогенетические связи рода *Harmsioplanax* (*Araliaceae*) на основании данных сравнительной карпологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 113. № 2. С. 45–52.

Константинова А.И. 2009. *Aralia* L. и *Pentapanax* Seem. (*Araliaceae*): вклад сравнительной карпологии в построение системы // Проблемы современной дендрологии. Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. чл.-корр. АН СССР П.И. Лапина (30 июня – 2 июля 2009 г., Москва). – М: Т-во науч. изд. КМК. С. 619–622.

- Константинова А.И., Ембатурова Е.Ю. 2005. Общие направления эволюции плодов в семействах Araliaceae и Cornaceae s. l. // Доклады ТСХА. Вып. 277. С. 360–364.
- Меликян А.П., Константинова А.И. 2005. Вероятные филогенетические связи рода *Actinotus* Labill. (Umbelliferae – Hydrocotyloideae) на основании данных сравнительной карпологии // Бот. журн. Т. 90. № 11. С. 1753–1764.
- Прозина М.Н. 1960. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа. – 206 с.
- Тамамиян С.Г. 1951. Руминация эндосперма у покрытосеменных // Бот. журн. Т. 36. № 5. С. 497–514.
- Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. – 439 с.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. 1995. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода Umbelliferae – Hydrocotyloideae // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. № 6. С. 61–73.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. 2000. Семейство Apiaceae (Umbelliferae) // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука – Т. 6: Двудольные. Rosidae II. С. 342–360.
- Трифонова В.И. 2000а. Семейство Toricelliaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука. – Т. 6. Двудольные. Rosidae II. С. 317–318.
- Трифонова В.И. 2000б. Семейство Melanophyllaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука. – Т. 6. Двудольные. Rosidae II. С. 262–267.
- Трифонова В.И., Ембатурова Е.Ю. 2000. Семейство Griselinaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука. – Т. 6. Двудольные. Rosidae II. С. 251–253.
- Calviño C.I., Downie S.R. 2007. Circumscription and phylogeny of Apiaceae subfamily Saniculoideae based on chloroplast DNA sequences // Molec. Phylog. Evol. Vol. 44. P. 175–191.
- Chandler G.T., Plunkett G.M. 2004. Evolution in Apiales: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 144. P. 123–147.
- Chandler G.T., Plunkett G.M., Pinney S.M., Cayzer L.W., Gemmill Ch.E.C. 2007. Molecular and morphological agreement in Pittosporaceae: phylogenetic analysis with nuclear ITS and plastid *trnL–tmF* sequence data // Austr. Syst. Bot. Vol. 20. P. 390–401.
- Costello A., Motley T.J. 2004. The development of the superior ovary in *Tetraplasandra* (Araliaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 91. P. 644–655.
- Dillon M.O., Muñoz-Schick M. 1993. A revision of the dioecious genus *Griselinia* (Griselinaceae), including a new species from the coastal Atacama Desert of northern Chile // Brittonia. Vol. 45. P. 261–274.
- Frodin D.G., Govaerts R. 2003. World checklist and bibliography of Araliaceae. – Kew: The Royal Bot. Gard. – 444 p.
- Gardner R.O., de Lange P.J. 2002. Revision of *Pennantia* (Icacinaeae), a small isolated genus of Southern Hemisphere trees // J. Royal Soc. New Zealand. Vol. 32. P. 669–695.
- Konstantinova A.I., Suchorukow A.P. 2010. Die Karpologie der asiatischen *Schefflera*-Sippen im Zusammenhang mit Systematik und Phylogenie // Ann. Nat. Mus. Wien. Bd. 111. S. 149–170.
- Konstantinova A.I., Yembaturova E.Yu. 2010a. Structural traits of some species of *Hydrocotyle* (Araliaceae) and their significance for constructing the generic system // Plant Dev. Evol. Vol. 128. No 3–4. P. 329–346.
- Konstantinova A.I., Yembaturova E.Yu. 2010b. The family Myodocarpaceae: looking at the system from the standpoint of comparative carpology // Plant Dev. Evol. Vol. 128. No 3–4. P. 347–367.

Kotina E., Oskolski A.A. 2010. Survey of the bark anatomy of Araliaceae and related taxa // *Plant Dev. Evol.* Vol. 128. No 3–4. P. 455–489.

Lowry II P.P., Plunkett G.M., Raquet V., Sprenkle T.S., Jeremie J. 2004b. Inclusion of the endemic New Caledonian genus *Pseudosciadium* in *Delarbrea* (Apiales, Myodocarpaceae) // *Adansonia*. Ser. 3. T. 26. P. 251–256.

Magee A.R., Van Wyk B.-E., Tilney P.M., Van der Bank M. 2008. A taxonomic revision of the South African endemic genus *Arctopus* (Apiaceae, Saniculoideae) // *Ann. Missouri Bot. Gard.* Vol. 95. P. 471–486.

Nicolas A.N., Plunkett G.M. 2009. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the realignment of its genera across the whole order Apiales // *Molec. Phyl. Evol.* Vol. 53. P. 134–151.

Nicolas A.N., Plunkett G.M. 2012. Untangling generic limits in *Azorella*, *Laretia*, and *Mulinum* (Apiaceae: Azorelloideae): Insights from phylogenetics and biogeography // *Taxon*. Vol. 61. No 4. P. 826–840.

O'Brien T.P., McCully M.E. 1981. *The study of plant structure: Principles and selected methods.* – Melbourne: Termarcaphi and Pty Ltd. – 352 p.

Philipson W.R. 1967. *Griselinia* Forst. fil. – anomaly or link // *New Zeal. J. Bot.* Vol. 5. P. 134–165.

Philipson W.R., Stone B.C. 1980. The systematic position of *Aralidium* Miq. – a multidisciplinary study: Introduction and floral and general anatomy // *Taxon*. Vol. 29. No 4. P. 391–403.

Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry II P.P., Pinney S.M., Sprenkle T.S. 2004. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // *S. Afr. J. Bot.* Vol. 70. P. 371–381.

Takhtajan A.L. 2009. *Flowering plants.* – 2nd ed. – New York: Springer. – 906 p.

Yembaturova E.Yu., Konstantinova A.I. 2013. Fruit structure of the genus *Toricellia* DC. (Toricelliaceae) and its taxonomic position in the order Apiales // *Izvestiya TSKhA*. Special issue. P. 197–205.

**УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА И УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМОДЕРМЫ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *LOTUS*, *KEBIRITA* И *ANTOPETITIA*
(LEGUMINOSAE – LOTEAE) В СИСТЕМАТИЧЕСКОМ
И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОМ КОНТЕКСТЕ**

Т.Е. Крамина

Kramina T.E. SEED COAT ULTRASCULPTURE AND ULTRASTRUCTURE IN THE GENERA *LOTUS*, *KEBIRITA* AND *ANTOPETITIA* (LEGUMINOSAE – LOTEAE) IN TAXONOMIC AND ECO-GEOGRAPHICAL CONTEXT. Seed coat ultrasculpture and ultrastructure were studied using SEM in 39 species of the genus *Lotus* L. (tribe Loteae) and two monotypic genera of the same tribe, *Kebirita* Kramina et D.D. Sokoloff and *Antopetitia* A. Rich. Studied *Lotus* species are the members of six sections: *Lotus*, *Tetragonolobus*, *Lotea*, *Pedrosia*, *Heinekenia* and *Chamaelotus*. The approach of W. Barthlott (1981) was used in descriptions of testa sculpture. This approach allows detaching primary, secondary and tertiary sculpture levels. Ultrasculpture was described on the middle seed face and around the hilum. In the analysis of hilum ultrastructure, the shape of hilum and micropyle and the width of rim aril were particularly studied. It was revealed, that the sculpture on the middle seed face is the most variable in *Lotus*, while on the hilum side it is conservative. Strict correspondence between ultrasculpture and ultrastructure of the seed coat and sectional subdivision of *Lotus* was not revealed. Similar sculpture types were observed in different *Lotus* sections; however, some tendencies of seed coat structuring in certain sections and species groups can be specified. Eco-geographical significance of characters of seed coat surface is discussed. The seeds of *Kebirita roudairei* are similar to those of *Lotus*, as a whole, and in *Antopetitia abyssinica* a special type of seed surface, i.e. mounds, is formed. This surface type may appear several times in parallel in the tribe Loteae, because it was found in some other genera of the tribe.

Строению семян бобовых посвящено большое число публикаций, важнейшими из которых являются работы Е. Корнера (Corner, 1976), Ч.Р. Гана (Gunn, 1981), Дж.К. Маннинга и Й. ван Стадена (Manning, Van Staden, 1987), С.Ф. Пономаренко (1985, 1996). Несмотря на многообразие форм, размеров и окраски семян представителей подсемейства Papilionoideae семейства Leguminosae, они характеризуются более или менее единым планом строения и по некоторым существенным признакам отличаются от семян представителей двух других подсемейств, Caesalpinioideae и Mimosoideae.

Семена представителей Papilionoideae образуются из более или менее кампилотропных семязачатков (Corner, 1976). В формировании спермодермы участвует только теста (наружный интегумент), тегмен не специализирован и ко времени созревания семени обычно полностью резорбируется. Семена мотыльковых экзотестальные. Типичная спермодерма Papilionoideae включает в себя экзотесту, гиподерму и паренхиму.

Экзотеста (эпидерма) образована одним слоем палисадных, или мальпигиевых, клеток (рис. 2 э, 5 э). Эти клетки представляют собой макросклерейды – толстостенные клетки, вытянутые в радиальном направлении, в зрелом состоянии водонепроницаемые. Мальпигиевы клетки часто пересекает так называемая «светлая линия», у представителей Papilionoideae часто незаметная (Manning, Van Staden, 1987), которая, по разным точкам зрения, образуется в результате изгиба наружных утолщений эпидермальных клеток (Corner, 1976) либо отражает высокую плотность микрофибрилл целлюлозы (Бёзевинкель, Боумэн, 1990).

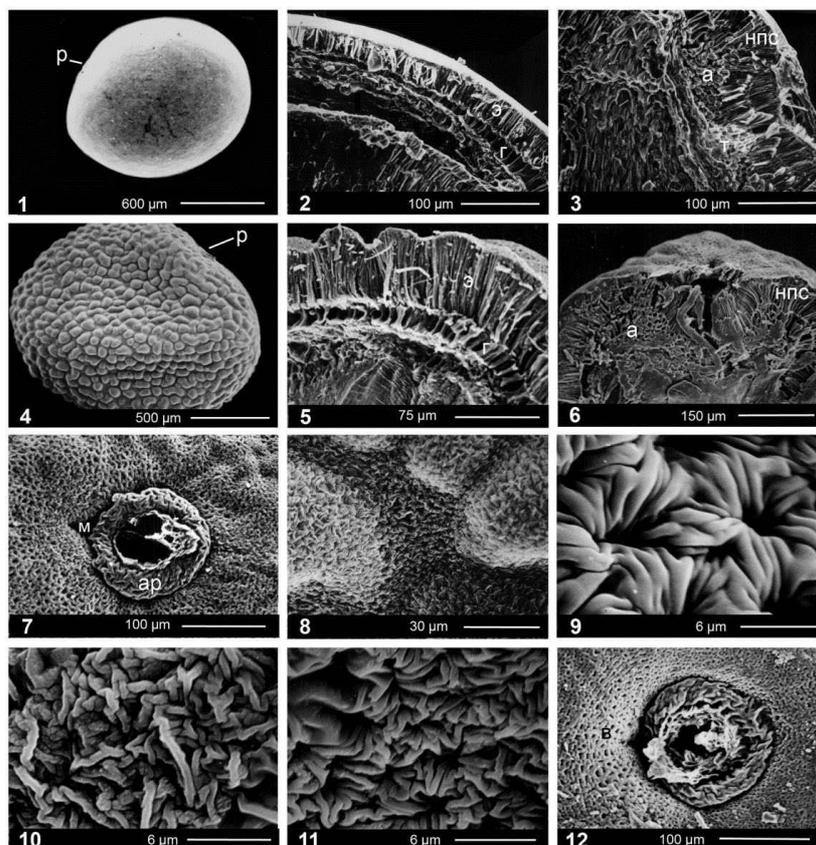


Рис. 1–12. Строение семян *Lotus*, *Antopetitia* и *Kebirita* (СЭМ)

1 – внешний вид семени *Lotus stepposus*; 2 – скол семени *L. stepposus* через семенную кожуру (вне области рубчика); 3 – скол семени *L. stepposus* через рубчик; 4 – внешний вид семени *Antopetitia abyssinica*; 5 – скол семени *A. abyssinica* через семенную кожуру (вне области рубчика); 6 – скол семени *A. abyssinica* через рубчик; 7 – рубчик семени *A. abyssinica*; 8 – скульптура на боковой стороне семени *A. abyssinica*; 9 – ультраскульптура около рубчика *A. abyssinica*; 10 – ультраскульптура на боковой стороне семени *A. abyssinica* на бугорке; 11 – ультраскульптура на боковой стороне семени *A. abyssinica* в ямке; 12 – рубчик семени *Kebirita roudairei*.

Условные обозначения: *a* – аэренхима (астероидная ткань); *ap* – ободковый ариллус; *b* – рубчиковый валик (ободок); *g* – гиподерма; *m* – микропиле; *nps* – наружный палисадный слой; *p* – рафе; *t* – блок трахеид; *e* – экзотеста

Снаружи экзотеста покрыта кутикулой, которая в подсемействе Papilionoideae тоньше, чем в двух других подсемействах бобовых, и обычно скульптурирована (Пономаренко, 1985). Разнообразие типов скульптуры кутикулы у Papilionoideae превышает таковое у Caesalpinioideae и Mimosoideae (Manning, Van Staden, 1987). Особенности скульптуры кутикулы используют в диагностических и систематических целях на разных таксономических уровнях. Под кутикулой располагается субкутикулярный слой, развитый в различной степени у разных представителей подсемейства.

Под эпидермой располагается гиподерма (рис. 2 *g*, 5 *g*), состоящая из одного слоя остеосклерид, в отечественной литературе получивших название «катушкообразных

клеток» (термин, используемый, в частности, Пономаренко, 1985). У Papilionoideae этот слой толще, чем в двух других подсемействах и чётко отделён от лежащей глубже паренхимы (Пономаренко, 1985; Manning, Van Staden, 1987). Клетки гиподермы разделены межклетниками и, вероятно, участвуют в проведении воды к астероидной ткани и блоку трахеид, которая при созревании семени окончательно испаряется через рубчиковую щель.

Паренхима состоит из небольшого числа слоёв обычно сплюснутых клеток, толщина её в подсемействе Papilionoideae обычно меньше, чем в подсемействах Mimosoideae и Caesalpinioideae (Пономаренко, 1985).

В области рубчика (рис. 1 *p*, 4 *p*) формируется рубчиковый комплекс, характеризующийся развитием ряда специфических структур и иным строением спермодермы, чем в периферических областях семени. При отделении семени от конца фуникулула один слой фуникулярных клеток часто остаётся присоединённым к палисадной ткани, образуя наружный палисадный слой в области рубчика (Manning, Van Staden, 1987) (рис. 3 *nnc*, 6 *nnc*). Медианно рубчик рассечён рубчиковой щелью, функционирующей как гигроскопический клапан, регулирующий испарение воды семенем (Hyde, 1954, цит. по: Gunn, 1981) (рис. 18 *uc*, 23 *uc*). Гиподерма в районе рубчика обычно прерывается, а паренхима становится более мощной и непосредственно под рубчиком заменяется на аэренхиму (рис. 3 *a*, 6 *a*), или астероидную ткань, участвующую в дегидратации семени. Прямо под рубчиковой щелью расположен так называемый «трахеидный остров» или блок трахеид (рис. 3 *m*), являющийся характерным признаком спермодермы подсемейства Papilionoideae. Он состоит из антиклинально ориентированных достаточно коротких клеток (трахеоидов), несущих на стенках обильные поры.

Остатки фуникулула могут образовывать эпихиль или ободковый ариллус; последний отмечен для представителей рода *Lotus* (Arambarti, 1999) (рис. 7 *ap*), хотя С.Ф. Пономаренко (1985) считает, что для Papilionoideae характерен только эпихиль.

Вокруг рубчика у представителей Papilionoideae часто заметно окружающее его кольцевое возвышение, образованное расположенной под эпидермой астероидной тканью. Оно получило название рубчикового ободка (или валика) (рис. 12 *e*). Часто область тесты над ним иначе окрашена.

Микропиле, или микропилярный след, представляет собой щель или отверстие небольшого размера, в подсемействе Papilionoideae оно меньше, чем рубчик (Manning, Staden, 1987) (рис. 7 *m*, 96). Оно располагается более или менее против верхушки корешка (Яковлев, 1991), с другой стороны от рубчика, нежели линза (Gunn, 1981). Дж.К. Маннинг и Й. ван Стаден (Manning, Van Staden 1987) выделяют для Papilionoideae три основных формы микропиле: ипсилоидная щель (Y-образное с вилкой, направленной в сторону рубчика и «стебельком» вдоль антирафэ), треугольная щель и точечная апертура. Ипсилоидное микропиле удалено от рубчика, треугольное – находится на его краю, а точечное часто прикрыто рубчиком (там же).

Рафэ (или шов) представляет собой продолжение фуникулула и проходит вдоль семени от рубчика до халазы (Бёзевинкель, Боумэн, 1990; Яковлев, 1991). Рафэ и халаза несут проводящий пучок. Противоположный участок семени (от халазы до рубчика) называется антирафэ. Асимметричные семена мотыльковых имеют рафэ более короткое, чем антирафэ (Corner, 1951). Часто в области рафэ теста имеет отличающуюся окраску, нежели на других участках.

Линза – зона в спермодерме, особое строение которой делает её водопроницаемой (Яковлев, 1991). Линза мотыльковых расположена ниже рубчика и обычно представляет собой небольшую выпуклость, часто иначе окрашенную, чем остальная спермодерма.

Большинство представителей подсемейства мотыльковых, вопреки ранее распространённому мнению, имеют развитый в разной степени эндосперм (Пономаренко, 1985). Для видов *Lotus* А.М. Арамбари (Arambarri, 1999) отмечает наличие толстого эндосперма, что можно считать чертой эволюционной продвинутости этой группы.

Семена мотыльковых характеризуются наличием крупного зародыша, в семядолях которого накапливается большое количество запасных питательных веществ. С.Ф. Пономаренко (1985) сделала заключение о том, что зародыш у бобовых является достаточно стабильной структурой, не несущей столь важного набора репрезентативных признаков, позволяющих выделить уровни структурной организации, как спермодерма и рубчик. Однако А.М. Арамбари (Arambarri, 1999) считала некоторые характеристики зародыша важными для систематики рода *Lotus*.

Дж.К. Маннинг и Й. ван Стаден (Manning, Van Staden 1987) продемонстрировали важное таксономическое значение для разграничения триб и родов подсемейства Papilionoideae таких признаков ультраструктуры и анатомии семян, как форма рубчика и микропиле, характер клеток и толщина эпидермы и гиподермы, характер рубчиковой аэренхимы, расположение и форма пор на трахеоидах (в блоке трахеид), а также ультраскульптура поверхности экзотесты.

Морфология, анатомия, ультраструктура и ультраскульптура семян 67 видов рода *Lotus*, относящихся к под родам *Pedrosia*, *Edentolotus*, *Hosackia*, *Acmispon* и *Syrmatium*, были предметом специального изучения А.М. Арамбари (Arambarri, 1999). В настоящее время *Hosackia*, *Acmispon* и *Syrmatium* признаны отдельными родами (Соколов, 2003; Degtjareva et al., 2010). Таким образом, А.М. Арамбари были изучены семена около 45 видов, относящихся к роду *Lotus* в узком понимании. На основе полученных результатов она делает заключение, что ультраструктура семян, выявляемая при применении сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (форма и положение микропиле, форма ободкового ариллуса и ультраскульптура тесты), а также особенности проводящей системы семян являются наиболее полезными для диагностики видов и групп близких видов рода *Lotus*.

Характер ультраскульптуры экзотесты, выявляемый при применении СЭМ, часто использовали в таксономических и диагностических целях при изучении разных триб и родов мотыльковых, в частности *Trifolium* (Rodriguez, 1995), *Vigna* (Kumar, Rangaswami, 1984), *Melilotus* (Ворончихин, 1993), *Vicia* (Ворончихин, 1992), родов трибы Genisteae (Pandey, Jha, 1988) и других.

Дж.К. Маннинг и Й. ван Стаден (Manning, Van Staden 1987) показали, что у представителей ряда родов из продвинутых триб подсемейства Papilionoideae, в частности у *Medicago* (триба Trifolieae), *Lessertia* и *Sutherlandia* (триба Galegeae), в результате изменения химизма оболочек наружные концы клеток эпидермы отделяются друг от друга и расходятся, что приводит к возникновению ямчато-бугорчатой поверхности тесты. Подобное явление наблюдается и у представителей рода *Lotus*.

У представителей подсемейства Papilionoideae кутикула обычно скульптурирована, лишь изредка она гладкая, как, например, у *Crotalaria grantiana* Harvey

(Manning, Van Staden, 1987). Преобладающими типами ультраскульптуры в подсемействе являются складчатая (*rugose*) и сетчатая (*reticulate*), менее часто встречаются ямчатая (*foveolate*) и бугорчатая (*papillose*) (там же). Часто разные типы скульптуры сочетаются вместе или образуются переходные типы. Своеобразными типами скульптуры кутикулы являются бугорчатая кутикула, перекрытая тонкой сеткой (род *Dipogon* Liebmann, триба Phaseoleae) или прямоугольная многослойная сетка (роды *Argyrolobium* Ecklon et C. Zeyher – триба Genisteae, *Desmodium* A. Desvaux – триба Desmodieae и *Glycine* Willd. – триба Phaseoleae) (там же). Из приведённых примеров видно, что сходные типы скульптуры кутикулы представлены в разных, подчас неродственных, трибах, что может свидетельствовать об их независимом возникновении. Дж.К. Маннинг и Й. ван Стаден (Manning, Van Staden 1987) считают имеющуюся информацию о типах скульптуры в подсемействе Papilionoideae недостаточной для обсуждения филогенетического значения этого признака. Однако они предполагают плезиоморфность складчатого типа скульптуры в пределах семейства Leguminosae, поскольку он встречается во многих родах мимозовых и цезальпиниевых и широко распространён в Papilionoideae, являясь единственным общим типом скульптуры для всех трёх подсемейств.

А.М. Арамбари (Arambarri, 1999) изучала типы скульптуры кутикулы у видов родов *Lotus*, *Hosackia*, *Acmispon* и *Syrmatium*. Она специально исследовала характер поверхности тесты в районе рубчика и на боковых сторонах семени и выявила следующие основные типы скульптуры поверхности тесты: сетчатая (*reticulate*), бугорчатая (*papillose*), складчатая (*rugulate*), гребнистая (*ridges* и *lophate*), холмистая (*mounds*), ямчатая (*foveolate*) и переходные между ними. Согласно этому автору (там же), в районе рубчика скульптура более стабильна и в большинстве случаев сетчатая, реже – других типов. На боковых сторонах семени она более разнообразна и имеет таксономическое значение для разграничения видов и их групп.

Целями нашей работы было исследование ультраструктуры и ультраскульптуры спермодермы представителей рода *Lotus*, относящихся к разным секциям, а также двух других родов трибы Loteae (*Kebirita* и *Antopetitia*) и выяснение связи между строением спермодермы и таксономическим и филогенетическим положением видов и их эколого-географическими особенностями.

Материалы и методы

Нами проведено исследование ультраструктуры и ультраскульптуры спермодермы представителей рода *Lotus*, относящихся к 39 видам и ранее выделявшимся 9 секциям (*Lotus*, *Erythrolotus*, *Tetragonolobus*, *Lotea*, *Tetraphyllus*, *Pedrosia*, *Heinekenia*, *Ononidium*, *Chamaelotus*), хотя последние молекулярные данные не подтверждают самостоятельность некоторых из них (*Erythrolotus*, *Tetraphyllus*, *Ononidium*) и, напротив, заставляют разделить секцию *Heinekenia* на несколько групп (Degtjareva et al., 2008). Таким образом, в настоящей работе мы группируем изученные виды в 6 секций (*Lotus*, *Tetragonolobus*, *Lotea*, *Pedrosia*, *Heinekenia*, *Chamaelotus*), а внутри ряда секций выделяем группы близких видов. Для 24 видов *Lotus* такое исследование проведено впервые. Также впервые исследованы семена представителей двух монотипных родов трибы Loteae: *Kebirita roudairei* и *Antopetitia abyssinica*. Сведения об изученных образцах и их таксономической принадлежности представлены в табл. 1.

Таблица 1

Происхождение изученного материала.

Номера видов, семена которых впервые подробно изучены с применением СЭМ, подчеркнуты

№	Название вида	Страна или регион	Образец
Род <i>Lotus</i> L.			
Секция <i>Lotus</i>			
Группа <i>Lotus corniculatus</i>			
1	<i>Lotus corniculatus</i> L.	Украина	Львовская обл., Яворовский р-н, Поречье, Н. Сычак и Т. Крамина s.n., 1989 (MW)
		Россия	Рязанская обл., Спасский р-н, Брыкин Бор, Т. Крамина s.n., 1986 (MW)
<u>2</u>	<i>Lotus stepposus</i> Kramina	Украина	Донецкая обл., заповедник «Хомутовская степь», Т. Крамина, (MW)
3	<i>Lotus tenuis</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	Чехия	Hustopeče, A. Uhrova & Fr. Jirasek, 1927 (PR)
4	<i>Lotus krylovii</i> Schischk. et Serg.	Казахстан	Уральская обл., Урдинский р-н, лиман Каракуль, Г. Клинкова, Т. Крамина, Л. Крамаренко, А. Попов s.n., 1993 (MW)
<u>5</u>	<i>Lotus japonicus</i> (Regel) K. Larsen	Япония	Gifu, M. Kawaguchi s.n., 1993 (MW)
<u>6</u>	<i>Lotus miyakojimae</i> Kramina	Япония	Miyakojima, M. Kawaguchi s.n., 1993 (MW)
<u>7</u>	<i>Lotus delortii</i> Timb.-Lagr. ex F.W. Schultz	Испания	Prov. Huesca, Ainsa, N.Y. Sandwith 4772, 15.07.1956 (LE)
Группа <i>Lotus uliginosus</i>			
8	<i>Lotus uliginosus</i> Schkuhr	Чехия	Okr. Rumburk, A. Zertová, 23.09.1958 (PR)
Группа <i>Lotus angustissimus</i>			
9*	<i>Lotus angustissimus</i> L.	Великобритания	Surrey, Womersley, E.C. Wallace s.n., 22.08.1935 (MW)
<u>10*</u>	<i>Lotus angustissimus</i> L. (<i>L. praetermissus</i> Kuprian.)	Россия	Воронежская обл.: бл. х. Варварино, С. Красовская 550, 01.08.1938 (MW)
		Россия	Сарепта, Эверсман s.n. (MW)
		Россия	Калмыкия, Ергенинский водораздел, А. Якшина s.n., 19.06.1950 (MW)
11	<i>Lotus palustris</i> Willd.	Культ. в Аргентине	A.M. Arambarri
Группа <i>Lotus parviflorus</i>			
12	<i>Lotus subbiflorus</i> Lag.	Франция	Orthès, dans le Béarn, 1813 (LE)
Группа <i>Lotus conimbricensis</i>			
13	<i>Lotus conimbricensis</i> Brot.	Италия	In humidis siciliae, rarum, Philippi 1833 (LE)

Продолжение таблицы 1

№	Название вида	Страна или регион	Образец
Секция <i>Lotea</i>			
<u>14</u>	<i>Lotus digii</i> Chrtková	Марокко	Kirkbride J.H.Jr. et al. 5995, 30.06.1989 (K)
<u>15</u>	<i>Lotus drepanocarpus</i> Durieu	Алжир	Circa Collo, P. Maire s.n., 24.06.1934 (P)
<u>16</u>	<i>Lotus tetraphyllus</i> L.	Испания	Balearic Island, Formentor, E.W. Kennedy 15, 04.06.1934 (K)
Секция <i>Pedrosia</i>			
<u>17</u>	<i>Lotus assakensis</i> Brand	Марокко	Ad Herculis Promontorium, R. Maire & E. Wilczek s.n., 01.04.1934 (P)
<u>18</u>	<i>Lotus jacobaeus</i> L.	Кабо-Верде	A. Chevalier 44581, 15.07.1934 (P)
<u>19</u>	<i>Lotus weilleri</i> Maire	Марокко	W of Rommani, Kirkbride et al. 5845, 16.06.1989 (K)
<u>20</u>	<i>Lotus brunneri</i> Webb	Португалия	Lagoa, Ilha de Maio, Malato-Belix & Guerra 178 (K)
Секция <i>Heinekenia</i>			
Группа <i>Heinekenia</i> SW			
<u>21</u>	<i>Lotus discolor</i> E. Mey.	Центр. Африка	Tanganyika, R.R. Staples 197, 10.1931 (K)
<u>22</u>	<i>Lotus becquetii</i> Boutique	Судан	South Sudan, Gilo, I. Friis & K. Vollesen 375, 21.11.1980 (K)
<u>23</u>	<i>Lotus quinatus</i> (Forssk.) J.B. Gillett	Йемен	ca. 20 km W of Sanaa, F. Hepper 5616, 12.10.1975 (K)
<u>24</u>	<i>Lotus goetzei</i> Harms	Эфиопия	Harar Prov., Near Zicta, Burger 3581, 01.11.1964 (US)
<u>25</u>	<i>Lotus arabicus</i> L.	Египет	Aegyptus ad Nilum, E. Boissier Jan.-Feb.1846 (K)
<u>26</u>	<i>Lotus torulosus</i> (Chiov.) Fiori	Судан	S Sudan, near Tagdara Hill, P.R.O. Bally 6964, 07.03.1949 (K)
<u>27</u>	<i>Lotus garcinii</i> DC.	Иран	Bandar Abbas, J. Léonard 5899, 30.04.1972 (K)
<u>28</u>	<i>Lotus ononopsis</i> Balf. f.	Йемен	Sokotra, Haggheher Mts., Smith & Lavranos 436, 1967 (K)
Группа <i>Heinekenia</i> SE			
<u>29</u>	<i>Lotus australis</i> Andrews	Австралия	Tasmania, R.C. Gunn s.n. (LE)
		Австралия	Tasmania, A.Lee s.n., 13.05.1946 (NSW)
<u>30</u>	<i>Lotus pacificus</i> Kramina et D.D. Sokoloff	Япония	Ryukyu Islands, Fosberg 37597, 18.06.1956 (US)
		Китайская Республика	Taiwan, Botel Tobago, Ching-en Chang 16894, 05.04.1985 (TUS)
<u>31</u>	<i>Lotus cruentus</i> Court.	Австралия	New South Wales, Conserv. Raddock, Cunningham & Milthorp 1331, 30.08.1973 (NSW)
		Австралия	New South Wales, 11 km SW Moalie Park, J. Pickard 3046, 29.10.1976 (NSW)

Продолжение таблицы 1

№	Название вида	Страна или регион	Образец
<u>32</u>	<i>Lotus anfractuosus</i> var. <i>vanuatuensis</i> Kramina et D.D. Sokoloff	Вануату	Nouvelles Hébrides, M. Aubert de la Rue s.n., 06.12.1934 (P)
<u>33</u>	<i>Lotus laricus</i> Rech. f., Aellen et Esfand.	Пакистан	Coast of Beluchistan, [M. Pierc... – uncertain] 11/80 (K)
Группа <i>Heinekenia</i> N			
<u>34</u>	<i>Lotus michauxianus</i> Ser.	Иран	Persia, ad pagum Kivi, K.H. Rechinger 43330, 15.07.197 (K)
<u>35</u>	<i>Lotus gebelia</i> Vent.	Ливан	Baakbek, T.D. Maitland 507, 23.07.????
<u>36</u>	<i>Lotus aegaeus</i> (Griseb.) Boiss.	Культ. в Ботаническом саду Кью	H.G. Tedd 1355, 21.09.1935 (K)
Секция <i>Chamaelotus</i>			
<u>37</u>	<i>Lotus nubicus</i> Baker	СВ Африка (Египет или Судан)	G. Schweinfurth 900, 7 Jun 1869 (P)
<u>38</u>	<i>Lotus schimperi</i> Boiss.	Саудовская Аравия	Near Masturah, N of Rabigh, J.S. Collenette 5786, 20.03.86 (K)
Секция <i>Tetragonolobus</i>			
<u>39</u>	<i>Lotus conjugatus</i> L.	Алжир	Prov. Oran, Djebel Tessala, pr. Sidi-bel-Abbis, A. Warion s.n., 1876 (LE)
Род <i>Kebirita</i> Kramina et D.D. Sokoloff			
<u>40</u>	<i>Kebirita roudairei</i> (Bonnet) Kramina et D.D. Sokoloff	Тунис	Tunis, M. Letourneux s.n., 10.06.1881 (P)
Род <i>Antopetitia</i> A. Rich.			
<u>41</u>	<i>Antopetitia abyssinica</i> A. Rich.	Танзания	30 km of Tatanda-Sumbawanga road, S. Bidgood et al. 3506, 27.04.1997 (K)

* **Примечание.** Мы признаём широкую трактовку вида *Lotus angustissimus* L., включая в его состав *L. praetermissus* Kurjian., описанный с Украины. Однако, учитывая различия в строении семян между западно- и восточноевропейскими (соответствующими *L. praetermissus*) формами *L. angustissimus*, мы приводим отдельные описания семян для этих двух форм.

При наличии материала изучение каждого вида проводили на выборке из 4–5 семян, однако для ряда редких видов пришлось ограничиться исследованием 1–2 семян.

Ультраструктуру и ультраскульптуру спермодермы изучали с использованием сканирующих электронных микроскопов Hitachi S-405A и Camscan 4DV. Ультраструктуру области рубчика обычно исследовали на увеличениях 200–300×, а ультраскульптуру поверхности экзотесты вокруг рубчика и на боковой стороне семени –

на увеличениях 5000–6000×. Для отдельных представителей *Lotus* и *Antopetitia* строение семенной кожуры изучили на сколах с использованием СЭМ при увеличениях от 200× до 2000×.

При описании структуры области рубчика учитывали такие признаки как форма микропиле, форма и ширина ободкового ариллуса (эпихилия).

Для описания ультраскульптуры поверхности семян использовали подход В. Бартлота (Barthlott, 1981, цит. по Бёзевинкель, Боумэн, 1990). Выделяли три уровня ультраскульптуры.

❖ Первичная скульптура, определяемая формой клеток экзотесты и степенью кривизны их наружной периклиальной стенки.

❖ Вторичная скульптура – тонкий рельеф клеточных стенок, определяемый кутикулярными отложениями либо специфическими типами утолщений.

❖ Третичная скульптура – эпикутикулярные выделения.

Результаты

Семена *Lotus*, *Antopetitia* и *Kebirita* имеют типичное для подсемейства Papilionoideae строение (рис. 1–7, 12). Для описания ультраструктуры области рубчика мы использовали следующие признаки.

Форма рубчика:

О – округлый;

Оя – обратнойцевидный;

ШОя – широкообратнойцевидный;

С – сердцевидный;

ШС – широкосердцевидный;

Ов (-) – овальный (слегка вытянут в направлении, перпендикулярном рубчиковой щели);

О-С – округло-сердцевидный;

О-Оя – округло-обратнойцевидный.

Ширина ободкового ариллуса, выраженная в процентах от диаметра рубчика, измеренного по внешнему краю ободкового ариллуса:

У – узкий (ширина менее 20% от диаметра рубчика);

Ш – широкий (ширина 20% и более от диаметра рубчика).

Форма микропиле:

Т – треугольное;

УТ – узкотреугольное;

ШТ – широкотреугольное;

В – вильчатое (Y-образное);

Т-В – треугольно-вильчатое.

Ультраструктура области рубчика (табл. 2, рис. 7, 12, 13–48)

Секция *Lotus* (рис. 13–22)

Рубчик в очертании округлый, овальный, обратнойцевидный или округло-сердцевидный. Ободковый ариллус обычно широкий (20–32% от диаметра рубчика), но у *L. corniculatus* – узкий (16%). Микропиле у большинства видов треугольное или широкотреугольное, но у *L. uliginosus* и *L. subbiflorus* узкотреугольное, а у *L. conimbricensis* и *L. delortii* – более примитивного вильчатого типа.

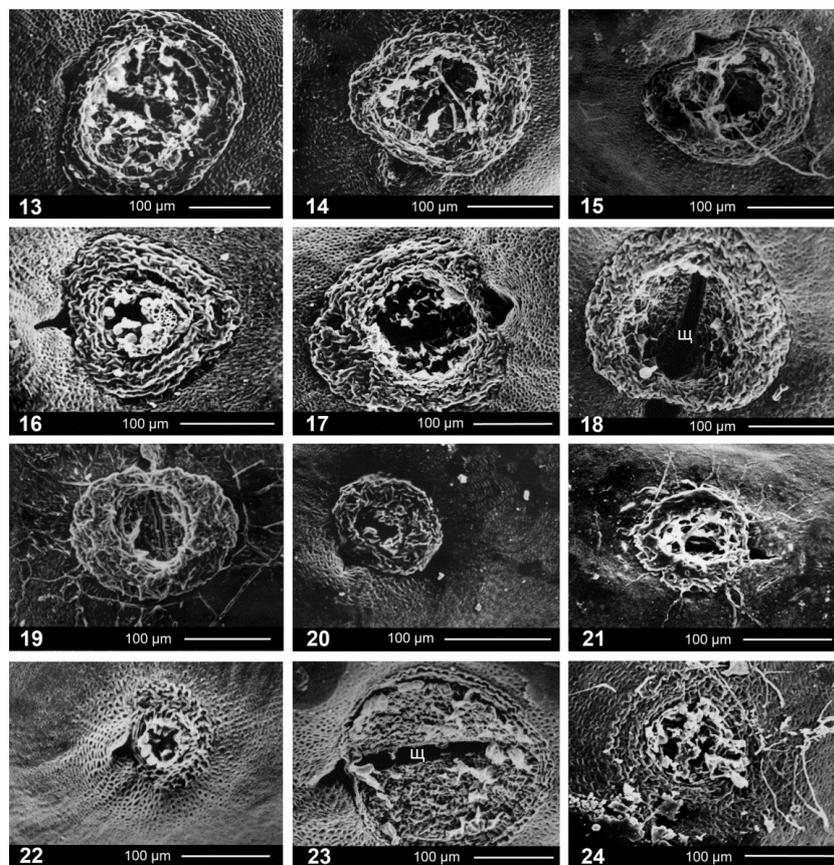


Рис. 13–24. Ультраструктура области рубчика у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Lotus*: 13 – *L. corniculatus*, 14 – *L. stepposus*, 15 – *L. krylovii*, 16 – *L. delortii*, 17 – *L. japonicus*, 18 – *L. miyakoijimae*, 19 – *L. uliginosus*, 20 – *L. angustissimus* (*L. praetermissus*), 21 – *L. subbiflorus*, 22 – *L. conimbricensis*.

Секция *Tetragonolobus*: 23 – *L. conjugatus*.

Секция *Heinekenia*: 24 – *L. laricus*.

Условные обозначения: щ – рубчиковая щель

Секция *Lotea* (рис. 29–31)

Рубчик обычно овальный или обратнойцевидный. Ободковый ариллус чаще широкий (27–31%), но у *L. digii* узкий (17%). У двух из трёх видов микропиле вильчатое, хотя у *L. drepanocarpus* оно широкотреугольное.

Секция *Pedrosia* (рис. 25–28)

Рубчик сердцевидный или широко-обратнойцевидный, ариллус у изученных видов кроме *L. assakensis* (12%) умеренно широкий (24–28%). Микропиле узкотреугольное или вильчатое, лишь у *L. jacobaeus* оно широкотреугольное.

Секция *Tetragonolobus* (рис. 23)

Рубчик обратнойцевидный, с очень узким ариллусом (6%) и вильчатым микропиле.

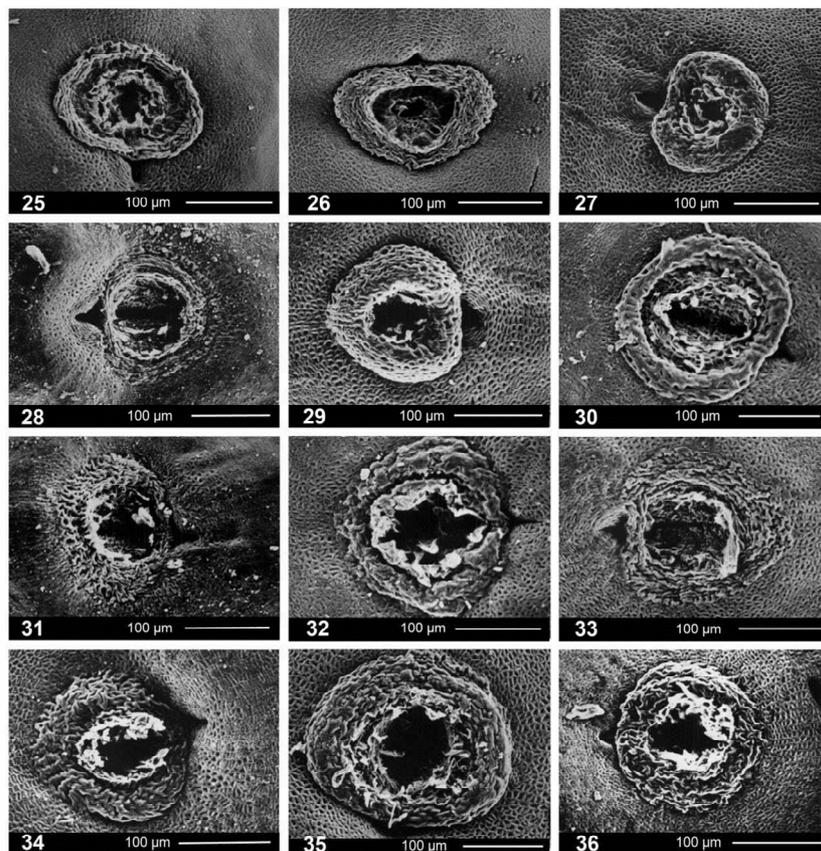


Рис. 25–36. Ультраструктура области рубчика у видов рода *Lotus* (СЭМ)
Секция *Pedrosia*: 25 – *L. assakensis*, 26 – *L. jacobaeus*, 27 – *L. brunneri*, 28 – *L. weilleri*.
Секция *Lotea*: 29 – *L. drepanocarpus*, 30 – *L. digii*, 31 – *L. tetraphyllus*.
Секция *Heinekenia*: 32 – *L. discolor*, 33 – *L. quinatus*, 34 – *L. becquetii*, 35 – *Lotus goetzei*,
 36 – *L. arabicus*

Секция *Heinekenia* (рис. 24, 32–46)

Форма рубчика разнообразна: округлая, овальная, сердцевидная, обратнойцевидная или широко-обратнойцевидная. Ободковый ариллус широкий (20–27%) в группе *L. discolor* и у *L. arabicus* из *Heinekenia* SW, а также у большинства видов *Heinekenia* SE (кроме *L. australis*). Напротив, он узкий (14–18%) у всех изученных представителей *Heinekenia* N и у *L. australis*. Микропиле вильчатое у большинства представителей *Heinekenia* SW (кроме *L. goetzei*, *L. arabicus* и *L. torulosus*) и *Heinekenia* SE (кроме *L. laricus*), а также у *L. aegaeus*. В группе *Heinekenia* N преобладает треугольное микропиле.

Секция *Chamaelotus* (рис. 47–48)

Два изученных представителя секции характеризуются овальным или округло-сердцевидным рубчиком с достаточно широким (22–23%) ободковым ариллусом и вильчатым (*L. schimperi*) или треугольным (*L. nubicus*) микропиле.

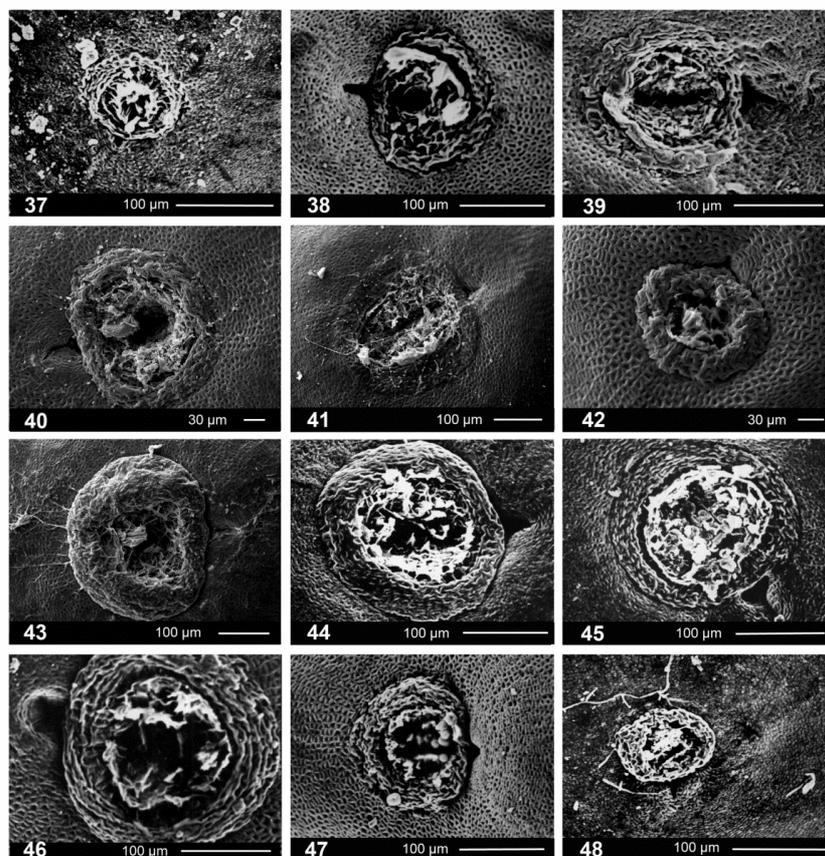


Рис. 37–48. Ультраструктура области рубчика у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Heinekenia*: 37 – *L. torulosus*, 38 – *L. garcinii*, 39 – *L. ononopsis*, 40 – *L. australis*, 41 – *L. pacificus*, 42 – *L. cruentus*, 43 – *L. anfractuosus* var. *vanuatensis*, 44 – *L. gebelia*, 45 – *L. aegaeus*, 46 – *L. michauxianus*.

