

В. Н. ТИХОМИРОВ

## МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДА В СЕМЕЙСТВЕ UMBELLIFERAE

В пределах типа плода «вислоплодник» (*stemoscarpium* Mirb.), собственного всем зонтичным и некоторым аралиевым, мы различаем ряд подтипов \*, которые для удобства обозрения можно расположить в виде ключа.

I. Плод, не сросшийся с цветоножками соседних цветков.

А. Эндокарпий деревянистый, образующий косточку.

В. костянкovidный (*s. drupiforme* m.), или *Hydrocotyle* — тип.

Б. Эндокарпий паренхиматический.

1) В плоде имеется обособленная колонка, сформированная преимущественно брюшными пучками плодолистиков.

В. колонковидный (*s. columellatum* m.), или *Carum* — тип.

2) Колонка редуцирована, иногда вплоть до полного исчезновения.

а. Плод распадается на мерикарпии.

а) Зубцы чашечки крупные и жесткие.

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

б) Зубцы чашечки мелкие или незаметные.

В. бесколонковый (*s. eolumellatum* m.), или *Sanicula* — тип.

б. Плод не распадается на мерикарпии.

а) Семян в плоде обычно два.

В. нераспадающийся (*s. integrum* m.), или *Lisaea* — тип.

б) Семя в плоде всегда одиночное.

В. односеменной (*s. monospermum* N. Kaden et V. Tichom.), или *Symphyoloma* — тип.

II. Плод, сросшийся с окружающими его цветоножками тычиночных цветков.

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

\* Подтипы установлены преимущественно на основании изучения родов, представленных во флоре СССР. Число их может быть увеличено, когда будут приняты во внимание все представители семейства.



Своим происхождением выделенные подтипы обязаны следующим направлениям морфогенеза: образование колонки в зрелом плоде; редукция склеренхимного эндокарпия; редукция колонки; утеря схизокарпии; уменьшение числа развивающихся в плоде семян; развитие крупных колючих зубцов чашечки; редукция чашечки; срастание плода с цветоножками окружающих его тычиночных цветков зонтичка.

Подчеркнем, что весь морфогенез плодов — процесс адаптивный, направленный на обеспечение наилучшей защиты семян и на выработку вполне соответствующих условиям внешней среды приспособлений к диссеминации. Поэтому каждое из перечисленных выше направлений развития в конечном счете обусловлено экологически.

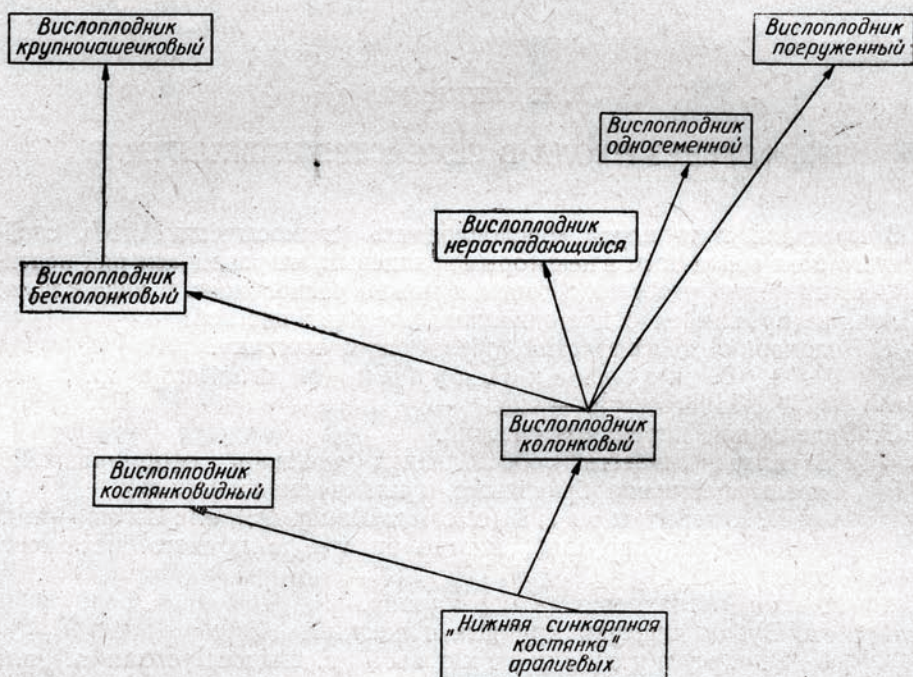


Рис. 1. Схема морфогенеза вислоплодника

Так, например, когда в группе *Araliaceae—Umbelliferae* идет речь об уменьшении и фиксации числа плодолистиков, то дело вовсе не сводится к формальным числовым отношениям. Переход, например, от пяти плсдолистиков к двум означает в сущности переход от эндозоохории к баллистике и анемохории, переход от двух к одному, напротив, в большинстве случаев означает переход к эпизоохории и т. д.

