

УДК 582. 89

**ПОЛОЖЕНИЕ *ULDINIA CERATOCARPA*
(*TRACHYMENE CERATOCARPA*) В СИСТЕМЕ ПОРЯДКА
ARIALES НА ОСНОВАНИИ СРАВНИТЕЛЬНОГО
АНАЛИЗА КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ**

А.И. Константинова

Показаны морфологические и анатомические особенности зрелых плодов эндемичного австралийского вида *Uldinia ceratocarpa* (*Trachymene ceratocarpa*); продемонстрировано отсутствие свободной (вычлняющейся из тканей мерикарпиев) колонки. Отмечены признаки, отличающие *Uldinia* от видов *Trachymene*: своеобразная форма плода, специфические крыловидные выросты, особенности эмергенцев, а также разрастающаяся в основании мерикарпиев и имитирующая свободную колонку плодоножка. Установлено значительное анатомическое сходство *Uldinia* с некоторыми другими видами *Trachymene* секции *Dimetopia*, такими как *T. pilosa*. Отмечено, что наши данные не могут подтвердить представления о близком родстве *Trachymene* и *Uldinia* с родом *Klotzschia* (Henwood, Hart, 2001). Выявлено, что наибольшую таксономическую близость по карпологическим данным *Trachymene* (а следовательно, и *Uldinia*) демонстрирует по отношению к роду *Hydrocotyle*, и это не противоречит данным современных исследований по молекулярной филогении.

Ключевые слова: *Araliaceae*, *Trachymene*, *Uldinia*, карпология, морфология и анатомия плода, папиллы, эмергенцы, перикарпий, секреторная и проводящая системы, вентральные проводящие пучки, комиссура, колонка (карпофор).

Растения интересного монотипного эндемичного австралийского рода *Uldinia* J.M. Black – *Uldinia ceratocarpa* (W. Fitzg.) N.T.Burb., понимаемого многими исследователями в настоящее время как один из видов рода *Trachymene* – *T. ceratocarpa* (W. Fitzg.) Keighery & Rye – невысокие псаммофильные травы до 20 см высотой. Большинство имеющихся на растении простых пальчато-рассеченных листьев собрано в прикорневую розетку, однако восходящие ортотропные цветоносные побеги несут несколько редуцированные листья верховой формации с укороченными черешками и меньшим числом долей. В августе–ноябре *Uldinia* цветет; цветки собраны в монохазимальные цимозные соцветия из зонтиков, которым противостоят верхушечные тройчато-рассеченные брактей (Hart, Henwood, 2006), а несколько позже развиваются весьма своеобразные плоды, подарившие этому растению его видовой эпитет.

Uldinia (базионим *Hydrocotyle ceratocarpa* W. Fitzg.) имеет долгую и сложную таксономическую историю, разделяя большую ее часть с чрезвычайно запутанной историей своих ближайших родственников – растений из другого австралийского рода Зонтичных – *Trachymene* Rudge. Крупный род *Trachymene* включает около 56 видов травянистых растений, распространенных в Австралии, Новой Гвинее, на Филиппинах, Борнео, Новой Каледонии, Вануату и Фиджи, однако 38 видов этого рода являются австралийскими эндемиками (Hart, Henwood,