Секция *Chamaelotus*: 47 – *L. nubicus*, 48 – *L. schimperi*

Род *Kebirita* (рис. 12)

Kebirita roudairei

Рубчик в очертании округло-сердцевидный, с умеренно широким (20-21%) ариллусом и широкотреугольным микропиле.

Род *Antopetitia* (рис. 7)

Antopetitia abyssinica

Рубчик округлый, с несколько более широким, чем у предыдущего рода, ариллусом (22–25%). Микропиле треугольно-вильчатое.

На исследованном нами материале нам удалось выявить следующие основные типы ультраструктуры поверхности семян.

Первичная (I) скульптура

Простые типы:

Г – гладкая – границы клеток и розеток плохо заметны, наружные периклиальные стенки клеток экзотесты плоские.

Б1 – бугорчатая 1 типа (бугорок соответствует 1 клетке экзотесты) – поверхность тесты покрыта невысокими, более или менее усечёнными на вершукке бугорками; каждый бугорок соответствует вершукке одной эпидермальной клетки; скульптура образуется, когда вершукки клеток отделяются друг от друга и слегка расходятся.

Б2 – бугорчатая 2 типа (бугорок соответствует большой группе клеток экзотесты, включающей много розеток – см. объяснение ниже).

Я – ямчатая (ямка в центре розетки) – расстояния между отдельными бугорками неодинаковы, т.к. бугорки собраны группами (розетками) по 5–8, в центре розетки образуется ямка, более глубокая и широкая, чем углубление между соседними бугорками одной розетки.

Щ – щелевая – промежутки в центре розетки и между её клетками узкие, щелевидные.

НВ – не выявляется – границы клеток и розеток не видны ввиду присутствия мощных эпикутикулярных отложений.

Смешанные типы:

Б1-Я – бугорчато-ямчатая 1 типа (бугорок соответствует 1 клетке экзотесты; ямка в центре розетки).

Г-Я – гладкоямчатая.

Г-Щ – гладкощелевая (вершукки клеток экзотесты сглажены, между ними узкие щели).

Вторичная (II) скульптура

Простые типы:

Г – гладкая – кутикула откладывается ровным слоем.

РС – радиально-складчатая (складки направлены к центру розетки) – кутикула откладывается с образованием радиальных складок или морщин.

НС – неправильно-складчатая (складки ориентированы в разных направлениях) – кутикула откладывается с образованием складок или морщин, ориентированных разнонаправленно.

СЕ1 – сетчатая 1 типа (ячейки сетки соответствуют отдельным клеткам экзотесты) – стенки некоторых складок становятся почти вертикальными и ограничивают небольшие уплощённые площадки, образуя сетчатую скульптуру, при этом каждая ячейка сетки соответствует одной клетке эпидермы.

СЕ2 – сетчатая 2 типа (ячейки сетки соответствуют розеткам) – вдоль границ соседних розеток образуются невысокие кутикулярные рёбра, формирующие подобие невысокой сети с ячейками; каждая ячейка соответствует розетке, т.е. группе клеток эпидермы.

НВ – не выявляется.

Смешанные типы:

Г-РС – гладко-радиально-складчатая (складки направлены к центру розетки).

НС-СЕ – неправильно-складчато-сетчатая (ячейки сетки неправильные, неясно, соответствуют ли они одной или нескольким клеткам).

НС-СЕ12 – неправильно-складчато-сетчатая (ячейки сетки вокруг розеток и отдельных клеток).

РС-НС – радиально-неправильно-складчатая (присутствуют и радиальные, и беспорядочные складки).

РС-СЕ1 – радиально-складчато-сетчатая 1 типа (складки направлены к центру розетки, ячейки сетки соответствуют отдельным клеткам экзотесты).

РС-СЕ2 – радиально-складчато-сетчатая 2 типа (складки направлены к центру розетки, ячейки сетки соответствуют розеткам).

РС-НС-СЕ12 – радиально-неправильно-складчато-сетчатая (присутствуют и радиальные, и беспорядочные складки, ячейки сетки вокруг розеток и отдельных клеток).

Третичная (III) скульптура

ОВ – отдельные небольшие фрагменты воска.

НПВ – значительные наплывы воска.

— – не выражена (отсутствует).

Ультраскульптура поверхности семени на боковой стороне

(табл. 2, рис. 8, 10, 49–84).

Секция *Lotus* (рис. 49–60)

Среди первичных типов скульптуры преобладают бугорчатая 1 типа (бугорок соответствует 1 клетке экзотесты) или бугорчато-ямчатая 1 типа (то же самое, но заметна ямка в центре розетки). Такие варианты скульптуры представлены во всех изученных группах видов, т.е. в группах *L. corniculatus*, *L. uliginosus*, *L. angustissimus*, *L. parviflorus*, *L. conimbricensis*. У вида *L. angustissimus* отмечена также гладкощелевая скульптура.

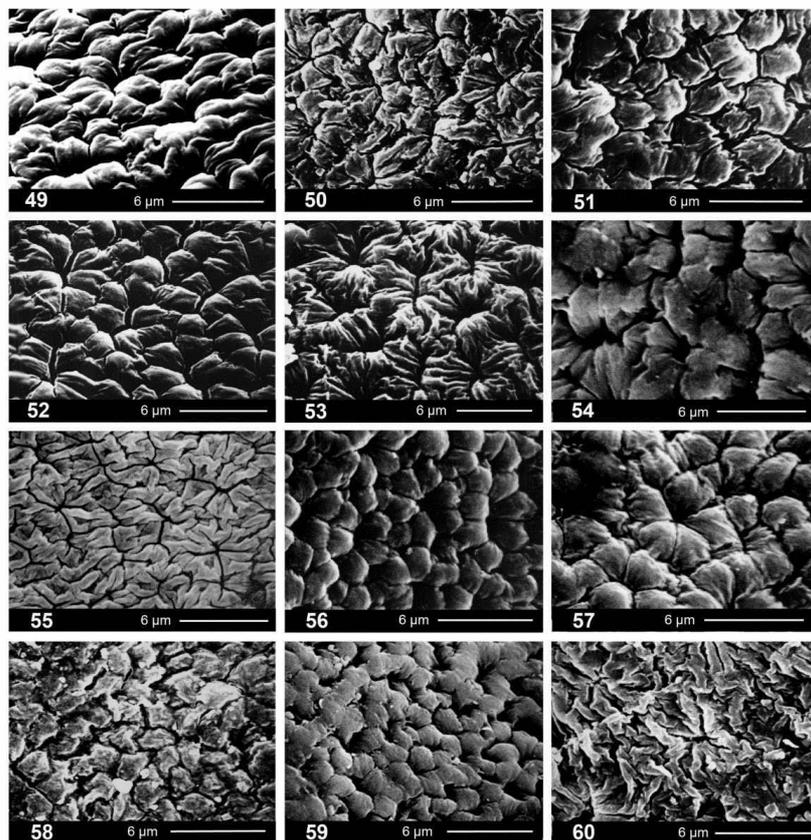


Рис. 49–60. Ультраскульптура поверхности семени на боковой стороне у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Lotus*: 49 – *L. corniculatus*, 50 – *L. stepposus*, 51 – *L. tenuis*, 52 – *L. krylovii*, 53 – *L. uliginosus*, 54 – *L. japonicus*, 55 – *L. angustissimus*, 56 – *L. angustissimus* (*L. praetermissus*), 57 – *L. palustris*, 58 – *L. subbiflorus*, 59 – *L. conimbricensis*, 60 – *L. delortii*

Таблица 2

Ультраскульптура поверхности семени и ультраскульптура области рубчика представителей родов
Lotus, *Kebirita* и *Antorpetitia*

Виды	Ультраскульптура на боковой стороне			Ультраскульптура около рубчика			Ультраскульптура области рубчика		
	I	II	III	I	II	III	Форма рубчика	Ариллуc	Микропиле
Род <i>Lotus</i>									
Секция <i>LOTUS</i>									
Группа <i>Lotus corniculatus</i>									
<i>L. corniculatus</i>	Б1-Я Я	Г-РС РС РС-СЕ2	—	Я	РС РС-СЕ2	—	Ов(-)	У (16%), ширина неравн.	ШТ
<i>L. stepposus</i>	Б1 Б1-Я	Г РС (слабо)	—	Я	РС	—	Оя	Ш (23%), ширина неравн.	Т
<i>L. tenuis</i>	Б1	РС (слабо)	—	Я	РС-СЕ2	—	О	Ш (30%)	ШТ
<i>L. krylovii</i>	Б1 Б1-Я	Г-РС РС РС-СЕ1	—	Я	РС РС-СЕ2	—	Оя	Ш (25%), ширина неравн.	Т
<i>L. jaronicus</i>	Б1-Я (глуб. ямки)	Г РС (слабо)	—	Я	РС	—	О-С	Ш (26%), ширина неравн.	Т
<i>L. miyakoijimae</i>	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Я	РС-СЕ1	—	О-С	Ш (20%), ширина неравн.	Т
<i>L. delortii</i>	Я	РС-НС-СЕ12	—	Я	РС РС-СЕ2	—	О-С	Ш (29%)	В
Группа <i>Lotus conimbricensis</i>									
<i>L. conimbricensis</i>	Б1-Я	Г-РС	ОВ	Я (глуб.)	РС	—	О	Ш (ок. 29%)	В

Виды	Ультраскульптура на боковой стороне			Ультраскульптура около рубчика			Ультраскульптура области рубчика		
	I	II	III	I	II	III	Форма рубчика	Ариллус	Микропиле
Группа <i>Lotus uliginosus</i>									
<i>L. uliginosus</i>	Б1-Я Я	РС РС-СЕ1 РС-НС-СЕ12	ОВ	Я	РС	ОВ	Ов(-)	Ш (30%), ширина неравн.	УТ (В)
Группа <i>Lotus angustissimus</i>									
<i>L. angustissimus</i>	Б1 Б1-Я Г-Ц	Г РС (слабо) РС-НС-СЕ1	—	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных
<i>L. angustissimus</i> (<i>L. praetermissus</i>)	Б1 Б1-Я Я	Г РС (слабо) РС-НС-СЕ1	—	Г-Я	РС-СЕ2	—	Ов(-)	Ш (ок.30%), ширина неравн.	ШТ
<i>L. palustris</i>	Б1-Я	РС (слабо)	—	Я	РС	—	О	Ш (25%)	ШТ
Группа <i>Lotus parviflorus</i>									
<i>L. subbiflorus</i>	Б1	РС-НС (слабо)	ОВ?	Я	РС-СЕ2	—	О	Ш (32%)	УТ (В)
Секция <i>LOTEA</i>									
<i>L. digii</i>	Б1-Я (слабо выраж.)	Г-РС-НС (слабо)	НПВ, тонко покрыв. всю поверхность	Я (глуб.)	РС РС-СЕ2	—	Ов(-)	У (17%)	УТ (В)
<i>L. drepanocarpus</i>	Б1-Я	Г-РС (слабо)	ОВ	Я (глуб.)	РС-СЕ2	—	Оя	Ш (31%), ширина неравн.	ШТ
<i>L. tetraphyllus</i>	Г или НВ	НС	НПВ, покрыв. более полови- ны площади	Я	РС-СЕ2	НПВ по границам ячеек	Ов(-)	Ш (27%), ширина неравн.	В

Секция <i>PEDROSIA</i>										
		НВ	НВ	НПВ, закрывающие практически всю поверхность, рельеф гладко-крупно-бугорчатый (бугорок покрывает много групп клеток)	Я (ямка в центре розетки – группы клеток) или НВ	РС-СЕ2 или НВ	НПВ, напылены воска покрывают около половины площади поверхности	О-С	Ш (ок. 25%), ширина неравн.	В
<i>L. weilleri</i>		НВ	НВ	Нет данных	Я	РС-СЕ2 или НВ	НПВ, напылены воска покрывают около половины площади поверхности	О-С	Ш (ок. 25%), ширина неравн.	В
<i>L. brunneri</i>	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Я	РС-СЕ2	—	О-С	Ш (28%)	УТ
<i>L. assakensis</i>	Г-Щ	НС	НС	—	Я	РС-НС-СЕ2	—	ШОя	У(12%)	УТ (В)
<i>L. jacobaeus</i>	Я Г-Щ	РС-НС	РС-НС	—	Я	РС-СЕ2	—	ШС	Ш (24%)	ШТ
Секция <i>HEINEKENIA</i>										
<i>Heinekenia</i> SW										
Группа <i>Lotus discolor</i>										
<i>L. discolor</i>	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Я (глуб.)	РС РС-СЕ2	ОВ	О-Оя	Ш (24%)	В
<i>L. becquetii</i>	Б1-Я	РС (слабо) РС-СЕ2 (слабо)	МВ	МВ	Я	РС РС-СЕ2	—	С	Ш (20%), ширина неравн.	В
<i>L. gotzei</i>	Б1-Я Я	РС (слабо) РС-НС-СЕ2	—	—	Я (глуб.)	РС	—	О-Оя	Ш (23%)	ШТ
Группа <i>Lotus arabicus</i>										
<i>L. arabicus</i>	Б1-Я стлаженная	РС	ОВ	ОВ	Я (глуб.)	РС-СЕ2	—	О	Ш (25%)	Т
<i>L. quinatus</i>	Я	НС РС-НС-СЕ2	ОВ	ОВ	Я (глуб.)	РС РС-СЕ2	ОВ	Оя	Ш (24%), ширина неравн.	В

Виды	Ультраскульптура на боковой стороне			Ультраскульптура около рубчика			Ультраскульптура области рубчика		
	I	II	III	I	II	III	Форма рубчика	Ариллус	Микропиле
<i>L. torulosus</i>	Б1-Я резко выраж.	РС-НС	ОВ	Я (глуб.)	РС	—	О	У (14%)	Т
<i>L. garcinii</i>	Б1-Я резко выраж.	РС (слабо)	—	Я (глуб.)	РС	—	ШОя	У (14%)	В
<i>L. onoporsis</i>	Б1-Я	РС (слабо)	—	Я (глуб.)	РС-СЕ2	—	О	У (16%)	В
<i>Heinekenia</i> SE									
<i>L. australis</i>	Б1-Я	Г РС (слабо)	ОВ	Я	РС-СЕ2	ОВ	Ов(-)	У (18%)	В
<i>L. pacificus</i>	Г-Ц (щель в центре розетки)	РС-НС-СЕ1 (ячейки сетки на отдельных клетках экзотесты)	—	Я	РС	ОВ	Оя	Ш (25%)	В
<i>L. sciutus</i>	Б1 сглаженная	Г или РС (слабо)	—	Я	РС-НС-СЕ2	ОВ	ШОя	Ш (27%)	В
<i>L. anfractuosus</i> var. <i>vauvatiensis</i>	Б1-Я сглаженная	НС-СЕ1	—	Я	РС-НС	—	Ов(-)	Ш (25%)	В
<i>L. laricus</i>	Б1-Я	Г-РС (слабо)	ОВ	Я	РС	—	О	Ш (21%)	ШТ
<i>Heinekenia</i> N									
<i>L. michauxianus</i>	Г-Ц (щель в центре розетки)	НС	ОВ	Я	РС-СЕ2	ОВ	О-С	У (17%)	Т
<i>L. gebelia</i>	Б1-Я	РС (слабо)	ОВ	Я	РС	ОВ	О	У (18%)	Т
<i>L. aegaeus</i>	Б1 Б1-Я	Г РС (слабо)	ОВ	Я (глуб.)	РС	ОВ	О	У (14%)	В

Вторичная скульптура более разнообразна. Часто она почти гладкая или гладко-радиально-складчатая со слабо выраженными складками. У ряда видов из разных групп отмечено начало формирования сетчатой скульптуры первого (*L. krylovii*, *L. delortii*, *L. uliginosus*, *L. angustissimus*) и даже второго (*L. delortii*, *L. uliginosus*) типов. Первый тип сетчатой скульптуры (ячейки сетки соответствуют отдельным клеткам экзотесты), возможно, проявляется из-за своеобразного подсыхания и продавливания наружной периклиальной стенки клеток, тогда как второй тип связан с образованием дополнительных кутикулярных гребней вокруг розеток и более характерен для области вокруг рубчика.

Третичная скульптура практически не выражена, иногда присутствуют небольшие фрагменты воска.

Секция *Lotea* (рис. 65, 66)

В первичной скульптуре преобладает бугорчато-ямчатая скульптура 1 типа (*L. drepanocarpus*, *L. digii*), хотя у *L. digii* она довольно сглажена, а у *L. tetraphyllus* скульптура совсем гладкая или не выявляется из-за наплывов воска.

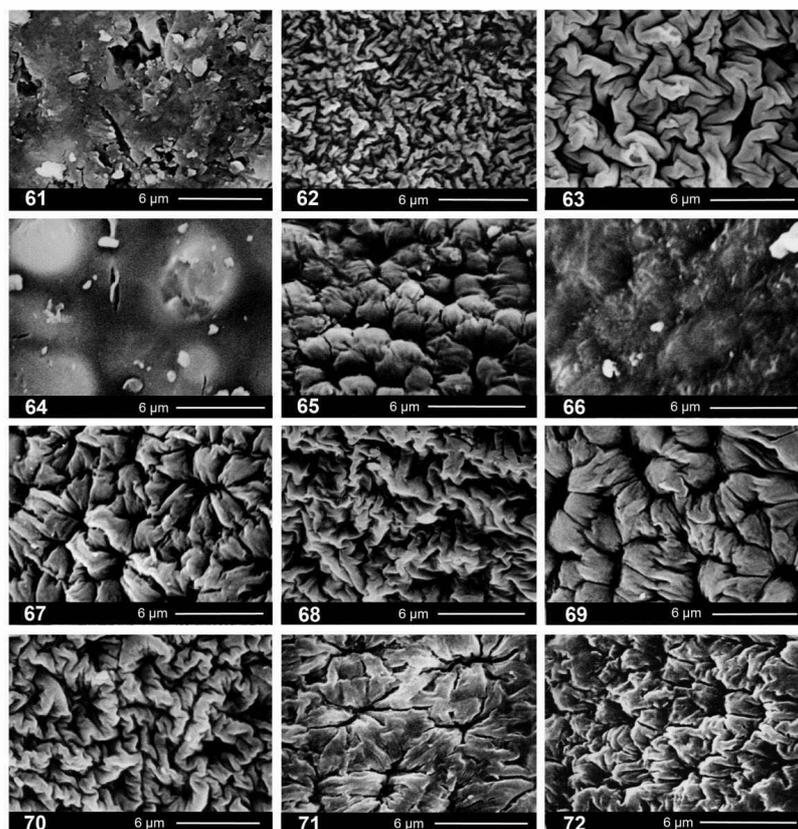


Рис. 61–72. Ультраскульптура поверхности семени на боковой стороне у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Tetragonolobus*: 61 – *L. conjugatus*.

Секция *Pedrosia*: 62 – *L. assakensis*, 63 – *L. jacobaeus*, 64 – *L. weilleri*.

Секция *Lotea*: 65 – *L. drepanocarpus*, 66 – *L. digii*.

Секция *Heinekenia*: 67 – *L. becquetii*, 68 – *L. quinatus*, 69 – *L. goetzei*, 70 – *L. goetzei*, 71 – *L. arabicus*, 72 – *L. torulosus*

Вторичная скульптура поверхности семени гладко-радиально-складчатая с переходом к радиально-неправильно-складчатой у *L. digii* и совсем неправильноскладчатой у *L. tetraphyllus* там, где она не закрыта воском (рис. не приводится).

Имеется выраженная третичная скульптура в виде больших наплывов воска, покрывающих большую часть поверхности семени (*L. digii* и, особенно, *L. tetraphyllus*).

Секция *Pedrosia* (рис. 62–64)

У *L. assakensis* и *L. jacobaeus* в первичной скульптуре преобладает гладко-щелевая, а у *L. weilleri* первичная скульптура не выявляется из-за мощного воскового налёта. Во вторичной скульптуре превалирует неправильно-складчатая (*L. assakensis*, *L. jacobaeus*), иногда с добавлением радиальных складок (*L. jacobaeus*). У *L. weilleri* вторичная скульптура, как и первичная, не выявляется.

Эпикутикулярные отложения третичной скульптуры отсутствуют у *L. assakensis* и *L. jacobaeus*, однако они мощно развиты у *L. weilleri* в виде воскового налёта, который откладывается сплошным слоем, образуя крупные бугры, разделённые гладкими участками. Каждый такой бугор покрывает много клеток эпидермы (множества розеток). Сами бугры несколько варьируют по размеру.

Секция *Tetragonolobus* (рис. 61, 83)

У единственного изученного вида этой секции *L. conjugatus* первичная скульптура гладкая или слегка ямчатая, во вторичной скульптуре заметны радиально-складчатые и неправильно-складчатые кутикулярные утолщения, а также элементы сетчатых утолщений 2 типа, т.е. вокруг розеток. На большей части поверхности семени первичная и вторичная скульптура не выявляются из-за больших наплывов воска, т.е. третичной скульптуры.

Секция *Heinekenia* (рис. 67–80)

Преобладающими типами первичной скульптуры являются бугорчатая 1 типа или бугорчато-ямчатая 1 типа. Более сглаженный вариант этой скульптуры отмечен в географических группах *Heinekenia* SE (*L. cruentus*, *L. anfractuosus*), а наиболее гладкая скульптура – у вида *L. michauxianus* из *Heinekenia* N. Напротив, более резко выраженные бугорки отмечены у *L. garcinii* и *L. torulosus* из *Heinekenia* SW.

Наиболее часто встречающимся вариантом вторичной скульптуры является радиально-складчатый тип, обычно слабо выраженный. Для одних видов характерна тенденция к большему сглаживанию вторичной скульптуры (преимущественно виды *Heinekenia* SE), для других – переход к неправильной складчатости (разные группы видов) и формированию сетчатых элементов скульптуры 2 (группа *L. discolor* из *Heinekenia* SW) и 1 (группа *Heinekenia* SE) типов. Третичная скульптура неразвита или представлена отдельными фрагментами воска.

Секция *Chamaelotus* (рис. 81, 82)

Первичная скульптура *L. schimperi* бугорчато-ямчатая 1 типа, однако розетки клеток экзотесты хорошо обособлены друг от друга, при этом во вторичной скульптуре наряду со слабыми радиальными складками наблюдается начало формирования сетчатой скульптуры вокруг розеток, т.е. 2 типа. У *L. nubicus* тип первичной (глубокоямчатый) и вторичной (резко выраженный радиально-складчатый) скульптуры практически совпадает с таковым в области рубчика, что встречается довольно редко.

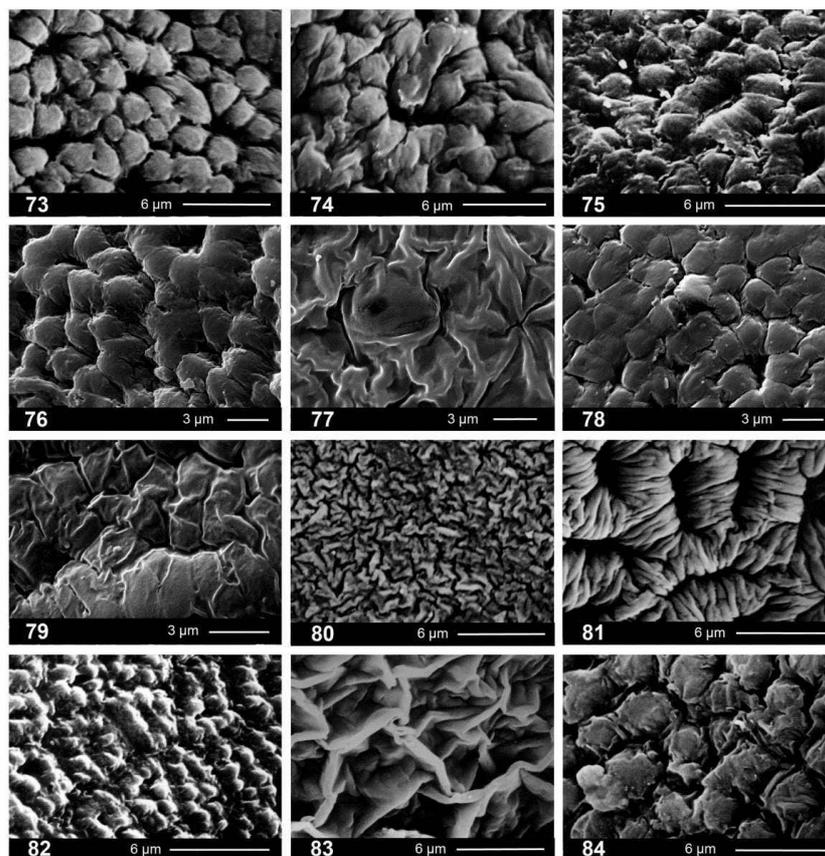


Рис. 73–84. Ультраскульптура поверхности семени на боковой стороне у видов родов *Lotus* и *Kebirita* (СЭМ)

Секция *Heinekenia*: 73 – *Lotus garcinii*, 74 – *L. ononopsis*, 75 – *L. larius*, 76 – *L. australis*, 77 – *L. pacificus*, 78 – *L. cruentus*, 79 – *L. anfractuosus* var. *vanuatuensis*, 80 – *L. michauxianus*.

Секция *Chamaelotus*: 81 – *L. nubicus*, 82 – *L. schimperi*.

Секция *Tetragonolobus*: 83 – *L. conjugatus*. Род *Kebirita*: 84 – *Kebirita roudairei*

Род *Kebirita* (рис. 84)

Kebirita roudairei

Первичная скульптура поверхности семени *K. roudairei* бугорчатая или бугорчато-ямчатая 1 типа, вторичная – неправильно-складчатая, довольно слабо выраженная. Третичная скульптура отсутствует или иногда представлена отдельными фрагментами воска.

Род *Antopetitia* (рис. 4, 5, 8, 10, 11)

Antopetitia abyssinica

Первичная скульптура выражена на двух уровнях. На более крупном уровне образуются большие бугорки неравного размера, охватывающие множество клеток экзотесты, заметные даже при рассмотрении на небольшом увеличении (рис. 4, 8). На сколах семенной кожуры видно, что образование этих бугорков связано с различной высотой клеток экзотесты (рис. 5). Эту скульптуру мы назвали бугорчатой 2 типа (бугорок соответствует большому числу клеток экзотесты и включает много

розеток). На более мелком уровне формируется первичная скульптура, обусловленная формой отдельных клеток экзотесты и их розеток. Здесь её можно охарактеризовать как ямчатую (ямка в центре розетки), поскольку границы отдельных клеток экзотесты незаметны (рис. 10, 11).

Вторичная ультраскульптура несколько отличается на крупных бугорках и между ними. В понижениях между бугорками скульптура радиально-неправильно-складчатая, тогда как на бугорках наблюдается тот же вариант скульптуры, но с переходом к сетчатой скульптуре 2 типа (ячейки сетки образуются вокруг розеток).

Третичная скульптура не выражена.

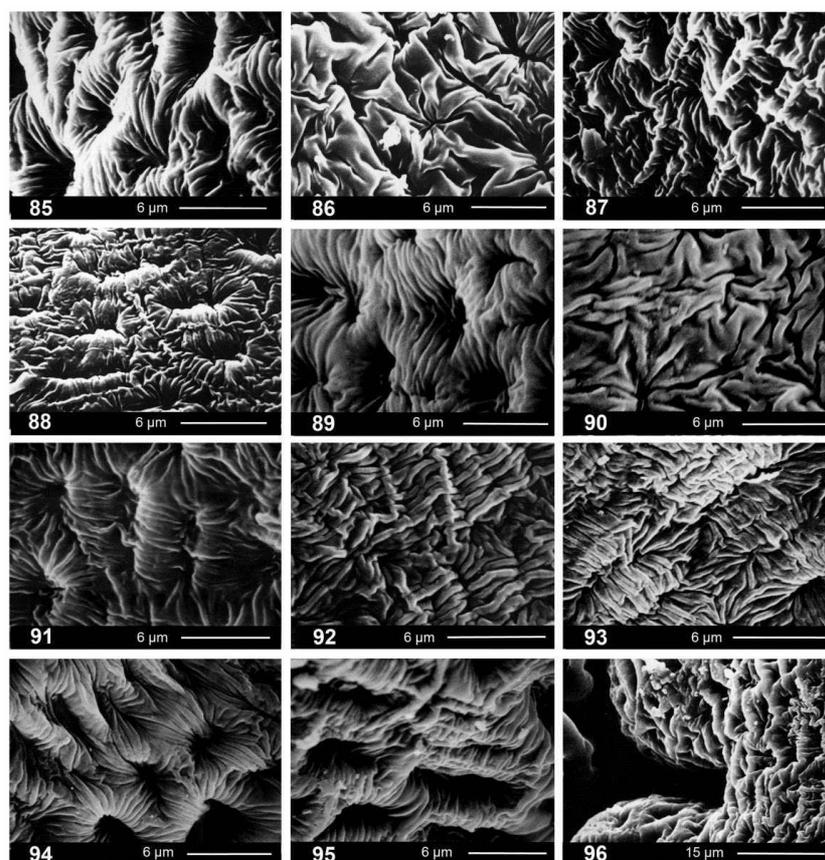


Рис. 85–96. Ультраскульптура поверхности семени около рубчика у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Lotus*: 85 – *L. corniculatus*, 86 – *L. stepposus*, 87 – *L. tenuis*, 88 – *L. krylovii*, 89 – *L. japonicus*, 90 – *L. miyakojimae*, 91 – *L. uliginosus*, 92 – *L. angustissimus* (*L. praetermissus*), 93 – *L. subbiflorus*, 94 – *L. conimbricensis*.

Секция *Tetragonolobus*: 95 – *L. conjugatus*. **Секция *Lotus*:** 96 – микропиле *L. delortii*

Ультраскульптура поверхности семени в области вокруг рубчика (см. табл. 2, рис. 9, 85–120).

Ультраскульптура на валике вокруг рубчика более однотипна во всех изученных секциях рода *Lotus*. Первичная скульптура, как правило, довольно глубокая ямчатая, а

вторичная – выраженная радиально-складчатая, у многих видов с переходом к сетчатой скульптуре 2 типа (ячейки сетки соответствуют розеткам клеток экзотесты).

Однако есть и вариации скульптуры, свойственные отдельным группам или видам. Так, в секции *Lotus*, как правило, ямчатость неглубокая или почти не выражена. У вида *L. miyakojimae* из этой же секции наблюдается переход к сетчатой скульптуре не второго, а первого типа (ячейки формируются над отдельными клетками экзотесты). Для видов группы *Heinekenia* SE, *L. cruentus* и *L. anfractuosus*, а также в меньшей степени для *L. australis* и *L. pacificus* характерно слабое развитие радиальных складок кутикулы с частичным переходом у первых двух видов к неправильно-складчатому типу.

У *L. weilleri* (секция *Pedrosia*) и *L. tetraphyllus* (секция *Lotea*) хорошо развита третичная скульптура в виде наплывов воска, отчасти скрывающая расположенные под ней элементы первичной и вторичной скульптуры.

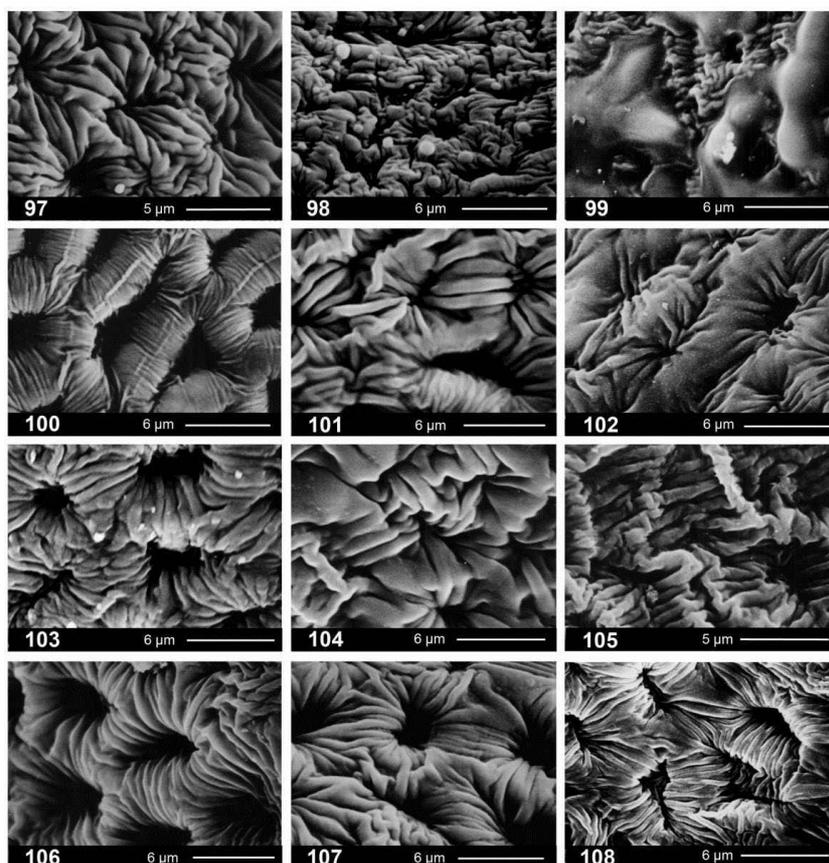


Рис. 97–108. Ультраскульптура поверхности семени около рубчика у видов рода *Lotus* (СЭМ)

Секция *Pedrosia*: 97 – *L. assakensis*, 98 – *L. jacobaeus*, 99 – *L. weilleri*.

Секция *Lotea*: 100 – *L. drepanocarpus*, 101 – *L. digii*, 102 – *L. tetraphyllus*.

Секция *Heinekenia*: 103 – *L. discolor*, 104 – *L. becquetii*, 105 – *L. quinatus*, 106 – *L. quinatus*, 107 – *L. goetzei*, 108 – *L. torulosus*

Род *Kebirita* (рис. 119, 120)

Kebirita roudairei

Первичная ультраскульптура на валике вокруг рубчика варьирует от резко выраженной бугорчато-ямчатой 1 типа (рис. 120), развивающейся со стороны, противоположной микропиле, до глубокоямчатой (рис. 119) около микропиле. В первом случае вторичная скульптура слабо выраженная, неправильно складчатая, а во втором – радиальноскладчато-сетчатая 2 типа (ячейки сетки образуются вокруг розеток). Третичная скульптура представлена редкими небольшими фрагментами воска.

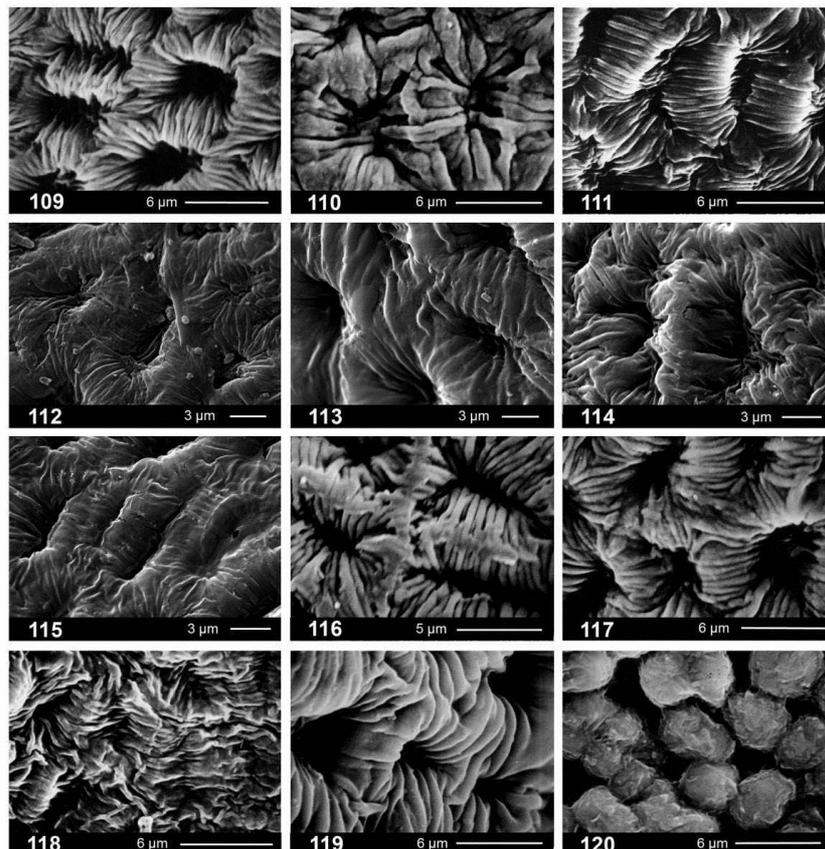


Рис. 109–120. Ультраскульптура поверхности семени около рубчика у видов рода *Lotus* и *Kebirita* (СЭМ)

Секция *Heinekenia*: 109 – *Lotus garcinii*, 110 – *L. ononopsis*, 111 – *L. larius*, 112 – *L. australis*, 113 – *L. pacificus*, 114 – *L. cruentus*, 115 – *L. anfractuosus* var. *vanuatensis*, 116 – *L. michauxianus*. **Секция *Chamaelotus*:** 117 – *L. nubicus*, 118 – *L. schimperi*. **Род *Kebirita*:** 119 – *Kebirita roudairei*, поверхность около микропиле, 120 – *K. roudairei*, поверхность около рубчика со стороны, противоположной микропиле

Род *Antopetitia* (рис. 9)

Antopetitia abyssinica

Первичная скульптура вокруг рубчика, как и на боковой стороне семени, двух уровней: крупные бугорки, образующие бугорчатую скульптуру 2 типа, а также более мелкомасштабная ямчатая скульптура (ямки в центре розеток). Вторичная

скульптура радиально-складчатая или радиально-складчатая с переходом к сетчатой 2 типа (ячейки сетки соответствуют розеткам). Третичная скульптура не развита.

На небольшой выборке видов из секции *Lotus* рода *Lotus* проведено измерение толщины эпидермы и гиподермы. Исследование показало, что толщина эпидермы и гиподермы у *L. angustissimus* и *L. krylovii* имеет наименьшие значения (эпидерма 16–17 мкм, гиподерма 3–4 мкм), у *L. uliginosus*, *L. palustris* и *L. stepposus* она имеет средние значения (эпидерма 21,5–33 мкм, гиподерма 5–8 мкм), а у *L. corniculatus* и *L. tenuis* она максимальна среди всех изученных видов (эпидерма 30–46 мкм, гиподерма 9–16 мкм). Статистический анализ изменчивости этих признаков не проводился, поэтому результаты сугубо предварительны и требуют проверки на более обширном материале. Однако по первым результатам можно заключить, что толщина эпидермы и гиподермы не зависит от таксономической принадлежности к определённой группе видов, а носит скорее видоспецифический характер. При этом наименьшая толщина выявлена у однолетних видов *L. angustissimus* и *L. krylovii*, а наибольшая – у многолетников из группы *L. corniculatus*, хотя необходима проверка этого предположения.

Обсуждение результатов

Чёткого соответствия признаков ультраструктуры и ультраскульптуры спермодермы с секционным делением рода *Lotus* не наблюдается. Сходные типы скульптуры встречаются у представителей разных секций. Однако можно отметить некоторые тенденции в строении спермодермы у представителей отдельных секций или групп видов.

Согласно современным молекулярно-филогенетическим данным, *L. garcinii* и *L. ononopsis* сближаются с географической группой *Heinekenia* SW секции *Heinekenia* (Degtjareva et al., 2008), в ультраскульптуре поверхности и ультраструктуре спермодермы между этими видами и представителем *Heinekenia* SW *L. torulosus* также наблюдается значительное сходство.

По результатам самых последних молекулярно-филогенетических исследований по ядерным и хлоропластным последовательностям ДНК марокканский вид *L. weilleri* следует рассматривать в составе секции *Pedrosia* (Дегтярева и др., неопубликованные данные), а не секции *Lotea*, как это считалось раньше (Degtjareva et al., 2008). Однако по форме рубчика и толщине ариллуса *L. weilleri* сближается с представителями обеих секций, а по наличию мощных наплывов воска он ближе к видам *L. digii* и *L. tetraphyllus* из секции *Lotea*, чем к изученным представителям секции *Pedrosia*. Здесь мы встречаем некоторое противоречие между морфологическими и молекулярными данными, но делать окончательный вывод рано, необходимы исследования по секциям *Lotea* и *Pedrosia* с более полным охватом их представителей.

Если рассматривать распределение разных типов скульптуры поверхности на боковой стороне семени среди изученных видов *Lotus* и *Kebirita*, то можно отметить, что несмотря на преобладание бугорчатой и бугорчато-ямчатой скульптуры 1 типа среди первичных скульптур у представителей разных таксономических групп, наиболее сильное расхождение клеток экзотесты с образованием резких бугорков и более глубоких ямок в центре розетки характерно для растений более южных и жарких, часто засушливых регионов, преимущественно средиземноморских (*L. conimbricensis*, *L. drepanocarpus*), западно-азиатских (*L. garcinii*, *L. ononopsis*), пустынно-североафри-

канских (*Kebirita roudairei*), а также ряда центрально- и восточно-африканских (*L. goetzei*, *L. becquetii*) и австралийско-южнояпонских (*L. australis*, *L. miyakojimae*) видов, а также родственного последнему виду *L. japonicus*.

Второй тенденцией, которая наблюдается по мере продвижения в сторону более тёплого и сухого климата, является развитие на боковой стороне семени более мощной вторичной скульптуры посредством образования развитых кутикулярных складок (*L. stepposus*, *L. delortii*, *L. miyakojimae*, *L. assakensis*, *L. jacobaeus*, *L. quinatus*, *L. goetzei*, *L. torulosus*, *L. pacificus*, *L. michauxianus*, *L. nubicus*, *L. conjugatus*) и даже элементов сетки (*L. delortii*, *L. becquetii*, *L. quinatus*, *L. goetzei*, *L. conjugatus*). Такая скульптура характерна для области вокруг рубчика почти всех изученных в данной работе представителей *Lotus*, но у перечисленных видов она развивается по всей поверхности семени. Стоит отметить, что есть и исключения из этой тенденции. Так, подобный характер вторичной скульптуры отмечен и у *L. uliginosus*, распространённого в умеренном климате в условиях достаточного увлажнения. Возможно, наблюдаемая у этого вида скульптура поверхности вызвана недостаточным затвердеванием клеток экзотесты, приводящим к сморщиванию их верхушек. У изученных нами образцов этого вида преобладали зелёные незрелые семена.

Род *Lotus*, возможно, имеет средиземноморское и/или африканское происхождение, о чём свидетельствует наличие в этих областях наибольшего видового разнообразия рода, а также распространение там трёх небольших родов трибы *Loteae* (*Tripodion* Medik., *Hammatolobium* Fenzl и *Cytisopsis* Jaub. et Spach), считающихся ближайшими родственниками рода *Lotus* (Соколов, 2003; Degtjareva et al., 2010). В связи с этим вероятно, что варианты первичной и вторичной скульптуры поверхности семени, свойственной представителям родов *Lotus* и *Kebirita* из средиземноморско-африканского региона, были исходными вариантами строения спермодермы, а более сглаженные варианты скульптуры с меньшим расхождением клеток экзотесты возникли позднее, по мере продвижения видов на север (часть секции *Lotus*) и восток (часть секций *Lotus* и *Heinekenia*).

Отметим, что для видов секции *Lotea* (*L. digii*, *L. tetraphyllus*), а также *L. weilleri* из секции *Pedrosia* и *L. conjugatus* из секции *Tetragonolobus* характерно наличие мощных наплывов воска, более развитых на боковой стороне семени. Учитывая средиземноморско-африканский характер распространения этих видов, можно предположить, что мощный восковой налет на их семенах служит защитой от излишнего высыхания семени.

Ультраскульптура поверхности в области рубчика более консервативна, в чём наши результаты согласуются с данными А.М. Арамбари (Arambarri, 1999). Среди изученных видов преобладает глубокая первичная и выраженная радиально-складчатая или радиально-складчато-сетчатая вторичная скульптура 2 типа (ячейки сетки соответствуют розеткам клеток экзотесты). Консервативность структуры рубчика и окружающих его частей семени, очевидно, связана с высокой функциональной нагрузкой этой зоны, в первую очередь, – с регуляцией испарения воды семенем (Hude, 1954, цит. по: Gunn, 1981). Отклонения от этого распространённого варианта строения носят видоспецифический характер и не маркируют секции или роды.

Вильчатый тип микропиле, который, возможно, является более примитивным, также распространён у видов средиземноморско-африканского региона (*L. delortii*, *L. conimbricensis*, *L. subbiflorus*, *L. digii*, *L. tetraphyllus*, *L. weilleri*, *L. assakensis*,

L. discolor, *L. becquetii*, *L. quinatus*, *L. garcinii*, *L. ononopsis*, *L. aegaeus*, *L. schimperi*), а также у видов *Heinekenia* SE из австралийско-азиатского региона (*L. australis*, *L. cruentus*, *L. pacificus*, *L. anfractuosus*) и *L. uliginosus* из умеренных областей Европы. Последние две группы, возможно, унаследовали такой тип микропиле от ближайших предков.

