

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им.М.В.ЛОМОНОСОВА

Биолого-почвенный факультет

На правах рукописи

Смирнова С.А.

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКА, ПЛОДА И СЕМЕНИ СОРНЫХ МАРЕВЫХ СССР

(Ботаника - 094)

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени кандидата
биологических наук

МОСКВА, 1972

1393

1-1138
305-5
Работа выполнена на кафедре высших растений биолого-
почвенного факультета МГУ.

Научный руководитель - доктор биологических наук,
профессор Н.Н. Каден

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук А.К. Скворцов

кандидат биологических наук М.Г. Пименов

Ведущее учреждение - Ботанический институт имени
В.Л. Комарова АН СССР.

Автореферат разослан "9" марта 1972 г.

Защита диссертации состоится "21" апреля 1972 г.
на заседании Учёного совета Ботанического отделения биоло-
го-почвенного факультета МГУ.

Ваши отзывы и замечания просьба направлять по
адресу: Москва, В-234, Ленинские горы, МГУ, биолого-почвен-
ный факультет. Ученый совет.

417

ВВЕДЕНИЕ;

Общезвестен огромный вред, который приносит сорняк, засоряя поля и огороды, угнетая и затеняя культурные растения, снижая их урожай. Для успешной борьбы с сорняками необходимо знать состав их флоры и иметь возможность определить сорные растения не только в цветущем состоянии или в период вегетации, но и в фазе плодоношения. Для этого нужны подробные иллюстрированные описания плодов и семян и определительные таблицы. Такие определители необходимы и для специалистов сельского хозяйства, и для карантинных лабораторий, осуществляющих анализ сорных примесей, и для заготовительных организаций, производящих учёт засорённости семенных продуктов, и для ветеринарных лабораторий, выясняющих причины отравления скота, и для зоологов, изучающих питание животных по содержимому их зобов и желудков, и для палеокарпологов, занимающихся изучением ископаемых плодов и семян.

Все существующие в настоящее время руководства и определители сорных растений по плодам либо мало информативны, либо охватывают только отдельные районы страны, либо охватывают только отдельные таксоны.

Поэтому задача составления полного определителя сорняков СССР по плодам и семенам продолжает оставаться весьма актуальной. С этой целью нами были изучены плоды и семена и составлены подробные определители сорных растений из семейств норичниковых, бурачниковых, губоцветных, крапивных, выонковых и подорожниковых флоры СССР (Каден и Смирнова, 1964, 1965а, 1965б, 1968а, 1968б, 1968в, 1969а, 1969б; Смирнова и Каден, 1971а, 1971б).



5812-14-72

4679

Настоящая работа посвящена широко распространенному семейству маревых (Chenopodiaceae Vent.). Многие виды этого семейства относятся к числу сорняков.

Одну из важнейших задач нашей работы составляло описание плодов и семян сорных представителей семейства Chenopodiaceae, их изображение и составление ключей для определения родов и видов по карпологическим признакам. Составленный нами определитель плодов и семян включает 28 родов и 133 вида.

Чтобы помочь агрономам и работникам семенного контроля в определении видов, более редко встречающихся в полях и в посевном материале, мы значительно расширили список видов, используя для этого как указания "Флор" и определителей растений нахождение их в полях, так и описки сорняков, приводимые в специальной сельскохозяйственной и флористической литературе для отдельных областей и районов. Поэтому число описанных в нашем определителе сорняков значительно превышает то, которое указывается для этого семейства в изданных до сих пор справочниках. Помимо полевых (сеgetальных) сорняков в определитель включены также и растения, обитающие по сорным местам", дорогам, около жглиц и т.д.

Обработанный по семейству маревых материал расположен в следующем порядке; карпологическая характеристика семейства, ключи (дихотомический и политомический) для определения родов по плодам и семенам, характеристика рода, ключи (дихотомический и политомический или линейный) для определения видов, описания видов с оригинальными иллюстрациями. Характеристики семейства и родов составлены только по включенным в определитель видам. Цифровой политомический ключ (Балковский, 1964) состоит из таблицы кодирования признаков по рядам и таблицы определения

видов по кодовым группам. Указания на географическое распространение видов даны более обобщённо, чем во "Флоре СССР".

Изучение плодов и семян связано также и с теоретическими проблемами, с вопросами филогении. Поэтому вторая наша задача заключалась в исследовании васкулярной анатомии цветка и морфологии плодов и семян маревых с целью уточнения вероятных направлений эволюции семейства. Мы конечно, не ставили своей задачей восстановление картины филогении семейства в целом, а стремились выяснить только вероятные направления морфогенетической эволюции плодов. Такие морфогенетические ряды по отдельным органам и системам органов, в конечном счёте, помогают построению филогенетической системы.