2006). *Trachymene* был описан Rudge в 1811 г. для травянистых растений с простыми зонтиками (Hart, Henwood, 2006). В качестве типового вида Rudge предложил *T. incisa*, но, к сожалению, некоторые ремарки, приведенные им в первоисточнике, допускали двоякое толкование, что и повлекло за собой в дальнейшем ряд ошибок и неточностей (Norman, 1931). Так, А.Р. de Candolle (1830) описал для травянистых растений с простыми зонтиками род *Didiscus* и переместил в него *T. incisa*, не посмотрев на его особый статус (тип другого рода). Родовое название *Trachymene* de Candolle сохранил для растений со сложными зонтиками, и со времени работ этого автора род *Trachymene* можно было понимать двояко – как *Trachymene sensu* Rudge или *Trachymene sensu* DC. Чтобы запутать ситуацию достаточно было бы и одного этого факта, но de Candolle (1830) описал также род *Dimetopia* для однолетников с простыми малочетковыми зонтиками. В дальнейшем в рамках того же круга родства усилиями многочисленных авторов помимо *Platysace* Bunge появились также *Hemicarpus* F. Muell. и *Platycarpidium* F. Muell., *Pritzelia* Walp., *Huegelia* Rchb. и *Siebera* Rchb., *Fishera* Spreng. и *Cesatia* Endl. (Hart, Henwood, 2006). Только Norman (1931), объяснив первоначальную причину появления *Trachymene sensu* DC. и обозначив границы между кругами родства *Trachymene* Rudge и *Platysace* Bunge, сумел навести порядок в синонимике и несколько прояснить описанную выше ситуацию.

Все вышеизложенное не оставляет сомнений, что род *Trachymene* чрезвычайно гетерогенен. Систематика Зонтичных изначально строилась на характеристиках плода, а характеристики эти существенно различаются у разных видов *Trachymene*. Тем не менее на основании карпологических признаков для *Trachymene* s.l. было найдено, и найдено достаточно точно, место в системе Umbelliferae (среди Umbelliferae-Hydrocotyloideae-Hydrocotyleae (Drude, 1897)). По данным Henwood, Hart (2001), *Trachymene* не имеет близкородственных связей с австралийскими родами бывших Hydrocotyloideae, однако обнаруживает такие связи с небольшим (3 вида) бразильским родом *Klotzschia* Cham. и европейским родом *Naufraga* Constance & Cannon, попадая с ними в одну кладу (*Trachymene* clade). Современные нам молекулярно-генетические исследования переместили *Trachymene* вместе с его ближайшим окружением (родом *Hydrocotyle* L.) в состав семейства Araliaceae (Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004).

Пожалуй, еще сложнее пришлось исследователям с построением внутривидовой системы *Trachymene*. Современные взгляды на эту тему были сформулированы С.Ж. Кеигери, В.Л. Рие (1999) и В.Л. Рие (1999), которые разделили *Trachymene* на 3 секции, в общих чертах повторяющие границы прежних родов, таких как *Dimetopia*, *Didiscus* и *Hemicarpus*: *Trachymene* sect. *Dimetopia* (DC.) Keighery & Rye (Keighery & Rye, 1999); *Trachymene* sect. *Didiscus* (Hook.) Rye и *Trachymene* sect. *Hemicarpus* (F.Muell.) Rye (Rye, 1999). В состав *Trachymene* sect. *Dimetopia* (DC.) Keighery & Rye вошел *Trachymene ceratocarpa* – единственный вид рода *Uldinia*, лишенный этими авторами родового статуса. К сожалению, данная ими характеристика *Trachymene* sect. *Dimetopia* (DC.) Keighery & Rye слабо сопоставима с характеристиками *Trachymene* sect. *Didiscus* (Hook.) Rye и *Trachymene* sect. *Hemicarpus* (F.Muell.) Rye. Очень жаль, что в работах С.Ж. Кеигери и В.Л. Рие (1999) и В.Л. Рие (1999) отсутствуют данные по анатомии, а принимать решения о структуре такого сложного гетерогенного рода как *Trachymene* без учета исследований внутреннего строения его представителей, без всякого сомнения, недопустимо. Однако, благодаря замечательной работе Ж.М. Харт и М.Ж. Хенвуд (2006), которые заново переосмыслили и подробно проанализировали не только свои собственные, оригинальные, но и полученные ранее другими исследователями данные, мы можем придти к выводу, что основные различия между секциями рода *Trachymene* сводятся к следующему. Растения секции *Dimetopia* – мелкие однолетники с немногочетковыми зонтиками и димерными плодами, где развиваются оба семени; растения сек-