Более узкий ободковый ариллус распространён реже, чем широкий, и встречается преимущественно в группах *L. arabicus* и *L. gebelia* из секции *Heinekenia*, а также в секции *Tetragonolobus*. Биологическое значение степени развития ободкового ариллуса и распространение узких и широких ариллусов в роде *Lotus* и родственных родах изучено пока недостаточно.

В целом тонкие признаки строения семенной кожуры могут быть использованы для диагностики отдельных видов и видовых комплексов в роде *Lotus*. Перспективным также представляется количественный статистический анализ признаков спермодермы, таких как: толщина экзотесты и гиподермы, диаметр отдельных клеток экзотесты, число клеток, образующих группы (розетки). Возможно, по ним будут обнаружены межвидовые различия.

Строение спермодермы у *Kebirita roudairei* очень сходно с таковым у видов рода *Lotus*, хотя этот род и не является ближайшим родственником *Lotus* по молекулярно-филогенетическим данным (Degtjareva et al., 2010). Особенностью строения семени этого вида является слабое развитие валика со стороны, противоположной микропиле, в результате чего там развивается скульптура того же типа, что и на боковой стороне семени, что не характерно для представителей рода *Lotus*.

Семена *Antopetitia abyssinica*, напротив, характеризуются своеобразным строением спермодермы с формированием крупнобугорчатой скульптуры. Семена с крупными бугорками встречаются и у *Lotus edulis* L. из монотипной секции *Krokeria*. Их бугорки, как видно на иллюстрациях в работе А.М. Арамбари (Arambarri, 1999), также возникают вследствие разной высоты клеток экзотесты, однако скульптура на них отличается от таковой у *A. abyssinica*. Учитывая, что крупнобугорчатые семена отмечены и для некоторых видов из близкого к *Lotus* рода *Ottleya* D.D. Sokoloff (*O. rigida* (Bentham) D.D. Sokoloff, *O. strigosa* (Nuttall ex Torrey et A. Gray) D.D. Sokoloff) (Arambarri, 1999; Sokoloff, 1999) и для ещё более близкого монотипного рода *Tripodion* (*T. lotoides* Medik.) (Watson, 1948; Tikhomirov, Sokoloff, 1996), можно говорить об их независимом возникновении в отдельных неродственных группах. Более мелкие черты первичной и вторичной скульптуры у *A. abyssinica* приближаются к таковым у видов *Lotus* средиземноморского региона.

Благодарности

Автор выражает признательность проф. МГУ А.П. Меликяну за помощь в анализе и описании материала. Автор благодарит Д.Д. Соколова за участие в обсуждении полученных результатов, О.В. Юрцеву, Е.Э. Северову и А.Д. Милько за консультации по подготовке иллюстраций.

Литература

Бёзевинкель Ф.Д., Боумэн Ф. 1990. 12. Семя: структура // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии / Пер. с англ.; под ред. И.П. Ермакова. – М.: ВО Агропромиздат. – Т. 2. С. 150–198.

- Ворончихин В.В.* 1992. Сравнительная анатомия и ультраструктура семян представителей некоторых родов семейства Leguminosae Juss. – Автореф. дис... канд. биол. наук. – М. – 23 с.
- Ворончихин В.В.* 1993. Специализация структур семенной кожуры у представителей рода *Melilotus* // Бюл. Гл. бот. сада. Вып. 167. С. 133–140.
- Пономаренко С.Ф.* 1985. Структурная эволюция семян бобовоцветных (пор. Fabales Nakai). – Автореф. дис... д-ра биол. наук. – Новосибирск. – 36 с.
- Пономаренко С.Ф.* 1996. Порядок Fabales. Сем. Fabaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб: Мир и семья-95. – Т. 5. Двудольные. Rosidae I. С. 264–298.
- Соколов Д.Д.* 2003. О системе и филогении трибы Loteae DC. (Leguminosae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. № 3. С. 35–48.
- Яковлев Г.П.* 1991. Бобовые земного шара. – Л.: Наука. – 146 с.
- Arambarri A.M.* 1999. Illustrated catalogue of *Lotus* L. seeds (Leguminosae, Fabaceae) // Trefoil: the science and technology of *Lotus*. Proc. Symp. cosponsored by the American Society of Agronomy and the Crop Science Society of America in St Louis, Missouri, USA, 22–24 March 1994. – P. 21–41.
- Corner E.J.H.* 1976. The seeds of Dicotyledons. – Cambridge: Cambridge Univ. Press. – Vol. 1. x + 312 p.
- Degtjareva G.V., Kramina T.E., Sokoloff D.D., Samigullin T.H., Sandral G., Vallejo-Roman C.M.* 2008. New data on nrITS phylogeny of *Lotus* (Leguminosae, Loteae) // Wulfenia. Vol. 15. P. 35–49.
- Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Vallejo-Roman C.M., Sokoloff D.D.* 2010. Phylogenetic placement of *Podolotus* suggests independent origin of lomentaceous fruits in *Coronilla* and *Hippocrepis* (Leguminosae: Loteae) // Pak. J. Bot. Vol. 42. Special Issue (S.I. Ali Festschrift). P. 11–25.
- Gunn Ch.R.* 1981. Seeds of Leguminosae // Eds. R.M. Polhill, P.H. Raven. Advances in Legume Systematics. – Pt. 2. P. 913–925.
- Kumar D., Rangaswamy N.S.* 1984. SEM studies of wild and cultivated species of *Vigna* Savi // Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.). Vol. 93. No 1. P. 35–42.
- Manning J.C., Van Staden J.* 1987. The systematic significance of testa anatomy in the Leguminosae – an illustrated survey // S. Afr. J. Bot. Vol. 53. No 3. P. 210–230.
- Pandey A.K., Jha S.S.* 1988. Development and structure of seeds in some Genisteae (Papilionoideae – Leguminosae) // Flora. Vol. 181. P. 415–424.
- Rodriguez A.F.M.* 1995. Morfología de las semillas de las especies del género *Trifolium* de la Península Ibérica // Lazaroa. Vol. 15. P. 131–144.
- Sokoloff D.D.* 1999. *Ottleya*, a new genus of Papilionaceae – Loteae from North America // Feddes Repert. Vol. 110. No 1–2. P. 89–97.
- Tikhomirov V.N., Sokoloff D.D.* 1996. On the genera *Hammatolobium* Fenzl. and *Tripodion* Medik. // Feddes Repert. Vol. 107. No 3–4. P. 209–217.
- Watson D.P.* 1948. Structure of the testa and its relation to germination in the Papilionaceae Tribus Trifolieae and Loteae // Ann. Bot. Vol. 48. No 12. P. 385–409.

КАРПОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ ЗОНТИЧНЫХ

М.Г. Пименов, Т.А. Остроумова

Pimenov M.G., Ostroumova T.A. CARPOLOGICAL CHARACTERS IN THE UMBELLIFERAE SYSTEMATICS. The characters of fruit (and seed) structure have been used in the Umbelliferae systematics since the beginning of its scientific development (Morison, 1672). Later, carpological features were regarded as leading criteria in the Umbelliferae taxonomy and phylogenetics. Georg Franz Hoffmann, a founder of the Botanical Garden and Botanical Department at Moscow University was one of earlier classics in the Umbelliferae systematics. He introduced some new criteria, especially «vittae», secretory ducts in furrows and on commissural surface of mericarp. Studies of the Umbelliferae and their morphology and anatomy were recommenced under leadership of Prof. Nikolai Nikolaevich Kaden, the head of the Department of Higher Plants. Now the taxonomic investigations of the Umbelliferae of the Old World are conducted in the Botanical Garden of Moscow University, Department of Higher Plants and the Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, under a multidisciplinary program, that includes anatomy and morphology of generative and vegetative organs, chromosome number counting, phytogeography, phytochemistry and molecular phylogeny.

N.N. Kaden highlighted some problems in carpology, namely the lack of consistent fruit descriptions in many families. In the last decades, however, our team published carpological descriptions for more than 500 species of the Umbelliferae, and considerable efforts were made to standardize carpological terminology for the family. In cooperation with the University Computer Center, a comprehensive database on Umbelliferae carpology has been established. It includes 291 genera described, with regards to 50 carpological characters each in 2 or more states. The database was used for carpological characterization of genera in regional floras (e.g. in the monograph «Umbelliferae of Russia», 2012). The most important carpological characters were mapped on a phylogenetic tree, based on some DNA sequences (Degtjareva et al., 2011). That was of particular significance, as carpology is a basis of morphological classification, whereas sequences are used in an alternative molecular classification. However, correlation between the two systems does exist; it can vary from clade to clade and depends on fruit traits.

Николай Николаевич Каден был инициатором и организатором на кафедре высших растений карпологических исследований, направленных в первую очередь на выяснение эволюции плодов в тесной связи с эволюцией таксонов покрытосеменных (Каден, 1947). Отсюда понятна его попытка (в сотрудничестве с М.Э. Кирпичниковым) связать классификацию и номенклатуру типов плодов с названиями родов (Каден, Kirpicznikov, 1965; Каден, Кирпичников, 1966), которая, однако, не получила поддержки (Timson, 1966; Tamamschjan, 1967; Тихомиров, 1967), но интересна своим оригинальным подходом к решению проблемы, не решённой до сих пор. В рамках этой номенклатуры плод зонтичных был назван *Apіocarpium* (сельдерееплодник). Н.Н. Каден писал, что для создания эволюционной классификации плодов «первым шагом должно быть создание полных и подробных описаний плодов, ибо ботаника располагает о них всё ещё скудными данными, разбросанными по бесчисленному количеству источников» (Каден, 1947, с. 36). «...терминологический хаос в карпологии недопустим. Необходимо начать работу по стандартизации наименований» (Каден, 1965, с. 775). На одном из этапов этой работы были перечислены типы плодов всех видов средней полосы Европейской части СССР в объёме «Флоры» П.Ф. Маевского. Н.Н. Каден писал: «мы полагаем, что список типов, составленный

для целой, хотя и небольшой области, будет полезнее.., чем классификационные схемы, снабжённые лишь отдельными примерами» (Каден, 1965, с. 77б). Значительное внимание Н.Н. Каден (1964) уделял дробным плодам, в том числе и плодам зонтичных (Каден, Тихомиров, 1954). Он предложил аспиранту В.Н. Тихомирову диссертационную тему «Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР». Публикация 1954 г. положила начало восстановлению тематики по Umbelliferae в Московском университете. В.Н. Тихомиров опубликовал позже несколько статей о происхождении завязи зонтичных (Тихомиров, 1958а, б; 1961).

Н.Н. хорошо представлял себе трудности, которые встречаются при определении растений по дихотомическим ключам, и искал пути для их преодоления. Он пропагандировал цифровые политомические ключи, которые позволяют определять растения в разных фазах развития, при отсутствии или плохой выраженности некоторых признаков, и в которых достигается полная сравнимость таксонов по всем признакам (Каден, Смирнова, 1968а). Вместе с С.А. Смирновой он создал ключ для определения бурачниковых по плодам с применением перфокарт (Каден, Смирнова, 1968б).

Как и у крестоцветных (Cruciferae), бурачниковых (Boraginaceae), отдельных групп сложноцветных (Compositae) и нескольких других семейств, у представителей семейства Umbelliferae проявляется своеобразный способ дифференциации таксонов, что делает разграничение родов и некоторых других внутрисемейственных групп особенно трудным, часто противоречивым, зависящим в большой степени от используемых признаков и критериев. Нестабильность трактовки объёма родов привела к беспрецедентной по размаху синонимии видов Umbelliferae, вызывающей законное раздражение ботаников-несистематиков, пользующихся результатами таксономических критических изысканий. На уровне видов разграничение зонтичных ничем существенным не отличается от проблем с видами других семейств. Основные трудности начинаются с обособлением надвидовых таксонов. В основе неустойчивости систематики и номенклатуры зонтичных лежат объективные особенности структуры биоразнообразия в этом семействе, имеющего нередко континуальный характер без резких hiatusов, по которым можно было бы разграничивать надвидовые таксоны уровня рода.

Плоды зонтичных очень разнообразны, и их признаки веками используют в систематике семейства. Уже в первой (долиннеевской) монографии зонтичных *Plantarum Umbelliferarum Distributio Nova* Р. Морисона (Morison, 1672), которую считают первой монографией какого-либо таксона растений вообще (Constance, 1971; Hedge, 1973), было принято, что родовые признаки в этом семействе должны быть основаны на особенностях плода и семени (которые в те времена уверенно не дифференцировались), а видовые признаки – на особенностях стебля и листа, а также запахе и окраске растений (цит. по Hedge, 1973). В этой монографии Р. Морисон выделял девять классов зонтичных, различающихся формой плода, наличием/отсутствием носика, опушением, толщиной околоплодника (тонкий или губчатый), формой и числом крыльев (рис. 1). Он также указал таксоны, ранее ошибочно относимые к семейству – *Valeriana*, *Thalictrum*, *Spiraea* и др. В своеобразных диагностических таблицах внутриродовых таксонов, представляющих собой ранний вариант дихотомических или трихотомических ключей, карпологические признаки («semen») также выдвинуты на центральное место.

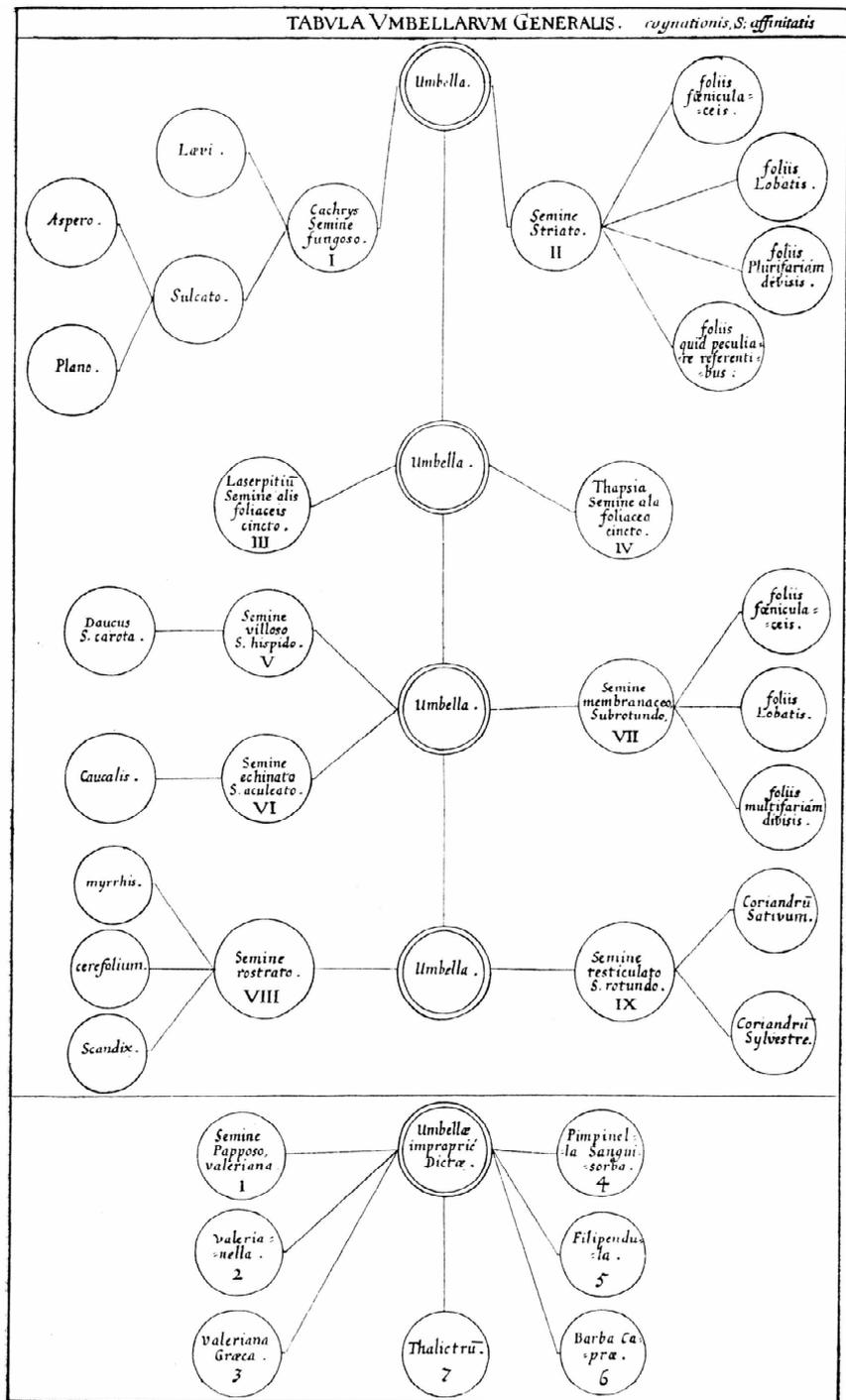


Рис. 1. Схема основных подразделений семейства зонтичных по Р. Морисону (Morison, 1672).
 В нижней части таблицы перечислены роды, исключаемые из семейства

В конце XVIII столетия французский ботаник П. Кюссон (P. Cusson – см. Jussieu, 1787) классифицировал Umbelliferae, основываясь на признаках плода и семени, в частности форме эндосперма, а в начале следующего века немецкий ботаник Г.-Ф. Гофман (Hoffmann, 1814, 1816), работавший в Москве и ставший основателем кафедры ботаники и ботанического сада Московского университета, обратил внимание на секреторную систему плодов зонтичных (о его вкладе в систематику семейства см. подробнее Pimenov, 2010). В. Кох (Koch, 1824) и А.-П. Декандоль (Decandolle, 1829, 1830) придавали большое значение в систематике семейства сжатости плода, форме эндосперма с комиссуральной стороны, числу рёбер и дорзальных секреторных канальцев. Популярное в течение всего XIX в., да и позже, подразделение родов зонтичных на 3 класса – Orthospermae, Campylospermae и Coelospermae – является чисто карпологическим. И.Ф. Тауш (Tausch, 1834), однако, обратил внимание на изменчивость формы эндосперма. При этом системы, в основу которых были положены иные признаки, например строение зонтиков, наличие или отсутствие, а также форма обёрток и обёрточек, имели гораздо меньше последователей. Таковы система Артеди (Artemi), принятая К. Линнеем (Linnaeus, 1753), и в меньшей степени система Дж. Бентама (Bentham, 1867), в которой решающее значение придавалось признакам соцветия, но карпологические особенности, такие как наличие или отсутствие вторичных рёбер и число канальцев, также принимались во внимание. В XIX в. и начале XX в. было опубликовано немало работ (преимущественно в Германии и Франции) по анатомии плодов отдельных таксонов зонтичных (Trécul, 1866; Moynier de Villepoix, 1878; Bartsch, 1882; Lojaccono, 1882; Wisselingh, 1894; Meyer 1889; Berlioz, 1917; Styger, 1918; Lichr, 1927; Kuin, 1930; и др.). Часть этих работ не имела таксономической направленности, а была связана с необходимостью усовершенствования диагностики видов зонтичных, используемых в медицине.

Предпринимались немногочисленные попытки строить классификацию зонтичных на основе иных, не-карпологических признаков. Так, М.-Т. Серсо-Лариваль (Cerseau-Larrival, 1962) предложила парадоксальную классификацию родов по признакам проростков и пыльцы. Но чаще новые морфологические критерии искали всё в той же структуре плодов. Й. Ромпель (Rompel, 1895) обратил внимание на кристаллы в перикарпии и эндосперме, а Б.М. Козо-Полянский (1914, 1915; Koso-Poljansky, 1916, 1917) придавал особое значение механическим элементам мерикарпиев. В целом все последующие предложения по реформированию системы семейства, порой весьма существенные (Drude, 1897–98; Calestani, 1905; Koso-Poljansky, 1916, 1917), не выходили за рамки доминирования карпологического метода.

В отечественной ботанике в течение всего XX в. сохранялась традиция придавать карпологическим признакам первостепенное значение в систематике зонтичных (Козо-Полянский, 1914а, 1915, 1938; Koso-Poljansky, 1916, 1917; Тамамшян, 1945, 1947, 1950; Александров, Климочкина, 1947; Первухина, 1947, 1950; Тихомиров, Галахова, 1965; Тихомиров, Аксенов, 1965; и др.). Из зарубежных публикаций по карпологии зонтичных нельзя не отметить серию исследований швейцарского ботаника Ж. Брике (Briquet, 1924, 1929 и др.), книгу чешского ботаника З. Клана (Klan, 1947), обзор американского ботаника У. Теобальда (Theobald, 1971), работы профессоров Йоханнесбургского университета (ЮАР) Б.-Э. ван Вика и П.М. Тильни с учениками (van Wyk et al., 1997; van Wyk, Tilney, 2001, 2004; и др.). Ж. Брике (J. Briquet), в частности, изучал анатомические признаки плодов зонтичных, которые

имеют адаптивное значение для диссеминации. В работе Дж. Джексона (Jackson, 1933) описано разнообразие карпофоров (колонок) плодов зонтичных, а Л.Д. Капур и Б.К. Каул (Karooq, Kaul, 1967) провели сравнение секреторной системы плодов 28 видов семейства. Следует особо отметить «Карпологический и хорологический атлас подсемейства *Apioidae* Drude (*Umbelliferae*) полуостровной Испании и Балеарских островов» (Arenas Posada, García Martín, 1993).

При большом разнообразии карпологических признаков все зонтичные имеют одинаковый план строения плода – синкарпный вислоплодник, развивающийся из полунижней завязи, по периферии плода проходят 10 проводящих пучков; семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. Это позволяет устанавливать гомологии и сравнивать все таксоны друг с другом. В результате долгой истории изучения плодов устоялись термины, редко применяемые для характеристики других семейств, например *vittae* (секреторные каналы, не ассоциированные с проводящими пучками), *stylopodium* (крыша завязи), гипэндокарп (внутренний волокнистый одревесневший слой мезокарпия).

Бурное развитие методов секвенирования ДНК и компьютерного анализа полученных данных не добавило ясности в систематику и номенклатуру семейства. Лишь немногие надродовые таксоны (трибы *Tordylieae*, *Scandiceae*) и далеко не все роды оказались монофилетическими с точки зрения молекулярной систематики. Зато выявилось много парадоксов, когда в одной кладе объединяются крайне разные по своей морфологии растения. В настоящее время морфологические системы *Umbelliferae* и входящих в семейство таксонов, которые остаются, несмотря на привлечение разнообразных других признаков, карпологически детерминированными, противопоставляются молекулярным классификациям (Plunkett et al., 2004; Downie, 2010). Работ по определению связи морфологических признаков с молекулярными кладами явно недостаточно. Интересный пример – исследование Г.В. Дегтярёвой с соавторами (Degtjareva et al., 2011) связи некоторых карпологических признаков с молекулярным деревом. Было показано, что наличие вторичных рёбер на плодах сильно скоррелировано с топографией кладограммы (они встречаются в кладе *Torilis* и в кладе *Daucus* и практически отсутствуют в других частях дерева); форма поперечного сечения плода, ширина комиссуры и очертания эндосперма на поперечном срезе умеренно связаны с отдельными кладами, а степень развития зубцов чашечки и особенности секреторной системы показали наименьшую корреляцию с топографией молекулярного дерева. В целом исследование подтвердило важную роль карпологии в систематике зонтичных. В то же время оно заставило задуматься над некоторыми фундаментальными проблемами систематики этого семейства. Мы далеки от мысли придавать как карпологическим признакам, так и особенностям отдельных участков нуклеотидных последовательностей значение абсолютных критериев в систематике *Umbelliferae*. Оба класса признаков в силу гетеробатмии обнаруживают черты гомоплазии, более очевидно экологически обусловленной для признаков морфологии плода. Но и нуклеотидные последовательности в определённом смысле можно рассматривать как морфологию особого рода или уровня (Stuessy, 2003). Поэтому более реалистично принимать те группировки таксонов, которые достаточно уверенно маркируются и морфологическими, и молекулярными признаками, а в прочих ситуациях искать дополнительные критерии. Выделение таксонов только в соответствии с кладами молекулярного дерева создаёт существенные труд-

ности в практической систематике, так как такие таксоны невозможно распознать без секвенирования.

Быстрое накопление и широкое использование в систематике молекулярных данных отчасти объясняется тем, что ДНК состоит всего из 4 сортов нуклеотидов, данные о последовательностях хранятся в компактной форме в Генбанке, они доступны для повторного анализа. Морфологи и анатомы не могут похвастаться созданием глобального «морфобанка». Исследование анатомии плодов довольно трудоёмко, у значительного числа видов неизвестны зрелые плоды. Но наибольшие трудности в создании «морфобанка» – разная степень подробности описания плодов в публикациях, разноречивая в применяемой терминологии и малое число иллюстраций. Во многих случаях легче изучить анатомию плода повторно, чем понять чужое описание и взять из него достоверные признаки. Сотрудники Ботанического сада МГУ, занимающиеся систематикой зонтичных, опубликовали подробные описания плодов более 500 видов зонтичных Старого Света.

Мы ведём работу по унификации терминологии для морфологических описаний, опубликовали словарь терминов на английском языке, охватывающий всё растение от корня до плода (Kljuykov et al., 2004). Разработан также словарь для описания микроскульптуры волосков и эмергенцев на плодах зонтичных на русском, английском и латинском языках (Остроумова и др., 2009) и для описания микроскульптуры тела плода на английском языке (Ostroumova et al., 2011). В сотрудничестве с Вычислительным центром МГУ мы работаем над созданием карпологической базы данных по зонтичным, куда внесли описания плодов большинства родов Старого Света по 50 признакам. После заполнения и проверки эту базу данных можно будет использовать как компьютерный ключ для определения родов. База позволит также устанавливать степень сходства разных родов по признакам плода. Создание унифицированных описаний позволило провести исследование связи некоторых карпологических признаков с молекулярным деревом (Degtjareva et al., 2011).

Ниже приводится список признаков этой базы данных. Естественно, список открыт для обсуждения и корректировки, и мы с благодарностью примем все замечания.

МОРФОЛОГИЯ

01. Разделение зрелых плодов: 1. плоды распадаются на мерикарпии; 2. плоды не распадаются на мерикарпии; 3. плоды сростаются с цветоножками соседних цветков и листочками обёртки и не распадаются на мерикарпии.

02. Форма/очертания плодов: 1. яйцевидные; 2. шаровидные; 3. двойчатые; 4. эллиптические; 5. ланцетные; 6. линейно-ланцетные; 7. линейные.

03. Колонка: 1. раздвоенная до основания; 2. раздвоенная до половины; 3. цельная; 4. отсутствует.

04. Носик: 1. отсутствует; 2. короткий; 3. длинный.

05. Симметрия мерикарпиев: 1. гомоморфные; 2. гетероморфные.

06. Опушение мерикарпиев: 1. голые; 2. шероховатые; 3. редко опушённые по рёбрам; 4. редко опушённые по всей поверхности; 5. густо опушённые; 6. шиповатые; 7. покрытые прямыми шипами; 8. покрытые крючковатыми шипами; 9. покрытые щетинками; 10. покрытые чешуйками; 11. покрытые бородавчатыми выростами; 12. бугорчатые; 13. с головчатыми волосками.

07. Длина мерикарпия, минимум: mm.

08. Длина мерикарпия, максимум: mm.

09. Ширина мерикарпия, минимум: mm.

10. Ширина мерикарпия, максимум: mm.

11. Мерикарпии в поперечном сечении: 1. сильно сплюснутые со спинки; 2. слегка сплюснутые со спинки; 3. вальковатые; 4. сплюснутые с боков.

12. Рёбра мерикарпиев: 1. только первичные; 2. первичные и вторичные.

13. Первичные рёбра мерикарпиев: 1. все равные; 2. спинные (медианные + латеральные) рёбра равные и отличаются от краевых; 3. латеральные рёбра шире, чем медианные и краевые.

14–19. Форма медианных, латеральных, боковых рёбер при разных вариантах признака 13: 1. рёбра на поверхности не выражены; 2. нитевидные; 3. килевидные; 4. узко крыловидные; 5. крыловидные; 6. утолщённые; 7. крыловидные, утолщённые в дистальной части.

20. Первичные рёбра мерикарпия: 1. прямые; 2. волнистые; 3. складчатые.

21. Край первичного ребра мерикарпия: 1. зубчатый; 2. цельный.

22. Вторичные рёбра мерикарпиев: 1. нитевидные; 2. килевидные; 3. крыловидные; 4. состоят из волосков, щетинок или шипов; 5. складчатые.

23. Зубцы чашечки при плодах: 1. заметные; 2. незаметные.

24. Зубцы чашечки (размер): 1. короткие; 2. равные стилоподию; 3. длиннее стилоподия.

25. Зубцы чашечки (форма): 1. нитевидные; 2. линейные; 3. линейно-ланцетные; 4. ланцетные; 5. треугольные; 6. эллиптические; 7. перисто рассечённые.

26. Стилоподии: 1. отсутствуют; 2. плоские; 3. короткокониические; 4. конические; 5. узкокониические.

27. Длина стилодиев: 1. короткие; 2. средней длины; 3. длинные.

28. Форма стилодиев: 1. прямые; 2. расходящиеся; 3. загнутые.

СЭМ – МИКРОСКУЛЬПТУРА

29. Границы клеток: 1. заметные; 2. неразличимые.

30. Поверхность мерикарпия, если границы клеток неразличимы: 1. ровная; 2. продольно бороздчатая; 3. продольно морщинистая; 4. беспорядочно морщинистая; 5. ямчато-бугорчатая; 6. волнистая; 7. с небольшими бугорками; 8. с папиллами.

31. Очертания клеток: 1. изодиаметрические; 2. удлинённые.

32. Антиклинальные стенки: 1. выпуклые; 2. вдавленные; 3. в виде узкого желобка.

33. Наружные периклинальные стенки клеток: 1. плоские; 2. слегка выпуклые; 3. вогнутые; 4. куполообразные; 5. столбчатые; 6. с цилиндрическими папиллами; 7. с головчатыми папиллами; 8. с небольшим округлым бугорком.

34. Скульптура кутикулы: 1. кутикула гладкая; 2. расставленно-струйчатая; 3. струйчатая с прямыми гладкими элементами; 4. струйчатая с извилистыми элементами; 5. струйчатая с мелкими бугорками на элементах; 6. густо морщинистая; 7. расставленно-морщинистая; 8. объёмная струйчато-морщинистая; 9. узловато-струйчатая; 10. сетчато-морщинистая; 11. бугорчатая; 12. морщинисто-бугорчатая.

35. Поверхность одноклеточных волосков: 1. гладкая; 2. расставленно-струйчатая; 3. струйчатая с прямыми гладкими элементами, параллельными оси волоска; 4. струйчатая с извилистыми элементами; 5. струйчатая с мелкими бугорками

на элементах; 6. струйчатая с гладкими элементами, расположенными по спирали; 7. густо морщинистая; 8. расставленно-морщинистая; 9. бугорчатая; 10. морщинисто-бугорчатая.

АНАТОМИЯ

36. Экзокарпий (наружная эпидерма), размер клеток: 1. мелкие; 2. крупные.

37. Комиссура (ширина): 1. узкая, экзокарпий обрывается около колонки; 2. средней ширины; 3. широкая, экзокарпий обрывается недалеко от краёв краевых рёбер.

38. Внутренний волокнистый мезокарпий (гипэндокарп): 1. из одревесневших волокон, сплошной; 2. во внутреннем слое мезокарпия имеются отдельные группы удлинённых одревесневших клеток; 3. отсутствует.

39. Основная ткань мезокарпия: 1. неодревесневшая паренхима; 2. неодревесневшая паренхима, в зрелых плодах в значительной степени разрушается; 3. содержит одревесневшие паренхимные клетки с порами в оболочках; 4. состоит в основном из одревесневших паренхимных клеток с порами в оболочках; 5. в мезокарпии имеются группы склеренхимных клеток; 6. в мезокарпии имеется сплошной слой склеренхимы.

40. Структура проводящих пучков: 1. проводящие пучки компактные; 2. проводящие элементы диффузные, не образуют пучков, расположены в паренхиме мезокарпия.

41. Расположение проводящих компактных пучков в мезокарпии (если рёбра килевидные, крыловидные или утолщённые): 1. расположены в основаниях первичных рёбер; 2. расположены в средней части рёбер; 3. расположены в спинной части рёбер; 4. занимают всё ребро; 5. несколько проводящих пучков разбросаны в одревесневшей ткани краевого ребра, проводящие пучки спинных рёбер одиночные.

42. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы: 1. в зрелых плодах неразличимы; 2. в ложбинках и на комиссуре; 3. только в ложбинках; 4. только на комиссуре; 5. циклические; 6. диффузные.

46. Рёберные секреторные каналы: 1. мелкие, имеются во всех рёбрах; 2. крупные, расположены во всех рёбрах; 3. мелкие, заметны не во всех рёбрах; 4. в зрелых плодах неразличимы.

47. Эндокарпий (внутренняя эпидерма): 1. эндокарпий неодревесневший; 2. эндокарпий частично одревесневший; 3. эндокарпий сильно одревесневший.

48. Кристаллы в перикарпии: 1. отсутствуют; 2. циклические во внутреннем слое мезокарпия; 3. разбросаны в паренхиме мезокарпия; 4. только на комиссуре; 5. только в экзокарпии.

49. Эндосперм с комиссуральной стороны: 1. плоский, слегка выпуклый или слегка вогнутый на комиссуральной стороне; 2. с широкой неглубокой выемкой; 3. с широкой глубокой выемкой; 4. с узкой глубокой выемкой; 5. с грибовидной выемкой.

50. Зародыш: 1. с двумя семядолями; 2. с одной семядолей.

Программа генерирует словесные описания плодов для каждого рода. Так, например, выглядит характеристика рода *Kadenia* Lavrova et V.N. Tikhom., состоящего из двух видов: плоды распадаются на мерикарпии; яйцевидные или эллиптические; с колонкой, раздвоенной до основания; без носика; мерикарпии гомоморфные; го-

лые; 2.0–3.0 мм (длина); 1.5–2.0 мм (ширина); вальковатые; с первичными рёбрами; все первичные рёбра равные, килевидные, или спинные рёбра килевидные, а краевые рёбра узкокрыловидные; рёбра прямые с цельным краем; зубцы чашечки заметные, короткие, нитевидные, или зубцы чашечки незаметные; стилоподии короткоконические; стилодии длинные, загнутые; границы клеток на поверхности плода неразличимы; поверхность беспорядочно морщинистая; кутикула гладкая или струйчатая с прямыми гладкими элементами; экзокарпий из мелких клеток; комиссура средней ширины; внутренний слой мезокарпия из одревесневших волокон отсутствует; паренхима мезокарпия состоит в основном из одревесневших паренхимных клеток с порами в оболочках; проводящие пучки компактные; расположены в основаниях первичных рёбер; каналцы в ложбинках и на комиссуре; каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуре 2 каналца; рёберные секреторные каналцы мелкие, заметны не во всех рёбрах; эндокарпий неодревесневший; эндосперм на комиссуральной стороне плоский, слегка выпуклый или слегка вогнутый; зародыш с двумя семядолями.

Описания плодов у крупных и морфологически разнообразных родов более подробные. Например, *Angelica* L.: плоды распадаются на мерикарпии; яйцевидные, или шаровидные, или эллиптические, или ланцетные; с колонкой, раздвоенной до основания; без носика; мерикарпии гомоморфные или гетероморфные; голые; 3.0–14.0 мм (длина); 2.0–8.0 мм (ширина); сильно сплюснутые со спинки или слегка сплюснутые со спинки; с первичными рёбрами; все первичные рёбра равные, килевидные; или спинные и краевые рёбра различаются между собой: спинные рёбра килевидные или узкокрыловидные; краевые рёбра узкокрыловидные или крыловидные; рёбра прямые; с цельным краем; зубцы чашечки заметные, короткие, треугольные или зубцы чашечки незаметные; стилоподии плоские или короткоконические или конические; стилодии средней длины или длинные; загнутые; границы клеток на поверхности плода заметные или границы неразличимы; поверхность беспорядочно морщинистая или ямчато-бугорчатая; клетки изодиаметрические; антиклинальные стенки вдавленные; наружные стенки клеток плоские; кутикула струйчатая с прямыми гладкими элементами или кутикула густо морщинистая; экзокарпий из мелких клеток; комиссура узкая, экзокарпий обрывается около колонки или комиссура средней ширины, или комиссура широкая, экзокарпий обрывается недалеко от краёв краевых рёбер; внутренний слой из одревесневших волокон отсутствует; паренхима мезокарпия содержит одревесневшие паренхиматические клетки с порами в оболочках или паренхима мезокарпия состоит в основном из одревесневших клеток с порами в оболочках; проводящие пучки компактные; расположены в основаниях первичных рёбер; каналцы в ложбинках и на комиссуре, или только в ложбинках, или каналцы циклические; каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуре 2 каналца или на комиссуре 4–10 каналцев; рёберные секреторные каналцы мелкие, имеются во всех рёбрах или заметны не во всех рёбрах, или в зрелых плодах неразличимы; эндокарпий неодревесневший; эндосперм на комиссуральной стороне плоский, слегка выпуклый или слегка вогнутый; зародыш с двумя семядолями.

Сходство по отдельным карпологическим признакам далеко не всегда говорит о близком родстве таксонов. Например, крупные клетки экзокарпия встречаются в родах *Aulacospermum*, *Elaeosticta*, *Eremodaucus*, *Halosciastrum*, *Hymenidium* (рис. 2а), *Ostericum* (рис. 2б), *Pleurosperrum* (рис. 2в), *Taeniopetalum* (рис. 2д), *Trachydium*,

которые резко различаются по комплексу остальных признаков. Форме эндосперма придавали большое значение, о подразделении родов зонтичных на 3 класса – Orthospermae, Campylospermae и Coelospermae см. выше.

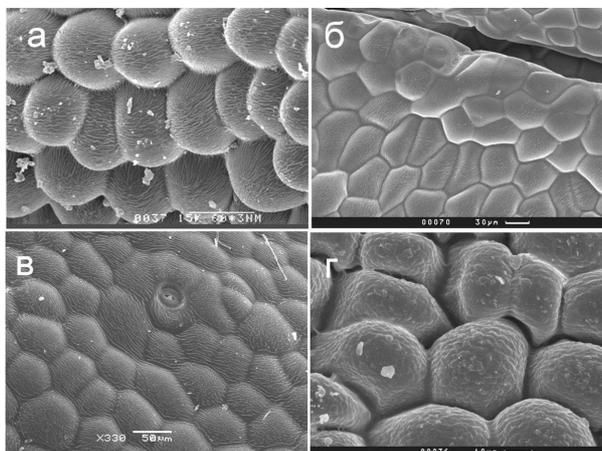


Рис. 2. Фотографии поверхности плодов с крупными клетками экзокарпия (СЭМ):

А – *Hymenidium foetens*; Б – *Ostericum tenuifolium*;
В – *Pleurospermum uralense*; Г – *Taeniopetalum arenarium*

Однако такой бросающийся в глаза признак как грибовидная выемка (эндосперм с завернутыми на брюшную сторону краями – кампилоспермные плоды) встречается у далёких друг от друга родов *Alococarpum*, *Bilacunaria* (рис. 3а), *Cachrys*, *Caucalis*, *Echinophora*, *Heptaptera*, *Prangos*, *Scandix*, *Smyrniopsis*, *Smyrnum*, *Sphaeroscadium*, *Turgenia* (рис. 3б). Колонка, на которой некоторое время висят зрелые мерикарпии, характерна для анемохорных растений и часто отсутствует у гидрохорных, например у *Cicuta*, *Oenanthe*, *Sium latifolium* и *S. suave* – растений, явно не близких между собой. Признак возник независимо несколько раз в ответ на сходные экологические условия; сухопутные виды рода *Sium* имеют распадающиеся плоды и раздвоенную колонку. Красивые волнистые крылья первичных рёбер известны у *Aulacospermum* (рис. 4а), *Ferulago* (рис. 4б), *Hansenia*, *Hyalolaena*, *Hymenidium*, *Prangos*, *Rumia* (рис. 4в), *Trachydium*. Крючковидные глохидии имеются на плодах зоохорных видов *Sanicula* (рис. 5а), *Torilis*, *Orlaya*, *Caucalis* (рис. 5б).

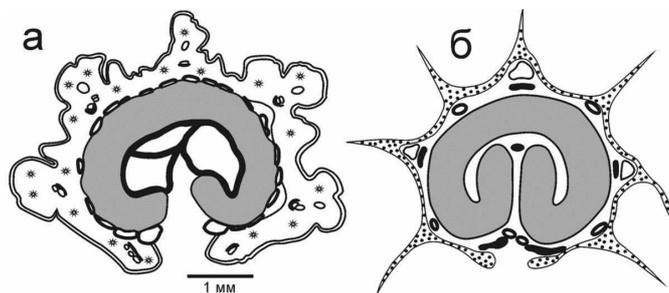


Рис. 3. Схемы поперечных срезов плодов кампилоспермных видов: Эндосперм отмечен серым цветом. А – *Bilacunaria microcarpa*; Б – *Turgenia latifolia*

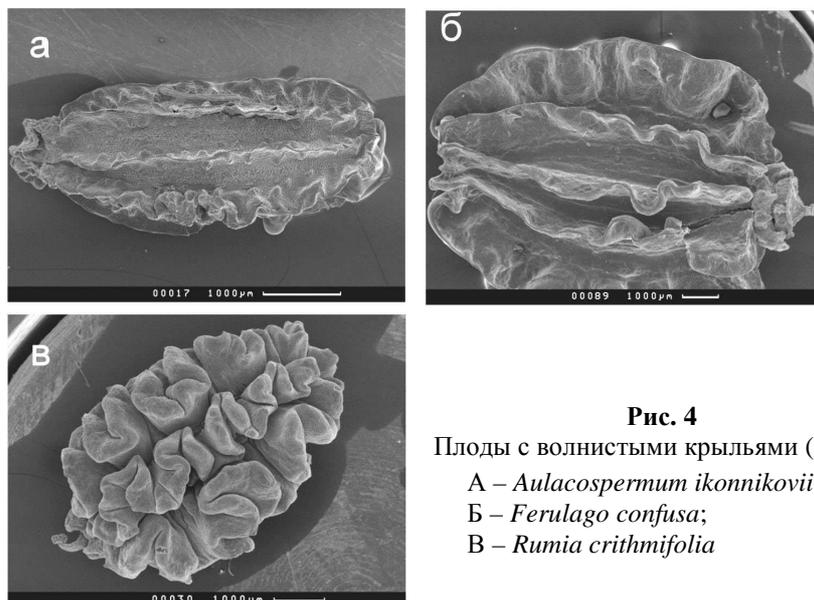


Рис. 4
 Плоды с волнистыми крыльями (СЭМ):
 А – *Aulacospermum ikonnikovii*;
 Б – *Ferulago confusa*;
 В – *Rumia crithmifolia*

В систематике зонтичных нет простых решений. Признаки плодов в силу своего разнообразия, постоянства внутри видов и корреляции с другими признаками растения имеют большое значение для решения таксономических вопросов. Но для выявления естественных групп видов и отношений между ними необходимо принимать во внимание всю доступную информацию, в том числе морфологию вегетативных органов и цветка, хромосомные числа и кариотипы, структуру разных участков ДНК, состав вторичных химических соединений, ареалы, экологические особенности, очень важны наблюдения над растениями в природе.

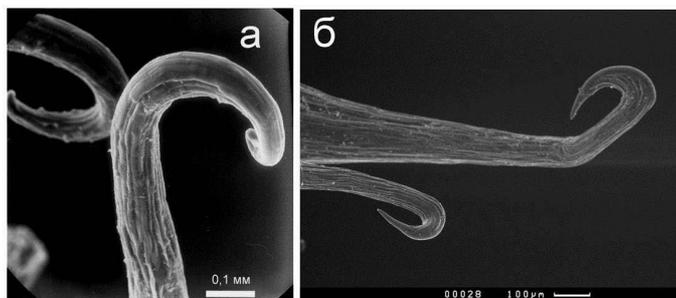


Рис. 5. Крючковидные глохииды на плодах (СЭМ):
 А – *Sanicula chinensis*; Б – *Caucalis platycarpos*

Работа частично финансируется за счет гранта РФФИ 13-06-00648; исследования на сканирующем электронном микроскопе выполнены в ЦКП Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ.