Диссертация состоит из двух частей. В общей части обсуждается систематическое положение порядка Caryophyllales, семейства Chenopodiaceae и основные вопросы морфологии цветка, плода и семени маревых. Специальная часть представляет собой определитель плодов и семян сорных маревых СССР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Материал для работы был взят из коллекции плодов и семян, созданной проф. Н.Н.Каденом на кафедре высших растений биолого-почвенного факультета МГУ, и собран нами на Кавказе в 1964 г. и в Средней Азии в 1966 г. Некоторые образцы плодов и семян получены из карпологической коллекции музея Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР (БИН). Более редкие виды изучались в гербариях МГУ и БИН.

Описания и зарисовки плодов и семян проводились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-1 с окулярной сеткой.

Материалом для исследования васкулярной анатомии послужи-

ли бутоны, цветки и соцветия, зафиксированные 96° спиртом. Заливка объектов для изготовления серийных поперечных и продольных микротомных срезов 8-12 мк толщиной и их окрашивание проводились по методу Е.С. Аксенова (1967, 1969). Рисунки сделаны с рессивальным аппаратом РА-4.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Глава I. ПОРЯДОК CARYOPHYLLALES, ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМАХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Семейство маревых - *Chenopodiaceae* Vent. С Ventenat, 1799) обычно относится к порядку *Caryophyllales*, называемому различными авторами по-разному: *Caryophyllales* (Bentham et Hooker, 1880; Bessey, 1915; Тахтаджян, 1966, 1970), *Curvembryeae* (Bentham et Hooker, 1880; Penzig, 1922), *Centrospermae* (большинство авторов). Как отмечает Эйхлер (Eichler, 1878), последнее название отражает центральное положение семени внутри плода.

В последние годы наметилась тенденция к строгой типификации названий таксонов рангом выше семейства. Она предусматривает наименование семейств по типовому роду, а названий порядков - по типовому роду типового семейства (Кронквист, Тахтаджян, Циимерман, 1966). Если придерживаться этой рекомендации, то нужно называть данный порядок порядком *Caryophyllales*.

По Тахтаджиану (1966), к порядку *Caryophyllales* относятся следующие семейства: *Phytolaccaceae*, *Nyctagynaceae*, *Molluginaceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Portulacacaeae*, *Basellaceae*, *Caryophyllaceae*, *Dysphaniaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*. Основным объединяющим признаком всех перечисленных семейств является изогнутый периферический зародыш и расположенный в центре семени перистор, который более полуди-

нутых в эволюции представителей целиком поглощается развивающимся зародышем.

На основании морфологических, анатомических и эмбриологических данных большинство ботаников считает порядок Caryophyllales вполне естественной группой, подчёркивая тесные филогенетические связи входящих в него семейств. Единство этой группы подтверждается и хемотаксономическими исследованиями (Reznik, 1955, 1957; Dreiding, 1961; Rauh und Reznik, 1961). Родство между семействами порядка подтверждается также тем, что их трудно разграничить одно от другого.

О положении порядка Caryophyllales в системе покрытосеменных существуют различные точки зрения, которые, если на принимать во внимание взглядов сторонников полифилетического происхождения покрытосеменных, можно объединить в три группы.

Первая группа авторов считает, что гвоздикоцветные произошли из однопокровных. По Эйхлеру (Eichler, 1875), Caryophyllales представляют собой линию развития от Polygonaceae. Энглер (Engler, 1898), Ветштейн (1912), Кузнецов (1936), Буш (1944, 1959), Амберже (Emberger, 1960) выводят порядок Caryophyllales на однопокровных, близких к Urticales.

Вторая, более многочисленная группа ботаников (Hallier, 1912; Bessey, 1915; Гоби, 1916; Козо-Полянский, 1922; Гроссгейм, 1945; Тахтаджян, 1954, 1966, 1970; Hutchinson, 1960, 1969) считает Caryophyllales потомками многоплодниковых. Сторонники этой точки зрения производят гвоздикоцветные от Ranunculales через семейство Phytolaccaceae. Наличие у примитивных форм Phytolaccaceae таких признаков, как апокарпный гинецей и трёхбороздные пыльцевые зёрна "раналиевого" типа дает возможность сблизить это семейство с порядком Ranunculales ,

я согнутый зародыш в семенах *Phytolaccaceae* и других *Caryophyllales*, мелкие прилистники и аномальный вторичный рост стебля указывают на родство с *Menispermaceae* (Таджян, 1966). Кронквист (Cronquist, 1957) выводит гвоздицветные непосредственно от *Dilleniales*, а Буксбаум (Buxbaum, 1961) - от *Illiciaceae* (*Magaoliales*).