Морфогенетические отношения между установленными подтипами вислоплодника иллюстрирует схема (рис. 1).

На схеме видно, что наиболее примитивным, наиболее близким по структуре к плодам типичных *Araliaceae* является костяковидный вислоплодник *Myodocarpus*, *Hydrocotyle* и некоторых других родов, обладающий твердым склеренхимным эндокарпием. Единственным в сущности отличием плода *Hydrocotyle* от *Myodocarpus* оказывается локализация секреторных канальцев в ребрах над проводящими пучками. Но это «упорядочение» секреторной системы легко понять. Определенность числа и расположения органов



вообще свойственна вторичным структурам и не кажется необъяснимой с морфогенетической точки зрения.

Эволюция типичных зонтичных протекала преимущественно в аридных условиях. Экологическая амплитуда их расширялась, становились разнообразнее и способы распространения плодов. Ведущую роль в диссеминации стали играть баллистика и анемохория, ставшие вполне эффективными только после появления в плоде колонки, образованной преимущественно тканями брюшных пучков плодолистиков. Благодаря обособлению колонки появляется колонковый вислоплодник, характерный для громадного большинства зонтичных.

Образование колонки обеспечило широкие возможности для эволюции в направлении баллистической и анемохорной диссеминации. Частные приспособления отдельных родов и видов к этим способам распространения зачатков очень разнообразны: образование крыльев, трихомов, аэрофоров и т. д.

Некоторые роды и группы родов, обладающие колонковым вислоплодником, успешно перешли к эпизоохории — путем выработки приспособлений, не нарушающих целостности модели плода.

Другие пошли по пути совершенствования баллистических свойств и по линии приспособления к автомеханохории (*Scandix*).

Таким образом, *s. columellatum* заключал в себе исключительно богатые эволюционные возможности, и внутри него можно наметить много мелких морфогенетических рядов.

Для морфогенеза существенно, что все эти ряды осуществлялись в пределах типа плода, сохранявшего свои основные специфические черты: способность распадаться на два мерикарпия и наличие в зрелом состоянии колонки. Однако отдельные направления развития вышли за пределы колонкового вислоплодника и дали начало новым карпологическим подтипам. Поэтому *s. columellatum* является центральным, узловым пунктом в схеме морфогенеза плодов *Umbelliferae*. От него в результате редукции колонки происходит бесколонковый вислоплодник, развитие которого особенно характерно для эпизоохоров и гидрохоров. Вероятно, возникает этот подтип разными путями — мы находим его у таких далеких в систематическом отношении форм, как *Sanicula*, *Oenanthe*, *Bunium* и т. д., но само направление морфогенеза, от колонкового к бесколонковому вислоплоднику, не вызывает сомнений.

С эпизоохорией связано образование нераспадающегося вислоплодника *Lisaea heterocarpa*.

Необходимость обеспечения возможно лучшей защиты семян влечет за собой образование односеменного вислоплодника.

Совершенно особую и высшую ступень морфогенеза представляет плод рода *Echinophora*. Собственно плод здесь окружен утолщенными, колкчими цветоножками тычиночных цветков зонтичка и в большей или меньшей степени сростается с ними. Diasпорой в данном случае является не мерикарпий и не плод, а цельный зонтичек.

Сложен вопрос о происхождении крупночашечкового вислоплодника *Eryngiae*. Его можно связывать либо с бесколонковым, либо непосредственно с колонковым вислоплодником; гистологически этот подтип стоит ближе всего к плоду *Sanicula*, поэтому мы считаем его дериватом *s. eolumellatum*. Во всяком случае, это явно вторичный тип. Обладающие им растения не могут считаться примитивными.

Изображенная схема отражает лишь направления морфогенеза плода, не претендуя на то, чтобы иллюстрировать филогенез *Umbelliferae*. Однако если ее несколько расшифровать, то можно получить довольно интересные



данные, подтверждающие естественность выделенных карпологических единиц. Действительно, *s. drupiflorae* свойствен некоторым *Agaliaceae* и *Hydrocotyloideae*; *s. columellatum* — большинству *Apioidae*; *s. macrocalycatum* — *Saniculoideae* — *Eryngieae*; *s. integrum* — роду *Lisaea*; *s. immersum* — *Echinophoreae*.

Таким образом, возможность полифилетического происхождения сохраняется только за *s. eolumellatum* и *s. monospermtum*, но и в этих случаях общее направление морфогенеза несомненно.

Московский университет, кафедра высших растений