Литература

- Александров В.Г., Климочкина Л.В. 1947. История развития основных типов строения плодов зонтичных // Труды Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. I, вып. 6. С. 40–71.
- Каден Н.Н. 1947. Генетическая классификация плодов // Вест. Моск. ун-та. № 12. С. 31–42.
- Каден Н.Н. 1964. К вопросу о дробных плодах // Бот. журн. Т. 49. № 7. С. 966–973.
- Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР // Бот. журн. Т. 50. № 6. С. 775–787.
- Каден Н.Н., Кирпичников М.Э. 1966. Проект новой системы номенклатуры плодов // Бот. журн. Т. 51. № 4. С. 473–483.
- Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1968а. Определение родов сорных бурачниковых СССР по плодам с помощью цифрового политомического ключа // Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 117–118.
- Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1968б. Применение перфокарт для определения сорных бурачниковых СССР по плодам // Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 118–120.
- Каден Н.Н., Тихомиров В.Н. 1954. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 59. № 3. С. 79–83.
- Козо-Полянский Б.М. 1914. О филогении родов зонтичных Кавказа // Тр. Тифлисск. Бот. Сада. Т. 16. С. 172–229.
- Козо-Полянский Б.М. 1915. Заметка о карпологии рода *Pyramidoptera* // Вестн. Тифлисск. Бот. Сада. Т. 11. № 2. С. 3–13
- Козо-Полянский Б.М. 1938. Карпология *Echioacantha* Labill. в её отношении к диагностике и таксономии Umbelliferae вообще // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 42. № 1. С. 39–55.
- Остроумова Т.А., Пименов М.Г., Украинская У.А. 2010. Разнообразие микроскульптуры волосков и эмергенцев на плодах зонтичных (Umbelliferae) и его таксономическое значение // Бот. журн. Т. 95. № 9. С. 1219–1231.
- Первухина Н.В. 1947. Материалы к изучению плодов зонтичных // Сов. бот. Т. 15. № 1. С. 27–31.
- Первухина Н.В. 1950. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. VII, вып. 1. С. 82–119.
- Пименов М.Г. 2010. Систематика зонтичных в преддверии 200-летия «Genera plantarum Umbelliferarum» // XII Моск. совещ. по филогении растений, посвящённое 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы. – М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 25–28.
- Тамамиян С.Г. 1945. О ценности некоторых диагностических признаков в сем. Зонтичных // Сов. бот. Т. 13. № 4. С. 3–11.
- Тамамиян С.Г. 1947. К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Caucalinae* и *Daucinae* // Сов. бот. Т. 15. № 4. С. 199–212.
- Тамамиян С.Г. 1950. К систематике рода *Symphyoloma* С.А. Mey. (Umbelliferae) // Бот. журн. Т. 35. № 4. С. 335–342.
- Тихомиров В.Н. 1958а. Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом о её морфологической природе // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 129–138.

- Тихомиров В.Н.* 1958б. Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 124–129.
- Тихомиров В.Н.* 1961. К вопросу о происхождении плода зонтичных // Морфогенез растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – Т. 2. С. 478–480.
- Тихомиров В.Н.* 1967. О предложенной Н.Н. Каденом и М.Э. Кирпичниковым реформе номенклатуры плодов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. № 6. С. 101–106.
- Тихомиров В.Н., Аксёнов Е.С.* 1970. О роде *Albovia* Schischk. (Umbelliferae – Apioideae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. № 5. С. 59–68.
- Тихомиров В.Н., Галахова О.Н.* 1965. Материалы по морфологии группы Angelicinae. 1. Исследование анатомии плода *Angelica sylvestris* L. как лектотипа рода *Angelica* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. № 1. С. 111–118.
- Тихомиров В.Н., Третьякова (Галахова) О.Н.* 1967. Материалы по морфологии группы Angelicinae. 2. Сравнительная анатомия плода видов подрода *Angelica* рода *Angelica* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. № 1. С. 43–54.
- Arenas Posada J.A., García Martín F.* 1993. Atlas carpológico y corológico de la subfamilia Apioideae Drude (Umbelliferae) en España peninsular y Baleares // Ruizia. – Madrid. – Т. 12. 244 p.
- Bartsch E.* 1882. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Umbelliferen-Früchte. – Breslau: C. Ducusius. – 1. Theil. Von der Blüthe bis zur Fruchtreife. 44 S.
- Bentham G.* 1867. Umbelliferae // Eds. G. Bentham, J.D. Hooker. Genera plantarum. – London: Lovell Reeve & Co. – Т. 1. Pt. 3. P. 859–931.
- Berlioz J.* 1917. Contribution à l'étude anatomique du fruit des Ombellifères (Hydrocotylées et Saniculées). – Th. Doct. – Univ. Paris (Pharmacie). – 98 p.
- Briquet J.* 1924–1926. L'anatomie du fruit et le comportement des bandelettes dans le genre *Heracleum* // Candollea. Т. 2. P. 1–62.
- Briquet J.* 1929. The floating apparatus in the fruit of some aquatic or littoral Umbelliferae and the problem of adaptation // Ed. Duggar B.M. Proc. Intern. Congress of plant sciences, Ithaca New York, August 16–23. – Menasha, WI: George Banta Publishing Co. – Vol. 2. P. 1440–1460.
- Calestani V.* 1905. Materiali per una monographia della Ombrellifere // Nuovo J. Bot. Ital. Vol. 16. No 3. P. 1–16.
- Cerceau-Larrival M.-T.* 1962. Plantules et pollens d'Ombellifères // Mém. Mus. Hist. Nat. Sér. B. T. 14. P. 1–164.
- Constance L.* 1971. History of the classification of Umbelliferae (Apiaceae) // Ed. V.H. Heywood. The biology and chemistry of the Umbelliferae. – Bot. J. Linn. Soc. Vol. 64. Suppl. Vol. 1. P. 1–9.
- Decandolle A.P.* 1829. Mémoire sur la famille d'Ombellifères // Collection de mémoires pour servir à l'histoire du règne végétal. – Paris: Treuttel & Würtz. – Т. 5. 84 p.
- Decandolle A.P.* 1830. *Umbelliferae* // Ed. A.P. Decandolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. – Paris: Treuttel & Würtz. – Т. 4. P. 55–250.
- Degtjareva G., Pimenov M., Vallejo-Roman C.* 2011. Correlation in fruit and molecular characters in Eurasian and N African Umbelliferae // XVIII International Bot. Congress: Abstract book. – Melbourne: Univ. Melbourne. – P. 562–563.
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P.* 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant. Dev. Evol. Vol. 126. No 1–2. P. 111–136.

- Drude O.* 1897–1898. Umbelliferae // Hrsgb. Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – Bd. 3. Abt. 8. S. 49–192.
- Hedge I.C.* 1973. Umbelliferae in 1672 and 1972 // Not. Royal Bot. Garden Edinburgh. Vol. 32. No 2. P. 151–160.
- Jackson G.* 1933. A study of the carpophore of the Umbelliferae // Amer. J. Bot. Vol. 20. P. 121–144.
- Jussieu A.L.* 1787. D'un mémoire (1) de M. Cusson sur les plantes Ombellifères // Mémoire. Soc. Médic. Paris. P. 149–159.
- Kaden N.N., Kirpicznikov M.E.* 1965. A possible contemporary system of fruit terminology // Taxon. Vol. 14. No 7. P. 218–223.
- Kapoor L.D., Kaul B.K.* 1967. Studies on the vittae (oil canals) of some important medicinal Umbelliferous fruits (Part 1) // Proc. Nat. Inst. Sci. India. B. Vol. 33. No 1–2. P. 1–26.
- Klan Z.* 1947. Srovnávací anatomie plody rostlin okolíčnatých oblasti republiky Československé (anatomický klíč). – Praha: Nákladem České Akademie Věd a Umění. – 218 p.
- Kljuykov E.V., Liu M., Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Tilney P.M., van Wyk B.-E.* 2004. Towards a standardized terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae // S. Afr. J. Bot. Vol. 70. No 3. P. 486–496.
- Koch W.D.J.* 1824. Generum tribuumque Umbelliferarum nova dispositio // Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. Bd. 12. Hf. 1. S. 55–156.
- Koso-Poljansky B.M.* 1916. Sciadophytorum sistematis lineamenta // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. s.n. Vol. 29. P. 93–221.
- Koso-Poljansky B.M.* 1917. («1916»). Sciadophytorum systematis lineamenta. Mantissa prior // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. s.n. Vol. 30. P. 277–290.
- Kuin T.W.J.* 1930. Contribution à l'étude anatomique du fruit des Ombellifères, Tribu des Amminées. – Th. Doct. – Univ. Paris (Travaux de la laboratoire des Matieres medicales et de Pharmacie).
- Lichr E.* 1927. Entwicklung und experimentelle Untersuchungen über die rudimentären Fruchtkuchen einiger Umbelliferen // Mitt. Inst. allgem. Bot. Hamburg.
- Linnaeus C.* 1753. Species plantarum. – Holmiae: L. Salvii. – 574 p.
- Lojacono M.* 1882. Sulla sistematica delle Ombrellifere, dei jughi e della natura del frutto in questo gruppo. – Palermo. – 57 p.
- Meyer A.* 1889. Über die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen // Bot. Zeitung. No 47. S. 341–352, 357–366, 373–379.
- Morison R.* 1672. Plantarum umbelliferarum distributio nova. – Oxford: E Theatro Sheldoniano. – 91 p.
- Moynier de Villepoix R.* 1878. Recherches sur les canaux sécréteurs du fruit des Ombellifères // Ann. Sci. natur. Sér. 6. Botanique. T. 5. No 6. P. 348–365.
- Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Ukrainskaya U.A.* 2011. Fruit micromorphology in the Umbelliferae and its taxonomic significance // XVIII International Bot. Congress.: Abstract book. – Melbourne: Univ. Melbourne. – P. 562–563.
- Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry P.P., Pinney S.M., Sprenkle T.S.* 2004. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // S. Afr. J. Bot. Vol. 70. No 3. P. 371–381.
- Rompel J.* 1895. Krystalle von Calciumoxalat in der Fruchtwand der Umbelliferen und ihre Verwerthung für die Systematik // Sitzungsber. Math.-naturwiss. Cl. Kaiserlichen Akad. Wiss. Bd. 104. Abt. 1 (I–X). S. 417–474.

- Stuessy T.F.* 2003. Morphological data in plant systematics // Eds. Stuessy T.F., Mayer V. & Horal E. Deep morphology: towards a renaissance of morphology in plant systematics. – Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag; Ruggell K.G. – Regnum Vegetabile. Bd. 141. S. 299–315.
- Styger J.* 1918. Beiträge zum Anatomie der Umbelliferen Früchte. – Diss. – Stuttgart.
- Tausch I.F.* 1834. Das System der Doldengewächse // Flora. Bd. 17. S. 337–348.
- Tamamschjan S.* 1967. A system of fruit terminology of doubtful value // Taxon. Vol. 16. No 2. P. 103–105.
- Timson J.* 1966. Fruit terminology // Taxon. Vol. 15. No 2. P. 82.
- Theobald W.L.* 1971. Comparative anatomical and developmental studies in the Umbelliferae // Ed. Heywood V. H. The biology and chemistry of the Umbelliferae. – Bot. J. Linn. Soc. Vol. 64. Suppl. Vol. 1. P. 177–197.
- Trécul M.A.* 1866. Des vaisseaux propres dans les étude anatomique du fruit des Ombellifères // Ann. Sci. natur. Sér. 5. Botanique. T. 5. P. 275–300.
- Van Wyk B.-E., Tilney P.M.* 2001. The generic position of *Annesorhiza filicaulis* Eckl. and Zeyh. (Apiaceae) // Edinb. J. Bot. Vol. 58. No 3. P. 383–387.
- Van Wyk B.-E., Tilney P.M.* 2004. Diversity of Apiaceae in Africa // S. Afr. J. Bot. Vol. 70. No 5. P. 433–445.
- Van Wyk B.-E., Allison I., Tilney P.M.* 1997. Morphological variation and phylogenetic relationships in the genus *Anginon* (Apiaceae) // Nord. J. Bot. Vol. 17. P. 511–526.
- Wisselingh C.* 1894. Over de vittae der Umbelliferen // Verhandl. Koninkl. Acad. Wetensch. Amsterdam. 2. Sect. Vol. 4. No 1. P. 1–28.

О СТРОЕНИИ ПЛОДА *Scheuchzeria palustris* (SHEUCHZERIACEAE, ALISMATALES)

М.В. Ремизова, Д.Д. Соколов

Remizowa M.V., Sokoloff D.D. FRUIT STRUCTURE IN *SHEUCHZERIA PALUSTRIS* (SHEUCHZERIACEAE, ALISMATALES). The fruits of *Scheuchzeria* have been traditionally described as (multi-) follicles. The follicular interpretation was based mainly on visual investigation of mature fruits or on interpreting the gynoecium of *Scheuchzeria* as being apocarpous. Detailed anatomical studies of gynoecium have shown that a short symplicate zone (paracarpous region) is developed at the gynoecium base. The ovules (two per carpel) are attached in the symplicate zone. Data on gynoecium anatomy doubted the follicular interpretation of *Scheuchzeria* fruit. In our study, we traced the process of fruit dehiscence and investigated possible anatomical mechanisms for this. During fruit maturation, the ventral carpel slits in the symplicate zone postgenitally fuse to give a syncarpous trilocular ovary. The seeds while increasing their size became shifted in the free parts of carpels. The free parts themselves enlarge and became bent backwards to expose the ventral slits. The symplicate zone remains short. In the mature fruit, it is almost indistinguishable and can be revealed only using anatomical approach. The fruit typically dehisces both along the ventral slit and the dorsal vein resulting in separation of two valves. Here, we reported the formation of the valves apparently for the first time. The anatomical structures that provide fruit dehiscence are strands of sclerenchyma armoring the vascular bundles and the parenchymatous sheath of the dorsal vein. The latter consists of small thin-walled cells. In terms of structure, the fruit can be treated as a capsule. Visually, it behaves as a follicle with both dorsal and ventral carpel dehiscence, which is unusual for typical follicles. *Scheuchzeria* is the only known member of tepaloid alismatids that possesses typical syncarpous gynoecium of plicate carpels. Other well-investigated members of the group develop apocarpous gynoecia (sometimes with carpels united *via* floral centre) and/or possess ascidiate carpels.

Порядок Alismatales (частухоцветные) в его современном понимании – один из немногих порядков однодольных растений, представители которого демонстрируют большую вариабельность плана строения цветка. Наряду с вариациями мерности и полноты цветка частухоцветные обладают ещё одной особенностью – гинецей многих представителей этого порядка апокарпный (Cronquist, 1981; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009; Igersheim et al., 2001). Неустоявшийся план строения цветка часто связывают с базальным положением частухоцветных в системе однодольных растений. Наличие апокарпии также ранее рассматривали как примитивную особенность. Однако исследования последних лет показали, что апокарпия у всех однодольных, включая и частухоцветные, вторична (Chen et al., 2004; Endress, Doyle, 2009; Remizowa et al., 2010; Sokoloff et al., 2013).

Scheuchzeria, единственный представитель семейства Scheuchzeriaceae (шейхцеривые), – один из немногих родов Alismatales, цветки которого обычно имеют типичное для однодольных строение, т.е. они тримерные пентациклические. Гинецей *Scheuchzeria* обычно описывают как апокарпный, а развивающийся плод – как трёхлисточку (Cronquist, 1981; Tomlinson, 1982; Цвелёв, 1982; Posluszny, 1983; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009). Более подробно плод *Scheuchzeria* исследован в монографии А.В. Боброва с соавторами (Бобров, Меликян, Романов, 2009). Авторы определяют плод *Scheuchzeria* как 3(6)-мерную циклическую листовку с раскрытием плодолистиков по брюшному шву. Гистологически стенка плода состоит из экзо-

карпия, представленного наружной эпидермой плодолистика, многослойного паренхимного мезокарпия и лигнифицированного однослойного эндокарпия, соответствующего внутренней эпидерме плодолистика. А.В. Бобров с соавторами не описывают особенности анатомии плода в разных его частях и анатомические механизмы его вскрывания.

Наиболее распространённая версия строения гинецея и плода *Scheuchzeria*, тем не менее, не верна. Тонкие анатомические исследования, выполненные ещё в первой половине прошлого века, показали, что в гинецее *Scheuchzeria* во время цветения имеется очень короткий базальный паракарпный участок, который при внешнем осмотре практически незаметен, так как скрыт за основаниями тычинок и листочков околоцветника (Eber, 1934; Uhl, 1947). Это наблюдение было подтверждено А. Игерсхаймом с соавторами (Igersheim et al., 2001). Строение гинецея *Scheuchzeria* можно описать следующим образом. Гинецей тримерный, из сросшихся при основании плодолистиков, завязь верхняя. Помимо типичного гинецея из трёх плодолистиков, в пределах одного и того же соцветия можно встретить цветки с 2 или 4–6 плодолистиками. У плодолистика развита только пликатная зона. Базальный паракарпный участок завязи представлен симпликатной зоной (срастание между плодолистиками конгенитальное). Остальная (апокарпная) часть гинецея сформирована асимпликатной зоной. Семяпочки, по две на плодолистик, прикрепляются в симпликатной зоне. При образовании плода обе семяпочки преобразуются в семена или только одна из них развивается в полноценное семя. Так как семена очень крупные, то большая их часть расположена в свободной части плодолистика. Очевидно, что плод, развивающийся из такого гинецея, нельзя называть многолистовой (см. Serbanescu-Jitariu, 1966). Настоящее исследование посвящено анатомическому исследованию плода *Scheuchzeria* и установлению его типа.

Материалы и методы

Соцветия *Scheuchzeria* на разных стадиях от цветения до созревания плодов были собраны в течение всего сезона в окрестностях Звенигородской биостанции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (карьер Сима). Материал был зафиксирован и хранился в 70% спирте. Анатомические срезы были сделаны от руки и обработаны флороглюцином и соляной кислотой для выявления одревесневших тканей. Полученные временные препараты были сфотографированы с помощью цифровой камеры, установленной на световом микроскопе Zeiss AxioPlan 2. Фотографии срезов были обработаны в программе AdobePhotoshop.

Результаты

Следует отметить, что в исследованной нами популяции гинецеем из трёх плодолистиков обладает лишь относительно небольшая часть цветков. Чаще попадаются цветки с большим числом плодолистиков. Однако и в этом случае все плодолистики, как правило, располагаются в один круг. При этом не все они имеют одинаковые размеры – «дополнительные» плодолистики обычно менее развиты и иногда не содержат семян. У части таких цветков, особенно если гинецей состоит из 5–6 плодолистиков, наблюдаются разного рода отклонения в формировании гинецея. Как правило, эти отклонения связаны с неполным зарастанием брюшных швов у части плодолистиков и/или вытеснением одного или двух плодолистиков за пределы круга. В последнем случае наблюдаются и нарушения в формировании ценокарпной области.

Плод *Scheuchzeria* сухой. Во время цветения брюшные швы плодолистиков обращены к центру цветка. Рыльца расположены на спинной стороне плодолистиков, т.е. обращены наружу, что облегчает ветроопыление. По мере созревания плода плодолистики отгибаются наружу так, что брюшные швы становятся обращёнными вверх, формируя трёхлучевой узор. В симпликатной зоне брюшные швы плодолистиков зарастают – завязь становится вторично синкарпной (рис. 1). Образующийся плод звёздчатый, внешне похожий на плод *Illicium*. При вскрывании плода у каждого плодолистика в медианной плоскости отделяются две створки – происходит расхождение брюшного шва сверху и разлом тканей вдоль спинной жилки снизу. В результате семена высыпаются, а на растении остаётся «каркас» плода, состоящий из цветоложа и спинных жилок с прикрепленными к ним рыльцами. Мелкие аномальные плодолистики, не содержащие семян или имеющие недоразвитые семена, могут не вскрываться.

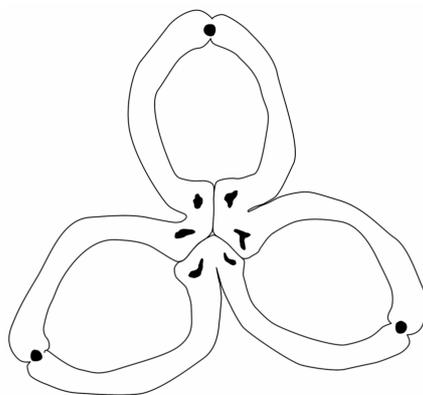


Рис. 1. Схема строения плода в симпликатной зоне (срез проходит выше уровня прикрепления семян)

Чёрным показаны проводящие пучки вместе с их склеренхимной обкладкой.
Латеральные проводящие пучки не показаны

Возможны и другие варианты, которые реализуются при нарушении благоприятных для нормального вскрывания условий. Вероятно, это происходит при повышенной влажности воздуха или при попадании соцветия в воду. Например, каждый плодолистик вскрывается только по брюшному шву. Семена в этом случае долгое время остаются на растении – вплоть до начала следующего сезона. За это время, по крайней мере, у части плодов происходит раскрывание плодолистика и по спинной жилке. Возможен и противоположный вариант, который можно наблюдать у соцветий, попавших в воду. У плодолистика отделяется область спинной жилки, но расхождения брюшного шва не происходит. Гинецей распадается на плодики по числу плодолистиков. Такие отделившиеся части можно обнаружить плавающими по поверхности и в толще воды. Неизвестно, сохраняется ли жизнеспособность семян в двух описанных выше нетипичных случаях раскрытия плода.

Семена в каждом плодолистике, если их 2, лежат в медианной плоскости одно над другим, их микропиле обращено к центру цветка, расположены они при этом зеркально симметрично, т.е. рафе семян смотрят в противоположные стороны. В незрелом плоде, пока плодолистики ещё не изменили свою форму, формирующиеся семена лежат в трансверсальной плоскости рядом друг с другом параллельно цветоложу. Затем

по мере увеличения размера семян одно из них оказывается над другим. Сам плодолистик, оставаясь относительно узким и не позволяя оставаться семенам в их исходном положении, путём неравномерного роста на брюшной стороне искривляется, выставляя брюшной шов наружу. Конечная длина створки плодолистика лишь немного превышает длину семян, а её высота определяется суммарным диаметром двух семян. Таким образом, семена внутри створок упакованы относительно плотно.

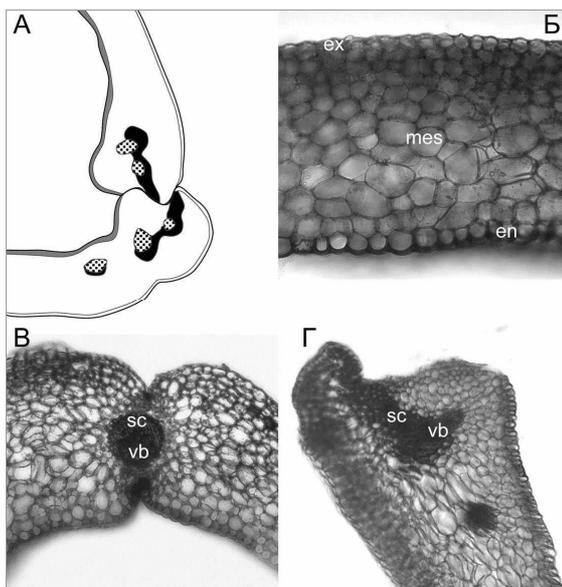


Рис. 2

Гистология стенки плода
в апокарпной области:

А – схема строения стенки плода
в области брюшного шва;
Б – участок перикарпия;
В – перикарпий в области спинной
жилки;
Г – область брюшного шва у вскрыв-
шегося плода.

На схеме серым показан эндокарпий,
чёрным – склеренхимные обкладки про-
водящих пучков, точками – проводящие
ткани, тонкая чёрная линия отграничива-
ет экзокарпий.

На фотографиях:

en – эндокарпий, ex – экзокарпий,
mes – мезокарпий,
sc – склеренхимная обкладка
проводящего пучка,
vb – проводящий пучок

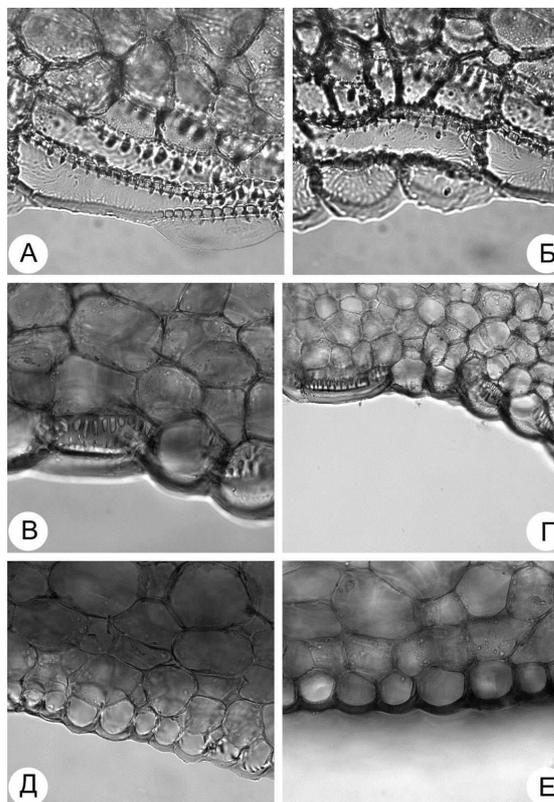
Гистологически стенка плода как в апокарпной, так и в синкарпной части состоит из экзокарпия, представленного однослойной эпидермой, паренхимного многослойного мезокарпия и однослойного эндокарпия (рис. 2). В материале, собранном в августе, одревеснение стенок клеток эндокарпия очень слабое или не наблюдается. Клетки эндокарпия относительно короткие и имеют неравномерно утолщённые стенки. Наибольшей толщины достигает периклиная стенка, обращённая в полость плодолистика. Антиклинальные стенки более тонкие и имеют многочисленные крупные лестнично расположенные поры (рис. 2, 3). В стенке плодолистика, помимо брюшных и спинного проводящих пучков, могут быть развиты несколько дополнительных латеральных пучков. Каждый из проводящих пучков армирован со стороны флоэмы склеренхимными волокнами с толстыми одревесневающими оболочками. У брюшных пучков массивы склеренхимы обращены в сторону брюшного шва и иногда доходят практически до экзокарпия (рис. 2). Раскрывание плодолистика в области брюшного шва, по-видимому, во многом обеспечивается напряжением в склеренхимных тяжах, сопровождающих проводящие пучки. Раскрывание плодолистика облегчается также непрочностью постгенитального зарастания брюшного шва. Линия постгенитального срастания хорошо видна в невскрывшемся плодолистике. В области спинной жилки с адаксиальной и абаксиальной сторон мезокарпий значительно уже, чем на остальном протяжении перикарпия, что приводит к формированию двух желобков, идущих по внешней и внутренней поверхностям плодолистика (рис. 1, 2). У спинного проводящего пучка, помимо расположенного со стороны флоэмы массива склеренхимных

волокон с толстыми одревесневающими стенками, развита мелкоклеточная обкладка из тонкостенных паренхимных клеток. При отделении створок спинная жилка высвобождается посредством разрыва в мелкоклеточной ткани, вызванного, по всей вероятности, напряжением в склеренхимном тяже.

Рис. 3

Детали строения эндокарпия на поперечных срезах гинецея в апокарпной области:

А, Б – клетки эндокарпия с поверхности, поры в антиклинальных стенках видны в сечении;
 В, Г – клетки эндокарпия с поверхности, поры в антиклинальных стенках видны в плане;
 Д, Е – клетки эндокарпия в поперечном разрезе, хорошо видна толщина наружной периклинальной стенки



Обсуждение

Порядок Alismatales (APG III, 2009), к которому принадлежит *Scheuchzeria*, помимо недавно перемещённых в него на основании молекулярных данных семейств Tofieldiaceae и Agaceae, содержит две крупные клады – так называемые алисматиды с двойным околоцветником и алисматиды с простым околоцветником. Эти две группы образуют «ядро» алисматид. В кладе алисматид с простым околоцветником *Scheuchzeria* является сестринской группой по отношению ко всем остальным семействам кроме Arnogetonaceae (Pies et al., 2013; Les, Tippery, 2013). Многосемянные ценокарпные и гемиценокарпные плоды, состоящие из целиком пликтатных плодолистиков (часто с ламинарной плацентацией и нижней завязью) встречаются у алисматид с двойным околоцветником (Kaul, 1976; Cronquist, 1981; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009; Igersheim et al., 2001). Однако ничего даже отдалённо похожего на плод *Scheuchzeria* эти растения не образуют. Кроме того, базальная часть гинецея алисматид с двойным околоцветником при верхней завязи не бывает одногнёздной.

Среди алисматид с простым околоцветником преобладают растения с асцидиатными односемянными плодолистиками, собранными в апокарпные гинецеи. Если

такого устройства плодолисточки сростаются, то срастание происходит через флоральный центр, как в семействе Juncaginaceae (Cronquist, 1981; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009; Igersheim et al., 2001). У последних плод распадается на односемянные части по числу фертильных плодолисточков. Единственное в этой группе семейство, помимо шейхцериевых, с целиком пликатными плодолисточками – *Aponogetonaceae* (Igersheim et al., 2001). Плодолисточки *Aponogeton* часто содержат только 2 семяпочки, ориентированные на стадии цветения так же, как и у *Scheuchzeria*. Плодолисточки некоторых *Aponogeton* на очень короткое расстояние сростаются при своём основании конгенитально, предположительно, через флоральный центр (Igersheim et al., 2001). Симпликатной зоны не образуется. Во время цветения плодолисточки *Aponogeton* почти соприкасаются брюшными швами, однако по мере созревания, как и у *Scheuchzeria*, отгибаются назад, выставляя брюшные швы наружу. Плоды большинства *Aponogeton* – настоящие трёхлисточки (Cronquist, 1981; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1997, 2009; Igersheim et al., 2001).

Гинецей с развитыми симпликатной и асимпликатной зонами и верхней завязью в порядке частухоцветные известен только у *Harperocallis* и *Isidrogalvia* из семейства Tofieldiaceae (Remizowa et al., 2011). Отличие этих родов от *Scheuchzeria* состоит в том, что в гинецее развита также и синасцидиатная зона, каждый плодолисточек содержит более 2 семян и прикреплены они не только в симпликатной, но и в асимпликатной зоне, где плодолисточки сростаются постгенитально. В пликатной зоне при постгенитальном зарастании брюшных швов образуется синкапный участок гинецея, в противном случае – паракарпный. Апокарпный участок в гинецее *Harperocallis* и *Isidrogalvia* представлен только верхней частью стилодиев с рыльцами. Плод *Harperocallis* и *Isidrogalvia* – септицидная коробочка (Cruden, 1991; Zomlefer, 1997), причём плодолисточки расходятся почти до основания (а в случае постгенитального замыкания брюшных швов расходятся и они). Последовательность раскрытия плода обратна той, которая в морфогенезе приводит к образованию гинецея.

Исходя из структуры гинецея *Scheuchzeria*, в котором несомненно присутствует хотя и короткая, но всё же достаточно выраженная симпликатная зона, определять тип плода как трёхлисточку невозможно. Обычно вскрывающиеся многосемянные плоды с выраженным срастанием плодолисточков описывают как коробочки. У таких коробочек может быть выражен и апокарпный участок (гемицепокарпные коробочки), в котором иногда располагается часть семян. Поэтому, основываясь только на структуре гинецея, плод шейхцерии можно было бы отнести к гемисинкарпным (брахисинкарпным) коробочкам (Serbanescu-Jitariu, 1966).

Своеобразие плода *Scheuchzeria* заключается в том, что семена, изначально располагающиеся в паракарпном участке завязи, по мере формирования плода оказываются в апокарпной области (при этом сам паракарпный участок из-за постгенитального замыкания брюшных швов начинает выглядеть как синкарпный). Несмотря на то что семена прикреплены именно в паракарпном участке, в дальнейшем функционировании плода этот участок фактически не принимает участия. Основные события сосредоточены в апокарпной области, где происходит раскрытие каждого плодолисточка. До начала раскрытия плода он действительно напоминает многолисточку. Однако в типичных многолисточках каждый плодик раскрывается только по брюшному шву, вдоль которого и прикреплены семена. В монографии А.В. Боб-

рова с соавторами (Бобров, Меликян, Романов, 2009) приведена схема гистологического устройства стенки плодика в многолисточке. Этой схеме, в целом, удовлетворяет и *Scheuchzeria*. Помимо раскрывания по брюшному шву, для многолисточков характерен лигнифицированный однослойный эндокарпий. На нашем материале лигнификация эндокарпия слабая, хотя стенки клеток утолщены. Сами клетки достаточно короткие и сообщаются друг с другом посредством многочисленных широких пор на антиклинальных стенках, в то время как в типичных волокнах поры более узкие.

Нечто напоминающее поведение отдельного плодолистика шейхцерии можно наблюдать в плодах некоторых Magnoliaceae, в частности *Magnolia* (см. Cronquist, 1981; Романов, 2004). В многолисточках магнолиевых расположенные по спирали малосемянные плодики прирастают большей частью вентральной поверхности к сильно вытянутому цветоложу. Раскрывание плодиков может происходить как дорзально, где при этом иногда обособляется спинная жилка, так и по брюшному шву в свободной от срастания с цветоложем части. При дорзальном раскрытии плодика у *Magnolia* вычленению спинной жилки способствует её паренхимная обкладка (Романов, 2004), что можно наблюдать и у *Scheuchzeria*. Образуются две створки, которые в отличие от плода *Scheuchzeria* не опадают. Раскрывание плодиков на две створки происходит в многобобах. Однако в типичном бобе не происходит отделение области спинной жилки, т.е. плодики раскрываются «без остатка». Исключение составляют так называемые рамчатые бобы, у которых после отделения створок или односемянных члеников остаётся рамка, образованная брюшными и спинными частями плодолистиков. Таким образом, функционирование плода *Scheuchzeria* сходно с полимерными сухими апокарпными плодами, но имеет ряд своеобразных черт.

Интересно отметить, что при разграничении ценокарпных и апокарпных гинецеев и плодов некоторые авторы ключевым моментом в признании истинной ценокарпии считали наличие в гинецее конгенитальных срастаний (см. например, Leinfellner, 1950). Постгенитальная синкарпия не признавалась «истинной», так как на начальных этапах своего развития гинецей несёт черты апокарпии. Согласно этой теории, все гинецеи с только постгенитальным срастанием между плодолисточками следует рассматривать как апокарпные. С этой точки зрения гинецей *Scheuchzeria*, в сущности функционирующий как апокарпный, таковым признавать не следует, так как семязпочки расположены в симпликатной (пусть и очень короткой!) зоне гинецея. Так как длина этой зоны с возрастом плода если и увеличивается, то незначительно, формирующиеся крупные семена вынуждены «переместиться» в крупные и со временем всё увеличивающиеся стилодии.

Нами установлено, что в ряде случаев плодолисточка шейхцерии отделяются при диссеминации целиком, заключая семена. Образование отделяющихся от верхнего ценокарпного плода частей, как правило, односемянных и невскрывающихся, хорошо известно и в других группах растений. «Перемещение» семян в отделяющиеся односемянные части-эремы характерно для ценобиев Boraginaceae и Lamiaceae. Разница представителей этих семейств с *Scheuchzeria* состоит в том, что при неравномерном росте плодолисточка у Boraginaceae и Lamiaceae увеличивается не весь плодолистик целиком, а только те его части, которые непосредственно окружают будущие семена, сами семена при этом остаются рядом друг с другом. Эрем, кроме того, что содержит единственное семя, равен половине плодолисточка, а не целому

плодолистику. У *Ochna* (Ochnaceae: Malpighiales) образуются односемянные, окружённые околоплодником отделяемые части плода, образуемые каждым из плодолистиков. У всех вышеперечисленных двудольных растений верхушка отделяемой части не соответствует морфологической верхушке плодолистика, как это характерно для *Scheuchzeria*. Неравномерный рост плодолистиков у Ochnaceae, Boraginaceae и Lamiaceae приводит к образованию так называемых гинобазических столбиков.

В целом, по нашему мнению, плод *Scheuchzeria* отличается большим морфологическим своеобразием и не находит чётких аналогов, по крайней мере среди представителей порядка Alismatales. Это согласуется с точкой зрения о выделении рода в монотипное семейство.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 14-04-31271 мол_а).

Литература

Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: Либроком. – 400 с.

Романов М.С. 2004. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка Magnolianaе. – Дисс... канд. биол. наук. – М. – 366 с.

Цвелёв Н.Н. 1982. Семейство шейхцериевые (Scheuchzeriaceae) // Жизнь растений. – М.: Просвещение. – Т. 6. С. 26–28.

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 161. P. 105–121.

Chen J.-M., Chen D., Gituru W.R., Wang Q.-F., Guo Y.-H. 2004. Evolution of apocarpy in Alismatidae using phylogenetic evidence from chloroplast *rbcL* gene sequence data // Bot. Bull. Acad. Sin. Vol. 45. P. 33–40.

Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia Univ. Press. – 1262 p.

Cruden R.W. 1991. A revision of *Isidrogalvia* (Liliaceae): Recognition of Ruiz and Pavón's genus // Syst. Bot. Vol. 16. P. 270–282.

Dahlgren R.M., Clifford H.T., Yeo P.F. 1985. The families of the monocotyledons. – Berlin: Springer. – 520 p.

Eber E. 1934. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae // Flora. Bd. 127. S. 273–330.

Endress P.K., Doyle J.A. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations // Amer. J. Bot. Vol. 96. P. 22–66.

Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 136. P. 1–65.

Iles W.J.D., Smith S.Y., Graham S.W. 2013. A well-supported phylogenetic framework for the monocot order Alismatales reveals multiple losses of the plastid NADH dehydrogenase complex and a strong long-branch effect // Early Events in Monocot Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press. – P. 1–28.

Kaul R.B. 1976. Conduplicate and specialized carpels in the Alismatales // Amer. J. Bot. Vol. 63. P. 175–182.

Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Zeitschrift. Bd. 97. S. 403–436.

Les D.H., Tippery N.P. 2013. In time and with water... the systematics of alismatid monocotyledons // Early Events in Monocot Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press. – P. 118–164.

- Posluszny U.* 1983. Re-evaluation of certain critical relationships in the Alismatidae: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 70. P. 925–933.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Campbell L.M., Stevenson D.W., Rudall P.J.* 2011. *Harperocallis* is congeneric with *Isidrogalvia* (Tofieldiaceae, Alismatales): Evidence from comparative floral morphology // Taxon. Vol. 60. No 4. P. 1076–1094.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* 2010. Evolutionary history of the monocot flower // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 97. No 4. P. 617–645.
- Serbanescu-Jitariu G.* 1966. Considérations sur le gynécée et le fruit de *Scheuchzeria palustris* L. // Rev. Roumaine Biologie. Sér. Botanique. T. 11. P. 435–439.
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J.* 2013. Is syncarpy an ancestral condition in monocots and core eudicots? // Early Events in Monocot Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press. – P. 60–82.
- Takhtajan A.L.* 1997. Flowering plants. – New York: Columbia University Press. – 643 p.
- Takhtajan A.L.* 2009. Diversity and classification of flowering plants. – New York: Springer Science. – 906 p.
- Tomlinson P.B.* 1982. Anatomy of the Monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae). – Oxford: Clarendon Press. – 559 p.
- Uhl N.* 1947. Studies in the floral anatomy and morphology of certain members of the Helobiae. – Ph. D. Thesis of Cornell University. Ithaca, New York. – 137 p.
- Zomlefer W.B.* 1997. The genera of Tofieldiaceae in the Southeastern United States // Harvard Pap. Bot. Vol. 2. P. 179–194.

ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН СОРНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ POLYGONACEAE (КРОМЕ RUMEX) ФЛОРЫ БЫВШЕГО СССР¹

А.А. Симонова

Simonova A.A. DIAGNOSTIC CHARACTERS OF FRUITS AND SEEDS OF WEEDY REPRESENTATIVES OF POLYGONACEAE (EXCEPTING *RUMEX*) OF THE FLORA OF FORMER USSR WITH THE IDENTIFICATION KEYS. Diaspores of weedy species of *Atraphaxis*, *Fagopyrum*, *Polygonum* s. latiss. and *Rheum* of the former USSR flora are described and illustrated. Their main diagnostic characters are revealed. The identification keys are made.

Сорные растения имеют немалое экономическое значение в современных условиях. Несмотря на всё развитие агротехники, посеvy и посадки сельскохозяйственных культур по-прежнему подвержены засорению сорняками, что снижает урожай и соответственно рентабельность производства сельскохозяйственной продукции. Многим сорным видам присуще формирование семенных банков в почве, вследствие чего десятилетиями сохраняется возможность засорения культур даже при самой тщательной очистке посевного материала. Многие сорные виды выработали морфобиологические приспособления, затрудняющие отделение их плодов или семян от таковых культивируемых растений. Эти особенности не только осложняют освобождение сельскохозяйственных угодий от сорняков, но и могут привести к снижению потребительских качеств урожая или полной его непригодности из-за содержания в плодах либо семенах сорняков ядовитых, репеллентных и т.п. веществ. Таким образом, организация эффективного сельского хозяйства требует регулярного обследования почв сельскохозяйственных угодий, семенного материала и продукции растениеводства на предмет состава и количества семян сорных видов для контроля качества и разработки методов и машин для их очистки от засорения семенами сорняков.

Сорные виды, как правило, обладают выраженными ценофобными свойствами, что делает их активными инвазийными растениями. Их расселение не только чревато нарушениями и даже разрушением аборигенных экосистем, но и может быть опасным для здоровья населения. Поэтому весьма актуально своевременно выявлять зачатки сорных видов в поступающих в страну материалах и товарах. Такими зачатками в первую очередь являются зрелые плоды и семена, поскольку именно с семенным размножением чаще всего связано лавинообразное распространение инвазийных растений. Соответственно умение отличать семена и плоды чужеродных видов от таковых аборигенных ценофобов – непременное условие эффективной работы карантинной службы страны.

Таким образом, определение видовой принадлежности дисперсных диаспор сорных растений весьма актуально для сельского хозяйства, природоохранной деятельности, изучения популяционной биологии и демографии сорных видов, а также в инвазионной биологии. Совершенно очевидно, что надёжное определение дисперсных диаспор невозможно без детального знания их диагностических признаков.

Из примерно 320 видов гречишных, зарегистрированных на территории б. СССР, 87 видов квалифицируют как сорные или склонные к сорничанью (Флора

¹ Статья подготовлена по материалам дипломной работы, выполненной под руководством проф. Н.Н. Кадена в 1963–1964 гг.

СССР, 1936). Однако лишь немногие из них включены в специальные определители сорных растений по плодам и семенам – 11 (Майсурия, Атабекова, 1931), 12 (Леньков, 1932) и 15 (Доброхотов, 1961) видов. Данные о строении диаспор сорных гречишных в обычных определителях (Флора СССР, 1936; Маевский, 1954) и работах по систематике гречишных (Ворошилов, 1954) весьма скудны либо носят слишком общий характер.

Цель настоящей работы состояла в подробном иллюстрированном описании диаспор сорных Polygonaceae кроме Rumecoideae флоры б. СССР и составлении ключей для определения родовой и видовой принадлежности их дисперсных диаспор.

Материал и методы

Морфология и анатомия плодов сорных гречишных были исследованы в 1963–1964 гг. на материале карпологических коллекций кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР, а также предоставленном В.Н. Ворошиловым.

Для выявления морфологических диагностических признаков диаспор зрелые сухие плоды были исследованы *in toto* под стереоскопическим бинокулярным микроскопом МБС-1 при увеличении 20×. Под бинокулярным микроскопом изучено также анатомическое строение плодов на их продольных и поперечных через средину срезах.

Результаты

Polygonaceae Juss.

Плоды гречишных односемянные, невскрывающиеся, в большинстве случаев сухие, в разной степени заключённые в сохраняющийся при зрелом плоде высохший околоцветник. Их классифицируют как верхние лизикарпные орешки. Для плода многих представителей характерен так называемый перикладий (*pericladium*), представляющий собой нижние части листочков околоцветника и тычинок, приросшие к карпофору и с трудом отделяемые от основания орешка (Velenovsky, 1910).

Плодоножки у исследованных видов 0,30–12 мм длиной и 0,50–0,25 мм в диаметре; светло-бежевые, зелёные, розоватые, бурые или коричневые, матовые либо слабо блестящие; прямые или слегка изогнутые; направленные вверх или вниз; равномерной толщины или иногда вверху либо внизу расширенные; в сечении округлые, овальные или округло-треугольные; почти гладкие, шероховатые, мелкоребристые, морщинистые или бугорчатые; голые или опушённые мельчайшими волосками. У всех изученных видов кроме *Polygonum linicola* Sutulow на плодоножке вблизи плода или на некотором расстоянии от него находится сочленение. При диссеминации орешек отделяется по сочленению и распространяется баллисто-, анемо- или барохорно. У *P. linicola* плодоножка без сочленения.

Перикладий 0,2–10 мм длиной, чашевидный, в основании усечённый или округлённый, в сечении овальный, округлый или треугольный.

Рубчик перикладия светло-жёлтый или белый; 0,08–0,60 мм в длину и 0,06–0,40 мм в поперечнике; почти округлый, овальный, округло- или овально-треугольный, не выступающий, слегка или сильно выступающий.

Листочки околоцветника, сохраняющиеся при плоде, в числе 5–6; светло-бежевые, зеленоватые, жёлтые, розовые, светло-коричневые или бурые, одноцветные либо с белым, розовым или оранжевым краем; более или менее одинаковые,

1,5–10×0,8–5 мм, либо наружные заметно мельче внутренних – соответственно 0,5–4×0,2–2,5 мм и 1,5–9×0,7–8 мм. Они бывают округлыми, овальными, продолговато-овальными и продолговато-ланцетными; острыми или притуплёнными; иногда с килем; без крыловидных выростов либо внутренние или наружные с крыловидными выростами; с желвачком или без желвачка; с сидячими желёзками или без желёзок. Листочки околоцветника свободные до перикладия или в основании сросшиеся в трубку длиной 0,1–2,5 мм; плотно или неплотно налегающие друг на друга; с хорошо или слабо ветвящимися жилками; гладкие, морщинистые, бугорчатые или ребристые; голые.

Орешек размером 1,3–20×0,1–0,4 мм; округлый, овальный, треугольный или неправильной формы; светло-жёлтый, белый или светло-бежевый; обычно закрытый листочками околоцветника.

Основание столбика 0,02–0,50 мм длиной; цилиндрическое или конусовидное; остающееся при зрелом плоде (часто с 2–3 рыльцами на верхушке) либо опадающее. Реже 3 сидячих рыльца, остающихся или опадающих.

Семя атропное, прямостоячее, выполняющее полость перикарпия и большей частью плотно прилегающее к нему, цельное или разделённое на сегменты. Эндосперм мучнистый, зародыш прямой или согнутый. Семядоли узкие или широкие листовидные, складчатые или нескладчатые. Корешок верхний.