Третьей точки зрения придерживается Кено (Cuenod, 192), который ставит *Caryophyllales* почти в основание системы покрытосемянных, и однодольные производит как от типа *Ranunculales*, так и от *Caryophyllales*.

Мы согласны с большинством авторов, которые производят *Caryophyllales* от *Ranunculales*, и считаем, что все приведенные ими доказательства не оставляют сомнения в родстве между этими группами.

Глава II. ОБ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЯХ СЕМЕЙСТВ ПОРЯДКА CARYOPHYLLALES

По этому вопросу имеются противоположные точки зрения. Принимая происхождение цветка *Caryophyllales* из цветков *Monochlamydeae*, одни авторы (Engler, 1898, 1926; Ветштейн, 1912; Кузнецов, 1936; Буш, 1944, 1959; Emberger, 1960) в начало порядка ставят семейства маревых и щирицевых. Другие придерживаются иной точки зрения. Эйхлер (Eichler, 1875, 1878) за исходный тип принимает цветок *Phytolaccaceae*. Из него он выводит, с одной стороны, *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*, с другой - *Caryophyllaceae*. Пакс (Pax, 1839), дополняя схему Эйхлера, от цветка типа *Phytolaccaceae* выводит еще две ветви: одну - к *Nyctaginaceae* и *Aizoaceae*, другую к *Portulacaceae*. Точка зрения Пакса о связи между отдельными семействами

порядка Caryophyllales представляется нам гораздо более обоснованной, чем гипотеза Веештейна. Среди Caryophyllales Phytolaccaceae, содержащие много тропических и субтропических деревянистых форм, представляют, очевидно, самую примитивную группу, из которой развились остальные семейства либо путем прогрессивной эволюции, либо путем редукции. Наличие у неё таких примитивных признаков, как множественность тычинок и плодolistиков, апокарпный гинецей, обычно примитивный простой околоцветник позволяет считать её таковой. В пределах этого семейства происходит образование пятерного цветка с двумя кругами околоцветника и ограниченным числом плодolistиков.

Семейство маревых многие авторы (Bessey, 1915; Ulbrich, 1934; Thomson, 1942; Гроссгейм, 1945; Тахтаджян, 1954, 1966, 1970; Hutchinson, 1960, 1969) считают высокоспециализированным, а не древним омейством, и ставят Chenopodiaceae и Amaranthaceae в конце систем порядка, выше гвоздичных. О продвинутости семейства маревых говорит наличие у них полунижней или, может быть, даже нижней завязи, лизикарпного гинецея, одного базального семезачатка, семян с кольцеобразным или спиральным зародышем. Наиболее обычное обитание маревых на засоленных почвах, в большинстве случаев в пустынях выработало у них такие приспособления, как членистые или суккулентные стебли, часто суккулентные или сильно редуцированные лиегья. Гетерокарпия, признаваемая некоторыми авторами (Любич, 1948, 1950; Войтенко, 1969, 1971) прогрессивным новообразованием в других семействах (Asteraceae, Apiaceae, Brassicaceae, Poaceae, Polygonaceae), характерна также для Chenopodiaceae. Семейства, обладающие ею, либо занимают достаточно высокое положение в системе, либо являются высокоспециализированными группами (Войтен-

ко, 1971).

Все эти соображения дают основания считать маревые более продвинутым семейством по сравнению с гвоздичными, имеющими синкарпный гинецей с краевой центральной плацентацией или переходный к лизикарпному, верхнюю завязь и обычно многочисленные семезачатки (лишь редко их несколько или всего один).

Глава III СЕМЕЙСТВО CHENOPODIACEAE VENT.

Семейство Chenopodiaceae (Atripliceae - A.L. Jussieu, 1789; Salsolaceae - Moquin - Tandon, 1840) насчитывает более 100 родов и около 1500 видов (Тахтаджян, 1966), из них в СССР встречается не менее 55 родов и 403 видов (Ильин, 1936; Бочанцев, 1956, 1970; Черепанов, 1961).

Признаки формы зародыша дали возможность К.А.Мейеру (Meyer, 1829) разделить семейство на два подсемейства - Cyclolobae и Spirolobae. Этому способу деления следовали многие систематики (Moquin-Tandon, 1840; Bentham et Hooker, 1880; Volkens, (1842) 1893; Ильин, 1936 и др.). вполне возможно, что развитию семени без эндосперма происходило независимо в разных группах родов, и эти подсемейства, которые Н.И.Кузнецов (1936) считает „может быть, искусственными“, представляют собой скорее уровни развития, чем таксоны (Каден и Смирнова, 1967). Относительно их эволюционной продвинутости имеется единая точка зрения: подсемейство Spirolobae (в особенности триба Salsoleae) сравнительно молодо и более высоко специализировано, чем подсемейство Cyclolobae (Bunge, 1880; Volkens, (1842) 1893; Ulbrich, 1934,- Ильин, 1937а; Бочанцев, 1969). Об этом свидетельствуют, прежде всего, спирально закрученный зародыш, полное или почти полное отсутствие пе-

рисперма, а также то, что исследованные виды *Spirolobeae* являются, в подавляющем большинстве, полиплоидами (Зосимович, 1959, 1965).

