

УДК 582.794.1

И.Н. Чубаров

I. Chubarov

ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ОТКЛОНЕНИЯ У РЯДА ВИДОВ СЕМЕЙСТВА
APIACEAE LINDL.

TERATOLOGICAL DEVIATION IN SOME SPECIES OF APIACEAE LINDL.

В статье описаны тератологические отклонения у ряда видов зонтичных. Установлено, что тератологические изменения цветка, как правило, затрагивают и лучи зонтика. В тоже время изменения формы и рассеченности оберток и оберточек не связаны с изменениями лучей зонтика.

Семейство зонтичные ботаники традиционно считают трудным для определения (Тихомиров, 1997). Для разграничения видов данного семейства в последнее время привлекается все большее количество новых методов и включаются новые, ранее не использовавшиеся признаки. Однако основополагающими признаками при определении видов семейства остаются карпоанатомические. Между тем, выяснение природы завязи зонтичных является одним из трудно разрешимых вопросов морфологии и требует привлечения нового фактического материала (Первухина, 1953).

На сегодняшний момент известно несколько гипотез происхождения завязи и плода зонтичных. До сих пор окончательно не решен вопрос – верхняя или нижняя завязь у зонтичных? (Первухина, 1950). Также остается неясной природа завязи зонтичных – осевой или листовой. Взгляд на завязь зонтичных как на нижнюю долгое время господствовал в систематике. В последующих работах А.Н. Бояркина (1926), Б.М. Козо-Полянского (1937), С.Г. Тамамшян (1948) завязь зонтичных считается верхней, частично верхней, или вторично верхней. В работе Первухиной (1953), Александрова, Первухиной (1952), показано, что завязь зонтичных нельзя свести к какому-то одному типу.

При решении столь сложного вопроса огромным подспорьем может являться фактический материал по тератологии цветка зонтичных. Между тем, случаи тератологического отклонения у растений семейства зонтичные встречаются не так уж и часто (исключение составляют лишь некоторые виды, такие как *Pyramidoptera cabulica* Boiss.).

Ниже мы описываем ряд тератологических отклонений у 5 видов зонтичных.

1. *Aegopodium podagraria* L. В окрестностях г. Синюха Алтайского края нам приходилось наблюдать случай антолиза у данного вида, аналогичный тому, который был описан Б.М. Козо-Полянским (1946). Кроме зонтиков с тератологическими изменениями, имелись и вполне нормальные, в основном боковые – бесплодные зонтики. Окраска лепестков всего растения была малиново-красной, что, в общем-то, не редкость для данного вида.

2. *Heracleum dissectum* Ledeb. “Алтайский край, Косихинский р-он. с. Красилово, окрестности озера. Смешанный лес. 29.06.91. Трухина, Мошкина” (ALTB).

Вегетативные органы растения нормальные, каких-либо заметных отклонений не выявлено. Микозов и повреждений нет. Тератологические отклонения заметны как в центральных, так и в боковых зонтиках. Число лучей зонтика 13 (в норме обычно до 20 или более). Число лучей зонтика значительно увеличено (до 40–50, в норме обычно не более 30). Лучи зонтичков тонкие, уплощенные, около 5 см дл. Боковые зонтики прободенные, как у некоторых видов р. *Ferula* L. и *Prangos* Lindl., на пролиферирующей оси расположен еще один зонтик. Таких пролифераций в зонтичке может быть 1–2.

Лепестки всех цветков увеличенные, крайне неравнобокие, в различных по положению цветах в числе от 0 до 3–(5), но чаще 1–2. Во многих цветках на месте лепестков находятся бледно-зеленые, яйцевидные или заостренные листовые пластинки. Ряд лепестков в средней части по жилкам – зеленого или светло-зеленого цвета. Ширина зеленой части от узкой до занимающей почти всю поверхность лепестка. Лепестки, а также замещающие их листовые пластинки опушены как со спинной стороны, так и с внутренней. С внутренней стороны опушение идет в основном по средней «жилке» лепестка и по краям. Кроме одноклеточных обычных волосков, в опушении участвуют и уплощенные. В пределах соцветия встречаются различные переходы формы и консистенции лепестков (рис 1.2). Замещение лепестков зелеными листочками встречается гораздо реже, чем изменение формы, цвета и полная редукция лепестков.

Андроцей в большинстве случаев с незрелыми пыльниками. В функционально женских цветах он либо полностью редуцирован, либо представлен только тычиночными нитями без пыльников. В обоеполых цветках с развитыми и вполне нормальными пыльниками, тычиночные нити без пыльников встречаются гораздо реже. В функционально мужских цветках тычинки как со зрелыми пыльниками, так и довольно часто с редуцированными.