Ключ для определения родов сорных гречишных по плодам

- 1 Листочки околоцветника, охватывающие плод.....2
- + Листочки околоцветника, не охватывающие плод..... 3
- 2 Листочков околоцветника 5, одинаковой длины, от перикладия свободных или сросшихся в основании в трубку, травянистых, тонких, плёнчатых либо с кожистым крылом по средней жилке; плод трёхгранный, шаровидный или округло-овальный*Polygonum* L. s. latiss.
- + Листочки околоцветника разной величины, плод трёхгранный 4
- 3 Листочков околоцветника 6, наружные мелкие, чаще отогнутые или отсыхающие, внутренние – разрастающиеся, на спинке один из них или все с желвачками либо без желвачков, обычно кожистые.....*Rumex* L.
- + Листочков околоцветника 4–5, 2 наружных более мелкие, вниз отогнутые, 2–3 внутренних – более крупные, плёнчатые..... *Atraphaxis* L.
- 4 Плод из 3–5 плодолистиков, 6,5–20,0×5,0–1,08 мм (без крыльев, размер которых 5,0–7,0×3,0–6,0 мм), по рёбрам с крылом 0,9–6,0 мм шириной; зародыш прямой, корешок 0,9–1,5×0,4–0,7 мм; семядоли 2,0–3,0×1,2–2,0×0,25–0,45 мм; эндосперм руминированный*Rheum* L.
- + Плод 4,0–7,5×2,5–4,8 мм, резко трёхгранный или с тупыми и городчатыми рёбрами, по рёбрам без крыла; зародыш прямой с корешком 1,2–1,5×0,30–0,45 мм; семядоли листовидные, вдоль сложенные, 2,5–3,0×3,5 мм; эндосперм мучнистый, неруминированный*Fagopyrum* Mill.

Род *Rheum* L.

Плодоножка 2,00–3,50×0,15–0,20 мм, чаще слегка изогнутая, в сечении почти округлая, мелко-ребристая или шероховатая, светло-коричневая, слегка блестящая, голая.

Перикладий 2–4 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании почти цилиндрический, усечённый.

Рубчик перикладия 0,15–0,30 мм длиной, овальный или почти округлый, светло-жёлтый, выступающий.

Листочки околоцветника одинаковой величины, 1,5–3,5(–4,0)×1,0–2,2 мм либо наружные 1,0–1,3×0,4–0,5 мм, внутренние 1,5–2,0×0,5–0,7 мм; свободные от перикладия, мелкобугорчатые, морщинистые, шероховатые, с хорошо выраженными или малозаметными жилками, желтоватые, зеленоватые, бежевые или коричневые, слабо блестящие или матовые, прилегающие к плоду, голые.

Плод 6,5–20,0×5,0–18,0 мм, из 3–5 плодолистиков, овальный, обратно- или широкояйцевидный (без крыльев – 5–7×3–6 мм, широкояйцевидный), мелкобугорчатый, морщинистый, тёмно-бурый или почти чёрный, матовый или блестящий, по рёбрам с крылом 0,9–6,0 мм шириной, коричневым, тёмно-красно-бурый или розовым, слегка блестящим, мелкоморщинистым, с жилкой по краю или на некотором расстоянии от него, либо совсем без крыла.

Плодовый рубчик неправильной формы, прикрытый основаниями крыльев.

Основание столбика опадающее.

Семя 4,0–6,0×3,0–3,5 мм, трёхгранное, разделённое на сегменты или с вогнутыми гранями, сверху с овально-цилиндрическим корешком 1–1,3 мм длиной, внизу суженное, закруглённое или вогнутое, морщинистое или мелкоячеистое, буровато- или тёмно-коричневое, матовое или слабо блестящее.

Эндосперм руминированный, на поперечном срезе с трёхлопастными сегментами против рёбер и 1–3 сегментами против граней или звёздчатый с неглубокими (0,30–0,45 мм) бороздками против средней линии граней.

Зародыш (рис. 1, Г) прямой, семядоли 2,0–3,0×1,2–2,0×0,25–0,45 мм, широкие, листовидные, прилегающие, корешок 0,9–1,5×0,4–0,7 мм, цилиндрически-конусовидный.

Секция *Deserticola* (Maxim.) A. Los.

R. tataricum L. f. (рис. 1)

Плодоножка 2,00–3,00×0,15–0,20 мм, слегка изогнутая, в сечении почти округлая, шероховатая, светло-коричневая, слегка блестящая, голая. *Перикладий* 2–3 мм длиной, в основании почти цилиндрический, усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,25–0,30 мм длиной, почти округлый, светло-жёлтый, выступающий. *Листочки околоцветника* 2,5–3,0×1,2–1,5 мм, продолговато-овальные, морщинистые, шероховатые, с 3–5 бурыми жилками, желтоватые, желтовато-зелёные, почти матовые, голые. *Плод* 10–12×7–10 мм (без крыльев – 5,0–6,5×4,0–4,5 мм), из 3–4 плодолистиков, трёх- или четырёхгранный, в сечении в виде равнобедренного треугольника или прямоугольника, мелкоморщинистый, тёмно-бурый или почти чёрный, тусклый, по рёбрам с крыльями 1,0–1,5 мм шириной, внизу сердцевидный, сверху суженный, тёмно-красно-бурый, слегка блестящий, с жилкой по самому краю. *Плодовый рубчик* неправильной формы, прикрытый основаниями крыльев. *Семя* 4,0–6,0×3,0–3,5 мм, трёхгранное, разделённое на 3 сегмента, продольно-бороздчатое, сверху с выступающим между сегментами овально-цилиндрическим корешком 1,0–1,3 мм длиной, внизу резко суженное, закруглённое, морщинистое, тёмно-коричневое, матовое. *Эндосперм* руминированный, на попереч-

ном срезе с трёхлопастными сегментами против рёбер и 1–3 сегментами против граней. Зародыш с семядолями 2,50–3,00×1,70–2,00×0,25–0,30 мм, корешок 1,2–1,5×0,5–0,7 мм.

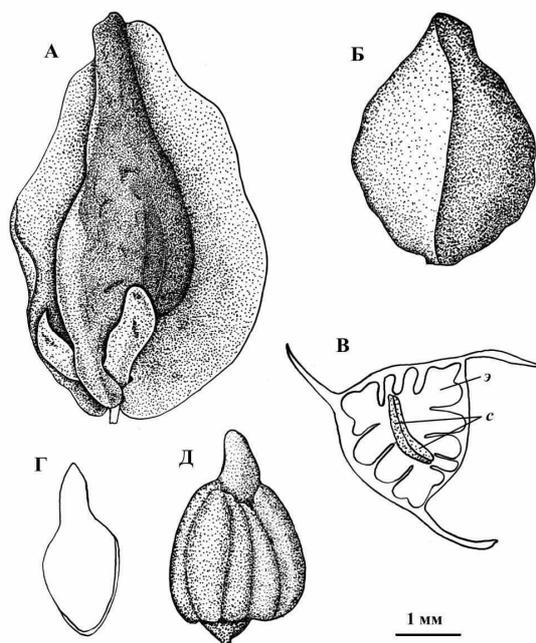


Рис. 1. Диаспоры *Rheum tataricum*

А – внешний вид плода; Б – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
В – поперечный срез плода; Г – зародыш; Д – внешний вид семени:
с – семядоли; э – эндосперм

R. rupestre Litv. ex Losinsk.

Описание диаспор этого вида неполное, так как в нашем распоряжении были плоды без плодоножек с повреждёнными вредителями семенами.

Перикладий 2,5–3,5 мм длиной, в основании усечённый. Листочки околоцветника 1,5–3,5×1,0–2,2 мм, продолговато-овальные, шероховатые или мелкоребристые, коричневатые, слабо блестящие. Плод 9,0–20,0×8,0–18,0 мм (без крыльев – 6,0–7,0×3,0–3,5 мм), широкояйцевидный, морщинистый, тёмно-бурый, почти матовый; по рёбрам с крыльями 1,5–6,0 мм шириной, слегка волнистыми, вверху сужеными, внизу глубоко-сердцевидными, мелкоморщинистыми, розовыми или светло-бежевыми, слабо блестящими, с жилкой, проходящей на расстоянии 1,5–5,0 мм от края. Плодовый рубчик 0,25–0,30 мм длиной, треугольный.

Секция *Palmata* A. Los.

R. rharonticum L. (рис. 2)

Плодоножка 2,50–3,50×0,15–0,20 мм, слегка изогнутая, в сечении почти округлая, мелкоребристая, светло-коричневая, слабо блестящая. Перикладий 3–4 мм длиной, в основании усечённый, в сечении четырёхугольный. Рубчик перикладия 0,15–0,20 мм длиной, овальный, светло-жёлтый, слегка выступающий. Листочки околоцветника: 3 наружных 1,0–1,3×0,4–0,5 мм, 3 внутренних 1,5–2,0×0,5–0,7 мм, мелко-

бугорчатые, шероховатые, с одной жилкой, зеленоватые, бежевые или буровато-коричневые, матовые. *Плод* 6–8×5–6 мм (без крыльев – 5–6×4–6 мм), из 3–5 плодолистиков, трёх-, четырёх- или пятигранный, мелкобугорчатый, тёмно-бурый, блестящий; по рёбрам с крыльями 0,9–1,2 мм шириной, мелкоморщинистыми, коричневыми, блестящими, без жилки. *Плодовый рубчик* 4,5–3,5×3,0–3,2 мм, треугольный. *Семя* 3,5–4,5×3,0–3,2 мм, трёхгранное, с вогнутыми гранями, вверху овально-цилиндрическое, с корешком 1,0–1,2 мм длиной, внизу с выемкой, мелкоячеистое, буро-коричневое, слабо блестящее. *Эндосперм* слабо руминированный, на поперечном срезе звёздчатый, с неглубокими (0,30–0,45 мм) бороздками против средней линии граней. *Зародыш* с семядолями 2,00–2,30×1,20–1,70×0,30–0,45 мм, корешок 0,9–1,3×0,4–0,5 мм.

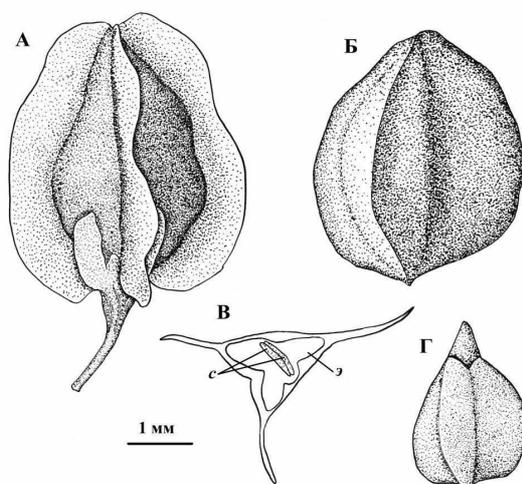


Рис. 2. Диаспоры *Rheum rhaponticum*

А – внешний вид плода; Б – внешний вид плода с удалённым околоцветником;

В – поперечный срез плода; Г – внешний вид семени:

с – семядоли; э – эндосперм

Ключ для определения видов *Rheum* по плодам

- 1 Плод 9,0–20,0×8,0–18,0 мм (без крыльев 6,0–7,0×3,0–3,5 мм), широкояйцевидный, морщинистый, тёмно-бурый, почти матовый, по рёбрам с крыльями 1,5–6,0 мм шириной с жилкой, проходящей на расстоянии 1,5–2,0 мм от края крыла; листочки околоцветника 1,5–3,5(–4,0)×1,0–2,2 мм, овально-прямоугольные, мелкоребристые *R. rupestre*
- + Плод 6–12×7–10 мм; листочки околоцветника свободные от перикладия 2
- 2 Плод 10,0–12,0×7,0–10,0 мм (без крыльев 5,0–6,5×4,0–4,5 мм), обратнойцевидный, мелкоморщинистый, тёмно-бурый или чёрный, матовый, по рёбрам с крыльями 1,0–1,5 мм шириной с жилкой по самому краю крыла; эндосперм на поперечном срезе с трёхлопастными сегментами против рёбер и одним – тремя простыми сегментами против граней; листочки околоцветника с 3–5 жилками *R. tataricum*
- + Плод 6,5–8,0×5,0–6,0 мм (без крыльев 5,0–6,0×4,0–4,6 мм), широкоовальный, мелкобугорчатый, тёмно-бурый, блестящий, по рёбрам с крыльями 0,9–2,0 мм

шириной без жилки; эндосперм на поперечном срезе звёздчатый, с неглубокими (0,30–0,45 мм) бороздками против средней линии граней; листочки околоцветника с одной жилкой *R. rhaponticum*

Род *Atraphaxis* L.

Подрод *Tragopyrum* Jaub. et Spach

A. frutescens (L.) K. Koch (рис. 3)

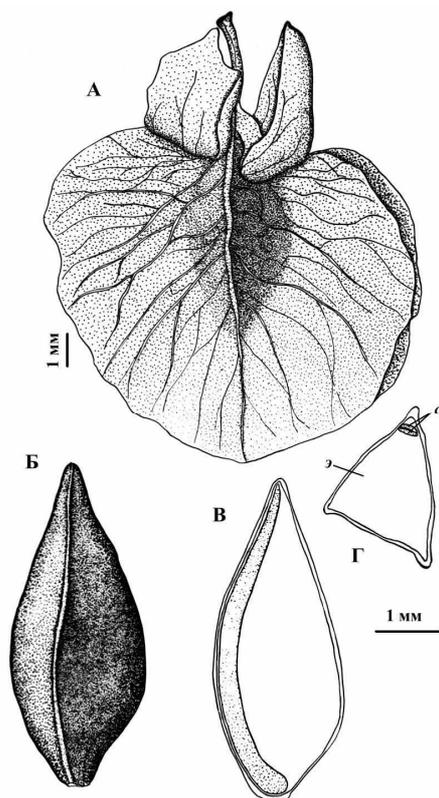


Рис. 3. Диаспоры *Atraphaxis frutescens*

А – внешний вид плода; Б – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
 В – продольный срез плода; Г – поперечный срез плода:
 с – семядоли; э – эндосперм

Плодоножка 2,50–3,50×0,10–0,15 мм, прямая или слегка изогнутая, в сечении почти округлая, шероховатая или мелкоморщинистая, светло- или желтовато-бежевая, слабо блестящая, голая. *Перикладий* 2,5–3,5 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании цилиндрический, усечённый. *Рубчик перикладия* 0,10–0,15 мм длиной, овальный, почти округлый, светло-жёлтый, вздутый. *Листочки околоцветника*: 2 наружных 2,0–3,5(–4,0)×2,0–2,3 мм, кругловатые, вниз отогнутые, 3 внутренних 4,0–6,0(–7,0)×4,0–6,0 мм, почти полукруглые или слегка сердцевидные (с выемкой на верхушке), свободные от перикладия, мелкоморщинистые, с толстой хорошо заметной сильно ветвистой жилкой, розовые, зеленовато-розовые с буровато-жёлтым краем, слегка блестящие, голые. *Плод* 3,0–4,5×1,4–1,7 мм, полностью заклю-

чёрный в околоцветник, остро- или почти крыловидно трёхгранный, в сечении в виде равнобедренного треугольника с плоскими сторонами, заострённый, с яйцевидно-треугольными гранями, гладкий, тёмно-бурый, с коричневыми рёбрами, блестящий, голый. *Плодовый рубчик* 0,35–0,40 мм длиной, почти округлый, светло-коричневый, не выступающий. *Основание столбика* опадающее. *Семя* трёхгранное, плотно прилегающее к перикарпию. *Эндосперм* мучнистый. *Зародыш* изогнутый, помещающийся в углу семени, занимающий около 1/2 окружности семени; семядоли 0,3–0,5 мм шириной, линейные, корешок 0,30–0,45 мм длиной.

Род *Polygonum L. s. latiss.*

Плодоножка 0,30–4,00×0,10–0,25 мм, иногда расширенная к верхушке; прямая или слегка изогнутая, в сечении овальная или треугольная, гладкая или неясно морщинистая, блестящая или матовая, голая, с сочленением вблизи плода или на некотором расстоянии от него, либо совсем без сочленения.

Перикладий 0,2–10,0 мм длиной, чашевидный, хорошо или слабо отграниченный от листочков околоцветника, в основании конусовидный, усечённый или закруглённый.

Рубчик перикладия 0,08–0,60×0,06–0,40 мм, слегка выступающий или не выступающий, овальный, почти округлый, округло- или овально-округлый, светло-жёлтый, белый или светло-бежевый.

Листочки околоцветника 1,5–10,0×0,8–5,0 мм, свободные почти от основания или сросшиеся в хорошо заметную трубку 0,1–2,5 мм длиной, плотно или слабо охватывающие плод, свободными краями плотно либо неплотно налегающие друг на друга или совсем не налегающие, морщинистые либо ребристые, с хорошо или слабо заметными ветвистыми жилками, либо с одной неветвящейся средней жилкой, иногда с крыловидными выростами, светло-бежевые, зелёные, карминовые, бурые или розовые, с белым, розовым или оранжевым краем, матовые или блестящие, с желёзками или без желёзок, голые.

Плод 1,3–6,0(–7,0)×0,8–4,0 мм, полностью заключённый в околоцветник или выступающий из него до половины своей длины; шаровидный, округло-овальный, трёхгранный, плоский, плосковыпуклый или плосковогнутый; в очертании яйцевидный, округлый или овальный; в сечении округлый, овальный, треугольный с равными или неравными сторонами; с острыми, тупыми или закруглёнными рёбрами по всей длине либо только в верхней трети; с плоскими, выпуклыми или вогнутыми гранями по всей длине либо вогнутыми только в верхней или нижней части; гладкий, бугорчатый, точечно-ямчатый или точечно-бугорчатый, светло-бежевый, красновато-коричневый, бурый или чёрный, блестящий или матовый, голый.

Плодовый рубчик 0,15–0,60×0,10–0,40 мм, округлый, овальный, округло- или овалотреугольный, белый или светло-бежевый, обычно закрытый листочками околоцветника.

Основание столбика 0,2–0,5 мм длиной, остающееся, часто с 2–3 рыльцами, либо опадающее, цилиндрическое или конусовидное, реже рыльца сидячие, в числе трёх, остающиеся или опадающие.

Семя прямостоячее, большей частью плотно прилегающее к перикарпию.

Эндосперм мучнистый или роговой (*Persicaria*).

Зародыш согнутый, с узкими или широкими (0,4–1,2 мм) семядолями, занимающий от 1/2 до 2/3 окружности семени.

Секция *Polygonum* (*Avicularia* Meisn. = *Polygonum* L. s. restrict.)

Большинство видов этой секции плохо различимы по строению плодов. Поэтому в определительном ключе широко использованы признаки околоцветника, несмотря на то что он легко обламывается.

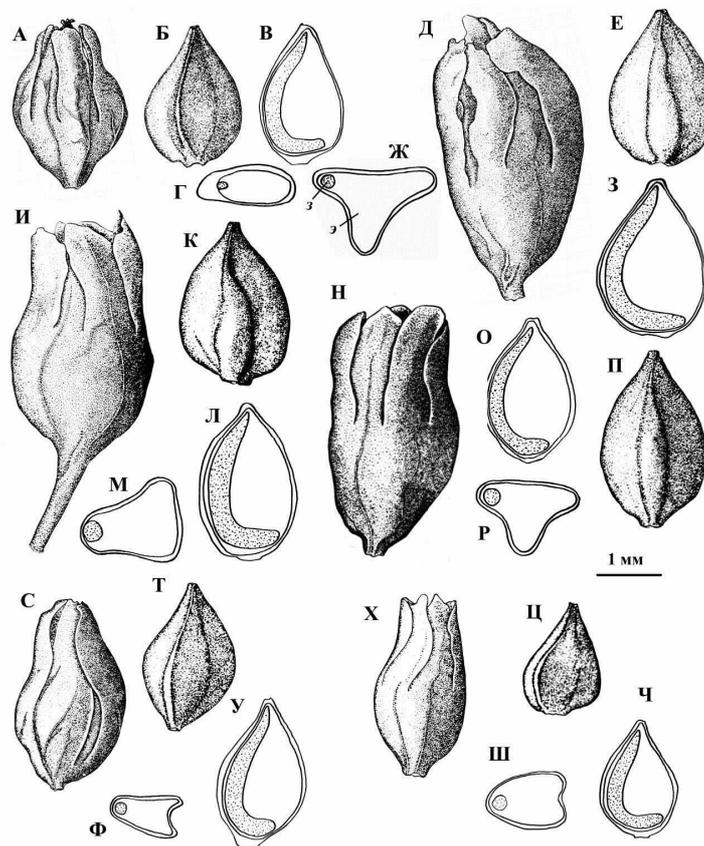


Рис. 4. Диаспоры *Polygonum arenastrum* (А–Г),
P. pamiro-alaicum (Д–З), *P. alpestre* (И–М), *P. rupestre* (Н–Р),
P. aviculare subsp. *heterophyllum* (С–Ф) и *P. calcatum* (Х–Ш)
 А, Д, И, Н, С, Х – внешний вид плода; Б, Е, К, П, Т, Ц – внешний вид плода
 с удалённым околоцветником; В, З, Л, О, У, Ч – продольный срез плода;
 Г, Ж, М, Р, Ф, Ш – поперечный срез плода:
 з – зародыш; э – эндосперм

P. arenastrum Voreau (рис. 4, А–Г)

Плодоножка 0,80–2,50×0,10–0,15 мм,верху иногда расширенная до 0,20–0,30 мм, прямая, в сечении овальная, мелкоребристая, жёлтая или светло-бежевая, почти матовая. *Перикладий* 0,3–1,1 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,4–0,6×0,2–0,3 мм, овальный, светло-жёлтый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–2,6×2,0–2,2 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,6 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шеро-

ховатые или мелкоморщинистые, с хорошо заметными ветвистыми жилками, светло-бежевые или зеленоватые с белым или розовым краем, слабо блестящие. *Плод* 2,2–3,0×1,5–1,9 мм, полностью заключённый в околоцветник, иногда лишь рыльцами выступающий из него; в нижней части закруглённый, иногда скошенный, в сечении трёхгранный с вогнутыми сторонами или овальный, с острыми рёбрами в верхней трети и округлёнными – в нижних 2/3; точечно-бугорчатый, наверху с 3(2) бугорками, соответствующими местам прикрепления рылец; от коричневого до тёмно-каштанового, блестящий. *Плодовый рубчик* 0,3×0,4 мм, округло-треугольный, светло-жёлтый. *Рыльца* сидячие, иногда остающиеся, чаще опадающие. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 3/5 окружности семени.

P. ramiro-alaicum Комаров (рис. 4, Д–З)

Плодоножка 2,50–4,50×0,15–0,30 мм, чаще изогнутая, в сечении треугольная, перекрученная, ребристая, светло-бежевая, почти матовая. *Перикладий* 0,3–0,8 мм длиной, слабо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15–0,20 мм, треугольный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 3,5–4,0(–5,0)×3,2–3,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,8–1,6 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые или слегка ребристые, с сосочковидными выростами и плохо заметными одиночными жилками, бежевые, тёмно-песочные, с оранжевым или светло-бежевым краем, матовые. *Плод* 2,5–3,0×1,5–1,8 мм, полностью заключённый в околоцветник; в нижней части закруглённый, в верхней – вытянутый в носик 0,2–0,3 мм длиной, в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми сторонами или овальный; с тупыми рёбрами в верхней трети и толстыми округлыми – в нижних 2/3; гладкий; чёрный, блестящий. *Плодовый рубчик* 0,2–0,3 мм длиной, треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 4/7 окружности семени.

P. alpestre С.А. Мей. (рис. 4, И–М)

Плодоножка 1,0–1,5×0,2–0,3 мм, прямая или изогнутая, в сечении овальная, ребристая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 1,5–2,2 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15–0,20 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 3,0–5,0(–7,0)×2,2–2,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,5–2,0 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, с плохо заметными продольными и поперечными жилками, светло-бежевые. *Плод* 2,5–3,5×1,5–2,2 мм, полностью заключённый в околоцветник; в нижней части закруглённый, в верхней – суженный в носик, в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской сторонами; с острыми рёбрами в верхней трети и толстыми закруглёнными – в нижних 2/3; точечно-ямчатый, почти гладкий; чёрный. *Плодовый рубчик* 0,2×0,3 мм, треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 3/5 окружности семени.

P. rupestre Kar. et Kir. (рис. 4, Н–Р)

Плодоножка 2,30–4,00×0,20 мм, к основанию иногда расширенная до 0,30–0,35 мм, прямая, в сечении треугольная, ребристая, тёмно-песочная, зелёная, мато-

вая. *Перикладий* 0,5–0,8 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый и слегка крючковидно загнутый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* неправильной формы, серый. *Листочки околоцветника* 3,0–3,8×1,5–2,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,0–1,8 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, морщинистые или ребристые, с плохо заметными одиночными жилками, серо-зелёные с розовым или белым краем, матовые. *Плод* 2,5–2,7×1,3–1,7 мм, полностью заключённый в околоцветник; в основании закруглённый, в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской сторонами; с закруглёнными толстыми рёбрами; гладкий; чёрный, блестящий. *Плодовый рубчик* 0,15×0,20 мм, овально-треугольный, светло-коричневый. *Основание столбика* 0,2–0,3 мм длиной, цилиндрическое, чаще опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около $\frac{4}{7}$ окружности семени.

P. aviculare L. subsp. *heterophyllum* (Lindm.) Asch. et Graebn. (рис. 4, С–Ф)

Плодоножка 1,00–1,50×0,10–0,15 мм, прямая, в сечении овальная, почти гладкая, светло-коричневая или пурпурная, слабо блестящая. *Перикладий* 0,5–0,8 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,20–0,25 мм длиной, треугольный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,5–3,5×1,2–2,2 мм, продолговатые, свободные от перикладия, краями неплотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, с хорошо заметными ветвистыми жилками, зелёные, буроватые, с розовым или пурпурным краем, почти матовые. *Плод* 2,2–3,0×1,2–1,7 мм, полностью заключённый в околоцветник, редко – выступающий лишь носиком; в основании иногда скошенный, вверху с тупым носиком 0,2–0,5 мм длиной; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми сторонами; с острыми рёбрами в верхних $\frac{2}{3}$ плода и тупыми закруглёнными – в нижней трети; точечно-бугорчатый; каштановый или чёрный; матовый или слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,20×0,25 мм, округло-треугольный, светло-коричневый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около $\frac{5}{8}$ окружности семени.

P. calcatum Lindm. (рис. 4, X–Ш)

Плодоножка 0,3–1,2×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-жёлтая, блестящая. *Перикладий* 0,3–0,7 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,12–0,20 мм длиной, овально-треугольный, светло-жёлтый, выступающий. *Листочки околоцветника* 2,2–3,2×1,3–1,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,4–1,2 мм длиной, краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые или мелкоморщинистые, с плохо заметными, чаще одиночными жилками, беловато-зелёные или сероватые, с белым краем, в основании надрезов с вишнёвыми пятнышками или без них, матовые. *Плод* 2,0–2,5×1,2–1,4 мм, полностью заключённый в околоцветник, в сечении в виде равнобедренного треугольника, с узкой сильно вогнутой и широкими выпуклыми гранями; наверху тупой, в основании расширенный; с острыми рёбрами в верхней трети и тупыми – внизу; точечно-ямчатый

или гладкий; чёрный; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,3×0,4 мм, округло-треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 3/5 окружности семени.

P. aviculare L. (рис. 5, А–З), осенний плод

Плодоножка 0,40–1,20×0,20 мм, кверху расширенная (0,25–0,30 мм), прямая, в сечении треугольная, ребристая, светло-бежевая, слабо блестящая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, хорошо или плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,08–0,20 мм длиной, овально-треугольный, светло-жёлтый, выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–2,5(–3,5)×1,5–2,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,5–0,7 мм длиной, краями слегка налегающие друг на друга или не налегающие, шероховатые, с хорошо заметными одиночными или маловетвистыми жилками, зеленовато-бежевые, с розовым или белым краем, матовые. *Плод* 2,0–3,0×1,2–1,7 мм, до половины или менее выступающий из околоцветника; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с вогнутыми сторонами; с острыми рёбрами вверху и тупыми внизу; гладкий; бурый, тёмно-каштановый или чёрный; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,2×0,3 мм, овально-треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,20–0,35 мм длиной, с тремя рыльцами; чаще опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

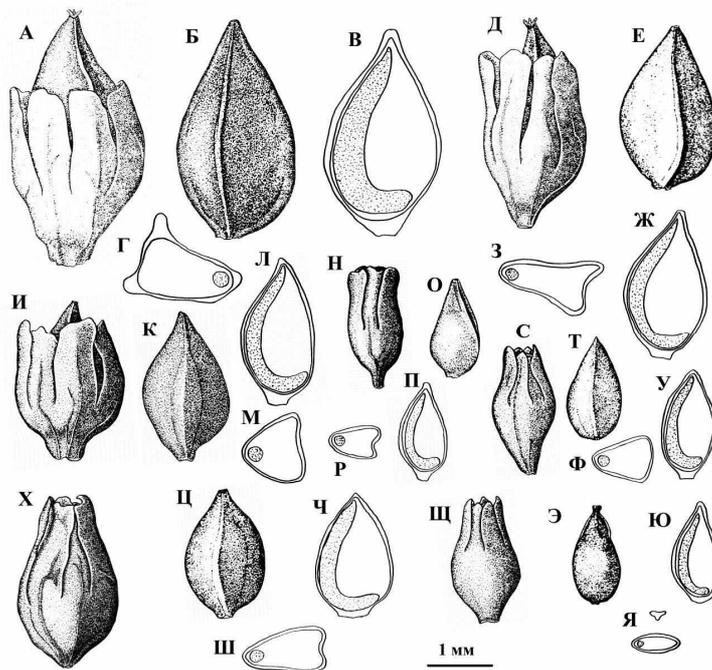


Рис. 5. Диаспоры *Polygonum aviculare* (А–З), *P. neglectum* (И–М), *P. acetosellum* (Н–Р), *P. acetosum* (С–Ф), *P. caspicum* (Х–Ш) и *P. polycnemoides* (Щ–Я)

А, Д, И, Н, С, Х, Щ – внешний вид плода; Б, Е, К, О, Т, Ц, Э – внешний вид плода с удалённым околоцветником; В, Ж, Л, П, У, Ч, Ю – продольный срез плода; Г, З, М, Р, Ф, Ш, Я – поперечный срез плода

P. neglectum Bess. (рис. 5, И–М)

Плодоножка 0,5–1,0×0,2 мм, прямая, в сечении почти круглая, ребристая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,5–0,7 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении почти овальный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,20 мм, треугольный, светло-бежевый. *Листочки околоцветника* 2,0–2,7×1,3–2,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,4–0,6 мм длиной, свободными краями слегка налегающие друг на друга, шероховатые, с резко выраженными жилками, зеленоватые, с карминовым краем, матовые. *Плод* 2,0–2,5×1,2–1,5 мм, более или менее выдающийся из околоцветника; наверху тупой, трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с вогнутыми гранями; с острыми рёбрами в верхней трети и толстыми округлыми в нижних 2/3; точечно-бугорчатый; светло-коричневый или каштановый; почти матовый. *Плодовый рубчик* 0,2×0,3 мм, округло-треугольный, светло-коричневый. *Основание столбика* 0,23–0,30 мм длиной, с тремя рыльцами, чаще опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 4/7 окружности семени.

P. acetosellum Klokov (рис. 5, Н–Р)

Плодоножка 0,30–0,80(–1,25)×0,20 мм, прямая, в сечении треугольная, слегка ребристая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,8–1,0 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овальный. *Рубчик перикладия* 0,10×0,15 мм, округло-треугольный, светло-жёлтый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 1,50–2,00×0,75–1,00 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,4–0,7 мм длиной, свободными краями рыхло налегающие друг на друга, гладкие, с малозаметными маловетвящимися жилками, зеленовато-бежевые, с белым краем, матовые. *Плод* 1,50–1,80×0,75–1,25 мм, полностью заключённый в околоцветник; вверху суженный, в основании закруглённый, трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с широкими слегка выпуклыми и узкой вогнутой гранями; с тупыми рёбрами; точечно-ямчатый; от тёмно-каштанового до чёрного; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,15×0,20 мм, овально-треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. acetosum M. Vieb. (рис. 5, С–Ф)¹

Плодоножка 1,3×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,2–0,4 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,10×0,15 мм, овально-треугольный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 1,5–3,0×1,0–1,3 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,8–1,2 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, с неветвящимися жилками, светло-коричневые или бурые, с узким белым краем, матовые. *Плод* 1,5–2,8×0,8–1,2 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми по средней линии гранями; с закруглёнными рёбрами; точечно-ямчатый; тёмно-бурый

¹ По мнению О.В. Юрцевой, это описание и соответствующие изображения на рис. 5 относятся к *P. acetosellum*.

или чёрный; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,08×0,10 мм, треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 4/7 окружности семени.

P. caspicum Комаров (рис. 5, X–Ш)

Плодоножка 0,5–2,0×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная или овальная, гладкая, светло-бежевая, почти матовая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении треугольный. *Рубчик перикладия* 0,20×0,25 мм, овально-треугольный, жёлтый, слабо выступающий. *Листочки околоцветника* 1,8–3,0×1,5–2,2 мм, узкие, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,5 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, ребристые, с неветвящимися жилками, буровато-зелёные, с оранжевым или розовым краем, матовые. *Плод* 1,8–2,0×1,0–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; вверху суженный в тупой носик 0,2–0,3 мм длиной; в сечении в виде равнобедренного треугольника с вогнутыми гранями; с острыми в верхней трети и тупыми в нижних 2/3 плода рёбрами; мелкобугорчатый; коричневый или тёмно-каштановый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,20×0,25 мм, треугольный, светло-жёлтый. *Основание столбика* 0,2–0,3 мм длиной, чаще опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. polycnemoides Jaub. et Spach (рис. 5, Щ–Я)

Плодоножка 0,3–0,8 мм длиной, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, бежевая или бурая, матовая. *Перикладий* 0,08–1,50 мм длиной, слабо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,25×0,30 мм, овально-треугольный, белый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 1,5–2,5×0,8–1,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,0–1,6 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, без жилок, бурые, с оранжевым или розовым краем, матовые. *Плод* 1,60–1,90×0,50–1,65 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с почти плоскими гранями; с тупыми рёбрами; точечно-ямчатый; тёмно-бурый или коричневый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,10×0,15 мм, овальный, светло-бежевый. *Рылец* 3, сидячих, чаще опадающих. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 4/7 окружности семени.

P. salsugineum M. Vieb. (рис. 6, А–Г)

Плодоножка 0,3–0,5×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-бежевая, почти матовая. *Перикладий* 0,3–0,4 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,20 мм, треугольный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 1,5–1,8(–2,0)×0,6–0,8 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,4–0,5 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, с плохо заметными мало ветвящимися жилками, жёлто-зелёные, с белым или розовым краем, почти матовые. *Плод* 1,3–1,7×0,4–0,6 мм, полностью заключённый в околоцветник или лишь верхней четвертью выступающий из него; трёх-

гранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с узкой сильно вогнутой и широкими выпуклыми гранями; с острыми рёбрами в верхней трети и тупыми внизу; почти гладкий; от каштанового до чёрного; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,10×0,15 мм, овальный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий 4/7 окружности семени.

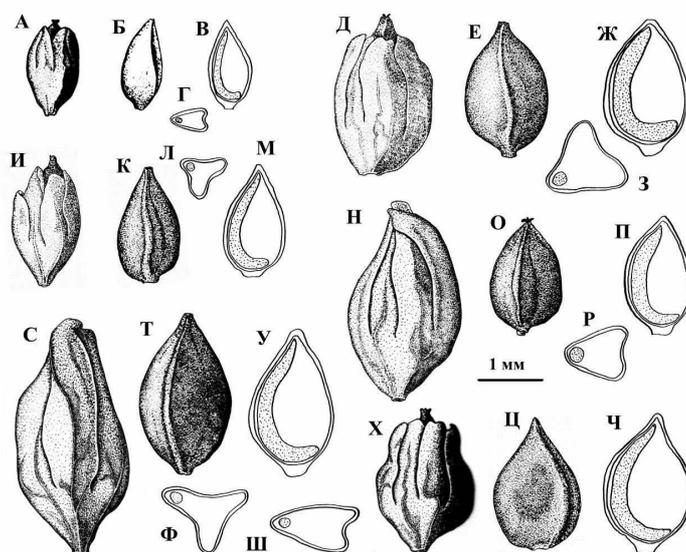


Рис. 6. Диаспоры *Polygonum salsugineum* (А–Г), *P. patulum* (Д–З), *P. gracilius* (И–М), *P. inflexum* (Н–Р), *P. tiflisiense* (С–Ф) и *P. argyrocoleon* (Х–Ш)¹

А, Д, И, Н, С, Х – внешний вид плода; Б, Е, К, О, Т, Ц – внешний вид плода с удалённым околоцветником; В, Ж, М, П, У, Ч – продольный срез плода; Г, З, Л, Р, Ф, Ш – поперечный срез плода

P. patulum M. Vieb. (рис. 6, Д–З)

Плодоножка 0,6–1,3×0,2 мм, прямая или слегка изогнутая, в сечении треугольная, ребристая, светло-коричневая, матовая. *Перикладий* 0,3–0,5 мм длиной, хорошо или плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении треугольный. *Рубчик перикладия* 0,08×0,20 мм, треугольный, светло-бежевый, почти не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–3,0×1,3–1,6 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,5–0,9 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, почти гладкие, с хорошо заметными сильно ветвящимися жилками, серо-зелёные, с розовым краем, матовые. *Плод* 2,0–2,5×1,2–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник, редко лишь носиком выступающий из него; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской гранями; наверху острый, внизу овальный; с острыми рёбрами в верхней трети и тупыми внизу; точечно-ямчатый; светло-бурый или каштановый; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,08×0,12 мм, выступающий, почти овальный, светло-жёлтый. *Основание столбика* опадающее, иногда остающееся, с тремя рыльцами. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий 3/5 окружности семени.

¹ По мнению О.В. Юрцевой, это – изображения плода *P. arenastrum*.

P. gracilius Klokov (рис. 6, И–М)

Плодоножка 0,50–2,50×0,10–0,15 мм, почти прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-бежевая, жёлто-зелёная, матовая. *Перикладий* 0,4–0,6 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,08×0,17 мм, почти треугольный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 1,5–2,0×0,8–1,3 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,6 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые, с немногочисленными мало ветвящимися жилками, светло-бежевые или жёлто-зелёные, с белым краем, матовые. *Плод* 1,5–2,2×0,9–1,2 мм, лишь верхней 1/8 частью выступающий из околоцветника; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми гранями; вверху зауженный, внизу усечённый; с крыловидными рёбрами; точечно-бугорчатый; от светло-коричневого до тёмно-бурого; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,08×0,12 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый. *Основание столбика* чаще опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий 4/7 окружности семени.

P. inflexum Komarov (рис. 6, Н–Р)

Плодоножка 1–2×2 мм, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,5–0,9 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,10×0,15 мм, почти овальный, светло-жёлтый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 1,50–3,50×1,25–1,60 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,20–0,30 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкоморщинистые, с немногочисленными ветвящимися жилками, жёлто-зелёные, с розовым краем, матовые. *Плод* 1,5–2,5×1,0–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с вогнутой узкой и выпуклыми широкими гранями; вверху острый, в основании округлённый; с тупыми рёбрами; гладкий; коричневый или тёмно-каштановый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,10×0,15 мм, овально-треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* с тремя сидячими рыльцами. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. tiflisiense Komarov (рис. 6, С–Ф)

Плодоножка 1,5–2,0×2,0 мм, прямая, в сечении треугольная, слегка ребристая, светло-карминовая или розовая, почти матовая. *Перикладий* 1,3–1,9 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,30 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–3,5×1,5–2,0 мм, свободные от перикладия, краями плотно налегающие друг на друга, вверху слегка закрученные, шероховатые, с сильно разрастающимися ветвистыми жилками, буровато-зелёные, с красным или розовым кончиком, матовые. *Плод* 2,3–3,0×1,6 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми гранями; наверху тупой; с тупыми рёбрами; мелкобугорчатый; тёмно-коричневый или каштановый; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,15×0,20 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. argyrocoleon Steud. ex Kunze (рис. 6, X–Ш)

Плодоножка 0,7–1,3×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, шероховатая, светло-коричневая или бурая, матовая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,23 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый, почти белый. *Листочки околоцветника* 1,80–2,00×1,50–1,75 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,25–0,33 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые, с хорошо заметными мало ветвящимися жилками, красновато-бурые, с розовым краем, почти матовые. *Плод* 1,80–2,20×1,25–1,30 мм, лишь рыльцами выступающий из околоцветника; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с вогнутыми гранями; с острыми в верхней трети и тупыми внизу рёбрами; почти гладкий; тёмно-коричневый или бурый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,22×0,30 мм, овальный, светло-бежевый. *Основание столбика* остающееся, с тремя рыльцами. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

Секция *Cephalophilon* Meisn. (= Род *Cephalophilon* (Meisn.) Spach)

Polygonum nepalense Meisn. (= *Cephalophilon nepalense* (Meisn.) Tzvelev) (рис. 7, А–Г)

Плодоножка 0,3–0,8×0,2 мм, прямая или изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,15–0,30 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении почти овальный. *Рубчик перикладия* 0,10×0,15 мм, почти округлый, светло-жёлтый или белый, выступающий. *Листочки околоцветника* 2,2–3,0×1,0–1,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,2–1,7 мм длиной, плотно облегающую плод, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, вверху суженные, точечно- или ямчато-ячеистые, с немногочисленными жилками, светло-бежевые или беловато-зелёные, слабо блестящие. *Плод* 1,5–2,0×1,2–1,6 мм, полностью заключённый в околоцветник, иногда лишь основанием столбика выступающий из него; округло-овальный; в сечении двояковыпуклый; с округлым килем и бугорками в правильных тесных рядах; светло-коричневый до тёмно-бурого; почти матовый. *Плодовый рубчик* 0,15×0,22 мм, овальный, светло-жёлтый, почти белый. *Основание столбика* 0,15–0,25 мм длиной, цилиндрическое, часто с двумя рыльцами. *Зародыш* с семядолями 0,30–0,75 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

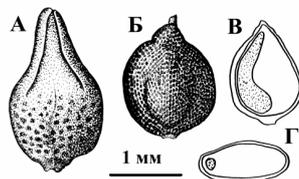


Рис. 7. Диаспоры *Polygonum nepalense*

- А – внешний вид плода;
- Б – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
- В – продольный срез плода;
- Г – поперечный срез плода

Секция *Persicaria* (L.) Meisn. (= Род *Persicaria* (L.) Mill.)

Polygonum amphibium L. (= *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre)

(рис. 8, А–Г)

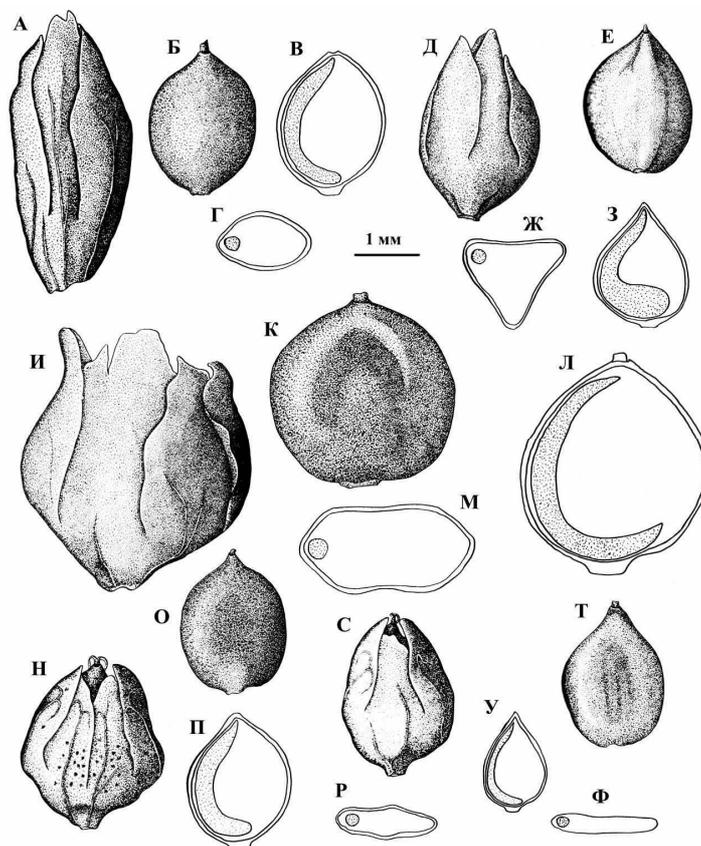


Рис. 8. Диаспоры *Polygonum amphibium* (А–Г), *P. viscosum* (Д–З), *P. orientale* (И–М), *P. scabrum* (Н–Р) и *P. lapathifolium* (С–Ф)

А, Д, И, Н, С – внешний вид плода; Б, Е, К, О, Т – внешний вид плода с удалённым околоцветником; В, З, Л, П, У – продольный срез плода; Г, Ж, М, Р, Ф – поперечный срез плода

Плодоножка 2,50–3,50×0,25–0,30 мм, чаще прямая, в сечении треугольная, гладкая или слаборебристая, светло-бежевая, почти матовая. Перикладий 0,50–0,75 мм длиной, иногда плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, иногда скошенный, в сечении почти овально-треугольный. Рубчик перикладия 0,3×0,5 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый или почти белый, выступающий. Листочки околоцветника 3,50–5,20×1,25–2,30 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,0–1,5 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые, с хорошо заметными жилками, розовые или светло-бежевые, слегка блестящие. Плод 2,25–2,50×1,00–2,00 мм, полностью заключённый в околоцветник; округло-овальный; в сечении двояковыпуклый; точно-ямчатый; от светло-коричневого до тёмно-каштанового; блестящий. Плодовый рубчик 0,5–0,7×0,3–0,5 мм,

овальный, светло-коричневый. *Основание столбика* 0,10–0,25 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 3/5 окружности семени.

