

В. Н. Тихомиров

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДОВ *HYDROCOTYLE* L. И *CENTELLA* L. EMEND. URBAN.

Семейство *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Moris.) в обычном современном его понимании не является, по всей вероятности, вполне однородной и естественной группой. «Ordo naturalissimus» (Bentham et Hooker, 1862—1867; Boissier, 1872) — это выражение справедливо, пожалуй, только для основного костяка семейства, *Apioideae*, причем даже некоторые роды, причисляемые обычно к этому подсемейству, внушают сомнение относительно своего истинного систематического положения. Вместе с тем существует ряд групп, отношения которых к остальным зонтичным до сих пор не вполне ясны: достаточно вспомнить *Eryngiaceae* Arnaud или *Lagoeciaceae* K.-Pol. (см., например, Б. М. Козо-Полянский, 1922).

Наиболее часто в качестве группы, морфологически резко обособленной от большинства зонтичных, фигурируют *Hydrocotyloideae*, и это не случайно: все исследователи отмечают своеобразие *Hydrocotyloideae* и выделяют их в качестве либо особой трибы (Sprengel, 1820; Koch, 1824; de Candolle, 1829, 1830; Endlicher, 1836—1840; Bentham et Hooker, 1862—1867; Boissier, 1872; Calstani, 1905), либо подсемейства (Drude, 1898; Козо-Полянский, 1915, 1924), либо даже семейства (Nylander, 1945; это мнение поддерживает также Кикнадзе, 1955). Петерсен (Petersen, 1911) считает более правильным перенос некоторых представителей данной группы в семейство *Araliaceae*.

Пытаясь выяснить, какая из этих точек зрения наиболее правильна, мы неизбежно сталкиваемся с чрезвычайным полиморфизмом *Hydrocotyloideae*, которые, по всей вероятности, представляют собой искусственную, сборную группу. Так, у Друде (Drude, 1898) к этому подсемейству отнесено 24 рода, а у Б. М. Козо-Полянского (1924) — 40. Систематическое положение многих из них совершенно не ясно. Например, род *Symphyloloma* С. А. М. отнесен Друде к *Apioideae-Peucedaneae-Tordyliinae*, Б. М. Козо-Полянским — к *Hydrocotyloideae-Azorelleae*, а И. П. Манденова сначала (1951) вновь возвращает его в *Apioideae-Peucedaneae*, а затем (1959) относит к трибе *Pastinaceae* К.-Pol. emend. Manden. С. Г. Тамашьян (1950) считает, что род *Symphyloloma* должен быть помещен среди наиболее древних зонтичных, но в то же время выражает сомнение в том, что в качестве последних могут вообще фигурировать *Hydrocotyloideae*. Другой пример — род *Eriocantha* Labill., который Шпренгелем (Sprengel, 1820) был отнесен к родству *Eryngium*, Друде (Drude, 1898) отнесен к числу наиболее высоко

Сравнительная характеристика *Araliaceae*,

Семейства и роды	Жизненная форма	Листья	Зубцы чашечки	Лепестки	Число пло-долистиков
<i>Araliaceae</i>	Деревья, кустарники, реже многолетние травы.	Расчлененные, реже цельные.	Имеются или отсутствуют.	Большой частью цельные.	∞ — 2
<i>Hydrocotyle</i> и <i>Centella</i>	Многолетние травы.	Цельные или слабо расчлененные.	Отсутствуют.	Цельные.	2
<i>Apiaceae</i> s. str. (<i>Apioideae</i>)	Много-, дву- или однолетние травы, очень редко кустарники.	Расчлененные, реже цельные.	Имеются или отсутствуют.	Большой частью с загнутой внутрь верхушкой, часто надрезанные.	2

организованных зонтичных (*Dauceae*), а Б. М. Козо-Полянским (1924, 1938) — к *Hydrocotyloideae*. И подобных примеров можно привести еще много.

Поэтому, учитывая полиморфизм, вероятный полифилетизм *Hydrocotyloideae* и совершенно недостаточную изученность этой группы, мы можем делать какие-либо определенные заключения только относительно двух принадлежащих к ней родов, представленных во флоре СССР. При этом, однако, чрезвычайно важно, что род *Hyd-*

rocotyle L. является типом группы *Hydrocotyloideae* в любом ее понимании; что же касается рода *Centella* L. em. Urban, то он, несомненно, близко родственен *Hydrocotyle* и в системе должен располагаться в непосредственной близости к последнему.