Тычиночные нити во многих случаях образуют ряд переходов к лепесткам (рис 1.3). В ряде цветков тычиночные нити слабо опушены, что встречается крайне редко. При этом опушение присутствует только у тычиночных нитей с полностью редуцированными или недоразвитыми пыльниками.

В большинстве случаев в цветках центрального зонтика и части краевых цветков боковых зонтиков на месте стилодиев и стилоподия, топологически им соответствуя, развиваются листовые пластинки различной формы. Листовые пластинки полностью зеленые, опушенные с внешней стороны и по краям, с заметной иннервацией. В цветках встречаются все переходы таких пластинок к формам, напоминающим классической гинецей (рис 1.1). При этом каждый листочек начинает сворачиваться с апикальной части, образуя часть трубки с бокаловидным расширением внизу, которое также сужается к основанию. Верх трубки и полностью развернутого листочка полностью коричневый. Это можно рассматривать как аналогию рыльца (Волкова, 2001). В пределах соцветия встречаются различные варианты сочетания измененных плодolistиков с другими

частями цветка. Порядок расположения и характер тератологических отклонений определяется разнокачественностью цветков в соцветии (Волкова, 2001).

Зубцы чашечки большинства цветков хорошо заметны. Они также различны по форме и размеру: от удлинённых опушенных и травянистых листочков до почти лепестковидных мелких чешуек.

Необходимо отметить, что на конце лучиков сохраняется неизменным небольшое утолщение, соответствующее так называемому «бокалу завязи», но более узкое и уплощенное.

В соцветии нами были обнаружены и цветки с 6 плодолистиками, причем стилодии и стилоподии в большей мере соответствуют нормальным. Увеличение числа плодолистиков у разных видов зонтичных отмечалось в работах ряда авторов (Сандина, 1959, Тихомиров, 1961, 1971 и др.). По мнению данных авторов, это одно из доказательств родства семейства зонтичных аралиевым. Мы в полной мере принимаем эту точку зрения.

3. *Pleurospermum uralense* Hoffm. “Вост.-Казахст. обл., Зырянский р-н. остров в долине р. Бухтормы, у с. Лесной пристани, 1936 г. 14 VII. № 32. Собр. Темноев” (LE).

Тераты аналогичны описанным у борщевика. Однако процессы трансформации выражены в гораздо меньшей степени. В пределах соцветия не было найдено цветков с увеличенным числом плодолистиков. Лепестки цветков также были неравномерно увеличены. Гинецей лишь в некоторых случаях представлен листовидными пластинками. Андроцей как с нормальными тычинками, так и с редуцированными пыльниками. Лучи зонтика увеличены в числе, уплощены и, в общем, сходны с таковыми у предыдущего вида. В основании зонтика развивается обертка, практически идентичная верхним стеблевым листьям. Оберточка сильно рассеченная, увеличенная, листовидная. Каких-либо повреждений и микозов не обнаружено, вегетативная часть растения имеет нормальный облик.

Стоит отметить, что у традиционно считающегося близким вида *Aulacospermum anomalum* Ledeb. (группа *Pleurospermeae* Tausch) обнаружены обертки и оберточки дважды рассеченные, но не листовидные, а грубые, с линейными долями и резко отличающиеся оливково-зеленой окраской.

4. *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. fil. “Алтайский край, Чарышский р-он, истоки р. Иня в 12 км южнее с. Покровка, ур. Расташи. Разреженный пихтовый лес, высокотравье. 28.07.2002. Костюков С.А., Уварова О.В., Дьяченко С.А., Зубов Р.А.” (АЛТВ). Растения внешне сходны с обычными экземплярами этого вида. Вегетативные органы растения, зонтик и зонтики, а также цветки абсолютно нормальные. Однако резкое отличие наблюдается в строении оберток и оберточек (рис. 2.1). Обертки в числе 8–9, в начале цветения превышают лучи зонтиков, до 3 см длины, в верхней части дважды или просто рассеченные. Оберточки из 5–6 рассеченных листочков, внешне сходные с листочками оберток, по краю узкопленчатые, превышают зонтики практически вдвое. Листочки