Глава IV. ЦВЕТОК МАРВЬХ

I. Морфология цветка

Цветки маревых собраны в общие сложные соцветия. Ветвление основных осей идёт по типу кисти или плейохазия из кистей. Частные соцветия представляют собой сложные дихазии, на конечных разветвлениях переходящие в монохазии. Благодаря укорачиванию оси они образуют компактные группы - „клубочки” (Каден и Смирнова, 1971в).

Цветок маревых расположен в пазухе кроющего листа, и на цветоножке его имеются два прицветника. В типе цветок состоит из пяти листочков простого околоцветника, пяти тычинок с интрорзными пальниками, противоположащих членам околоцветника, и одного медианно динерного пестика с одногнездной завязью.

Однако следует отметить очень большую пластичность цветка маревых. От этого типичного плана отроения имеются многочисленные отклонения. Наряду с обоеполями встречаются и однополые цветки. Даже на одном и том же растении могут быть отмечены цветки с различными числовыми отношениями. Четырьмя листочками околоцветник представлен у тычиночных цветков *Spinacia L.*, у *Samphorosma L.* и др., тремя - у *Blitum L.*, *Axyris L.*, *Corispermum L.*, *Haloatachys C.A.Mey.*, двумя - у некоторых видов рода *Agriophyllum Bieb.*, одним - у *Monolepis Schrad.*, *Corispermum L.*, *Agriophyllum Bieb.* У пестичных цветков *Atripliceae* (за исключением рода *Axyris L.*) околоцветник всегда отсутствует. У *Chenopodium*

foliosum (Moench) Aschers. И Ch. capitatum (L.) Aschers. листочки околоцветника при зрелых плодах становятся красными, мясистыми. Но этому признаку эти виды резко отличаются от остальных представителей рода *Chenopodium* L. С точки зрения карпологии род *Blitum*, описанный Линнеем в 1753 г., вполне заслуживает восстановления.

Андроцей может быть представлен пятью - одной тычинками. Наряду с димерным, встречается тетра- и тримерный гинецей с 4-2 каринальными рыльцами и всегда с единственным базальным кампилотропным семезачатком с двумя или одним интегументом.

2. Значение васкулярной анатомии для сравнительной морфологии цветка

Изучение проводящей системы цветка маревых было предпринято нами с целью получения фактов, необходимых для построения морфогенетических рядов цветков и плодов.

Многочисленные исследования проводящей системы цветка основываются на представлении о том, что васкулярные ткани более консервативны, чем другие ткани. Проводятся эти исследования с целью объяснения морфологической природы органов цветка, для получения дополнительных сведений относительно таксономического родства и для построения эволюционных схем.

Несомненно, что изучение хода проводящих пучков в цветке может оказать большую помощь в разрешении проблем эволюционной морфологии.

Базальная плацентация *Chenopodiaceae*, несомненно связана о центральной колончатой плацентацией *Caryophyllaceae*. Расхождение мнений в объяснении природы центральной колонки, несущей семезачатки, заключалось в том, что одни авторы интерпретировали ее как осевую, другие - как аппендикулярную. Многими

исследователями (Heinricher, 1932, 1933; Dickson 1936; Schaeppi, 1937; Douglas, 1944; Puri, 1951 и др.) было показано, что центральный район колонки осевой, в то время как периферический, несущий семезачатки, аппендикулярный, образованный тканями плодолистиков.

Дальнейшая редукция плацентации может дать начало базальной плацентации с редуцированной по размерам плацентой и с числом семезачатков от многих до одного. Как утверждает Имс (1964), границу между центральной колончатой и базальной плацентациями провести нельзя. Если семезачаток и семезачатки возникают непосредственно на дне завязи и ясно выступающей плаценты обнаружить нельзя, плацента рассматривается как базальная. То, что базальная плацента по происхождению не осевая, а образована плодолистиками, показано многими.