P. viscosum Buch.-Ham. ex D. Don (= *Persicaria viscosa* (Buch.-Ham. ex D. Don) H. Gros. ex T. Mori) (рис. 8, Д–З)

Плодоножка 1,5–3,0×0,2 мм, чаще слегка изогнутая, в сечении овальная, гладкая, бежевая или карминовая, матовая. *Перикладий* 0,15–0,45 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении овальный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,30 мм, треугольный, светло-жёлтый или почти белый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–3,5×1,5–3,0 мм, округло-треугольные, в основании сросшиеся в трубку 0,2–0,4 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, гладкие или слегка шероховатые, с плохо заметными жилками, карминовые с белым или розовым краем, матовые. *Плод* 1,2–2,0×1,0–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник или лишь самой верхушкой выступающий из него; трёхгранный, сверху суженный в носик 0,15–0,20 мм длиной, внизу округлённый; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми сторонами; с толстыми закруглёнными рёбрами и вогнутыми сверху гранями; почти гладкий; тёмно-бурый; слабо блестящий. *Плодовый рубчик* 0,08×0,12 мм, треугольный или яйцевидный, светло-коричневый. *Основание столбика* 0,2–0,8 мм длиной, цилиндрическое. *Зародыш* с широкими семядолями (0,5–0,7 мм шириной), изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. orientale L. (= *Persicaria orientalis* (L.) Spach) (рис. 8, И–М)

Плодоножка 2,3–3,7×0,2–0,3 мм, прямая или скрученная в нижней части, в сечении овально-треугольная, шероховатая, светло-бежевая или карминовая, почти матовая. *Перикладий* 0,5–1,0 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овальный. *Рубчик перикладия* 0,2×0,4 мм, треугольный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 4,50–5,50×3,25–3,80 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,25–1,80 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, точечно-ячеистые, с резко заметными жилками, карминовые или розовато-белые, в нижней части тёмно-фиолетовые или зелёные, почти матовые. *Плод* 2,6–3,3×2,9–3,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; округло-овальный, в основании округлённый; двояковыпуклый, в центре вогнутый, сверху плоский; в сечении двояковогнутый; точечно-ямчатый; от тёмно-каштанового до чёрного; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,3×0,5 мм, овальный, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,1–0,5 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. scabrum Moench (= *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke) (рис. 8, Н–Р)

Плодоножка 0,30–1,00×0,07–0,15 мм, прямая, к основанию часто изогнутая, в сечении треугольная, ребристая, с железками или без них, светло-зелёная, слабо блестящая. *Перикладий* 0,2–0,7 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,2×0,3 мм, овальный, светло-бежевый, слегка выступающий. *Листочки*

околоцветника 2,0–3,5×1,5–3,0 мм, округло-ромбические; в основании сросшиеся в трубку 0,8–1,3 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые, с хорошо заметными якоревидными жилками, густо покрытые жёлтыми сидячими желёзками, розовато-бежевые, травянистые или сероватые, почти матовые. Плод 2,2–3,0×1,6–2,6 мм, полностью заключённый в околоцветник; округло-овальный; в сечении двояковогнутый; сверху суженный в носик 0,8–2,5 мм длиной, в основании округлённый; точечно-ямчатый; от светло-бежевого до чёрного; блестящий. Плодовый рубчик 0,2×0,5 мм, овальный, светло-бежевый. Основание столбика 0,08–0,20 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде, часто с 2 рыльцами. Зародыш с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 5/8 окружности семени.

P. lapathifolium L. (= *Persicaria lapathifolia* (L.) Gray) (рис. 8, С–Ф)

Плодоножка 0,3–0,8×0,2 мм, прямая, в сечении овально-треугольная, гладкая, желтовато-бежевая. Перикладий 0,3–0,5 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении почти округлый. Рубчик перикладия 0,20×0,25 мм, овально-треугольный, почти белый, слегка выступающий. Листочки околоцветника 2,0–2,5×1,5–2,3 мм; в основании сросшиеся в трубку 0,2–0,5 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, почти гладкие, с тонкими плохо заметными жилками, палевые или палево-розовые, почти матовые. Плод 2,0–2,3×1,5–2,2 мм, полностью заключённый в околоцветник; чечевицеобразный; в сечении двояковогнутый; точечно-ямчатый; от светло-бежевого до тёмно-каштанового; блестящий. Плодовый рубчик 0,15×0,20 мм, овальный, светло-коричневый. Основание столбика 0,08–0,20 мм длиной, остающееся при плоде, иногда с 2 рыльцами. Зародыш с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 5/8 окружности семени.

P. linicola Sutulow (= *Persicaria linicola* (Sutulow) Nenukow ex Buescher et G.H. Loos) (рис. 9, А–Г)

Плодоножка 0,10–1,20×0,20 мм, прямая или изогнутая, в верхней части расширенная (0,20–0,25 мм), в сечении овально-треугольная, ребристая, светло-коричневая, слабо блестящая, без сочленения, сразу переходящая в перикладий. Перикладий 0,3–0,5 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в сечении овальный. Рубчика перикладия нет. Листочки околоцветника 2,2–2,6×2,3–2,5 мм, овальные, на верхушке округлые; в основании сросшиеся в трубку 0,2–0,5 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, слегка шероховатые, с плохо заметными якоревидными жилками, бурые или светло-коричневые, блестящие. Плод 2,3–3,0×2,0–2,5 мм, лишь верхушкой выступающий из околоцветника; в очертании почти округлый; в сечении выпукло-вогнутый, в центре вдавленный, с небольшим тупым рёбрышком, идущим от основания плода по одной или по обеим сторонам; точечно-ямчатый; от светло- до тёмно-бурого; блестящий. Плодовый рубчик 0,10×0,25 мм, овальный, тёмно-коричневый. Основание столбика 0,1–0,3 мм длиной, остающееся при плоде, часто с 2 рыльцами. Зародыш с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

Отсутствие сочленения на плодоножке – результат длительного приспособления к обитанию в посевах льна. Оно препятствует опадению плодов до уборки урожая

льна. Растения этого горца с сохранившимися на них созревшими плодами убирают вместе со льном. При сильных ударах при обмолачивании льна плодоножки горца разламываются в любом месте. Отделённые таким образом плоды по размерам и коэффициенту парусности очень близки к семенам льна. Поэтому они не разделяются ни ситами, ни отвеиванием на зерноочистительных машинах. Это приводит к засорению посевного материала и высеиванию горца вместе со льном.

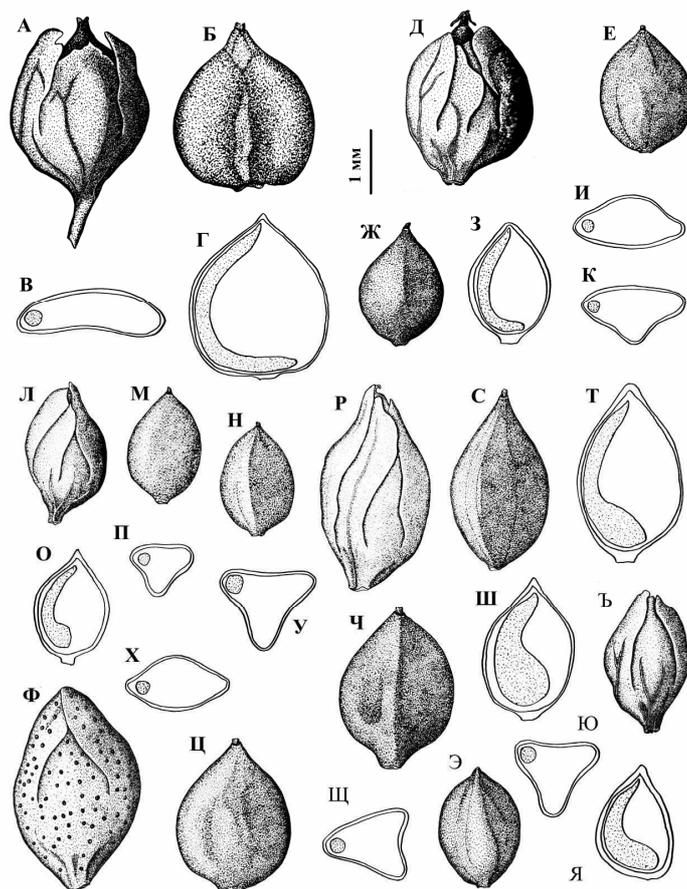


Рис. 9. Диаспоры *Polygonum linicola* (А–Г), *P. persicaria* (Д–К), *P. minus* (Л–П), *P. mite* (Р–У), *P. hydro piper* (Ф–Щ) и *P. longisetum* (Ъ–Я)
 А, Д, И, Л, Р, Ф, Ъ – внешний вид плода; Б, Е, Ж, М, Н, С, Ц, Ч, Э – внешний вид
 плода с удалённым околоцветником; Г, З, О, Т, Ш, Ю – продольный срез плода;
 В, И, К, П, У, Х, Щ, Я – поперечный срез плода

P. persicaria L. (= *Persicaria maculosa* S.F. Gray) (рис. 9, Д–К)

Плодоножка 0,9–1,2×0,2 мм, прямая или слегка изогнутая, в сечении овальная, мелко-ребристая, бежевая или серо-зелёная, почти матовая. *Перикладий* 0,25–0,40 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении овальный. *Рубчик перикладия* 0,2×0,3 мм, овальный, светло-жёлтый или почти белый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 2,3–3,5×1,5–2,5 мм, овальные, на верхушке иногда заострённые; в основании срос-

шиеся в трубку 0,8–1,0 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, с хорошо заметными немногочисленными жилками, светло-бежевые с розовым краем, слабо блестящие. *Плод* 2,0–2,5×1,5–2,0 мм, полностью заключённый в околоцветник, редко лишь столбиком выступающий из него; почти плоский или плоско-выпуклый; в сечении овальный или в виде равнобедренного треугольника с широкой плоской и узкими вогнутыми сторонами; слегка морщинистый; от коричневого до чёрного; блестящий. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 5/8 окружности семени.

P. minus Huds. (= *Persicaria minor* (Huds.) Opiz) (рис. 9, Л–П)

Плодоножка 0,3–1,2×0,1–0,2 мм, прямая, в сечении овально-треугольная, шероховатая, светло-бежевая или розовая, блестящая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении треугольный с вогнутыми сторонами. *Рубчик перикладия* 0,25×0,30 мм, овально-треугольный, серовато-жёлтый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 1,5–2,5×1,2–1,8 мм, продолговатые, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,7 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкоячеистые, с плохо заметными мало ветвящимися жилками, светло-бежевые с розовым краем. *Плод* 1,3–2,3×0,5–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; яйцевидный; выпуклый лишь в нижней трети, вверху плоский или трёхгранный; в сечении плосковыпуклый или в виде равностороннего треугольника с вогнутыми сторонами; точечно-ямчатый; от коричневого до чёрного; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,1×0,2 мм, широкоовальный, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,06–0,20 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,3–0,5 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

P. mite Schrank (= *Persicaria mitis* (Schrank) Assenov) (рис. 9, Р–У)

Плодоножка 0,50–0,90×0,12 мм, прямая, в сечении округлая, почти гладкая, серебристо-зелёная, блестящая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,10×0,13 мм, округло-треугольный, белый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 1,9–3,5×1,0–2,5 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,5–0,7 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые, с плохо заметными почти неветвящимися жилками, в основании травянисто-зелёные, вверху розовато-сиреневые, матовые. *Плод* 1,7–2,8×1,3–2,0 мм, полностью заключённый в околоцветник; яйцевидный, наверху острый; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми сторонами, с острыми в верхней трети и тупыми в нижней части рёбрами; почти гладкий; тёмно-каштановый или чёрный; слегка блестящий. *Плодовый рубчик* 0,15×0,20 мм, округло-треугольный, почти белый. *Основание столбика* 0,06–0,20 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,6–0,9 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

P. hydropiper L. (= *Persicaria hydropiper* (L.) Spach) (рис. 9, Ф–Щ)

Плодоножка 1,2–1,7×0,1–0,2 мм, прямая или изогнутая, в сечении овально-треугольная, почти гладкая, зелёная, слабо блестящая, густо или разрежённо покрытая жёлтыми гладкими желёзками. *Перикладий* 0,25–0,40 мм длиной, хорошо отгра-

ниченый от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении почти округлый. *Рубчик перикладия* 0,2×0,4 мм, овальный, светло-жёлтый или почти белый, выступающий. *Листочки околоцветника* 2,6–3,0×1,7–2,5 мм, туповатые, в основании сросшиеся в трубку 0,5–1,5 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые, с немногочисленными ребристыми жилками, зелёные с белым или розовым краем, слегка блестящие, густо покрытые погружёнными жёлтыми железками длиной около 0,09 мм. *Плод* 1,75–2,55×1,25–2,20 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный или с одной стороны плоский, с другой – выпуклый; в сечении в виде равнобедренного треугольника с узкими вогнутыми и широкой плоской сторонами, либо плосковыпуклый; точечно-ямчатый; от тёмно-коричневого до чёрного; матовый. *Плодовый рубчик* неправильной формы, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,02–0,20 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,9–1,2 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

P. longisetum Bruijn (= *Persicaria caespitosa* (Blume) Nakai var. *longiseta* (Bruijn) C.F. Reed) (рис. 9, Б–Я)

Плодоножка 0,40–1,40×0,08–0,20 мм, прямая, иногда изогнутая, в сечении овальная, мелкобугорчатая, светло-бежевая или коричневая, слабо блестящая. *Перикладий* 0,2–0,5 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,20 мм, овально-треугольный, беловато-жёлтый, слабо выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–2,5×1,3–1,6 мм, овальные, в основании сросшиеся в трубку 0,4–0,7 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, точечно-ямчатые, с ребристыми мало ветвящимися жилками, внизу светло-зелёные,верху розовато-сиреневые, почти матовые. *Плод* 1,6–2,1×1,1–1,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской сторонами, с тупыми рёбрами; гладкий; от тёмно-коричневого до чёрного; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,17–0,20 мм длиной, почти округлый, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,08–0,10 мм длиной, цилиндрическое, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,3–0,5 мм шириной, изогнутый, занимающий около 3/4 окружности семени.

P. sieboldii Meisn. (= *Persicaria sieboldii* Ohki) (рис. 10, Д–З)

Плодоножка 0,50–1,30×0,20–0,35 мм, прямая, в сечении почти округлая, шероховатая, зелёная, слабо блестящая, почти матовая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,25×0,30 мм, округло-треугольный. *Листочки околоцветника* 1,6–2,5×1,0–1,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,5–0,7 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые, серовато-бежевые, наверху тёмно-карминовые, почти чёрные; почти матовые. *Плод* 1,5–2,5×1,0–2,0 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с плоскими сторонами, с вогнутыми в верхней трети гранями и почти острыми рёбрами; на верхушке суженный; точечно-ямчатый; светло-коричневый или тёмно-бурый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,10×0,23 мм, овальный, светло-жёлтый, выступающий. *Основание столбика*

0,3–0,5 мм длиной, остающееся при плоде. Зародыш с семядолями 1,0–1,2 мм шириной, изогнутый, занимающий около 4/6 окружности семени.

P. belophyllum Litw. (= *Persicaria sagittata* (L.) H. Gross)
(рис. 10, И–М)

Плодоножка 1,0–1,2×0,2 мм, прямая или слегка изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая, слабо блестящая. Перикладий 0,2–0,8 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. Рубчик перикладия 0,2×0,3 мм, овальный, желтовато-белый, слегка выступающий. Листочки околоцветника 2,2–3,5×1,6–2,3 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,8–1,3 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые с плохо заметными мало ветвящимися жилками, светло-бежевые или коричневые; почти матовые. Плод 2,25–2,50×1,75–1,90 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с выпуклыми сторонами, с узкими гранями и тупыми рёбрами; точечно-ямчатый; от тёмно-коричневого до чёрного; почти матовый. Плодовый рубчик 0,15×0,20 мм, округло-треугольный, белый, выступающий. Основание столбика 0,20–0,35 мм длиной, остающееся при плоде. Зародыш с семядолями 0,9–1,2 мм шириной, изогнутый, занимающий около 5/6 окружности семени.

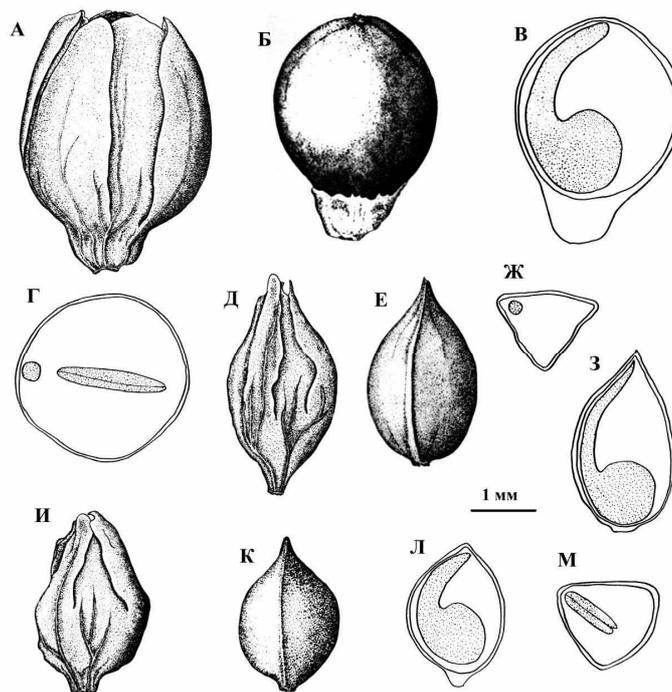


Рис. 10. Диаспоры *Polygonum perfoliatum* (А–Г), *P. sieboldii* (Д–З),
P. belophyllum (И–М)

А, Д, И – внешний вид плода; Б, Е, К, – внешний вид плода с удалённым околоцветником; В, З, Л – продольный срез плода;
Г, Ж, М – поперечный срез плода

P. thunbergii Sieb. et Zucc. (= *Persicaria thunbergii* (Sieb. et Zucc.) H. Gross) (рис. 11, А–Г)

Плодоножка 0,8–1,5×0,1–0,2 мм, слегка изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая, слабо блестящая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,35×0,50 мм, почти округлый, светло-бежевый, выступающий. *Листочки околоцветника* 4,2–6,0(–7,0)×2,3–3,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,9–1,2 мм длиной, вверху суженные, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, мелкобугорчатые, с плохо заметными одиночными или мало ветвящимися жилками, светло-бежевые или серовато-розовые, слабо блестящие. *Плод* 3,2–4,0×2,2–2,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного треугольника с выпуклыми сторонами, с тупыми рёбрами; гладкий; светло-бежевый или коричневый; матовый. *Плодовый рубчик* 0,25×0,33 мм, округло-треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* 0,15–0,23 мм длиной, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 1,0–1,3 мм шириной, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

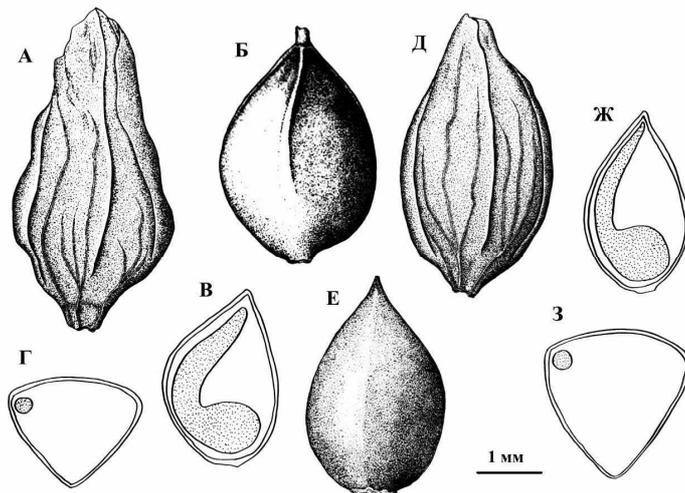


Рис. 11. Диаспоры *Polygonum thunbergii* (А–Г), *P. maackianum* (Д–З)

А, Д – внешний вид плода; Б, Е – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
В, З – продольный срез плода; Г, Ж – поперечный срез плода

P. maackianum Regel (= *Persicaria maackiana* Nakai) (рис. 11, Д–З)

Плодоножка 1,1–2,0×0,1–0,2 мм, прямая, в сечении округлая, ребристая, светло-бежевая, блестящая. *Перикладий* 0,3–0,5 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый или округлённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,08×0,20 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,1–3,5(–4,0)×2,0–2,5 мм, ланцетные, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,7 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, гладкие, с хорошо заметными жилками, розовые или зеленовато-розовые, блестящие. *Плод* 1,5–3,0(–4,0)×1,2–2,3(–3,0) мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равнобедренного тре-

угольника с выпуклыми сторонами, с острыми рёбрами в верхней трети; гладкий; светло-бежевый или светло-коричневый; блестящий. *Плодовый рубчик* неправильной формы, закрытый остатком перикладия. *Основание столбика* 0,10–0,20 мм длиной, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,5–0,7 мм шириной, изогнутый, занимающий около 5/6 окружности семени.

Секция *Echinocaulon* Meisn. (= Род *Echinocaulon* Spach)

P. perfoliatum (L.) L. (= *Echinocaulon perfoliatum* (L.) Meisn. ex Hassk.) (рис. 10, А–Г)

Плодоножка 1,0–1,5×0,2 мм, чаще прямая, иногда к основанию изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,4–1,0 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании закруглённый, в сечении округлый. *Рубчик перикладия* 0,3×0,6 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 3,0–4,5×2,5–4,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,5–1,2 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, шероховатые, с хорошо заметными мало ветвящимися жилками, зеленоватые или светло-бежевые, по краю розовые, слабо блестящие. *Плод* 2,8–4,0×2,5–3,0 мм, полностью заключённый в околоцветник и лишь очень редко столбиком выступающий из него; почковидный, почти шаровидный; в сечении округлый; почти гладкий, с продольными бороздками или рёбрышками; чёрный; блестящий. *Плодовый рубчик* скрыт перикладием. *Основание столбика* 0,06–0,20 мм длиной, остающееся при плоде. *Зародыш* с семядолями 0,9–1,2 мм шириной, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

Секция *Aconogonon* Meisn. (= Род *Aconogonon* (Meisn.) Rchb.)

P. alpinum All. (= *Aconogonon alpinum* (All.) Schur) (рис. 12, А–Г)

Плодоножка 0,80–1,30×0,15–0,25 мм, прямая, в сечении овальная, шероховатая, светло-жёлтая или бежевая, матовая. *Перикладий* 0,8–1,0 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,25×0,30 мм, треугольный, светло-жёлтый или почти белый, почти не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,2–3,5×2,0–2,6 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,3–1,2 мм длиной, свободными краями не налегающие друг на друга либо налегающие лишь в основании, шероховатые, с плохо заметными или совсем незаметными жилками, светло-бежевые или серовато-коричневые, матовые. *Плод* 3,5–4,0(–3,0)×2,0–2,7 мм, более или менее выдающийся из околоцветника; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми по средним линиям сторонами, с тупыми рёбрами; почти гладкий; бурый или от светло- до тёмно-коричневого; блестящий. *Плодовый рубчик* неправильной формы, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с семядолями 1,0–1,2 мм шириной, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. bucharicum Grigorjev (= *Aconogonon bucharicum* (Grigorjev) Holub) (рис. 12, Д–З)

Плодоножка 0,3–0,5×0,2 мм, прямая, в сечении овальная, мелкоребристая, светло-коричневая, матовая. *Перикладий* 1,8–2,2 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овальный. *Рубчик пе-*

рикладия 0,25×0,30 мм, овальный, светло-бежевый, слегка выступающий. Листочки околоцветника 3,0–4,5×3,2–4,0 мм, овальные или округлые, в основании сросшиеся в трубку, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, слегка ребристые, темновато-бежевые или бурые, почти матовые. Плод 3,0–4,5×2,3–3,6 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми по средним линиям сторонами, с тупыми рёбрами; мелко-ямчатый или гладкий; светло- или тёмно-бурый; блестящий. Плодовый рубчик 0,12×0,23 мм, почти правильно округлый, светло-бежевый. Основание столбика опадающее. Зародыш с семядолями 1,5–1,8 мм шириной, изогнутый, занимающий около 2/3 или 3/4 окружности семени.

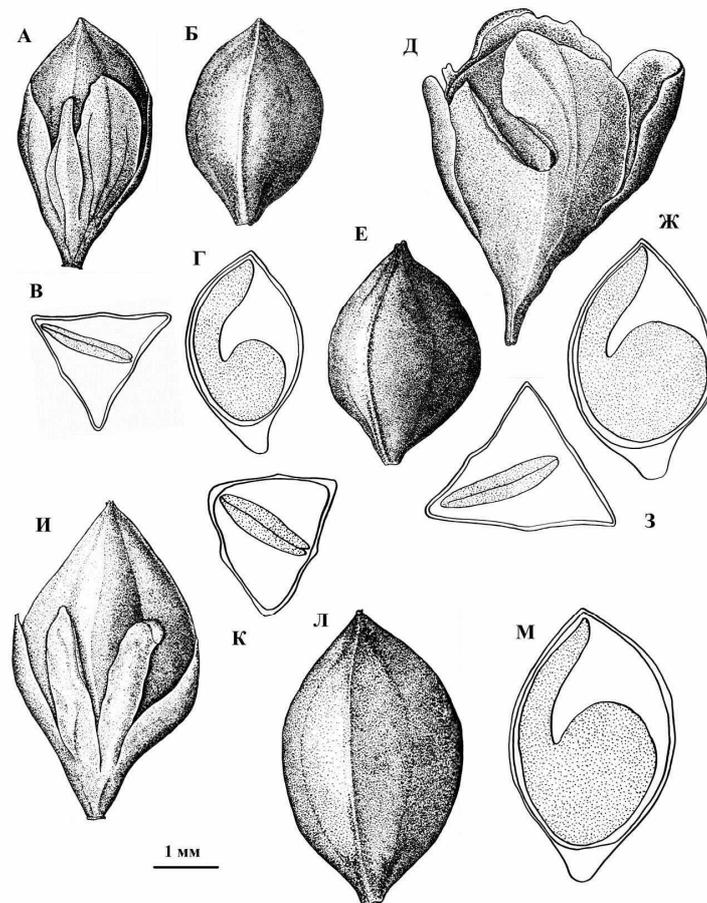


Рис. 12. Диаспоры *Polygonum alpinum* (А–Г), *P. bucharicum* (Д–З), *P. divaricatum* (И–М)

А, Д, И – внешний вид плода; Б, Е, Л – внешний вид плода с удалённым околоцветником; Г, Ж, М – продольный срез плода; В, З, К – поперечный срез плода

P. divaricatum L. (= *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai) (рис. 12, И–М)

Плодоножка 1,0–2,5×0,2 мм, прямая или изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая или светло-коричневая, почти матовая. Перикладий 0,8–1,3 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овальный. Рубчик перикладия 0,20×0,25 мм, овально-треугольный,

светло-жёлтый или почти белый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–3,5×2,2–2,7 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,75–1,25 мм длиной, свободными краями не налегающие друг на друга, мелкоморщинистые, светло-зелёные, бежевые или коричневые, матовые. *Плод* 3,2–5,0×2,8–3,5 мм, почти наполовину выступающий из околоцветника; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми по средним линиям сторонами, с тупыми рёбрами; почти гладкий; от светло-коричневого до тёмно-бурого; блестящий. *Плодовый рубчик* 2,0×2,2 мм, округло-треугольный, почти белый. *Основание столбика* чаще опадающее, редко остающееся, 0,08–0,10 мм длиной, цилиндрическое. *Зародыш* с семядолями 1,5–2,0 мм шириной, изогнутый, занимающий около 2/3 окружности семени.

P. sibiricum Laxm. (= *Aconogonon sibiricum* (Laxm.) Nara) (рис. 13, А–Г)

Плодоножка 0,80–1,30×0,15–0,25 мм, прямая, в сечении овальная, шероховатая, буровато-бежевая, почти матовая. *Перикладий* 0,5–0,7 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, к основанию крючkovато загнутый, усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,08×0,10 мм, овальный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,0–2,5(–3,0)×1,2–2,3 мм, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,5 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, складчатые или мелкоморщинистые, без жилок, светло-бежевые или буровато-красные, матовые. *Плод* 2,3×2,2–2,5 мм, полностью заключённый в околоцветник, иногда лишь самой верхушкой выступающий из него; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской сторонами, с тупыми закруглёнными рёбрами; гладкий; чёрный; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,2×0,3 мм, почти округлый, светло-жёлтый, выступающий. *Основание столбика* 0,20–0,25 мм длиной, остающееся, часто с тремя рыльцами. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

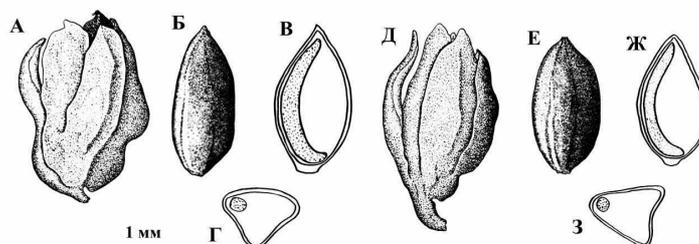


Рис. 13. Диаспоры *Polygonum sibiricum* (А–Г), *P. pamiricum* (Д–З)

А, Д – внешний вид плода; Б, Е – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
В, Ж – продольный срез плода; Г, З – поперечный срез плода

P. pamiricum Korsh. (= *Aconogonon pamiricum* (Korsh.) Nara)
(рис. 13, Д–З)

Плодоножка 1,0–1,8×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, гладкая, буровато-коричневая, матовая или слабо блестящая. *Перикладий* 0,6–0,9 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, часто крючkovато загнутый, в сечении овальный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,20 мм, почти овальный, светло-жёлтый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 1,2–2,5×1,7–2,2 мм, в ос-

новании сросшиеся в трубку 0,3–0,6 мм длиной, свободными краями плотно налегающие друг на друга, мелкоморщинистые, без жилок, оранжево-красные или буровато-коричневые, матовые. *Плод* 2,2–2,7×1,0–1,3 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с двумя вогнутыми и одной плоской сторонами, с тупыми закруглёнными рёбрами; гладкий; чёрный; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,20×0,25 мм, округло-треугольный, светло-жёлтый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

Этот вид по плодам не отличается от *P. sibiricum* и, вероятно, представляет собой всего лишь экологическую форму последнего (Флора СССР, 1936).

Секция *Bistorta* (L.) Meisn. (= Род *Bistorta* (L.) Scop.)

P. viviparum L. (= *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray) (рис. 14, А–Д)

Плодоножка 1,50–2,50×0,20 мм, прямая или слегка изогнутая, в верхней части грибовидно расширенная до 0,20–0,24 мм, в сечении треугольная, почти гладкая, зелёная, слабо блестящая. *Перикладий* 0,3–0,6 мм длиной, обычно хорошо, но иногда плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении округло-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,20×0,25 мм, почти округлый, белый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 2,5–4,0×1,3–2,0 мм, неправильно овальные, свободные от самого перикладия, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, мелкоморщинистые, с плохо заметными жилками, беловато-зелёные с белым или кремовым краем, матовые. *Плод* 2,2–3,0×1,5–2,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми сторонами, с крыловидными рёбрами; точечно-бугорчатый; от светло- до тёмно-коричневого; почти матовый. *Плодовый рубчик* 0,20×0,25 мм, треугольный, светло-бежевый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с семядолями 0,5–0,7 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

P. bistorta L. (= *Bistorta officinalis* Delarbre) (рис. 14, Е–И)

Плодоножка 2,5–5,0×0,2 мм, прямая, в сечении треугольная, ребристая, серовато-зелёная, почти матовая. *Перикладий* 1,0–1,2 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,2×0,4 мм, округло-треугольный, светло-жёлтый или почти белый, слегка выступающий. *Листочки околоцветника* 3,0–4,2×2,5–3,0 мм, продолговато-овальные, на верхушке заострённые, свободные от перикладия или сросшиеся в трубку 0,20–0,45 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, бугорчатые или ребристые, с хорошо заметными жилками, светло-бурые, в основании часто травянисто-зелёные, матовые. *Плод* 3,0–4,3×2,0–2,75 мм, полностью заключённый в околоцветник, иногда лишь верхушкой выступающий из него; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми сторонами, с вогнутыми в нижней трети гранями и острыми вверху и тупыми внизу рёбрами; гладкий; от коричневого до тёмно-каштанового; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,50×0,62 мм, почти округлый, светло-коричневый. *Основание столбика* чаще опадающее. *Зародыш* с семядолями 1,0–1,4 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

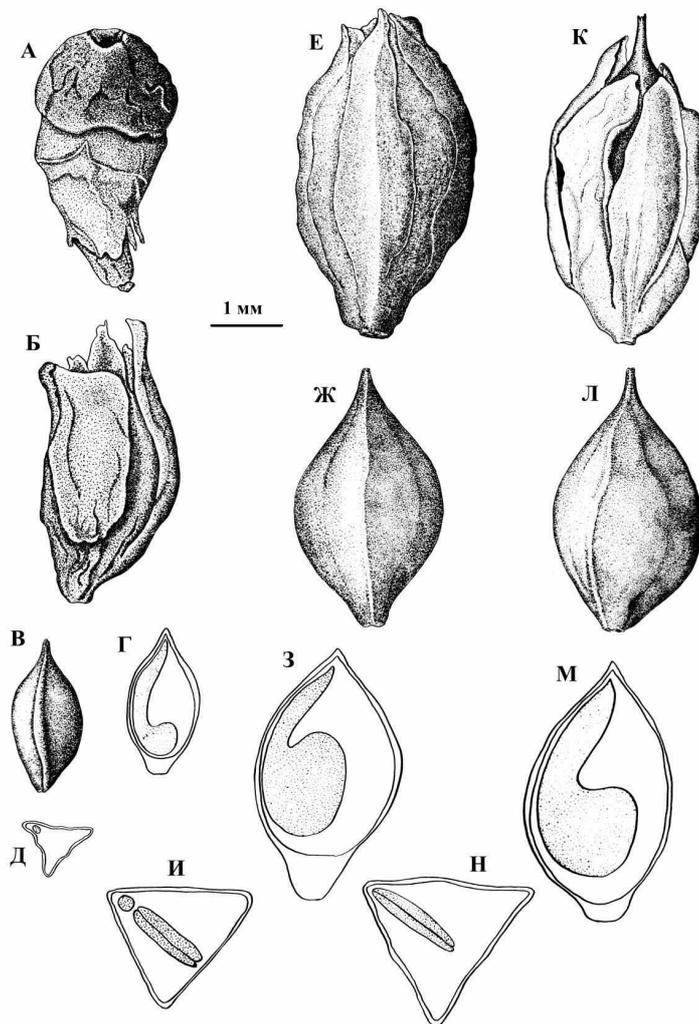


Рис. 14. Диаспоры *Polygonum viviparum* (А–Д), *P. bistorta* (Е–И), *P. carneum* (К–Н)
 А, Б, Е, К – внешний вид плода; В, Ж, Л – внешний вид плода с удалённым
 околоцветником; Г, З, М – продольный срез плода; Д, И, Н – поперечный срез плода

P. carneum С. Koch (= *Bistorta carnea* (С. Koch) Komarov)
 (рис. 14, К–Н)

Плодоножка 8,0–10,0×0,2 мм, часто к основанию изогнутая, в сечении овальная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,4–0,8 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании усечённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,25×0,50 мм, овальный, светло-жёлтый, почти не выступающий. *Листочки околоцветника* 3,0–3,5×2,2–3,0 мм, почти овальные, с ровным или волнистым краем, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,45 мм длиной, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, шероховатые, с плохо заметными, чаще одиночными жилками, матовые. *Тычинки* остающиеся, фиолетовые или розовые, длиннее околоцветника. *Плод* 3,0–5,0×2,0–2,7 мм, полностью заклю-

чёрный в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми сторонами, с вогнутыми в нижней трети гранями и тупыми рёбрами; на верхушке вытянутый в носик 0,4–0,6 мм длиной; гладкий; светло-коричневый или бурый; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,50×0,62 мм, овальный или широкоовальный, зеленоватый. *Основание столбика* чаще опадающее. *Зародыш* с семядолями 0,9–1,1 мм шириной, изогнутый, занимающий около 3/4 окружности семени.

Секция *Tiniaria* Meisn.

P. convolvulus L. (= *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve) (рис. 15, А–Г)

Плодоножка 1,0–1,5×0,2 мм, чаще прямая, в сечении овально-треугольная, шероховатая, светло-бежевая, матовая. *Перикладий* 0,3–0,5 мм длиной, хорошо или плохо отграниченный от листочков околоцветника, в основании округлённый, в сечении овально-треугольный. *Рубчик перикладия* 0,1×0,2 мм, овально-треугольный, светло-бежевый, не выступающий. *Листочки околоцветника* 3,5–4,0×2,0–2,5 мм, от перикладия свободные, свободными краями плотно налегающие друг на друга, бугорчатые или с сосочковидными выростами, зеленовато-серые, матовые. *Плод* 3,0–4,3×2,5–3,0 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми в нижней трети гранями; почти гладкий; чёрный; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,18×0,25 мм, округло-треугольный, белый. *Основание столбика* опадающее. *Зародыш* с семядолями 0,6–0,8 мм шириной, изогнутый, занимающий около 7/10 окружности семени.

P. dumetorum L. (= *Fallopia dumetorum* (L.) Holub) (рис. 15, Д–З)

Плодоножка 1,5–3,5×0,2 мм, прямая, в сечении овальная, гладкая, светло-коричневая, слабо блестящая. *Перикладий* 2,5–3,5 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, клиновидный. *Рубчик перикладия* 0,15×0,23 мм, овально-треугольный, светло-жёлтый. *Листочки околоцветника* 5,6–7,0×3,5–4,2 мм, в основании сросшиеся в трубку 1,0–2,5 мм длиной, три наружных по средней жилке с кожистым крылом; внизу округлые, мелкочаистые, светло-бежевые или коричневые, почти малиновые, слабо блестящие. *Плод* 2,3–3,0×1,3–2,5 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с вогнутыми в нижней трети гранями; почти гладкий; чёрный; блестящий. *Плодовый рубчик* 0,18×0,25 мм, округло-треугольный, белый. *Зародыш* с семядолями 0,6–0,8 мм шириной, изогнутый, занимающий около 7/10 окружности семени.

P. dentato-alatum F. Schmidt (= *Fallopia dentato-alata* (F. Schmidt) Holub) (рис. 15, И–М)

Плодоножка 1,5–3,5(4,0)×0,2 мм, прямая или слегка изогнутая, в сечении овально-треугольная, шероховатая, светло-коричневая, матовая. *Перикладий* 6,0–10,0 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, клиновидный. *Рубчик перикладия* 0,13×0,16 мм, овальный, светло-жёлтый, почти не выступающий. *Листочки околоцветника* 5,0–9,0(–10,0)×4,0–5,0 мм, в основании сросшиеся в трубку 2,0–3,0 мм длиной, низбегающие на цветоножку, два наружных плоские, три внутренних более крупные, по спинке с зубчатым или цельным пурпурным или розовым крылом; мелкочаистые, пурпурные, желтовато-зелёные или бежевые, слабо бле-

стоящие. Плод 3,0–5,0×2,5–3,0 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с выпуклыми сторонами, с тупыми рёбрами и вогнутыми в верхней трети гранями; точечно-ямчатый; чёрный; блестящий. Плодовый рубчик 0,25×0,30 мм, округло-треугольный, светло-коричневый. Основание столбика опадающее. Зародыш с семядолями 0,5–0,7 мм шириной, изогнутый, занимающий около 1/2 окружности семени.

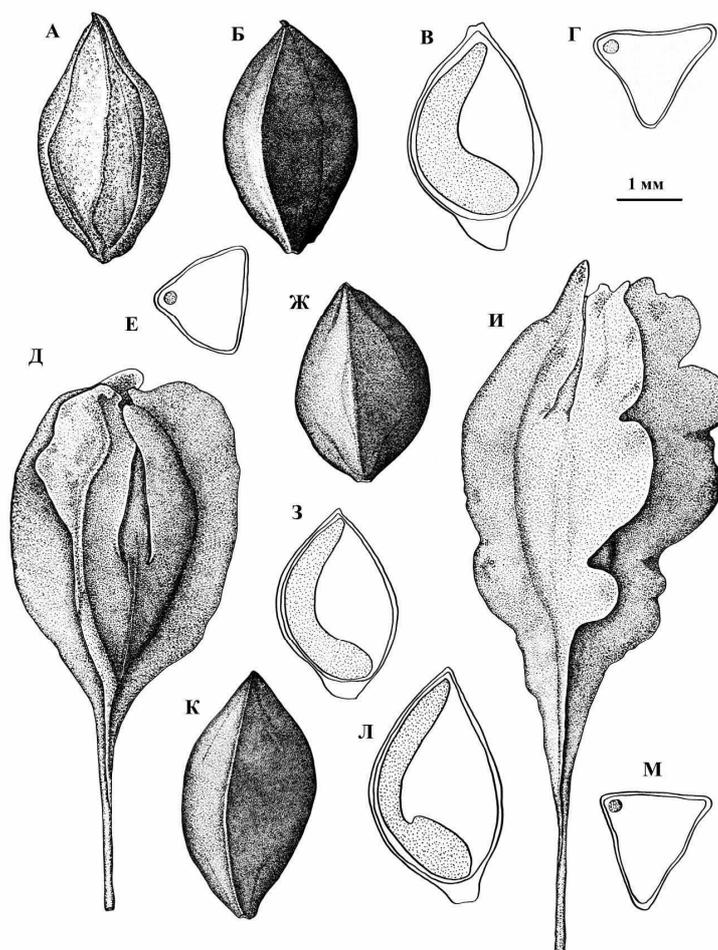


Рис. 15. Диаспоры *Polygonum convolvulus* (А–Г), *P. dumetorum* (Д–З), *P. dentato-alatum* (И–М)

А, Д, И – внешний вид плода; Б, Ж, К, – внешний вид плода с удалённым околоцветником; В, З, Л – продольный срез плода; Г, Е, М – поперечный срез плода

P. sachalinense F. Schmidt (= *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) Ronse Decr.) (рис. 16)

Плодоножка 1,0–1,5×0,1–0,2 мм, прямая, в сечении овальная или округлая, шероховатая, светло-коричневая, матовая. Перикладий 4,2–5,3 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, клиновидный, сильно вытянутый к основанию. Рубчик перикладия 0,2×0,3 мм, овально-треугольный, светло-бежевый, выступающий.

Листочки околоцветника 2,4–5,0×3,0–4,2 мм, в основании сросшиеся в трубку, три внутренних с крыловидными выростами 1,5–2,0 мм шириной, перепончатые, слегка морщинистые, с плохо заметными жилками, светло-коричневые, бурые или бежевые, слабо блестящие. Плод 1,2–2,0×0,4–0,8 мм, полностью заключённый в околоцветник; трёхгранный; в сечении в виде равностороннего треугольника с одной плоской и двумя выпуклыми сторонами; с острыми в верхней трети и тупыми в нижней части плода рёбрами; точечно-ямчатый; тёмно-бурый; блестящий. Плодовый рубчик 0,1×0,2 мм, овально-треугольный, почти белый. Основание столбика опадающее. Зародыш с узкими семядолями, изогнутый, занимающий около 5/8 окружности семени.