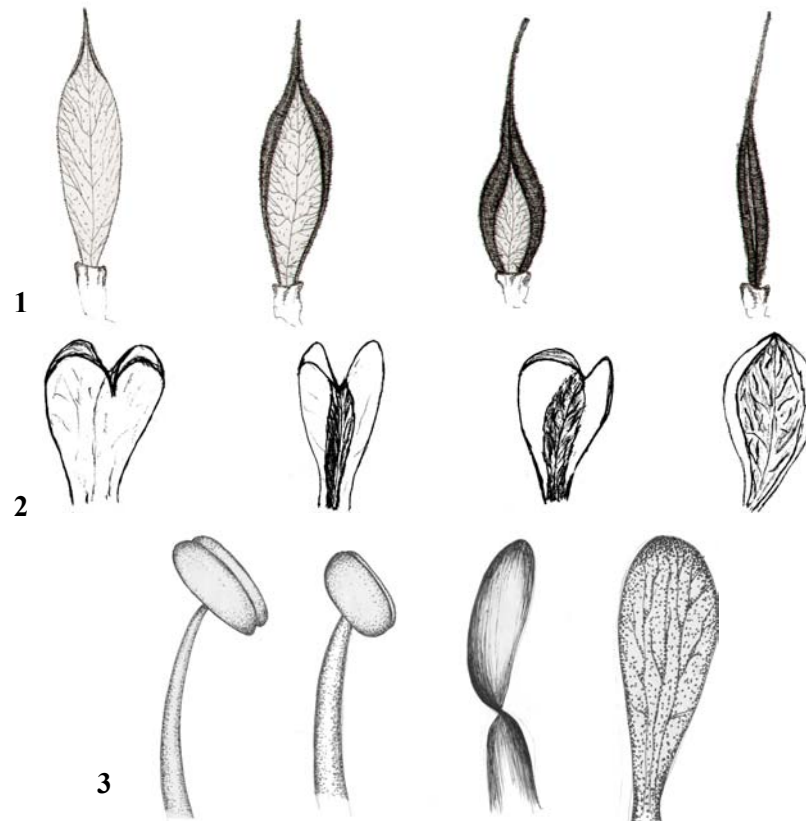


Рис. 1. Тератологические преобразования у борщевика.

1. Форма ложного “плодолистика” в соцветии борщевика. 2. Форма лепестков в соцветии борщевика. 3. Тычинки и соответствующие им структуры в соцветии борщевика.

обертки и оберточек опушенные.

Поначалу мы рассматривали эти растения как особую форму *S. condensatum*. Однако позже были обнаружены экземпляры, где на разных стеблях растения присутствовали как зонтики с измененными обертками и оберточками, так и полностью нормальные, с цельными ланцетными листочками.

Интересно, что с прилегающей территории (хр. Ивановский, Вост. Казахстан) А.С. Ревушкиным (1990) был описан вид *Pachypleurum altaicum* Revuschkin, отличающийся от *Pachypleurum alpinum* Ledeb. более высокими стеблями, крупными зонтиками и зонтичками, листьями шероховатыми по краям и нервам, крупными и дваждыперистыми листочками обертки, зубчатыми листочками оберточка (Ревушкин, 1990). В диагнозе к новому виду А.С. Ревушкин отмечает и серовато-фиолетовые подстолбия.

Диагноз *Pachypleurum altaicum* полностью соответствует диагнозу *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. fil., за исключением формы оберточек и обертки. Исходя из приведенных фактов можно заключить, что *P. altaicum* – это экзем-



Рис. 2. Тератологические изменения у разных видов зонтичных: 2.1 *Seseli condensatum* (а – общий вид, б – увеличенное соцветие). 2.2 *Angelica palustris* (а – общий вид, б – увеличенное соцветие). 2.3 – *Vupleurum aureum*.

пляры *S. condensatum* с тератологическими отклонениями. Однако тип *P. altaicum* Revuschkin в гербарии ТГУ по техническим причинам нам увидеть не удалось, поэтому вопрос о статусе данного таксона формально остается пока открытым.

Изменение формы оберток и оберточек у зонтичных, по нашим данным, встречается чаще других отклонений. Даже если допустить, что описанный А.С. Ревушкиным экземпляр относится к роду *Pachypleurum*, то достоин ли он видового ранга? На данном примере видно, что тератологическое изменение оберток и оберточек не затрагивают другие органы, что отмечено и у других видов (рис 2.3).

5. *Angelica palustris* (Besser) Hoffm. “Алтайский край, Усть-Калманский р-н, 8 км восточнее с. Усть-Калманка. 18. 1999. Копытина Т.М.” (АЛТВ). Как и у всех предыдущих видов, микологических, механических или других явных повреждений не выявлено; листья и стебли абсолютно нормальные. Выраженные изменения наблюдаются в строении зонтиков и зонтичков (рис. 2.2).