3, Васкулярная анатомия цветка маревых

По Саундерс С Saunders, 1939), средние жилки листочков околоцветника неразветвленные или с боковыми жилками, но без кониссуральных, хотя боковые могут быть сближены ниже уровня отхождения листочков околоцветника (*Habltisia*). Проводящие пучки тычинок часто развиты слабо и отделяются от внутренней части пучков оси, дающих также и пучки средних жилок листочков околоцветника. У видов рода *Chenopodium* L. васкулярные пучки не дифференцированы или дифференцированы только на верхушке. У *Suaeda* Forsk, средние жилки двух наружных листочков околоцветника (1 и 2) развивают в основании по две боковые жилки, средние жилки двух внутренних (4 и 5) остаются неразветвленными, а у третьего образует боковую жилку только с одной наружной стороны. Каждая из почти боковых жилок даёт ответвление в соседний листочек околоцветника. В тычиночных цветках *Atriplex* L.

чашелистики с неррзветвлённьми средними жилками, а тычинки без дифференцированного васкулярного пучка.

Экарт (Eckardt, 1955) установил, что у *Hablitzia tamnoides* Bieb, гинецей срastается с основаниями тычинок в комплекс, в котором различают пять мощньх тычиночных пучков, а стенка завязи пучков вообще не имеет, отсутствуют даже средние жилки плодoлистиков. Отсутствие проводящих пучков в пестике наблюдается также у *Chenopodium ambrosioides* L. и *Ch. foetidum* Schrad. Наоборот, каждый плодoлистик *Chenopodium foliosum* C Moench.) Aschers. И *Ch.bonus-henricus* L. снабжается одним дорзальным пучком, а у последнего вида на его месте стенка завязи даже утолщена (Eckardt, 1967B).

Нам объектами для изучения васкулярной анатомии послужили цветки следующих видов: *Beta vulgaris* L., *Chenopodium album* L., *Corispermum squarroaum* L., *Girgensohnla oppositiflora* (Pall.) Fenzl., *Hablitzia tamnoides* Bieb. И *Halostachys belaugeriana* (Moq.) Botsch. (*H. caspia* (Pall.) C.A.Mey.).

Цветок *Beta vulgaris* L. имеет более полное васкулярное оснащение. Листочки околоцветника, тычинки и плодoлистики получают пучки, доходящие почти до верхушек органов. Правда, плодoлистики обладают только спинными пучками (средними жилками). Недоразвитие брюшных пучков или их слияние в один, идущий в семяножку, легко объяснимо укорочением завязи и редукцией числа семезачатков до одного. Наличие трёх плодoлистиков вместо двух, характерных для большинства представителей семейства, можно рассматривать как признак примитивности. Но наряду с этим наблюдается срastание оснований чашелистиков и тычиночных нитей, прирастание их к гинецею с образованием полунижней завязи и даже

срастание спинных следов плодolistиков и следа семеножки со следами четырёх листочков околоцветника из пяти.

Цветки остальных изученных видов обнаруживают не только редукцию числа плодolistиков до двух, но и черты упрощения васкуляризации. Пучки листочков околоцветника *Habitzia tamaoides* и *Halostachys belangeriana* ветвятся с образованием средней жилки и двух боковых, а у *Chenopodium album* остаются неразветвлёнными. Единственный листочек околоцветника *Corispermum squarrosum* вообще не имеет пучков. Некоторую специализацию можно предположить у *Girgensohnia oppositiflora*. Здесь лишь три листочка околоцветника из пяти имеют проводящие пучки, но эти пучки проходят только до середины листочков, т.е. до дистального края, от которого в плодах отходят крыловидные выросты; в дальнейшем пучки проходят в эти выросты.

Такие же признаки редукции можно наблюдать и в васкуляризации тычинок. *Corispermum squarrosum*, *Girgensohnia oppositiflora* и *Habitzia tamnoides* имеют пучок, проходящий через всю тычиночную нить. У *Chenopodium album* следы тычинок доходят только до их основания, а у *Halostachys belangeriana* отсутствует пучок даже у единственной тычинки.

Васкуляризация гинецея в основном однотипна. Спинные следы плодolistиков имеются лишь у *Corispermum squarrosum* а у остальных видов исчезают вовсе. Из стели отходит тяж в семеножку единственного семезачатка.

Упрощение васкуляризации связано, по-видимому, с уменьшением размеров как цветка в целом, так и составляющих его органов. Всё это указывает на вероятность близкого родства *Chenopodiaceae* с *Caryophyllaceae*, у которых подобный

процесс редукции также имеет место.

особенности васкулярной анатомии семейств *Amaranthaceae*, *Dysphaniaceae*, *Polygonaceae* также подтверждают их родство с *Chenopodiaceae*.

ГЛАВА V ТИПЫ ПЛОДОВ И СЕМЯН МАРЕВЫХ И ВЕ ПУТИ ИХ МОРФОГЕНЕЗА

Для плодов *Chenopodiaceae* авторы различных руководств по морфологии и систематике растений приводят самые разнообразные термины: орешек, плодик - орешек, мясистый орешек, орех, семянка, зерновка, сложный плод, пятикрылая крылатка, коробочка, ягода и, наконец, мешочек.