Сопоставив наиболее существенные признаки, свойственные *Araliaceae*, *Hydrocotyle* (и *Centella*) и *Apiaceae-Apioideae*, получим следующую таблицу. В нее, правда, не включены представители подсемейства *Saniculoideae* Drude, но это, на наш взгляд, вполне оправдано, так как сравнение интересующих нас родов еще и с ними только затуманило бы картину. *Saniculoideae* очень своеобразны морфологически; внушает серьезные сомнения однородность этой группы; систематическое положение относимых к ней родов не вполне или совершенно не ясно, но, во всяком случае, это либо сильно специализированные, либо явно вторичные типы, которые не могут служить связующим звеном ни между *Araliaceae* и *Hydrocotyloideae*, ни между *Hydrocotyloideae* и *Apioidae*; этих соображений достаточно, чтобы отказаться пока от их рассмотрения.

Из анализа таблицы явствует с полной очевидностью, что роды *Hydrocotyle* и *Centella* обнаруживают гораздо больше морфологического сходства с аралиевыми, чем с типичными зонтичными. Действительно, по числу семезачатков в гнездах завязи (характерно полное отсутствие стерильных семезачатков, столь постоянных у зонтичных, — ср. Cammerloher, 1910; Petersen, 1911), первичному отсутствию колонки (брюшные пучки плодолистиков не обособляются при созревании плода), особенностям секреторной системы,¹ строению эндокарпия и расположению кристаллов оксалата кальция в плодах (Rompel, 1897), эти роды не могут быть отделены от *Araliaceae* и в то же время резко отличаются от *Apioidae*. Целые лепестки — это также признак, скорее свойственный аралиевым. Отсутствие у *Hydrocotyle* и *Centella* явственных зубцов чашечки, образование у них двугнездной завязи из двух плодолистиков и некоторые особенности морфологии их вегетативных органов могут быть использованы с равной степенью вероятия для сближения их как с *Araliaceae*, так и с типичными зонтичными. Сложнее вопрос о происхождении своеобразного шиловидного листа многих *Hydrocotyle* и соцветий *Hydrocotyle* и *Centella*, однако и здесь трудно привести доказательства в пользу большей близости данных родов к зонтичным, чем к аралиевым.

Число перечисленных в таблице признаков можно было бы значительно увеличить, но это не изменит дела: они либо окажутся совершенно одинаковыми у всех трех групп, либо снова обнаружится несколько большее тяготение *Hydrocotyle* и *Centella* к *Araliaceae*. Следует только особо подчеркнуть, что ареалы *Hydrocotyle* и *Centella* не имеют ничего общего с ареалами типичных *Apioidae*, но зато поразительно сходны с ареалами многих родов аралиевых.

Миттал (Mittal, 1955: 248) считает, что «*Centella* и *Hydrocotyle*. . . утеряли некоторые из общих черт *Umbelliferae*, как, например, сложные листья. . . , полые между-

Hydrocotyle, *Centella* и *Apiaceae* s. str. (*Apioidae*)

Число гнезд завязи	Число семезачатков в гнезде	Колонка	Эндокарпий	Канальцы	Друзы оксалата кальция
∞ — 1	1	Отсутствует.	Деревянистый, образует косточку. ²	Реберные (связанные с проводящими пучками).	Обильны, особенно во внутренней зоне мезокарпия.
2	1	Отсутствует.	Деревянистый, образует косточку. ²	Реберные (связанные с проводящими пучками).	Во внутренней зоне мезокарпия, поясом.
2, редко 1	2	Имеется или редуцирована вторично.	Паренхиматический.	Реберные, ложбиночные и мелкие, располагающиеся кольцом вокруг семян.	Отсутствуют или сосредоточены вблизи колонки.

¹ Е. Г. Бобров (1950 : 57) неправ, говоря, что в плодах *Hydrocotyloideae* «масляные ходы. . . отсутствуют». Они имеются над пучками («реберные»), что характерно если не для всех, то для многих представителей *Araliaceae* (*Fatsia*, *Aralia*, *Myodocarpus* и многих других).

² В образовании косточки плода *Araliaceae* и *Hydrocotyloideae* может принимать участие также мезокарпий.

узлиа, сложное зонтичное соцветие и карпофор в зрелом плоде», а также стерильный семезачаток в каждом гнезде завязи. Однако такое предположение, т. е. иными словами, выведение данных родов из типичных зонтичных в качестве их потомков, весьма мало вероятно. Приняв его, пришлось бы допустить, что эти роды вместе с тем снова (вторично) «приобрели» целый ряд архаических черт (склеренхимный эндокарпий, реберную секреторную систему, обильные кристаллы оксалата кальция, дельные лепестки и т. д.), пришлось бы допустить, следовательно, беспрецедентный поворот эволюции вспять. Гораздо естественнее предположить, что рассматриваемые представители *Hydrocotyloideae* не утратили признаков, свойственных типичным зонтичным, но никогда не имели их. Они обнаруживают настолько тесные родственные связи с аралиевыми, что Петерсен (Petersen, 1911), по-видимому, совершенно прав, считая, что их нужно относить к семейству *Araliaceae*. В пределах этого семейства *Hydrocotyle* и *Centella*, а возможно также и некоторые другие роды, помещаемые ныне в *Hydrocotyloideae*, образуют особую, явно вторичную и сравнительно молодую трибу, близкую к родству *Myodocarpus—Harmsioplanax* (Baumann, 1946). Выделять их в качестве особого семейства (Нюландер, 1945), на наш взгляд, нет оснований, но это, впрочем, уже вопрос второстепенный, ибо в первую очередь существенно подчеркнуть резкое отличие *Hydrocotyle* и *Centella* от зонтичных.