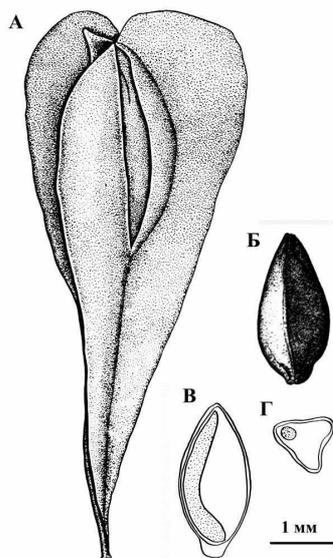


Рис. 16

Диаспоры *Polygonum sachalinense*

- А – внешний вид плода;
- Б – внешний вид плода с удалённым околоцветником;
- В – продольный срез плода;
- Г – поперечный срез плода

Ключ для определения видов *Polygonum* по плодам

- 1 Плод в сечении округлый, овальный, продолговатый или выпукло-вогнутый 2
- + Плод в сечении треугольный..... 11
- 2 Плод 2,8–4,0×2,5–3,0 мм, в очертании почковидный, почти шаровидный, с мелкими продольными бороздками или рёбрышками, чёрный, блестящий *P. perfoliatum*
- + Плод в очертании округло-овальный, от светло-коричневого до тёмно-каштанового..... 3
- 3 Плод двояковыпуклый, плосковыпуклый или плоский 4
- + Плод двояковогнутый 8
- 4 Плод 1,5–2,0×1,2–1,6 мм, с округлым килем и бугорками в правильных тесных рядах, светло-коричневый до тёмно-бурого, почти матовый; листочки околоцветника сросшиеся в трубку 1,2–1,7 мм длиной, плотно облегающую плод, светло-бежевые или беловато-зелёные *P. nepalense*
- + Плод без киля, точечно-ямчатый, морщинисто-сетчатый или почти гладкий; трубка околоцветника неплотно облегающая плод 5
- 5 Плод 2,25–2,50×1,00–2,10×1,25 мм, двояковыпуклый, точечно-ямчатый; листочки околоцветника 3,50–5,15×1,25–2,30 мм, розовые или светло-бежевые, с хорошо заметными жилками *P. amphibium*

- + Плод 1,30–2,50×0,50–2,00×0,35–1,10 мм, с обеих сторон плоский, выпуклый в нижней части или выпуклый лишь с одной стороны6
- 6 Плод 2,00–2,25×1,50–2,00×0,40–0,70 мм, почти плоский, с обеих сторон морщинистый; столбик остающийся, 0,1–0,3 мм длиной, чаще с двумя рыльцами; листочки околоцветника 2,3–3,5×1,5–2,5 мм, светло-бежевые с белым краем, с хорошо заметными ребристыми жилками *P. persicaria*
- + Плод плосковыпуклый, от коричневого до чёрного, зародыш с широкими семядолями 7
- 7 Плод 1,75–2,55×1,25–2,20 мм, выпуклый сверху донизу, сетчато-морщинистый, почти матовый; листочки околоцветника зелёные с белым краем, густо покрытые гладкими жёлтыми железками 0,09 мм длиной *P. hydropiper*
- + Плод 1,5–2,5×1,2–1,8 мм, выпуклый лишь в нижней половине, в верхней половине плоский, почти гладкий, блестящий; листочки околоцветника светло-бежевые с розовым краем, без железок *P. minus*
- 8(3) Плодоножка без сочленения, 0,1–1,2 мм длиной; плод 2,30–3,00×2,00–2,50×0,62–0,75 мм, округло-яйцевидный, с остриём на верхушке, светло-бурый или буровато-чёрный, опадающий после разламывания плодоножки в любом месте; листочки околоцветника со слабозаметными жилками *P. linicola*
- + Плодоножка с сочленением 9
- 9 Листочки околоцветника с хорошо заметными якоревидными жилками и жёлтыми сидячими железками; плод 2,2–3,0×1,6–2,3 мм, точечно-ямчатый, от светло-бежевого до чёрного, в зрелом состоянии выступающий из околоцветника *P. scabrum*
- + Листочки околоцветника без железок, с хорошо или плохо заметными неякоревидными жилками; плод от основания округлый, с плоскими посередине боками или чечевицеобразный, полностью заключённый в околоцветник 10
- 10 Плод 2,56–3,50×2,90–3,50×1,25–1,35 мм, в очертании почти округлый, в основании с обеих сторон выпуклый, в середине вдавленный, наверху плоский; основание столбика остающееся, цилиндрическое, 0,1–0,5 мм длиной; листочки околоцветника розовато-бежевые или тёмно-карминовые, неплотно налегающие друг на друга, с хорошо заметными, почти неветвящимися жилками *P. orientale*.
- + Плод 2,00–2,50×1,50–2,20×0,40–0,75 мм, чечевицеобразный; листочки околоцветника палевые или палево-розовые, без жилок или изредка с жилками *P. lapathifolium*
- 11(1) Плод в сечении в виде равнобедренного треугольника 12
- + Плод в сечении в виде равностороннего треугольника 24
- 12 Плод с двумя узкими слегка вогнутыми гранями и одной широкой – плоской или слегка выпуклой 13
- + Плод с двумя широкими гранями и одной узкой 15
- 13 Плод 1,50–1,75×0,75–1,25 мм, с выпуклой широкой гранью, точечно-ямчатый, от тёмно-каштанового до чёрного, блестящий; листочки околоцветника зеленовато-бежевые с белым краем и слабо заметными маловетвистыми жилками *P. acetosellum*
- + Широкая грань плода плоская, плод от тёмно-коричневого до чёрного 14

- 14 Плод 1,75–2,50×1,25–2,20 мм, матовый; листочки околоцветника зелёные с белым или розовым краем, густо покрытые гладкими желёзками около 0,1 мм высотой *P. hydropiper*
- + Плод 2,00–2,25×1,50–2,00 мм, блестящий; листочки околоцветника светло-бежевые с белым краем и хорошо выраженными ребристыми жилками *P. persicaria*
- 15(12) Узкая грань плода сильновогнутая, широкие грани выпуклые; плод лишь верхним концом выступающий из околоцветника или полностью заключённый в околоцветнике 16
- + Все три грани плода вогнутые или выпуклые 19
- 16 Плод верхним концом выступающий из околоцветника, 1,3–1,7×0,4–0,6 мм, с острыми вверху плода и тупыми внизу рёбрами, от каштанового до чёрного, слабо блестящий; листочки околоцветника желтовато-зелёные с бело-розовым краем *P. salsugineum*
- + Плод полностью заключён в околоцветнике 17
- 17 Плод наверху острый, 1,5–2,5×1,0–1,5 мм, от коричневого до тёмно-каштанового, блестящий, с тремя остающимися рыльцами; листочки околоцветника желтовато-зелёные с белым или розовым краем, в основании сильно ребристые, мелкобугорчатые *P. inflexum*
- + Плод наверху тупой 18
- 18 Плод 2,0–2,5×1,2–1,6 мм, чёрный, слабо блестящий; плодовой рубчик 0,3×0,5 мм; листочки околоцветника беловато-зелёные с белым краем *P. calcatum*
- + Плод 1,80–2,20×1,25–1,40 мм, почти гладкий, тёмно-коричневый или бурый, блестящий; плодовой рубчик 0,2×0,3 мм; листочки околоцветника красновато-бурые с розовым краем, с хорошо заметными маловетвистыми жилками *P. argyrocoleum*
- 19(15) Все три грани плода вогнутые 20
- + Все три грани плода выпуклые 22
- 20 Плод почти наполовину выступающий из околоцветника, 2,00–3,50×0,40–0,65 мм, с острыми рёбрами вверху и тупыми – внизу, от каштанового до чёрного; листочки околоцветника бежево-зелёные с белым краем, не налегающие или слегка налегающие друг на друга, с хорошо заметными жилками *P. aviculare*
- + Плод полностью заключённый в околоцветник, от коричневого до тёмно-каштанового, точечно-бугорчатый, блестящий 21
- 21 Плод 1,8–2,0×1,0–1,5 мм; листочки околоцветника буровато-зелёные с розовым или оранжевым краем, с одиночными ребристыми жилками *P. caspicum*
- + Плод 2,2–3,0×1,5–1,9 мм, наверху с тремя бугорками (следами опавших рылец), с острыми в верхней трети и тупыми закруглёнными в нижней части рёбрами; листочки околоцветника светло-бежевые, зеленоватые, с белым или розовым краем, с хорошо заметными ветвящимися жилками *P. ammanioides*
- 22 Плод 2,0–3,0(–4,0)×1,2–2,5(–3,0) мм, в верхней трети с острыми рёбрами, тёмновато-бежевый, блестящий; листочки околоцветника ярко-розовые, зеленоваторозовые или бежевые, плотно налегающие друг на друга *P. taackianum*
- + Плод с тупыми рёбрами в верхней трети или по всей длине 23
- 23 Плод 2,25–2,50×1,75–1,90 мм, с тупыми по всей длине рёбрами, с узкими гранями, светло-коричневый или тёмно-бурый, почти чёрный, матовый или слабо бле-

- стяжий; листочки околоцветника светло-бежевые или коричневые с розовато-сиреневым верхом и очень тонкими маловетвистыми жилками; основание столбика 0,20–0,35 мм длиной, остающееся при плоде.....*P. belophyllum*
- + Плод 3,2–4,1×2,2–2,5 мм, с тупыми в верхней части рёбрами, серовато-бежевый, матовый; основание столбика остающееся, 0,15–0,25 мм длиной, цилиндрическое; листочки околоцветника чёрно-зелёные, в верхней трети суженные.....*P. thunbergii*
- 24(11) Все три грани плода либо вогнутые, либо почти плоские, либо выпуклые.....25
- + Две грани плода вогнутые, а одна выпуклая или плоская, либо две грани выпуклые, а одна – плоская.....44
- 25 Все три грани плода вогнутые.....26
- + Все три грани плода почти плоские или выпуклые.....33
- 26 Плод острый или с остающимся основанием столбика, мелкоточечно-ямчатый...27
- + Плод тупой.....28
- 27 Плод 1,75–2,70×1,30–2,20 мм, чёрный, слабо блестящий, почти матовый, с острыми вверху и тупыми внизу рёбрами; листочки околоцветника желтовато-серые в основании и розовато-сиреневые в верхней части.....*P. mite*
- + Плод 1,3–2,3×0,5–1,5 мм, от каштанового до чёрного, блестящий, с тупыми толстыми рёбрами; листочки околоцветника в основании жёлто-серые или светло-бежевые, вверху розовые.....*P. minus*
- 28 Плод с острыми по всей длине рёбрами или в верхней части с острыми, а в нижней – с тупыми или округлёнными рёбрами.....29
- + Плод с тупыми по всей длине рёбрами или с тупыми в верхней части и толстыми округлыми в нижней рёбрами, полностью заключённый в околоцветник.....32
- 29 Плод с крыловидными рёбрами, точечно-бугорчатый, от светло-коричневого до тёмно-бурого.....30
- + Плод с острыми в верхней части и тупыми или толстыми округлёнными в нижней части рёбрами; перикладий 0,5–0,8 мм длиной.....31
- 30 Плод 2,2–3,0×1,5–2,5 мм, сильно вытянутый в верхней $\frac{1}{5}$, полностью заключённый в околоцветник; листочки околоцветника беловато-зелёные с белым или желтоватым краем и ребристыми жилками; перикладий 0,3–0,6 мм длиной, внизу округлённый.....*P. viviparum*
- + Плод 1,5–2,2×0,9–1,1 мм, лишь верхней $\frac{1}{8}$ выступающий из околоцветника; листочки околоцветника жёлто-зелёные или светло-бежевые, с одиночными жилками; перикладий 0,1–0,2 мм длиной, внизу срезанный.....*P. gracilis*
- 31(29) Плод 2,2–3,0×1,2–1,7 мм, с острыми рёбрами в верхних $\frac{2}{3}$ и толстыми закруглёнными рёбрами в нижней трети, точечно-бугорчатый, каштановый или чёрный, блестящий; листочки околоцветника табачно-зелёные или буроватые с розовым краем и многочисленными хорошо заметными жилками; перикладий внизу срезанный.....*P. aviculare* subsp. *heterophyllum*
- + Плод 2,0–2,5×1,2–1,5 мм, с тупыми рёбрами в нижней части, точечно-бугорчатый, от светло-бежевого до чёрного, почти матовый; листочки околоцветника зеленоватые с карминовым краем, слегка налегающие друг на друга, с резко выраженными маловетвистыми жилками; перикладий внизу округлённый....*P. procumbens*

- 32(28) Плод 2,3–3,0×1,6 мм, с тупыми рёбрами по всей длине, мелкобугорчатый, тёмно-коричневый или каштановый, слабо блестящий, с карпофором 0,2 мм длиной или без карпофора; листочки околоцветника буровато-зелёные с розовым краем, плотно налегающие друг на друга, с хорошо заметными ветвистыми жилками; перикладий 1,3–2,0 мм длиной, внизу срезанный..... *P. tiflisiense*
- + Плод 2,5–3,0×1,5–1,8 мм, с тупыми рёбрами в верхней трети и с тупыми закруглёнными рёбрами в нижних $\frac{2}{3}$, гладкий, чёрный, блестящий, без карпофора; листочки околоцветника буровато-коричневые или тёмно-песочные со светло-бежевым краем, морщинистые с неясными жилками; перикладий 0,3–0,6 мм длиной, ребристый, к основанию цилиндрический..... *P. pamiro-alaicum*
- 33(25) Все три грани плода почти плоские 34
- + Все три грани плода слегка выпуклые по средней линии, либо выпуклые в средней и вогнутые в верхней и нижней или только в нижней частях плода 35
- 34 Плод 3,0–4,5×2,5–3,0 мм, почти остро-трёхгранный, чёрный, почти матовый; листочки околоцветника зеленовато-серые, от перикладия свободные, плотно налегающие друг на друга, бугорчатые или с сосочковидными выростами; наружные листочки околоцветника с выдающимися тупыми киями *P. convolvulus*
- + Плод 1,60–1,85×0,50–0,65 мм, тёмно-бурый или каштановый, слабо блестящий, с тремя остающимися сидячими рыльцами; листочки околоцветника желтовато-зелёные или розовые, с белым краем..... *P. polycnemoides*
- 35 Все три грани плода слегка выпуклые по средней линии..... 36
- + Все три грани плода выпуклые в средней части и вогнутые в верхней и нижней или только в нижней части 39
- 36 Плод 1,5–2,8×0,8–1,2 мм, тёмно-бурый или чёрный, слабо блестящий, полностью заключённый в околоцветник; листочки околоцветника светло-коричневые или бурые, плотно налегающие друг на друга, только с одной неветвящейся средней жилкой *P. acetosum*
- + Плод выступающий из околоцветника..... 37
- 37 Плод 3,2–6,0(–7,0)×2,8–3,5 мм, почти наполовину выступающий из околоцветника, от светло-коричневого до тёмно-бурого; листочки околоцветника беловато-зелёные или бежевые, не налегающие друг на друга; перикладий остроотреугольный, 0,8–1,3 мм длиной..... *P. divaricatum*
- + Плод верхним концом (0,3–0,4 мм) или верхней третью выступающий из околоцветника..... 38
- 38 Плод 3,5–4,0(–5,0)×2,0–2,7 мм, светло-коричневый или бурый, верхней третью выступающий из околоцветника; листочки околоцветника светло-бежевые или сероватые, лишь в самом основании налегающие друг на друга; перикладий усечённо-конусовидный, 0,8–1,0 мм длиной..... *P. alpinum*
- + Плод 3,0–4,5×2,3–3,6 мм, светло-бурый, лишь верхним концом (0,3–0,4 мм) выступающий из околоцветника; листочки околоцветника желтовато-белые или бежевые, неплотно налегающие друг на друга; перикладий клиновидный 1,8–2,2 мм длиной..... *P. bucharicum*
- 39(35) Все три грани плода выпуклые в средней части и вогнутые в верхней и нижней частях; плод 3,0–5,0×2,5–3,0 мм, чёрный, блестящий, с тупыми рёб-

- рами; листочки околоцветника 5,0–9,0(–10,0)×4,0–5,0 мм, желтовато-зелёные, низбегающие на цветоножку, два наружных – плоские, три внутренние – более крупные, по спинке с зубчатым или цельным пурпурным или розовым крылом..... *P. dentato-alatum*
- + Все три грани плода выпуклые или плоские в средней части и вогнутые только в верхней или только в нижней части.....40
- 40 Грани плода вогнутые в верхней трети41
- + Грани плода вогнутые в нижней трети.....42
- 41 Все грани плоские в средней части плода, плод 1,5–2,5×1,1–2,0 мм, светло-коричневый или тёмно-каштановый; листочки околоцветника серовато-бежевые с тёмно-фиолетовой верхушкой, плотно налегающие друг на друга, с почти незаметными маловетвистыми жилками *P. sieboldii*
- + Все грани плода выпуклые в средней его части; плод 1,2–2,1×1,0–1,5 мм, тёмно-бурый, почти матовый, полностью заключённый в околоцветник или верхней четвертью выступающий из него; листочки околоцветника карминовые с белорозовым краем, плотно налегающие друг на друга; перикладий 0,15–0,45 мм длиной, в основании округлённый..... *P. viscosum*
- 42 Плод 2,3–3,0×1,3–2,5 мм, чёрный, блестящий; листочки околоцветника 5,6–7,0(–9,0)×3,5–4,2 мм, три наружных по средней жилке с кожистым крылом, внизу округлые, светло-бежевые, коричневые; перикладий 2,5–3,5 мм длиной, почти не отграниченный от листочков околоцветника..... *P. dumetorum*
- + Листочки околоцветника 3,0–4,2×2,2–3,0 мм, без крыльев; плод вверху вытянутый в носик 0,3–0,6 мм длиной, от коричневого до тёмно-каштанового; перикладий 0,8–1,2 мм длиной, хорошо отграниченный от листочков околоцветника, внизу закруглённый.....43
- 43 Плод 3,00–4,30×2,00–2,75 мм; листочки околоцветника бежевые или коричневые; перикладий светло-коричневый или бежевый, иногда жёлто-зелёный *P. bistorta*
- + Плод 3,0–5,0×2,0–2,7 мм; листочки околоцветника карминовые или фиолетоворозовые; тычинки остающиеся, фиолетовые или тёмно-красные, длиннее околоцветника..... *P. carneum*
- 44(24) Две грани плода выпуклые, одна плоская; плод 1,2–2,0×0,4–0,8 мм, тёмно-бурый; листочки околоцветника 2,4–5,0×3,0–4,2 мм, светло-коричневые, бурые или бежевые, три внутренних с крыловидными выростами 1,5–2,0 мм шириной, слегка морщинистые *P. sachalinense*
- + Две грани плода вогнутые, одна выпуклая или плоская.....45
- 45 Одна грань плода выпуклая, плод чёрный, полностью заключённый в околоцветник46
- + Одна грань плода плоская, плод гладкий, блестящий47
- 46 Перикладий 1,5–2,2 мм длиной, воронковидный, не загнутый крючковидно; плод 2,5–3,5×1,5–2,2 мм, с острыми часто вогнутыми рёбрами в верхней трети плода и закруглёнными, толстыми в нижних $\frac{2}{3}$; плодовой рубчик 0,2×0,3 мм; листочки околоцветника светло-бежевые, плотно налегающие друг на друга, морщинистые *P. alpestre*

- + Перикладий 0,5–0,8 мм длиной, в основании усечённый, почти цилиндрический, часто крючковидно загнутый; плод 2,5–2,7×1,3–1,7 мм, с тупыми толстыми рёбрами; плодовый рубчик 0,15×0,20 мм; листочки околоцветника бурые с розовато-серым краем..... *P. rupestre*
- 47 Перикладий к основанию усечённый, 0,2–0,5 мм длиной; плод с тупыми рёбрами..... 48
- + Перикладий к основанию крючковидно загнутый; плод 2,0–3,0×1,0–2,5 мм, с округлёнными рёбрами; листочки околоцветника оранжево-красные или бурые, без жилок, морщинистые..... *P. sibiricum*; *P. pamiricum*
- 48 Плод 1,6–2,1×1,1–1,5 мм, от коричневого до чёрного, блестящий; листочки околоцветника плотно налегающие друг на друга, вверху розовато-сиреневые, внизу светло-зелёные, с ребристыми жилками *P. longisetum*
- + Плод 2,0–2,5×1,2–1,5 мм, светло-бурый или каштановый, слабо блестящий, вверху суженный в тупой носик 0,2–0,3 мм длиной; листочки околоцветника серозелёные с розовым краем, свободными краями неплотно налегающие друг на друга, с хорошо заметными ветвистыми жилками..... *P. patulum*

Род *Fagopyrum* Mill.

Плодоножка 1,50–4,00×0,10–0,22 мм, прямая или изогнутая, в сечении овально-треугольная, шероховатая, мелкоребристая или морщинистая, светло-бежевая, тёмно-песочная или коричневая, матовая или слабо блестящая, голая.

Перикладий 0,5–1,2 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, к основанию закруглённый, в сечении овально- или округло-треугольный.

Рубчик перикладия 0,2×0,3 мм, овально-треугольный или неправильной формы, светло-бежевый.

Листочки околоцветника 1,25–4,30×0,50–2,50 мм, равные либо наружные шире внутренних, овальные, в основании сросшиеся в трубку 0,3–1,0 мм длиной, свободными краями слегка налегающие друг на друга или совсем не налегающие; шероховатые или морщинистые, светло-, либо тёмно-бурые или песочные, матовые, голые.

Плод 4,0–7,5×2,5–4,8 мм, выступающий из околоцветника; трёхгранный; с острыми или тупыми и городчатыми рёбрами и выпуклыми или в средней части слегка вогнутыми гранями; тёмно-серый, светло-коричневый до чёрного, с тёмными полосками, идущими почти перпендикулярно рёбрам или без полосок; матовый или слегка блестящий, голый.

Плодовый рубчик 0,10×0,25 мм, обычно закрытый листочками околоцветника.

Основание столбика остающееся, часто с тремя рыльцами или опадающее.

Эндосперм мучнистый.

Зародыш прямой, корешок 1,20–1,50×0,30–0,45 мм, семядоли 2,5–3,0×3,0–3,5 мм, листовидные, вдоль сложенные.

***F. esculentum* Moench (рис. 17, А, Б)**

Плодоножка 2,0–3,5(–4,0)×0,1–0,2 мм, прямая или изогнутая, в сечении овально-треугольная, шероховатая или ребристая, тёмно-песочная или серовато-бежевая.

Перикладий 0,5–1,2 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, к основанию закруглённый, в сечении овально-треугольный, светло-бежевый. *Рубчик перикладия* 0,20×0,25 мм, овально-треугольный, светло-бежевый. *Листочки око-*

лоцветника 2,00–4,25×1,00–2,50 мм, овальные, в основании сросшиеся в трубку 0,5–1,0 мм длиной, слегка шероховатые, светло-бурые или тёмно-песочные, матовые. Плод 5,50–7,50×3,50–4,75 мм, значительно выступающий из околоцветника; трёхгранный с острыми рёбрами и слегка выпуклыми гранями, в очертании яйцевидный или эллиптический; в сечении треугольный; очень мелко продольно-бороздчатый; тёмно-песочный, светло-коричневый или коричневый с чётко выраженными чёрными или тёмными полосками и крапинками, расположенными почти перпендикулярно рёбрам; матовый или слабо блестящий. Плодовый рубчик 0,1×0,2 мм, треугольный, светло-бежевый. Основание столбика 0,08–0,20 мм длиной, цилиндрическое, почти всегда с тремя рыльцами, иногда опадающее.

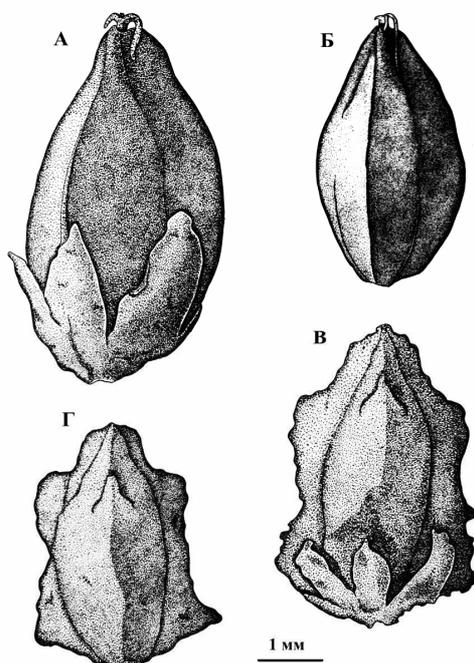


Рис. 17. Диаспоры *Fagopyrum esculentum* (А, Б) и *F. tataricum* (В, Г)

А, В – внешний вид плода; Б, Г – внешний вид плода с удалённым околоцветником

F. tataricum (L.) Gaertn. (рис. 17, В, Г)

Плодоножка 1,5–3,0×0,2 мм, прямая или изогнутая, в сечении овально-треугольная, шероховатая, светло-бежевая или коричневая, почти матовая. Перикладий 0,5–1,0 мм длиной, плохо отграниченный от листочков околоцветника, к основанию закруглённый, в сечении округло-треугольный. Рубчик перикладия неправильной формы. Листочки околоцветника 1,25–2,00×0,50–1,00 мм, наружные шире внутренних, овальные, в основании сросшиеся в трубку 0,3–0,6 мм длиной, свободными краями не налегающие друг на друга или слегка налегающие; шероховатые, серовато-бурые, матовые. Плод 4,0–5,0×2,5–3,5 мм, значительно выступающий из околоцветника; трёхгранный, к вершине с более острыми рёбрами и продолговатояйцевидными гранями; крупно-шероховатый или крупно-бугорчатый; тёмно-серый, светло-коричневый до чёрного; матовый. Плодовый рубчик 0,10×0,25 мм, почти ок-

руглый, желтовато-белый. *Основание столбика* опадающее, иногда остающееся, с тремя рыльцами.

Ключ для определения видов *Fagopyrum* по плодам

- 1 Плод 5,50–7,60×3,50–4,75 мм, резко трёхгранный, с острыми рёбрами и выпуклыми гранями, почти гладкий, тёмно-песочный или светло-коричневый с чётко заметными тёмно-коричневыми или чёрными полосками и крапинками, расположенными почти перпендикулярно рёбрам, слабо блестящий*F. esculentum*
- + Плод 4,0–5,0×2,5–3,0 мм, трёхгранный, с тупыми и городчатыми, к вершине почти острыми рёбрами и продолговато-яйцевидными гранями, крупно-шероховатый или крупно-бугорчатый, тёмно-серый, светло-коричневый до чёрного, матовый*F. tataricum*

Литература

Ворошилов В.Н. 1954. К систематике спорышей средней полосы Европейской части СССР // Бюл. ГБС. Вып. 18. С. 97–108.

Доброхотов В.Н. 1961. Семена сорных растений. – М.: Сельхозиздат. – 464 с.

Леньков П.В. 1932. Семена полевых сорных растений Европейской части СССР. – М.; Л.: Сельхозгиз. – 243 с.

Маевский П.Ф. 1954. Флора средней полосы Европейской части СССР. – 8-е изд., испр. и доп. – М., Л.: Сельхозгиз. – 912 с.

Майсурия Н.А., Атабекова А.И. 1931. Определитель семян и плодов сорных растений. – М.; Л.: Сельхозгиз. – 408 с.

Флора СССР. Т. 5. / Ред. В.Л. Комаров. 1936. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 762 с.

Velenovsky J. 1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. – Prag: Rivnac. – Teil 3. S. 732–1211.

**КАРПОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СЕМЕЙСТВА
CARYOPHYLLACEAE И ИХ ЭВОЛЮЦИОННАЯ
НАПРАВЛЕННОСТЬ В СВЕТЕ ДАННЫХ МОЛЕКУЛЯРНОЙ
ФИЛОГЕНИИ**

*А.П. Сухоруков, А.А. Креницына, М.А. Кушунина,
М.В. Нилова, А.Г. Девятков*

Sukhorukov A.P., Krinitsyna A.A., Kushunina M.A., Nilova M.V., Devyatov A.G.
CARPOLOGICAL CHARACTERS OF THE CARYOPHYLLACEAE FAMILY AND THEIR EVOLUTIONARY TRENDS BASED ON MOLECULAR PHYLOGENY. A new reconstruction of the seed number evolution in the fruit of core Caryophyllales based on *rbcL* marker confirms the ancestral character state of one-seeded fruits with further radiation to the multi-seeded capsules in many clades also including the basal clade Corrigioleae. Some characters unite the one-seeded *Corrigiola* and multi-seeded *Telephium*. The reversion to one-seeded fruits is traced in many clades, but it is exceptionally rare in the terminal clades Caryophylleae and Sileneae. These complicated evolutionary trends generally contradict the traditionally accepted opinion that the one-seeded fruits represent the final stage in the reducing lineages originated from many-seeded capsules. The carpological characters are quite different in the representatives of the family, and 15 of them were chosen for the delimitation of the species under investigation. There are three main types of the pericarp topography, and two of them (parenchymatous or differentiated into sclerenchymatous and parenchymatous pericarp) can be considered as an ancestral state. The «Scleranthus-type» (gen. *Scleranthus*) is clearly apomorphic in the family. The typical traits in the family are (1) rare emergence of the U-shaped cells in the pericarp; (2) seedcoat testa lacking stalactites, (3) presence of the perisperm in the seeds, and (4) vertical position of the embryo (in one-seeded fruits). Many carpological characters of the Caryophyllaceae are absent in the sister AAC clade (Achatocarpaceae + Amaranthaceae + Chenopodiaceae).

Семейство Caryophyllaceae в его широком понимании (incl. Плецебрaceae) включает примерно 2200 видов, распространённых по всей Земле (Bittrich, 1993), и является одной из базальных, но в высшей степени диверсифицированных клад среди Кариофиллид (Cuénoud et al., 2002), хотя и с архаичными чертами в строении осевых органов (Carlquist, 1995). До недавнего времени гвоздичные обычно подразделяли на три подсемейства: Alsinoideae, Caryophylloideae и Parnychioideae. Эта система основывалась большей частью на репродуктивных признаках и считалась хорошо обоснованной. К числу систематически значимых признаков традиционно относили степень срастания чашелистиков, число семян в плоде и их скульптурированность. Для отдельных родов, в особенности в пределах крупного подсемейства Caryophylloideae, использовали и другие критерии: число слагающих плод плодолистиков или наличие центральной колонки плода и перегородок (септ).

Эти признаки легли в основу понимания возможных эволюционных связей внутри семейства. В частности, это касалось возникновения односемянных плодов как одной из наиболее важных проблем систематики семейства. Обсуждение этого вопроса началось более 100 лет назад (Vierhapper, 1907: p. 96) и неожиданно привело к абсолютно противоположным заключениям. На основе эмбриологических результатов, которые получили широкое признание (Rohweder, 1970; Девятков, Ермилова, 2002; Девятков и др., 2003), считалось, что признаки строения плода и семени

претерпевали постепенное упрощение (табл. 1). Другой эволюционный тренд, напротив, мог быть связан с усложнением их строения, что впервые было высказано ещё Т. Эккардом (Eckardt, 1955) и поддержано Х.-К. Фридрихом (Friedrich, 1956).

Таблица 1

**Одно из возможных эволюционных направлений
в строении плода и семени в Caryophyllaceae (Девятков, Ермилова, 2002)**

Инициальные признаки	Возможные промежуточные состояния	Финальные признаки
Околоцветник (чашечка) без гипантия, плод – коробочка; гинецей синкарпный (с септами между локулами); перикарпий с выраженными топографическими зонами; семязачатки многочисленные; теста семенной кожуры скульптурированная	Лизис септ; гинецей лизикарпный (с одной центральной колонкой, на которой размещены многочисленные семязачатки)	Имеется гипантий; абортирование колонки; гинецей псевдомономерный; плод сухой, односемянный, невскрывающийся; перикарпий редуцированный до 1–2 недифференцированных паренхимных слоёв клеток; семязачаток один, базальная плацентация вследствие редукции центральной колонки; теста семенной кожуры без заметной ультра-скульптуры

Согласно современным молекулярно-филогенетическим данным, монофилия семейства Caryophyllaceae (incl. fam. Salsolaceae) бесспорна, а его деление на три подсемейства представляется устаревшим (Smitsen et al., 2002; Fior et al., 2006; Harbaugh et al., 2010). В контексте молекулярной филогении семейство включает более 10 крупных клад, которым придают ранг триб. Базальной кладой является триба *Corrigioleae*, состоящая из 2 родов – *Telephium* и *Corrigiola*. Невскрывающиеся или неправильно вскрывающиеся плоды в Caryophyllaceae считают анцестральным состоянием признака в базальных кладах *Corrigioleae* и *Paronychieae*, с дальнейшей эволюционной тенденцией в сторону образования многосемянных плодов, свойственных большинству Caryophyllaceae (клада *Plurcaryophyllaceae*: см. Greenberg, Donoghue, 2011). Однако иных современных данных относительно эволюции карпологических признаков в семействе до сих пор нет.

Цель настоящей работы заключалась в следующих основных положениях:

- (1) Проследить формирование и дальнейшие эволюционные преобразования числа семян в плоде на базе молекулярного дерева, построенного на основе *rbcL* маркера.
- (2) Выявить новые признаки в строении плода и семени, имеющие большое значение для понимания эволюции таксонов Caryophyllaceae.

Материал и методика

Гербарный и спиртовой материал собран первым автором в различных районах Евразии (Европейской части России, Казахстане, Узбекистане, Израиле, Непале). Часть материала отобрана в гербарных коллекциях с разрешения кураторов гербарных фондов. Список изученных в данной работе видов приведён ниже.

Acanthophyllum borsczovii Litv.: Казахстан, Карсакпайский р-н, Кара-куль, VIII. 1929, С. Липшиц 757 (MW);

- A. coloratum* Schischk.: Киргизия, Ошская обл., р. Тар, VII.1981, Пименов и др. 567 (MW);
- A. paniculatum* Regel et Herder: Казахстан, Западный Тянь-Шань, Узун-Ахматский хребет, VIII.1960, Богибаева 5590 (MW);
- Achyronychia cooperi* A. Gray: USA, California, San Quentin [Quintin] Bay, I.1889, E. Palmer 672 (LE);
- Cometes abyssinica* R. Br.: Yemen, Southern Jol, IV.1974, S.A. Risopoulos 54 (BM);
- Corrigiola africana* (Turrill) Ikonn.: Abyssinia, 1844, [W.] Schimper 1876 (LE);
- C. andina* Planch. et Triana: Mexico, 1876, J.G. Schaffner (LE);
- C. capensis* Willd.: S Africa, Natal, New Hanover distr., XII.1970, K.D. Gordon-Grey 6298 sub *C. littoralis* (E);
- C. littoralis* L.: England, S Devon, Slapton, X.2002, S. Kovalsky & J. Boardman (MW);
- C. telephifolia* Pourr.: Italia, Sardinia, Gallura, IV.1904, A. Vaccari 790 (MW);
- Drymaria cordata* (L.) Roem. et Schult.: Nepal, Nagarkot, XI.2005, A. Sukhorukov (MW);
- Drypis spinosa* L.: Greece, Epirus, VII.1937, E.K. Balls, W.B. Gourlay (E);
- Eremogone micradenia* (P.A. Smirn.) Ikonn.: Воронежская обл., Бобровский р-н, VII. 1987, Е. Бабаева (MW);
- Gymnocarpus decandrus* Forssk.: Saudi Arabia, Riyadh, III.1973, S.A. Chaudhary (E);
- G. przewalskii* Maxim.: Xinjiang, Qitai, 18.7.1979, anonyum 79–413 (XJBI-00079291);
- Herniaria glabra* L.: Казахстан, Алматинская обл., пос. Рудничный, VIII. 2008, А. Сухоруков (MW);
- H. hirsuta* L.: 1) France, Champchevrier, VII.1847, Blanchet (MW); 2) Israel, Kefar Adummim, IV.2013, A. Sukhorukov (MW). – Оба образца по ряду признаков (строению чашечки, выростам перикарпия) неравноценны;
- H. olympica* J. Gay: Турция, Бурса, Улудаг, VIII.1996, Пименов, Клюйков 375 (MW);
- Honckenya peploides* (L.) Ehrh.: Мурманская обл., Пояконда, VIII.1993, А. Нотов и др. (MW);
- Illecebrum verticillatum* L.: Denmark, Fliskov, VIII.1976, S. Jepponsen & B. Lojtnant 707 (MW);
- Minuartia caucasica* Mattf.: Дагестан, Кала-аул, VI.1931, Н. Самсель (MW);
- M. hamata* Mattf.: [Грузия] Ботанический сад г. Тбилиси, 1939 г., leg. Н.Н. Каден (карпологическая коллекция каф. высших растений МГУ, № 1837);
- Ortegia hispanica* L.: Portugal, Póvoa e Meadas, VI.1908, G. Sampaio (LE);
- Paronychia amani* Chaudhuri: Turkey, Bursa [prov.], Uludag, VIII.1996, M. Pimenov, E. Kljuykov 382 (MW);
- P. arabica* DC.: Алжир, Челлала, VI.1968, В.П. Бочанцев 346 (LE);
- P. argentea* Lam.: Israel, V.2010, A. Sukhorukov (спиртовой материал);
- P. chionaea* Boiss.: Турция, Ичель, VIII.1996, В.Н. Павлов и др. 204 (MW);
- P. chlorothyrsa* Murb.: Saudi Arabia, III.1990, J.S. Collenette 7358 (E);
- P. kurdica* Boiss.: Нагорный Карабах, Степанакерт, VIII.1930, И. и А. Щукины (MW);

- Pollichia campestris* Soland.: Abyssinien, VII.-IX.1872, J.M. Hildebrandt 654 (LE);
Pteranthus dichotomus Forssk.: Israel, road from Be'er Sheva to Eilat, V. 2013, A. Sukhorukov (MW);
Saponaria ocymoides L.: Switzerland, canton of Valais, VII.1874, anonym (E);
Scleranthus neglectus Rochel ex Baumg.: Болгария, Стара Планина, VIII. 2005, А. Серёгин, М. Бочарников 578 sub *S. perennis* subsp. *marginatus* (MW);
S. perennis L.: Тамбовская обл., дорога Тамбов–Рассказово, VII.2009, А. Сухоруков (MW);
S. polycarpus DC.: Азербайджан, Ленкорань, III. 1915, В.Л. Пастухов (MW);
S. uncinatus Schur: [Украина] Закарпатская обл., Воловецкий р-н, VIII.1953, Демьтеева и др. (MW);
Spergula arvensis L.: Тверская обл., Каменка, VIII.1936, Н. Соколова (MW) sub *S. maxima*;
Spergularia salina J. Presl et C. Presl: Тамбовская обл., Кирсанов, VIII. 1995, А. Сухоруков (MW);
Stellaria monosperma Buch.-Ham. ex D. Don: 1) India, Rampur, X.1938, K. Ram 2230 (E); 2) Japan, Shimotsuke prov., Tochigi pref., IX.1981, M. Furuse (PE-01104627 sub var. *japonica*);
Telephium imperati L.: Marocco, El-Ksiba, VII.1997, S.L. Jury 17536 (BM-000559634);
T. oligospermum Steud.: Армения, Эчмиадзинский у., VII.1928, И. и А. Щукины (MW);
T. orientale Boiss.: Caucasus, Georgia, VII.1871, Sitovsky (MW).

Поперечные анатомические срезы сделаны от руки (временные срезы) или на микротоме (постоянные препараты). Окрашивание временных срезов проводилось с использованием разных веществ, чаще всего с применением одноступенчатых реакций и последующей фиксации временных срезов в чистом глицерине. Основным красителем служил толуидин синий (1%-ный водный раствор) как препарат отчетливой гистологической колоризации.

Для филогенетических реконструкций использованы большей частью данные, взятые из 'GenBank database' (open access) по *rbcL* маркеру.

Результаты и дискуссия

Возникновение односемянных плодов

Наши результаты подтверждают мнение А.К. Гринберг и М.Дж. Донохью (Greenberg, Donoghue, 2011), что односемянные плоды являются анцестральным состоянием признака в семействе. Тем не менее оба рода базальной клады *Corrigioleae* существенно различаются по числу семян. Односемянные плоды свойственны *Corrigiola*, а многосемянные коробочки – роду *Telephium*, плоды которого интерпретированы в цитируемой выше работе как односемянные. Таким образом, диверсификация этого признака наблюдается уже в самом глубоком узле семейства. Односемянный тип плода является исходным типом и в узле, от которого отходит клада *Paronychieae* (*Herniaria*, *Paronychia*, *Gymnocarpos*, *Polycarphaea*). Однако в дальнейшем оба состояния признака – односемянные и многосемянные плоды – рассматриваются как возможные исходные типы для *Scleranthaeae*, однако коробочки уже

представляются единственным анцестральным типом плода в кладах Alsineae, Minuartieae, Caryophylleae и Sileneae. Реверсии к исходному состоянию признака наблюдаются значительно чаще, чем считалось ранее (Greenberg, Donoghue, 2011). Однако они прослеживаются исключительно редко в терминальных группах Caryophyllaceae (Caryophylleae: *Acanthophyllum*, *Scleranthopsis*, некоторые *Saponaria* и Sileneae: *Silene ampullata*), и в этих случаях данные эмбриологии (Schiman-Czeika, 1987) совпадают с реконструкциями молекулярной филогении. Однако такие реверсии бывают «мерцающими». Число семян в плоде, например, у *Saponaria ocyroides* может составлять от 1 до 4 (Шулц, 1989).

Гипотеза об анцестральном односемянном типе плодов противоречит эмбриологическим данным, свидетельствующим в пользу формирования односемянных плодов из многосемянных (Девятов, Ермилова, 2002; Shamgov, 2012), с редукцией центральной колонки плода и полным исчезновением перегородок между гнездами плода. Следует отметить, что колонка и (нередко) перегородки присутствуют только в терминальных кладах семейства (Caryophylleae и Sileneae). Возникновение колонки может быть трактовано как результат удлинения и срастания базально расположенных плацент семязачатков в единую структуру, однако происхождение септ в данном контексте неясно. Несмотря на то что этот вопрос самый важный в эмбриологии и эволюционной биологии семейства, отметим, что появление септ и их срастание с колонкой – явления постгенитальные (Rohweder, 1965). Таким образом, парадигма относительно перехода синкарпии в лизикарпию может быть реинтерпретирована в отношении многих таксонов семейства.

Основные признаки строения перикарпия и спермодермы и их вариации

Разнообразие строения перикарпия и спермодермы в семействе Caryophyllaceae выявлено не в полной мере и до сих пор не обсуждалось в литературе. Ниже мы приводим результаты собственных карпологических исследований по изученным в данной работе таксонам семейства с основным упором на виды с односемянными плодами как наиболее разнообразными по признакам строения плода и семени. Характер признаков и их основные модусы приведены ниже (см. также табл. 2).

1. Стилodium: 1 – (почти) свободные; 2 – срастаются на большую длину с образованием столбика.

2. Средняя длина плода (без стилодиев/столбика и рылец): 1 – 0,3–0,6 мм; 2 – 0,7–1,6 мм; 3 – 1,6–3 мм; 4 – 3 мм и более.

3. Соотношение длины и толщины плода: 1 – почти равное (плоды сферические); 2 – длина значительно превышает толщину (плоды уплощённые).

4. Вскрытие плода: 1 – плод вскрывается; 2 – не вскрывается или неправильно разрывается.

5. Прилегание перикарпия к семенной кожуре (только в односемянных плодах): 1 – перикарпий легко отделяется; 2 – счищается при механических воздействиях.

6. Перикарпий: 1 – ровный (не ребристый или гранистый); 2 – хотя бы в верхней части гранистый.

7. Число слоёв перикарпия: 1 – 1-2(3) слоя; 2 – более 3 слоёв.

8. Анатомия перикарпия: 1 – нет разницы между слоями или слой всего один; 2 – перикарпий дифференцирован на наружную паренхиму и внутреннюю склеренхиму; 3 – перикарпий дифференцирован на наружную склеренхиму (наружный слой) и внутреннюю паренхиму; 4 – перикарпий дифференцирован на следующие зоны: (а) наружная паренхимная эпидерма; (b) – паренхима (иногда редуцированная); (с) – склеренхима, представленная О-образными или U-образными клетками, содержащими в протопласте кристаллы; (d) – внутренняя эпидерма.

9. Присутствие кристаллоносного слоя в перикарпии: 1 – отсутствует; 2 – присутствует в форме U-образных клеток (с неровными утолщениями стенок) с мелкодисперсным кристаллическим содержимым; 3 – присутствует в форме О-образных клеток (с равномерно утолщёнными стенками) и призматическими монокристаллами в протопласте.

10. Окраска семян: 1 – чёрная; 2 – красная или черновато-красная; 3 – коричневая; 4 – семя бесцветное.

11. Киль на семенах: 1 – отсутствует; 2 – имеется.

12. Характер дифференциации семенной кожуры: 1 – явно дифференцирована на толстую тесту и тонкий тегмен; 2 – все слои почти равные; 3 – оба типа присутствуют у одного индивидуума (структурная гетероспермия).

13. Скульптура тесты: 1 – ровная, скульптурированность почти незаметна; 2 – ячеистая; 3 – с пальчатовидными выростами; 4 – мамиллярная или папиллярная; 5 – оба типа 1 и 3 (структурная гетероспермия).

14. Толщина тесты: 1 – до 20(25) мкм; 2 – от 20 до 50(60) мкм; 3 – оба типа 1 и 2 вследствие наличия структурной гетероспермии.

15. Изогнутость зародыша: 1 – изогнутый или подковообразный; 2 – прямой или едва изогнутый; 3 – спирально скрученный на 1,5–2,5 оборота.

В числе признаков, характерных для всех таксонов семейства, отметим наличие перисперма в семени и отсутствие отложений дубильных веществ («сталактитов») в тесте спермодермы и исчерченности эндотегмена. Односемянные таксоны характеризуются также дополнительным признаком – вертикальным положением зародыша по отношению к оси плода (к таксонам с многосемянными плодами этот признак неприменим).

Типы анатомо-топографической структуры перикарпия

Анатомия перикарпия каждого вида кратко охарактеризована в табл. 2 (признак 8). Тем не менее на некоторых результатах следует остановиться особо.

В обоих родах базальной клады *Corrigioleae* плод имеет три более или менее выраженных ребра, что в целом несвойственно представителям семейства. *Corrigiola andina* и *C. africana* характеризуются почти сферическими плодами с небольшими выступающими гранями на их верхушке. Другая особенность обоих родов состоит в практически полной склерификации перикарпия, состоящего из многих (7–10) слоёв клеток. Единственное исключение составляет *Telephium imperati* с 2(3) склерифицированными внешними слоями перикарпия. Клетки с нелигнифицированными оболочками (в числе 1–3, реже 5) замещают склеренхиму глубже; в зрелых плодах эта зона не всегда выражена вследствие её облитерации.