Большинство из перечисленных наименований непригодно для плодов маревых. Плоды многих из них возникают из гинецея с верхней завязью. У *Beta* происходит частичное прирастание околоцветника к завязи, вследствие чего завязь становится полунижней. По литературным данным (Ильин, 1936) и нашим наблюдениям, листочки околоцветника *Borszczowia* целиком срослись и полностью прирастают к перикарпию. Вероятно, здесь мы имеем дело уже с нижней завязью. Гинецей у маревых лизикарпный. Центральная колонка типа гвоздичных редуцирована, а единственный семезачаток прикрепляется ко дну завязи и иногда бывает сдвинут из базального положения. Плодолистиков, участвующих в построении гинецея, - четыре (*Spinacia* L.), три (*Beta trigyna* Waldst. et Kit.) или две (у подавляющего большинства родов). Их число легко устанавливается подсчетом рылец, сидячих или прикреплённых к короткому столбику или двум стилодиям. Во всех случаях завязь одногнёздная и содержит один базальный канмилотропный семезачаток.

Применение к маревым многих из указанных терминов невозможно, так как орехом называют обычно синкарпные плоды с твёрдым деревянистым околоплодником, семянкой - паракарпные плоды с кожистым околоплодником. Плоды маревых не синкарпные и не паракарпные и обычно не имеют деревянистого или кожистого перикарпия. Называть плоды маревых "сложными" или „сборными" на том основании, что они состоят из нескольких частей одного цветка, также было бы неправильно. Зерновка - апокарпный и мономерный плод злаков, не имеющий ничего общего с маревыми. Равным образом неприменимы к плодам маревых термины мясистый орешек и пятикрылая крылатка. Называть вскрывающиеся плоды маревых коробочкой, конечно, можно, однако делать это вряд ли стоит, потому что, помимо признака вскрывания, это название ничего не добавляет к уточнению характеристики плода.

Из перечисленных терминов для плодов маревых можно сохранить только термин мешочек (*utriculus Gaertn.*, *sacellus Mirb.*), применявшийся к ним с конца XVIII века. Это название может быть уточнено эпитетом лизикарпный (Каден, 1965).

По признакам срастания околоцветника с перикарпием, числу плодолистиков, вскрыванию, консистенции перикарпия, наличию покрывала или оболочки в семействе могут быть выделены следующие карпологические типы и подтипы:

Мешочек лизикарпный (*utriculus lysicarpus*)

A. Верхний (*superus*) *Chenopodiocarpium*

I. Четырёхчленный с оболочкой
(*tetramerus tunicatus - Spinacia*).. *Ch. tetramerum*

II. Двучленный (*dimerus*) *Ch. dimerum*

a) сухой (*siccus*)

I) нескрывающийся (*indehiscens*)

- С покрывалом (velatus-Corispermum)...Ch.d.velatum
с оболочкой (tunicatus-Eurotia)Ch.d.tunicatum
- 2) вскрывающийся окончато
(fenestratus - Agriophyllum)... . . . Ch . d . fenestratum
- 3) вскрывающийся неправильно
(irregulariter dehiscens-Chenopodium).Ch.d.irregua-
riter dehiscene
- б) сочный с оболочкой
(succosus tunicatus - Anabasis).....Ch.d.succosum
- Б. Полунижний (semiinferus - Beta) Betocarpium
- I, Трёхчленный (trimerus-B. trigyna)..... B. trimerum
- II. Двучленный (dimerus-B.vulgaris) B. dimerum
- В. Нижний двучленный
(Inferus dimerus-Borszczovia) Borszczwiocarpium

По всей вероятности, наиболее примитивным является верхний плод - тип *Chenopodiocarpium* а внутри него подтип *Chenopodiocarpium tetramerum* (четырёхчленный плод с оболочкой). Дальнейшая редукция числа плодолистиков до двух ведёт к образованию другого подтипа — *Chenopodiocarpium dimerum*, представленного сухими плодами с покрывалом (*Ch. d. velatum*) и с оболочкой (*Ch. d. tunicatum*). Следующая линия эволюции ведёт, очевидно, к ~~сочным~~ ягодообразным плодам с оболочкой (*Ch. d. succosum*).

Подтип *Chenopodiocarpium dimerum* лежит также в основании группы вскрывающихся плодов, Вскрывание здесь может осуществляться двояко, Неправильное вскрывание (*Ch. d. irregulariter dehiscens*) происходит благодаря разрыву перикарпия в любом месте, без закономерно ориентированной щели, предопределённой в ходе онтогенеза. Окончатое вскрывание (*Ch. d. fenestratum*) осуществляемой округлой замкнутой щелью с выпадением части

перикарпия.