Такой взгляд на систематическое положение некоторых *Hydrocotyloideae* имеет самое непосредственное отношение к вопросу о происхождении *Apiaceae*. Действительно, по целому ряду признаков рассмотренные роды кажутся либо очень сильно специализированными, либо просто более подвинутыми в эволюции по сравнению с типичными зонтичными (цитовидные листья, отсутствие стерильных семезачатков и зубцов чашечки и т. д.). Это не позволяет считать их непосредственными предками зонтичных и не дает возможности провести эволюционную линию, которая непосредственно связывала бы *Hydrocotyle* L. s. l. и *Apioideae*. Скорее всего, данные группы представляют собой независимые и параллельные направления развития, берущие начало от общих предков. К аналогичным выводам пришла недавно И. П. Манденова (1959: 49): «Нам представляется, что нет достаточных оснований рассматривать *Apioideae* как производное *Hydrocotyloideae*. Можно предположить, что исходные предковые типы *Hydrocotyloideae* и *Apioideae* связаны нитями родства непосредственно с тропическими аралиевыми и что развитие этих двух ветвей протекало независимо друг от друга».

Л и т е р а т у р а

- Бобров Е. Г. (1950). Подсемейство *Hydrocotyloideae* Drude. Флора СССР, XVI. — Кикнадзе Г. С. (1955). Опыт изучения филогении *Umbelliferae* Moris. с использованием анатомического строения вегетативных органов. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук, Л. — (Козо-Полянский Б. М.) Козо-Полянский В. (1915). *Sciadophytorum Systematis Lineamenta*. Bull. Soc. Natur. Mosc., nouv. sér., XXIX. — Козо-Полянский Б. М. (1922). Введение в филогенетическую систематику высших растений. — Козо-Полянский Б. М. (1924). Ревизия подсемейства *Hydrocotyloideae*. Bot. матер. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, V, 2. — Козо-Полянский Б. М. (1938). Карпология *Exoacantha* Labill. в ее отношении к диагностике и таксономии *Umbelliferae* вообще. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XLVII, 1. — Манденова И. П. (1951). Род *Сростноплодик* — *Symphyloloma* С. А. М. Флора СССР, XVII. — Манденова И. П. (1959). Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*). Тр. Тбилиск. бот. инст., XX. — Гаманшян С. Г. (1950). К систематике рода *Symphyloloma* С. А. Мей. (*Umbelliferae*). Bot. журн., 4. — Бауманн М. Г. (1946). *Myodocarpus* und die Phylogenie der Umbelliferen-Frucht. Mitteil. aus dem Bot. Mus. der Univers. Zürich, 177. — Bentham G. et J. Hooker. (1862—1867). *Genera Plantarum*, I. — Boissier E. (1872). *Flora orientalis*, II. — *Caletani* V. (1905). Contributo alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa. Estratto dalla Public. U. Martelli «Webbia». — Cammerloher H. (1910). Studien über Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Oesterr. Bot. Zeitschr., 60, 8, 9. — De Candolle A. P. (1829). Mémoire sur la famille des Ombellifères. — De Candolle A. P. (1930). *Prodromus Systematis naturalis Regni Vegetabilis*, IV. — Drude O. (1898). *Umbelliferae*. In: A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 8. — Endlicher E. (1836—1840). *Genera plantarum secundum ordines naturalis disposita*. — Нюландер Н. (1945). Nomenclatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. Uppsala univ. årsskr., 7. — Koch C. D. J. (1824). *Generum tribuumque plantarum Umbelliferarum nova dispositio*. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol., XII. — Mittal S. P. (1955). A contribution to the morphology of *Centella asiatica* (Linn.) Urban and some related species. Journ. Ind. Bot. Soc., 34, 3. — Petersen H. E. (1911). On the want of the upper aborts eggs in *Hydrocotyle* L. Biol. Arbeiter. — Rompel J. (1897). Krystalle in der Fruchtwände der Umbelliferen. Sitzungsber. d. k. Acad. der Wissensch. zu Wien, Math. Naturwiss., CIV, 1. — Sprengel C. (1820). *Umbelliferae*. In J. J. Roemer et J. A. Schultes. *Systema vegetabilium*, IV.