Таблица 2

Карпологические признаки изученных таксонов семейства

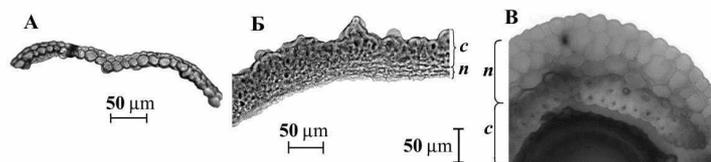
Таксон	Признак														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Односемянные плоды															
<i>Herniaria olympica</i>	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1
<i>Herniaria hirsuta</i>	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1
<i>Herniaria glabra</i>	1	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1
<i>Acanthophyllum borsczovii</i>	1	3	2	2	1	1	2	3	1	3	1	1	4	1	1
<i>Acanthophyllum paniculatum</i>	1	4	2	2	1	1	2	3	1	3	1	1	4	1	1
<i>Acanthophyllum coloratum</i>	1	3	2	2	1	1	2	3	1	3	1	1	3	1	1
<i>Anychia capillacea</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1
<i>Corrigiola litoralis</i>	1	2	1	2	1	2	2	3	1	2	1	1	1	1	1
<i>Corrigiola capensis</i>	1	2	1	2	1	2	2	3	1	2	1	1	1	1	1
<i>Corrigiola africana</i>	2	3	1	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	1	1
<i>Corrigiola telephiifolia</i>	2	2	1	2	2	2	2	3	1	3	1	1	1	1	2
<i>Corrigiola andina</i>	2	2	1	2	2	2	2	3	1	3	1	2	1	1	1
<i>Gymnocarpos przewalskii</i>	2	3	2	2	1	1	2	1	1	3	1	1	2	1	1
<i>Gymnocarpos decandrus</i>	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1
<i>Paronychia kurdica</i>	2	2	1	2	1	1	1	4	3	3	1	2	1	1	1
<i>Paronychia chlorothyrsa</i>	2	2	1	2	1	1	1	4	3	3	1	2	2	1	1
<i>Paronychia amani</i>	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Paronychia chionaea</i>	2	2	2	2	1	1	1	4	2	3	1	2	1	1	1
<i>Paronychia arabica</i>	2	2	1	2	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1
<i>Paronychia argentea</i>	2	3	2	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
<i>Pollichia campestris</i>	2	2	2	2	2	1	1	1	1	3	1	1	1	1	2
<i>Scleranthus perennis</i>	1	2	1	2	1	1	2	2	1	4	1	2	1	1	1
<i>Scleranthus annuus</i>	1	2	1	2	1	1	2	2	1	4	1	2	1	1	1
<i>Scleranthus neglectus</i>	1	3	1	2	1	1	2	2	1	4	1	2	1	1	1
<i>Scleranthus polycarpus</i>	1	2	1	2	1	1	2	2	1	3	1	2	1	1	1
<i>Minuartia hamata</i>	1	3	2	2	1	1	2	3	1	3	1	1	3	1	1
<i>Drypis spinosa</i>	1	3	2	2	1	1	2	3	1	3	1	2	1	1	1
<i>Saponaria prostrata</i> (<i>Spanizium prostratum</i>)	1	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1
<i>Stellaria monosperma</i> var. <i>japonica</i>	1	4	2	2	1	1	2	1	1	3	1	1	1	1	1
<i>Illecebrum verticillatum</i>	2	2	2	1	2	1	2	1	1	3	1	2	1	1	2
<i>Achyronychia cooperi</i>	2	2	2	2	2	1	2	1	1	3	1	2	1	1	2
<i>Pteranthus dichotomus</i>	2	3	2	2	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	2
<i>Cometes abyssinica</i>	2	4	2	2	1	1	1	3	1	4	1	1	4	2	2

Таксон	Признак														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Многосемянные плоды															
<i>Minuartia verna</i>	1	4	2	1	–	1	2	3	1	3	1	1	4	1	2
<i>Sagina procumbens</i>	1	3	1	1	–	1	2	3	1	3	1	1	1	1	2
<i>Telephium orientale</i>	1	4	2	1	–	2	2	3	1	1	1	1	2	2	1
<i>Telephium imperati</i>	1	4	2	1	–	2	2	3	1	1	2	1	2	2	1
<i>Spergula arvensis</i>	1	4	1	1	–	1	2	3	1	1	2	1	2	2	3
<i>Spergularia salina</i>	1	4	1	1	–	1	1	3	1	2	2	3	5	3	1
<i>Ortegia hispanica</i>	2	2	1	1	–	2	2	3	1	3	1	2	1	1	2
<i>Saponaria ocymoides</i>	1	4	2	1	–	1	2	3	1	2	1	1	4	2	1
<i>Silene tatarica</i>	1	4	2	1	–	1	2	3	1	2	1	1	4	2	1
<i>Silene vulgaris</i>	1	4	2	1	–	1	2	3	1	2	1	1	4	2	1
<i>Honckenya peploides</i>	1	4	1	1	–	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1
<i>Wilhelmsia physodes</i>	1	4	2	1	–	1	2	1	1	3	1	1	1	1	1

Примечание. Прочерк (–) означает, что признак 5 не применим к группе с многосемянными плодами. Остальные пояснения в тексте.

Перикарпий остальных представителей Caryophyllaceae не такой массивный, а склерификация, если имеется, затрагивает только эпидермальный слой или, реже, 2–3 субэпидермальных слоя (наподобие *T. imperati*). Более тонкий перикарпий с такой анатомической структурой (склеренхима снаружи, паренхима – внутри; рис., Б) чрезвычайно распространён в семействе и характерен для плодов многих Sileneae (см. также Rohweder, Urmi, 1978), Sperguleae, рода *Ortegia* (Polycarpeae), а также для видов с односемянными плодами *Minuartia hamata* (Sagineae), *Acanthophyllum* (Caryophylleae) и *Cometes*. Второй тип зональной дифференциации перикарпия заключается в склерификации клеточных оболочек его внутренних слоёв (рис., В), что особенно заметно на срезах, сделанных в верхней части плодов (Scleranthaeae: *Scleranthus*). Склерификация клеток тонкого (1–3-слойного) перикарпия полностью отсутствует у большинства представителей с односемянными плодами (*Herniaria*, *Anychia*, *Gymnocarpos*, *Pteranthus*, некоторых *Paronychia*, см. также Rohweder, Urmi, 1971) (рис., А). Паренхимный перикарпий *Illecebrum verticillatum* состоит из клеток с исчерченными оболочками. Иногда самый внутренний слой (из 2 или 3 рядов клеток перикарпия) представлен U-образными клетками, но без мелкодисперсного кристаллического содержимого (*Herniaria* sp. div.). Из всех представителей трибы Paronychieae, которая также относится к базальным группам семейства, типовой род *Paronychia*, видимо, полифилетичен (Greenberg, Donoghue, 2011). Большинство видов, включая типовой вид *P. argentea*, имеет 1–2-слойный перикарпий, однако *P. kurdica* и *P. chlorothyrsa* характеризуются паренхимной наружной и внутренней эпидермой, но склерифицированным средним слоем (мезокарпием), содержащим призматические кристаллы. В перикарпии *Paronychia chionaea* найден U-образный слой клеток с мелким кристаллическим песком, и присутствие таких клеток необычно для всего семейства. Весьма интересен тот факт, что *P. chlorothyrsa* – вид,

изученный как в карпологическом, так и молекулярно-филогенетическом отношениях, – образует внутри Paronychieae сепаратную кладу, сестринскую по отношению к родам *Herniaria* и *Philippiella*; состав этой клады, также как её таксономическая интерпретация требуют дополнительных исследований.



Основные типы перикарпия в семействе Caryophyllaceae

А – паренхимный однослойный (*Herniaria glabra*); Б – дифференцированный на наружную склеренхиму и внутреннюю паренхиму (*Corrigiola litoralis*);

В – дифференцированной на наружную паренхиму и внутреннюю склеренхиму (*Scleranthus annuus*):

n – паренхима, *c* – склеренхима

Семя

Морфолого-анатомические признаки строения семени в семействе разнообразны. Килеватые семена встречаются редко и найдены, к примеру, у *Telephium imperati* и видов *Herniaria*. В базальной кладе Corrigioleae поверхность семян может быть как гладкой, с одинаковыми по мощности тестой и тегменом (*Corrigiola*), так и явственно мамиллятной, с толстой тестой и тонким тегменом (*Telephium*). Первый тип семян, с равными покровами семени, характерен для Paronychieae и Scleranthae (*Scleranthus*), в то время как скульптурированная (мамиллятная, ячеистая или резко выпуклая) теста обычна для представителей триб Sperguleae, Arenarieae, Alsineae, Caryophylleae и Sileneae. Тем не менее у некоторых таксонов с односемянными плодами (Caryophylleae: *Acanthophyllum*), где имеет место реверсия в сторону уменьшения числа семян до единственного семени, теста чаще всего сохраняет неравные очертания. Другой односемянный представитель *Stellaria monosperma* (Alsineae) характеризуется ровными очертаниями тесты сравнительно с другими (многосемянными) видами *Stellaria*.

Зародыш у большинства таксонов изогнутый, однако следует согласиться с мнением М. Пала (Pal, 1952), что (почти) прямой зародыш встречается в семействе Caryophyllaceae часто (например, *Achyronychia*, *Pteranthus*, *Illecebrum*, *Pollichia*). Третий тип формы зародыша – спирально скрученный на полтора оборота – отмечен нами у *Spergula arvensis*.

Заключение

Новая реконструкция построенного на основании данных маркерной последовательности *rbcL* филогенетического дерева признака числа семян подтверждает факт формирования многосемянных коробочек из односемянных плодов. Тем не менее увеличение числа семян имеет место уже в базальной кладе Corrigioleae (род *Telephium*), с дальнейшей реверсией признака во многих кладах семейства. Вследствие этого традиционная интерпретация эволюции плода в семействе, отмечающая исключительно редуцированные явления в ряде «многосемянная коробочка → односемянный плод», отражает довольно редкие явления. В контексте молекулярно-

филогенетических реконструкций главный вопрос состоит в возникновении и интерпретации септ плода в терминальных кладах семейства. Признаки строения плода и семени в семействе довольно разнообразны. Исходными могут быть оба (диверсифицированный на склеренхиму и паренхиму или только паренхимный) типа перикарпия, при этом первый тип широко распространён в семействе. «*Scleranthus*»-тип (перикарпий сложен одним или несколькими паренхимными слоями снаружи и склеренхимой внутри) представляется апоморфным признаком в семействе. Признаки строения перикарпия и спермодермы в сестринской кладе ААС (*Achatocarpaceae* + *Amaranthaceae* + *Chenopodiaceae*) довольно существенно отличаются от таковых в *Caryophyllaceae* (Sukhorukov et al., in prep.), что подтверждает обособленность гвоздичных среди всех базальных клад порядка.

Выражаем искреннюю благодарность А.К. Тимонину за обсуждение материалов настоящей статьи и Е.В. Мавродиеву за помощь в молекулярно-филогенетическом анализе данных. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-04-00136-а).

Литература

Деятов А.Г., Ермилова И.Ю. 2002. Изменение структуры плодов и семян в связи с переходом к односемянности в трибе *Caryophylleae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. № 3. С. 69–73.

Деятов А.Г., Королькова Е.О., Полева С.В. 2003. Изменение морфолого-анатомической структуры плодов и семян в трибе *Ragonuchieae* (*Caryophyllaceae*) в связи с переходом к односемянности // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 108. № 4. С. 67–70.

Шуц В.А. 1989. Род Мыльнянка (*Saponaria* L. s. l.) во флоре СССР. – Рига: Зинатне. – 128 с.

Bittrich V. 1993. *Caryophyllaceae* // Eds. Kubitzki K., Rohwer J.G., Bittrich V. The families and genera of vascular plants. – New York: Springer. – Vol. 2. Flowering Plants, Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. – P. 206–236.

Carlquist S. 1995. Wood anatomy of *Caryophyllaceae*: Ecological, habitat, systematic, and phylogenetic implications // *Aliso*. Vol. 14. P. 1–17.

Cuénoud P., Savolainen V., Chatrou L.W., Powell M., Grayer R.J., Chase M.W. 2002. Molecular phylogenetics of *Caryophyllales* based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences // *Amer. J. Bot.* Vol. 89. No 1. P. 132–144.

Eckardt T. 1955. Nachweis der Blattbürtigkeit («Phyllosporie») grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. 68. Hf. 4. S. 167–182.

Fior S., Karis P.O., Casazza G., Minuto L., Sala F. 2006. Molecular phylogeny of the *Caryophyllaceae* (*Caryophyllales*) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences // *Amer. J. Bot.* Vol. 93. No 3. P. 399–411.

Friedrich H.-Ch. 1956. Studien über die natürliche Verwandtschaft der Plumbaginales und Centrospermae // *Phyton* (Horn). Bd. 6. Hf. 3–4. S. 220–263.

Greenberg A.K., Donoghue M.J. 2011. Molecular systematics and character evolution in *Caryophyllaceae* // *Taxon*. Vol. 60. No 6. P. 1637–1652.

Harbaugh D.T., Nepokroeff N., Rabeler R.K., McNeill J., Zimmer E.A., Wagner W.L. 2010. A new lineage-based tribal classification of the family *Caryophyllaceae* // *Int. J. Pl. Sci.* Vol. 171. No 2. P. 185–198.

Pal N. 1952. A contribution to the life-histories of *Stellaria media* Linn. and *Polycarpon loeflingiae* Benth. & Hook. // *Proc. Nat. Inst. Sci. (India)*. Ser. B. Vol. 18. P. 363–378.

- Rohweder O.* 1965. Centrospermen-Studien 1. Der Blütenbau bei *Uebelinia kiwuensis* T.C.E. Fries // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 83. Hf. 4. S. 406–418.
- Rohweder O.* 1970. Centrospermen-Studien 4. Morphologie und Anatomie der Blüten, Früchte und Samen bei Alsinoideen und Paronychioideen s. lat. (Caryophyllaceae) // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 90. Hf. 1–2. S. 201–271.
- Rohweder O., Urmi E.* 1971. Centrospermen-Studien 5. Bau der Blüten, Früchte und Samen von *Pteranthus dichotomus* Forsk. (Caryophyllaceae) // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 90. Hf. 4. S. 447–468.
- Rohweder O., Urmi E.* 1978. Centrospermen-Studien 10. Untersuchungen über den Bau der Blüten und Früchte von *Cucubalus baccifer* L. und *Drypis spinosa* L. // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 100. Hf. 1. S. 1–25.
- Schiman-Czeika H.* 1987. Notes on the capsule dehiscence in *Acanthophyllum* (Caryophyllaceae) and allied genera // Pl. Syst. Evol. Vol. 155. No 1. P. 67–69.
- Shamrov I.I.* 2012. Spatial-temporal co-ordination during ovary and ovule development in the lysicarpous gynoecium // Eds. Timonin A.C., Sukhorukov A.P., Harper G.H., Nilova M.V. Caryophyllales: New insights into the phylogeny, systematics and morphological evolution of the order: Proceedings of the Symposium. – Tula: Grif & Co. – P. 32–36.
- Smitsen R.D., Clement J.C., Garnock-Jones P.J., Chambers G.K.* 2002. Subfamilial relationships within Caryophyllaceae as inferred from 5'ndhF sequences // Amer. J. Bot. Vol. 89. No 8. P. 1336–1341.
- Vierhapper F.* 1907. Die systematische Stellung der Gattung *Scleranthus* // Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 57. Hf. 2. S. 41–47; 91–96.

**ИЗУЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ
ДЛЯ НАДЁЖНОГО РАЗЛИЧЕНИЯ АФИЛЛЬНЫХ РОДОВ
ARTHROPHYTUM SCHRENK И *HAMMADA* ILJIN
(CHENOPODIACEAE)**

Т.А. Фёдорова

Feodorova T.A. INVESTIGATION OF GENERATIVE FEATURES IN APHYLLOUS *ARTHROPHYTUM* SCHRENK AND *HAMMADA* ILJIN (CHENOPODIACEAE) FOR RELIABLE DIFFERENTIATION OF THESE GENERA. Architecture of generative shoots of the *Arthrophytum*, *Haloxylon* and *Hammada* species of the Chenopodiaceae family is studied. The synflorescences of the *Arthrophytum* are opened double spikes, the paraclads are opened spikes with inhibition zones. The synflorescences of the *Haloxylon* are opened spikes with one internode of inhibition zone which proliferate under generative zones. The synflorescences of the *Hammada* are more various. The synflorescences of the *H. leptoclada* consist of the terminal floral unit (the opened spike) and paraclads, those of *H. salicornica* are double spikes; the *H. scoparia* has terminal floral unit (opened spike) and paraclads with inhibition zones. The fruits of representatives of the *Arthrophytum*, *Haloxylon* and *Hammada* have dry pericarpium and perianth. The tepals have the wings. The tepals of the *Arthrophytum* and *Haloxylon* develop the wings in their top parts. The tepals of the *Hammada* develop the wings in their middle parts. The wings do not develop on the all tepals and can differ in their forms and sizes. The form and number of wings can be of importance for diagnostics and systematics of species investigated. The genus *Haloxylon* can be included in the genus *Arthrophytum* whereas the genus *Hammada* is worth being considered separate genus.

Тождество родов *Arthrophytum* и *Haloxylon* Bunge, признанное А.А. Бунге (1879), восстановленное Д.И. Литвиновым (1843) и подтверждённое нами на основании данных молекулярно-филогенетического анализа (неопубликованные данные), тем не менее требует подтверждения на основании морфологических признаков в целом и признаков генеративной сферы – в частности. Тем более что М.М. Ильин (1948) по признакам генеративной сферы выделил род *Hammada* из рода *Arthrophytum*, который, по нашим данным, оказался не монофилетичным. Пока не удалось точно установить происхождение *Arthrophytum* и *Hammada*. Точка зрения Е.П. Коровина и Б.А. Миронова (1935), что *Arthrophytum* близок к роду *Anabasis*, не находит подтверждения на основании молекулярно-филогенетических и карпологических данных, в частности таких как форма завязи – горизонтально уплощённая у *Arthrophytum* и вертикально вытянутая у *Anabasis*. Всё это заставляет пристальнее взглянуть на признаки архитектуры генеративных побегов, используемые для выделения рода *Hammada*, и признаки плодов, не изучавшиеся для большинства видов этих родов.

Arthrophytum и *Hammada* относятся к склерофильной ветви эволюции трибы *Salsoleae* и представляют её высший афилльный этап, что и делает сравнение этих конвергентных типов жизненных форм крайне интересным.

Признаки, различающие роды *Arthrophytum* и *Hammada*, были сформулированы М.М. Ильиным (1948). Род *Hammada* характеризуется габитусом (куст), метельчатым, а не колосовидным соцветием и крыльями листочков околоцветника, расположенными в их средней части (табл. 1).

Признаки, различающие роды *Arthrophytum* и *Hammada*

Роды / Признаки	<i>Arthrophytum</i> (включая <i>Haloxylon</i>)	<i>Hammada</i>
Габитус	Подушковидные кустарники и полукустарники	Кустарники
Соцветия	Колосовидные	Метельчатые
Крылья листочков околоцветника при плодах	Развиваются в верхней части листочков, вертикальные в начале и горизонтальные в конце	Развиваются в средней части листочков околоцветника

Жизненная форма (габитус)

Виды рода *Arthrophytum* – подушечные полукустарники до 30 см высотой. Растения образуют базитонные побеги возобновления, которые начинают слабо ветвиться в основании и обильно – в верхней части побегов. На побегах второго порядка обильно развиваются побеги третьего порядка. Виды рода *Haloxylon* – маленькие деревья с удлинёнными побегами, виды рода *Hammada* – кустарники с удлинёнными побегами.

Этот признак позволяет хорошо различать виды родов *Arthrophytum* и *Hammada*, если в род *Arthrophytum* не включать виды рода *Haloxylon*, но по молекулярно-филогенетическим данным для этого нет оснований. Таким образом, признак жизненной формы не имеет таксономической ценности на уровне рода. Кустарники или маленькие деревья с удлинёнными побегами встречаются как в роде *Arthrophytum*, так и в роде *Hammada*.

Архитектура генеративных побегов

Вегетативные побеги *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. et Buhse бывают ростовые сильные и слабые, ассимилирующие (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Генеративные побеги бывают специализированные и неспециализированные (Вознесенская, Стешенко, 1974). Специализированные генеративные побеги *H. persicum* (рис. 1, Б) развиваются из почек возобновления и имеют 3–5, реже 7–8 узлов, в пазухах которых, кроме нижних, развиваются цветки. Такие побеги имеют ограниченный рост и после цветения отмирают (Вознесенская, Стешенко, 1974). Они, следовательно, представляют собой глубоко специализированные синфлоресценции. Генеративные побеги *H. ammodendron* (С.А. Меу.) Bunge продолжают верхушечный рост и закладывают выше на узлах вегетативные почки (рис. 1, А). Таким образом, генеративные побеги *H. persicum* представляют собой более глубоко специализированные синфлоресценции – открытый тирс или колос с одним междуузлем зоны торможения и без паракладиев (рис. 1, Б).

Побеги *Arthrophytum pulvinatum* Litv. дифференцированы на вегетативные и генеративные. Изученные нами генеративные побеги этого вида отличаются от таковых *Haloxylon*. Они неспециализированные и развиваются на побегах того же года, т.е. представляют собой синфлоресценцию – колос из тирсов или колосьев. Однако в основании флоральных единиц цветки не развиваются, а сохраняются почки, которые становятся почками возобновления, т.е. появляется зона торможения, которая становится зоной возобновления, хотя эти побеги ещё не представляют самостоятельных синфлоресценций (рис. 2).

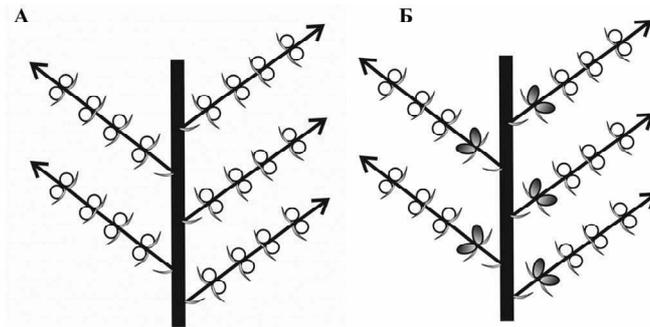


Рис. 1. Схема строения однолетних генеративных побегов – синфлоресценций *Haloxylon ammodendron* (А) и *Haloxylon persicum* (Б)

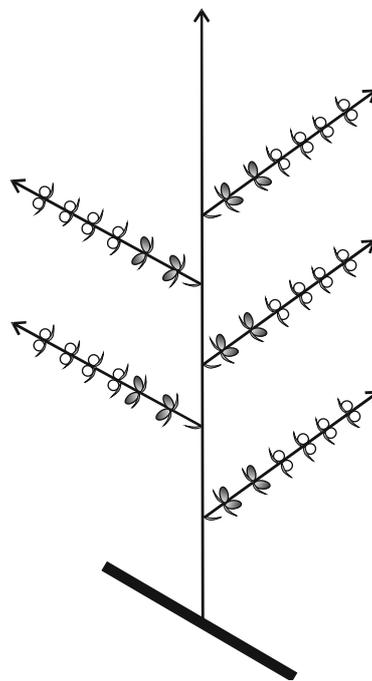


Рис. 2. Схема строения однолетних генеративных побегов – синфлоресценций *Arthrophytum pulvinatum*

Таким образом, отличие архитектуры соцветий *Haloxylon* от *Arthrophytum* состоит в том, что ось, на которой располагаются колосья или тирсы, становится многолетней, а отдельные флоральные единицы – колосья – становятся самостоятельными синфлоресценциями и развивают зону торможения-возобновления. Эта зона при дальнейшей специализации генеративных побегов редуцируется. Такой модус преобразования генеративных побегов был нами описан у представителей родов *Montia* и *Claytonia* (Федорова, 2006), но без появления зон торможения на специализированных синфлоресценциях. Таким образом, мы имеем непрерывный морфологический ряд преобразований генеративных побегов *Arthrophytum* – *Haloxylon*, что дополнительно свидетельствует о родстве данных родов.

По данным молекулярно-филогенетического анализа, виды рода *Hammada* группируются в пять клад:

1. *H. articulata*,
2. *H. eriantha* (= *H. griffithii*),
3. *H. leptoclada*,
4. *H. salicornica* (*H. schweinfurthii*, *H. elegans*),
5. *H. scoparia*.

H. leptoclada сходна по строению генеративных побегов с *H. scoparia*, но синфлоресценции состоят только из терминального открытого колоса и зоны паракладиев – простых колосьев. Таким образом, генеративные побеги специализированы и опадают целиком, а новые генеративные побеги развиваются из почек возобновления на прошлогодних вегетативных побегах (рис. 3).

H. salicornica характеризуется специализированными генеративными побегами, которые развиваются из почек на многолетних вегетативных побегах. Они представляют собой эфемерные синфлоресценции – открытую кисть из колосьев, опадающую после цветения целиком (рис. 4).

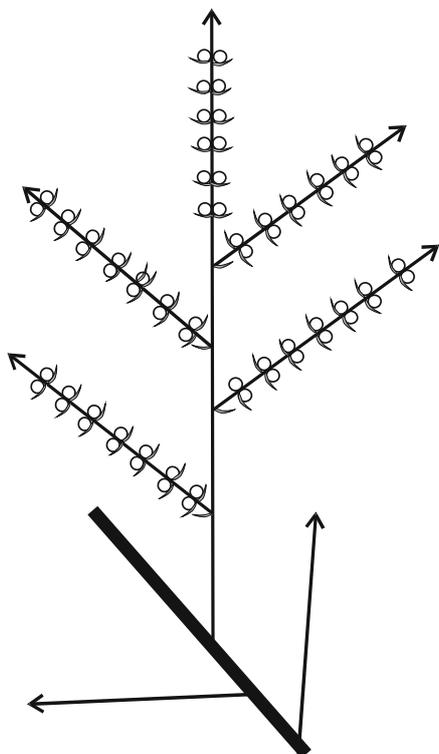


Рис. 3. Схема строения однолетних генеративных побегов – синфлоресценций *Hammada leptoclada*

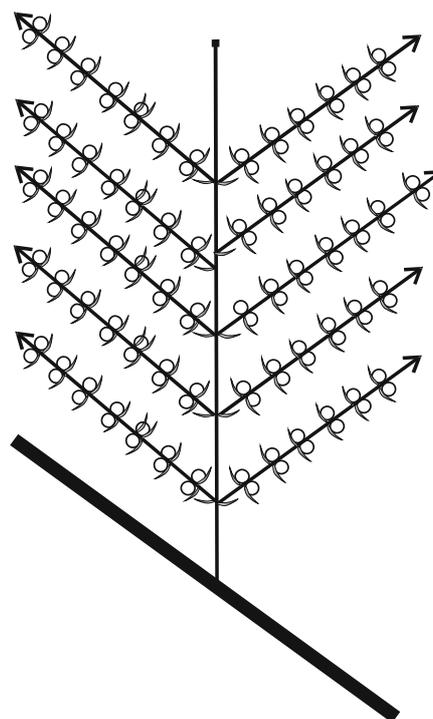


Рис. 4. Схема строения однолетних генеративных побегов – синфлоресценций *Hammada salicornica*

H. scoparia характеризуется генеративными побегами – синфлоресценциями, состоящими из базальной вегетативной зоны, несущей вегетативные побеги, дистальной зоны паракладиев – простых колосьев и терминального простого открытого ко-

лоса. Базальную зону нельзя интерпретировать как зону торможения, т.к. на ней побеги развиваются, но не несут цветков. Возможно, эти побеги становятся многолетними, и из их почек на следующий год развиваются синфлоресценции (рис. 5).

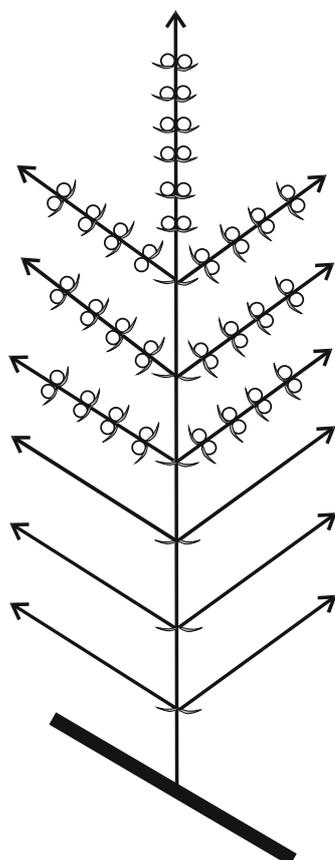


Рис. 5

Схема строения
однолетних генеративных
побегов – синфлоресценций
Hammada scoparia

Таким образом, для ряда *H. scoparia* – *H. leptoclada* – *H. salicornica* прослеживается переход от неспециализированных генеративных побегов к специализированным. Ещё неясно, насколько самостоятельны эти виды и можно ли рассматривать признаки архитектуры генеративных побегов как жёстко закреплённые и характеризующие эти виды.

Плоды

При плодах *Arthrophytum* (включая *Haloxylon*) листочки простого околоцветника развивают вертикальные крылья (рис. 6, А) и охватывают горизонтально уплощённую завязь. При зрелых плодах крылья отгибаются горизонтально. Проблемы идентификации связаны с тем, что крылья развиваются поздно, не на всех листочках и не в равной степени. Поэтому указание на то, что у *Arthrophytum* могут отсутствовать крылья – верно, в особенности для *A. subulifolium* и *A. litwinowii*, у которых вместо крыльев вырастают выросты разной формы (Коровин, Миронов, 1935) (рис. 6, Б–Г). Плоды *A. balchaschense*, *A. betpakdalense*, *A. pulvinatum* могут различаться формой крыльев, но ввиду отсутствия данных по изменчивости говорить о значении этого признака для различения видов преждевременно.

Зрелые плоды с хорошо развитыми крыльями на листочках околоцветника у *A. lechmannianum* обнаружены не были, поэтому приводим изображение цветка с околоцветником без крыльев (рис. 6, Д). Сухой околоцветник с крыльями плотно охватывает плод и падает вместе с ним, выполняя с помощью крыльев функцию распространения.

Зрелые плоды *Haloxylon schmittiana* характеризуются раскрытым околоцветником с хорошо развитыми горизонтальными крыльями на листочках и завязью в центре (рис. 6, Е).

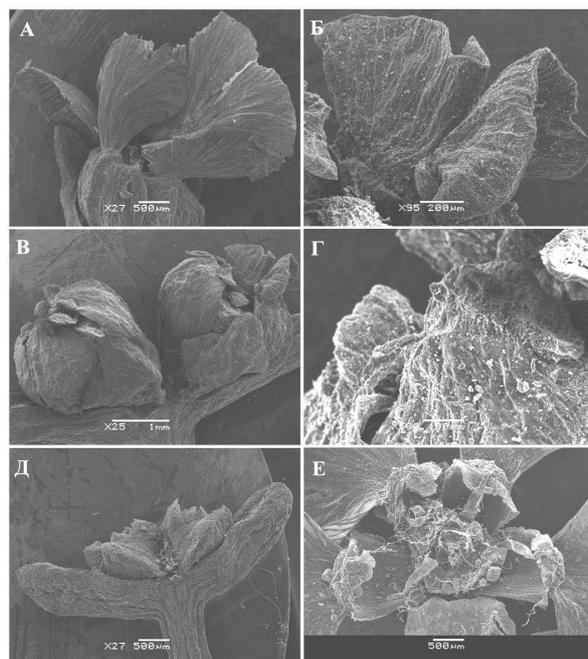


Рис. 6. Околоцветники при плодах видов *Arthrophytum* и *Haloxylon*

А – околоцветник *Arthrophytum pulvinatum* с вертикальными крыльями,
 Б, В, Г – околоцветник *A. subulifolium* с придатками и крыльями разных размеров,
 Д – околоцветник *A. lechmannianum* без крыльев, Е – плод и околоцветник с крыльями
Haloxylon schmittiana

При плодах *Hammada* листочки простого околоцветника развивают горизонтальные крылья **в средней части** и охватывают горизонтальную завязь. Крылья развиваются на всех или не на всех листочках околоцветника и примерно схожи по форме и размерам. Крылья *H. articulata* в несколько раз по длине и ширине превышают листочки околоцветника, горизонтальные, с веерообразно расходящимися жилками (рис. 7, А). Листочки околоцветника с горизонтально отходящими крыльями с оттянутой верхушкой и веерообразным жилкованием (рис. 7, Б, В) плотно облегают плоды *H. leptoclada*. Плоды *H. salicornica* также ассоциированы с околоцветником из листочков с закруглёнными краями и с очень крупными горизонтальными крыльями с анастомозирующими жилками (рис. 7, Г, Д). Плоды *H. scoparia* развивают небольшие горизонтальные крылья на листочках околоцветника, которые плотно облегают завязь (рис. 7, Е).

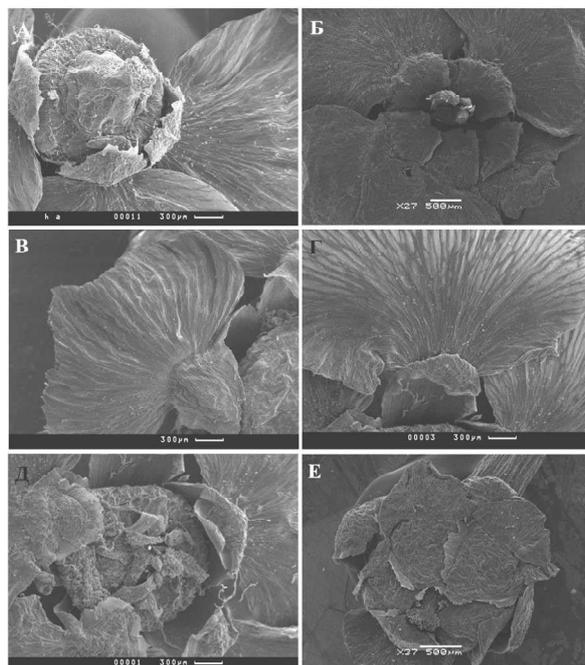


Рис. 7. Диаспоры видов *Hammada*

А – плод *H. articulata* с крыльями на листочках околоцветника,
 Б, В – плоды *H. leptoclada* с листочками околоцветника, плотно облегающими плод,
 Г – часть крыла листочка околоцветника *H. salicornica*, Д – плод *H. salicornica*,
 Е – плод *H. scoparia*, окружённый листочками околоцветника с небольшими крыльями

Заключение

Возможно, такие признаки плодов как число и степень развития крыльев на листочках околоцветника, характер околоцветника (открытый или закрытый), форма самих крыльев и характер жилкования могут являться диагностическими, но ввиду неизученности их изменчивости утверждать это кажется преждевременным.

Пока остаётся неясным происхождение афилльных родов *Arthrophytum* и *Hammada*. Тип жизненной формы, по которым выделяли виды *Haloxylon persicum* и *H. aphyllum*, по данным молекулярной филогении, не является родоспецифичным признаком. Архитектура их специализированных генеративных побегов, на первый взгляд, не схожа с архитектурой неспециализированных генеративных побегов видов рода *Arthrophytum*, которые расположены на оси того же года и имеют зону торможения. Положение крыльев в верхней части листочков околоцветника одинаково у *Haloxylon persicum* и *H. aphyllum* и видов рода *Arthrophytum*. В то же время признаки архитектуры генеративных побегов и положение крыльев позволяют хорошо разграничить роды *Arthrophytum* и *Hammada* (у последнего крылья развиваются в средней части листочков околоцветника).

Литература

- Вознесенская Е.В., Стешенко А.П.* 1974. Морфологические и анатомические особенности побегов саксаула // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 102–110.
- Ильин М.М.* 1948. Новый род *Hamada* Цзип // Бот. журн. Т. 33. № 6. С. 582–583.
- Коровин Е.П., Миронов Б.А.* 1935. Обзор рода *Arthrophytum* Schrenk и его положение в системе // Труды Среднеазиатского государственного университета. Сер. VIII-б. Ботаника. Вып. 29. С. 3–23.
- Литвинов Д.И.* 1913. О роде *Arthrophytum* Schrk. и о включении в него рода *Haloxylon* Bunge // Труды Ботанического Музея Императорской Академии Наук. Т. 11. С. 27–49.
- Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Г.* 1973. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. – М.: Наука. – 244 с.
- Фёдорова Т.А.* 2006. Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Часть 4. Морфология соцветий / Ред. Тимонин А.К. – М.: Изд. каф. высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. – 98 с.
- Bunge A.A.* 1879. Enumeratio Salsolacearum omnium in Mongolia hususque collectatum auctore // Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. V. 25. P. 349–371.

АВТОРЫ СТАТЕЙ

Алёнкин Виталий Юрьевич, биолог в компании ООО «Бюро Фитодизайна Фигус», Москва.

E-mail: boraginaceae@mail.ru или vitaly02@yahoo.com

Барыкина Римма Павловна, заслуженный профессор Московского университета, д.б.н., профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: barykina28@mail.ru

Березина Наталья Александровна, к.б.н., доцент кафедры геоботаники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: berezinana@yandex.ru

Ванина Людмила Сергеевна, научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

Веселова Татьяна Дмитриевна, к.б.н., научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: veselova.td@mail.ru

Глазунова Клавдия Павловна, к.б.н., доцент кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: glazklav@yandex.ru

Горбунов Юрий Николаевич, д.б.н., заместитель директора Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, Ботаническая ул., 4, Москва, 127276.

E-mail: gbsran@mail.ru

Громенко Ирина Сергеевна, выпускница кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Девятков Андрей Григорьевич, к.б.н., старший научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: adeviatov@yandex.ru

Джалилова Халима Халиловна, младший научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: dkhalima@yandex.ru

Калиниченко Ирина Михайловна, к.б.н., старший научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, Москва, 119991.

Константинова Александра Игоревна, к.б.н., ассистент кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

- Крамина Татьяна Евгеньевна**, к.б.н., старший преподаватель кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: tkamina@yandex.ru
- Креницына Анастасия Александровна**, к.б.н., старший научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: ankrina@gmail.com
- Кушунина Мария Александровна**, аспирант кафедры физиологии растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
- Лаврова Татьяна Владимировна**, к.б.н., старший научный сотрудник Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, Москва, 119991.
E-mail: lavrovamgu@mail.ru
- Лотова Людмила Ивановна**, заслуженный профессор Московского университета, д.б.н., профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
- Нилова Майя Владимировна**, к.б.н., научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: nilova_maja@mail.ru
- Остроумова Татьяна Александровна**, к.б.н., старший научный сотрудник Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, Москва, 119991.
E-mail: ostro_t_a@mail.ru
- Пименов Михаил Георгиевич**, профессор, д.б.н., главный научный сотрудник, заведующий сектором систематики и географии растений Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, Москва, 119991.
E-mail: mgpimenov@mail.ru
- Ремизова Маргарита Васильевна**, к.б.н., ассистент кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: remizowa@yahoo.com
- Симонова Алефтина Александровна**, бывшая сотрудница кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, ученица Н.Н. Кадена.
- Соколов Дмитрий Дмитриевич**, д.б.н., профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: sokoloff-v@yandex.ru

Сухоруков Александр Петрович, к.б.н., старший научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: suchog@mail.ru

Тимонин Александр Константинович, д.б.н., заведующий кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: timonin58@mail.ru

Фёдорова Татьяна Анатольевна, к.б.н., старший преподаватель кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: torreya@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
<i>Лотова Л.И.</i> Николай Николаевич Каден. К столетию со дня рождения	7
<i>Девятков А.Г., Калинин И.М.</i> Рукописное наследие Н.Н. Кадена	20
<u>Глазунова К.П.</u> , <i>Остроумова (Макеева) Т.А.</i> Профессор Н.Н. Каден в воспоминаниях студентов кафедры высших растений	27
<i>Лаврова Т.В.</i> Вспоминая лекции профессора	35
<i>Березина Н.А.</i> О поездке на целинные земли под началом Н.Н. Кадена	39
<i>Алёнкин В.Ю., Барыкина Р.П.</i> К вопросу о гетерозремокарпии у бурачниковых	41
<i>Ванина Л.С., Девятков А.Г.</i> Анатомические особенности плодоножек видов яблони (<i>Malus</i>) в связи с размерами плода и способами распространения	48
<i>Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х., Тимонин А.К.</i> Формирование спермодермы у видов подрода <i>Amaranthus</i> рода <i>Amaranthus</i> L. (Amaranthaceae)	54
<u>Глазунова К.П.</u> Формирование плода «амальея» у манжетки обыкновенной (<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l., Rosaceae)	67
<i>Горбунов Ю.Н.</i> Карпология видов рода <i>Valeriana</i> L. флоры России и сопредельных стран	76
<i>Громенко И.С., Лотова Л.И.</i> Сравнительно-анатомическое исследование плодов представителей подсемейства Maloideae (Rosaceae)	85
<i>Константинова А.И., Нилова М.В.</i> Карпологический обзор основных таксонов порядка Apiales	117
<i>Крамина Т.Е.</i> Ультраскульптура и ультраструктура спермодермы представителей родов <i>Lotus</i> , <i>Kebirita</i> и <i>Antopetitia</i> (Leguminosae – Loteae) в систематическом и эколого-географическом контексте	129
<i>Пименов М.Г., Остроумова Т.А.</i> Карпологические признаки в систематике зонтичных	158
<i>Ремизова М.В., Соколов Д.Д.</i> О строении плода <i>Scheuchzeria palustris</i> (Sheuchzeriaceae, Alismatales)	173

<i>Симонова А.А.</i> Диагностическое значение плодов и семян сорных представителей Poly- gonaceae (кроме Rumex) флоры бывшего СССР	182
<i>Сухоруков А.П., Криницына А.А., Кушунина М.А., Нилова М.В., Девятков А.Г.</i> Карпологические признаки семейства Caryophyllaceae и их эволюционная направленность в свете данных молекулярной филогении	223
<i>Фёдорова Т.А.</i> Изучение признаков генеративной сферы для надёжного различения афилльных родов <i>Arthrophytum</i> Schrenk и <i>Hammada</i> Cjin (Chenopodiaceae)	234
Авторы статей	242

CONTENTS

Preface	5
<i>Lotova L.I.</i>	
Nikolai Nikolaevich Kaden. To the centenary	7
<i>Devyatov A.G., Kalinichenko I.M.</i>	
Manuscripts of N.N. Kaden	20
<i>Glazunova K.P. †, Ostroumova T.A.</i>	
Memories of students of the department of higher plants of Prof. N.N. Kaden	27
<i>Lavrova T.V.</i>	
Remembering professor's lectures	35
<i>Berezina N.A.</i>	
On a working trip to the virgin lands under the command of N.N. Kaden	39
<i>Alyonkin V.Yu., Barykina R.P.</i>	
Towards the problem of heteroeremocarpy in the Boraginaceae	41
<i>Vanina L.S., Devyatov A.G.</i>	
Anatomy of fruit stalks in species of genus <i>Malus</i> in relation to fruit size and mode of dispersal	48
<i>Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C.</i>	
Development of seed coat in species of genus <i>Amaranthus</i> L. subgenus <i>Amaranthus</i> (Amaranthaceae)	54
<i>Glazunova K.P. †</i>	
Development of «amalthea» fruit in <i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l. (Rosaceae)	67
<i>Gorbunov Yu.N.</i>	
Morphology and anatomy of fruits of species of the genus <i>Valeriana</i> L. of the flora of Russia and adjacent countries	76
<i>Gromenko I.S., Lotova L.I.</i>	
Comparative anatomy of fruits in representatives of Maloideae (Rosaceae)	85
<i>Konstantinova A.I., Nilova M.V.</i>	
Carpological review of the main taxa of Apiales	117
<i>Kramina T.E.</i>	
Seed coat ultrasculpture and ultrastructure in the genera <i>Lotus</i> , <i>Kebirita</i> and <i>Antopetitia</i> (Leguminosae – Loteae) in taxonomic and eco-geographical context	129
<i>Pimenov M.G., Ostroumova T.A.</i>	
Carpological characters in the Umbelliferae systematics	158
<i>Remizova M.V., Sokoloff D.D.</i>	
Fruit structure in <i>Scheuchzeria palustris</i> (Sheuchzeriaceae, Alismatales)	173
<i>Simonova A.A.</i>	
Diagnostic characters of fruits and seeds of weedy representatives of Polygonaceae (excepting <i>Rumex</i>) of the flora of former USSR with the identification keys	182
<i>Sukhorukov A.P., Krinitsyna A.A., Kushunina M.A., Nilova M.V., Devyatov A.G.</i>	
Carpological characters of the Caryophyllaceae family and their evolutionary trends based on molecular phylogeny	223
<i>Feodorova T.A.</i>	
Investigation of generative features in aphyllous <i>Arthropytum</i> Schrenk and <i>Hammada</i> Iljin (Chenopodiaceae) for reliable differentiation of these genera	234
Contributors	242

Научное издание

МЕМОРИАЛЬНЫЙ КАДЕНСКИЙ СБОРНИК

Подготовка оригинал-макета:

Издательство «МАКС Пресс»

Главный редактор издательства: *Е.М. Бугачева*

Компьютерная верстка: *Н.С. Давыдова*

Корректор: *Н.А. Балашова*

Дизайн обложки: *В.В. Кононов*

*В оформлении обложки использована фотография
Kadenia dubia (Schkuhr) Lavrova et V.N. Tikhom.,
представителя рода, описанного в честь Н.Н. Кадена
(фотографии С.Р. Майорова)*

Подписано в печать 07.07.2014 г.

Формат 70x100 1/16. Усл. печ. л. 15,5. Тираж 200 экз. Изд. № 155.

Издательство ООО «МАКС Пресс»

Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
МГУ им. М.В. Ломоносова, 2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 8(495) 939-3890/91. Тел./Факс 8(495) 939-3891.

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»

121099, Москва, Шубинский пер., 6

Заказ №

МЕМОРИАЛЬНЫЙ КАДЕНСКИЙ СБОРНИК