Следующий тип - *Betocarpium* - можно рассматривать как более продвинутый по сравнению с *Chenopodiocarpium tetramerum*, так как он связан с образованием полунижней завязи и с уменьшением числа плодолистиков до трех (*Betocarpium trimerum*) и двух (*Betocarpium dimerum*). Кроме того, плоды типа *Betocarpium* вскрываются при прорастании семени поперечной кольцевой целью с опадением верхушки в виде крышечки.

И, наконец, третий тип, *Borszczowiocarpium*, характеризуется уже нижней завязью, плодолистиками в числе двух и невскрывающимися плодами. По-видимому, два последних типа развивались независимо от подтипа *Chenopodiocarpium tetramerum*.

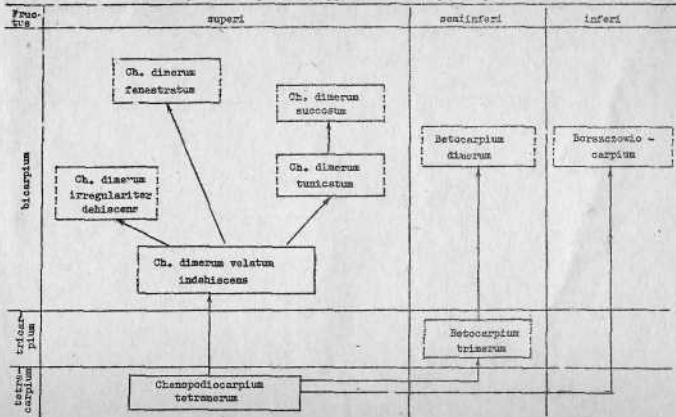
Таким образом, эволюция плода в семействе маревых шла по следующим основным направлениям: 1) уменьшение числа плодолистиков от четырёх до двух; 2) превращение верхней завязи через полунижнюю в нижнюю; 3) превращение сухого плода в сочный; 4) переход от невскрывающихся плодов к вскрывающимся; 5) переход от плодов с покрывалом к плодам с оболочкой.

Эти вероятные направления эволюции плодов маревых иллюстрируются схемой.

По признакам формы зародыша, наличию или отсутствию перисперма в семени можно построить схему эволюции семян: семя с подковообразным зародышем, с периспермом— семя с кольцевым зародышем, с периспермом - семя со спиральным зародышем и с остаточным периспермом—семя со спиральным зародышем, без перисперма.

Эти направления эволюции семян не вполне совпадают с вероятными путями морфогенеза плодов. Спиральный зародыш связан с типом *Borszczowiocarpium* и с подтипом *Chenopodiocarpium dimerum tunicatum* и *Ch. d. succosum*, т. е с более подви-

Схема вероятных направлений морфогении плодов сорных маревых СССР



нутыми в эволюции подтипами плодов. Что касается подковообразного и кольцевого зародышей, то здесь столь определённой закономерности не наблюдается. Наиболее примитивный тип плода имеет кольцевой зародыш, а не подковообразный, более же подвинутый содержит и тот, и другой. Тип *Betocarpium* и подтип *Chenopodiocarpium dimerum fenestratum* обладают только кольцевым зародышем.

Глава VI. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПЛОДОВ И СЕМЯН,
ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ И
ВИДОВ СОРНЫХ МАРЕВЫХ СССР

Основные признаки для различения родов и видов сорных маревых СССР следующие:

1. наличие или отсутствие околоцветника, прицветников и кроющего листа и их сохранение на растении или при плоде, опадение плодов по одному, по два или частными соплодиями;
2. число, консистенция и степень срастания листочков околоцветника или прицветников;
3. наличие или отсутствие на околоцветнике придатков;
4. характер опушения околоцветника и прицветников;
5. тип плода;
6. вскрывание плода;
7. консистенция перикарпия;
8. поверхность плода;
9. положение семени в плоде;
10. форма зародыша, наличие или отсутствие перисперма.

Для различения видов привлекаются также размеры и форма листочков околоцветника или прицветников, наличие плодоножки.

размеры, форма, поверхность и цвет семени.

Глава VII. ГЕТЕРОКАРПИЯ И ГЕТЕРОСПЕРМИЯ

Для маревых характерны явления гетерокарпии и гетероспермии. У одного и того же вида, в одном и том же соцветии, часто в разное время (летом и осенью) развиваются разные плоды и семена.

Морфологические различия плодов и семян сорняка связаны с распространением вида различными путями и имеют существенное значение для конструирования зерноочистительных машин.