Лучей зонтика 30 (в норме обычно меньше), плоские, несколько удлиненные, без оберток. Каждый луч зонтика пролиферирующий, еще с несколькими зонтиками. У основания этих лучей находится обертка, состоящая из 9–12 листочков (в норме обертки отсутствуют или состоят из 1–3 листочков). Листочки оберточек узколанцетные, травянистые, до 3 см длины, с ясно выраженными средней и краевыми жилками. Между пролиферирующими лучами находятся цветки на коротких цветоножках, с зелеными чешуевидными лепестками. Гинецей и очень часто андроцей в таких цветках отсутствует. Пролиферирующие лучи несут еще 1 или 2 зонтика. В основании первых из них находятся ромбовидные, в верхней части зубчатые листочки обертки в числе 6–9. Цветки на длинных плодоножках, лепестки которых заменены на широкие, сверху надрезанные пластинки. Зонтики второго порядка содержат несколько цветков с одним широким листом и одной недоразвитой тычинкой.

Описанные выше тератологические отклонения дают фактический материал, весьма ценный для решения вопросов о происхождении и природе завязи. В этом аспекте одинаковые варианты в тератологических отклонений зонтика говорят об исходном типе зонтика как эволюционного образования. Различная выраженность процессов тератологии в отношении частей цветка объясняется различным временем метаморфоза и эволюционного развития этих частей. Различная выраженность и частота тератологических отклонений в соцветиях и цветках различных видов семейства может служить показателем положения данного вида в филеме (Козо-Полянский, 1946).

В нашем случае это предположение, по крайней мере, не опровергается. На близость родов плоскоплодных зонтичных (*Ferula* L., *Pastinaca* L., *Heracleum* L., *Peucedanum* L.) к каким-то древним аралиевым или их предкам указывали многие авторы (Коровин, 1940; Тихомиров, 1961; Тюрина, 1978).

Интересно, что листовые пластинки, замещающие гинецей, в своем основании во многих случаях сужены, как бы завершены, а так называемый “бокал

завязи” почти слит с лучом зонтика. Приведенные выше факты позволяют нам принять точку зрения тех авторов, которые считали, что завязь зонтичных развивается как верхняя или частично верхняя, а в морфогенезе структур цветка подтверждается значительное участие филонных образований. При этом листовую природу могут иметь различные структуры цветка.

Еще одним интересным фактом является и то, что тератологические изменения цветка затрагивают и лучи зонтика. В тоже время, изменение формы и рассеченности оберток и оберточек морфологически не отражаются на лучах зонтика, но им довольно часто сопутствует изменение формы листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В.Г., Первухина Н.В. К физиологической трактовке структурного развития завязи и плода зонтичных (на примере *Heracleum* и *Scandix*) // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР, 1952. – Вып. 3, сер. 7. – С. 5–47.

Бояркин А.Н. Происхождение нижней завязи в семействе зонтичных (Umbelliferae) // Дневник всесоюзного съезда ботаников. – Л., 1926. – С. 38.

Волкова Л.В. Тераты цветка у *Heracleum dissectum* (Apiaceae) // Бот. журн., 2002. – Т. 86, № 12. – С. 38–44.

Козо-Полянский Б.М. Новый случай антолиза у сныти (*Aegopodium podagraria* L.) // Докл. Акад. наук СССР, 1946. – Т. 54, № 3. – С. 271–272.

Коровин Е.П. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. // Растение и среда. – М.-Л.: 1940. – С. 237–274.

Первухина Н.В. Завязь зонтичных и новые факты для выяснения ее природы // Бот. журн., 1953. – Т. 38, № 2. – С. 186–207.

Первухина Н.В. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. – М.-Л., 1950. – Вып. 1. – С. 83–120.

Ревушкин А.С. Новые таксоны Горного Алтая // Сист. зам. герб. ТГУ, 1990. – Т. 88. – С. 1–2.

Сандина И.Б. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), его биология и опыт выращивания в Ленинградской области / Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Л., 1959. – 18 с.

Тамашьян С.Г. Вторичная гипогения цветка зонтичных и принципы смены функций у растений / Докл. АН СССР, 1948. – Вып. 63, № 4 – С. 537–540.

Тихомиров В.Н. К вопросу о происхождении плода зонтичных // Морфогенез растений. – М., 1961. – Т. 2. – С. 478–480.

Тихомиров В.Н. Происхождение и некоторые особенности эволюции семейства зонтичных // Четвертое Московское совещание по морфологии и филогении растений: Тез. докл. – М.: Наука, 1971. – С. 78–91.

Тихомиров В.Н. Зонтичные Средней России. – М.: Изд-во «Аргус», 1997. – 88 с.

Тюрин Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири. – Новосибирск, 1978. – 239 с.

SUMMARY

A teratological deviations in some species of Apiaceae are described. Revealed teratological changes of flower structure touch also rays of umbrellas. At the same time, the

changes of the form and division of involucre and involucel are not connected with morphology of rays of umbrellas. *Pachypleurum altaicum* Reuschkin probably represents a teratological specimens of *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. fil.

Алтайский государственный университет
г. Барнаул

Получено 18.02.2004 г.