Гетерокарпия и гетероспермия отмечены для видов рода *Atriplex* L., *Axyris* L., *Suaeda* Forsk., для *Salsola ruthenica* Iljin, *ruthenica* Pjlin.

Так, у некоторых видов рода *Atriplex* L. наряду с вертикальными семенами, заключенными в плоды с двумя прицветниками, образуются горизонтальные семена, плоды которых окружены листочками околоцветника. Вертикальные семена крупные, уплощенные, желтовато-коричневые, с тонкой плёчатой оболочкой; горизонтальные - мелкие, двояковыпуклые, чёрные, с плотной кожистой оболочкой. Эти типы семян различаются не только морфологически и анатомически, но и прорастанием. Светлые крупные семена относятся к легкопрорастающим, а чёрные мелкие - к труднопрорастающим («твёрдым»). Именно последние способствуют сохранению вида в определенном месте в течение ряда лет. При созревании в более благоприятных условиях увеличивается процент крупных светлых семян.

Некоторые авторы (Блукет, 1931; Троицкий и Чартачян, 1937) Любич, 1948, 1950; Котт, 1961 и др.) утверждают наличие полиморфизма плодов у *Ceratocarpus arenarius* L. Однако в данном случае следует говорить не о полиморфизме пло-

дов, а о полиморфизме прицветников, окружающих плоды, так называемых "покрывалец".

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Специальная часть содержит: карпологическую характеристику семейства маревых, ключи (дихотомический и политомический) для определения родов по плодам и семенам, характеристики родов, ключи (дихотомические и политомические или линейные) для определения видов, описания видов. Работа иллюстрирована оригинальными рисунками.

ВЫВОДЫ

Морфология и васкулярная анатомия подтверждают, что цветок *Chenopodiaceae* в ходе эволюции его от анцестрального типа претерпел редукцию. Центральная колонка лизикарпного гинецея недоразвилась в связи с уменьшением числа семезачатков до одного. Число плодолистиков уменьшается с четырёх до двух. Основания чашелистиков и тычинок у наиболее специализированных форм могут срастаться между собой и прирастать к гинецею с образованием полунижней и даже нижней завязи со слиянием проводящих пучков. Упрощение васкуляризации проявляется в том, что околоцветник и андроей вообще могут не иметь проводящих пучков. Исчезают также спинные пучки плодолистиков. Это упрощение связано, до-видимому, с уменьшением размеров как цветка в целом, так и составляющих его органов. Всё это указывает на вероятность близкого родства *Chenopodiaceae* с *Caryophyllaceae*. У которых подобные процессы редукции также имеют место.

Плоды маревых неправильно называть орехами, орешками, семянками, зерновками, плодиками, сложными плодами и крылатками.

Для их наименования могут быть использованы термины лизикарпный мешочек или *Chenopodiocarpium*, *Betocarpium* и *Borszczowio - carpium*. Эти три типа плодов (верхний, полунижний и нижний), по числу плодолистиков, векриваемости, консистенции перикарпия, наличию покрывала или оболочки подразделяются на 9 подтипов, Последние дают возможность составить представление о вероятных путях развития плодов в семействе.

По признакам формы зародыша и наличию или отсутствию перисперма в семени можно построить схему эволюции семян, которая не вполне совпадает с возможными путями морфогении плодов.

Основными признаками для различения родов сорных маревых СССР в состоянии плодоношения являются: наличие околоцветника, прицветников и кроющего листа и их сохранение при плоде или на растении, опадение плодов (по одному, по два или частными соплодиями), число, консистенция и степень срастания листочков околоцветника, придатки на них, характер опушения, тип плода, вскрывание, консистенция перикарпия, характер поверхности, положение семени в плоде, формам зародыша, наличие или отсутствие перисперма.

Для различения видов используются также размеры и форма листочков околоцветника и прицветников, наличие плодоножки, размеры, форма, характер поверхности и цвет семени.

По этим признакам достаточно уверенно определяются до вида все 133 вида сорных маревых СССР, относящихся в 28 родам.

С точки зрения карпологии род *Blitum* L. вполне заслуживает **места востановления**

Основные положения диссертации отражены в
следующих статьях:

1. Типы плодов и карпологические признаки родов сорных маревых СССР. В сб. „Морфология высших растений”. изд-во „Наука”. М. 1967. стр. 70-84. (совместно с Н.Н.Каденом),
2. Морфология плодов и семян сорных солянок СССР. Рефераты докладов всесоюзной межвузовской конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ. М- 1968. стр. 121-122. (совместно с Н.Н. Каденом).
3. К морфологии цветка и соцветия маревых. В сб. „Морфология цветковых растений”, Изд-во „Наука”. М. 1971. стр. 157-169. (совместно с Н.Н.Каденом).