ции *Didiscus* – более крупные однолетники с железистыми трихомами, многоцветковыми зонтиками и гетерокарпными плодами, нередко развивающими лишь один фертильный мерикарпий; секция *Hemicarpus* включает как одно-, так и многолетние растения с нежелезистыми трихомами и псевдомономерными односеменными плодами, снабженными крыловидным выростом по дорзальному ребру. Однако Ж.М. Харт и М.Ж. Хенвуд (2006) отмечают, что даже некоторые западноавстралийские виды не укладываются в подобную схему, а если выйти за пределы Австралии, то секционные границы и вовсе окажутся размытыми. Поэтому эти авторы намеренно избегают каких-либо номенклатурных комбинаций и делят исследованные ими виды на 4 группы, лишь отчасти соответствующие секциям, выделенным С.Ж. Кеигери и В.Л. Рие на основе родов де Кандолле (*Didiscus* и *Dimetopia*) и фон Муеллера (*Hemicarpus*). И такое решение представляется оправданным.

Плоды *Uldinia* в свое время были изучены В.Л. Теобальдом (1967), однако в этом вопросе осталось много неясного. Имеют место некоторые противоречия, связанные, к примеру, с локализацией вентральных проводящих пучков и определением карпофора (колонки) как:

- 1) свободной, уплощенной и вытянутой в половину длины мерикарпиев структуры (Keighery, Rye, 1999);
- 2) структуры, по-существу, отсутствующей (Theobald, 1967);
- 3) структуры сильно уплощенной и не всегда обособляющейся (Hart, Henwood, 2006).

Не до конца ясен вопрос с наличием/отсутствием кристаллов в перикарпии. Так, если Теобальд (1967) упоминает граничащий с эндокарпием слой кристаллоносных клеток, М. Ли (2004) указывает на его отсутствие.

В настоящем исследовании мы попытаемся ответить на эти и другие вопросы, а также, поскольку именно благодаря карпологическому своеобразию *Trachymene ceratocarpa* и получила в свое время статус отдельного рода *Uldinia* (*Uldinia ceratocarpa*), поставим себе целью выявить ключевые пункты этого своеобразия, сравнив плоды *Uldinia* с плодами ряда изученных представителей рода *Trachymene*.

Материалы методы

Выбор объектов исследования

В ходе исследования мы сравниваем *Uldinia* с двумя видами *Trachymene* – *T. pilosa* и *T. glaucifolia* Benth. Этот выбор обусловлен принадлежностью всех трех представителей к различным группам (группам 1, 2 и 4 соответственно), выделенным Ж.М. Харт и М.Ж.

Henwood (2006), хотя сами авторы, справедливо отмечая сложности построения системы рода, придают этим группам в первую очередь диагностическую, а не таксономическую значимость.

По мнению ряда исследователей *T. pilosa* является одним из наиболее близких к *Uldinia* видом (Theobald, 1967; Keighery & Rye, 1999). Несмотря на значительные габитуальные отличия от других видов *Trachymene* sect. *Dimetopia* (DC.) Keighery и Rye (Henwood, Hart, 2006), он был включен в эту секцию наряду с *Uldinia* (Keighery, Rye, 1999).

T. glaucifolia из секции *Didiscus* (Rye, 1999), напротив, по целому ряду признаков плодов отличается от *Uldinia* и потому также выбран нами для сравнения.

Происхождение материала и методика исследования

Плоды *T. ceratocarpa* были любезно предоставлены нам австралийскими коллегами из коллекции NSW (Сидней, Австралия) [NSW № 401210]. Плоды *T. pilosa* и *T. glaucifolia* были получены ранее из коллекции гербария LE (Санкт-Петербург, Россия).

Для анатомических исследований перикарпия мы применяли широко известные традиционные методики (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004; O'Brien, McCully, 1981). Исследования проводили с помощью светового («Микромед-2») и электронного («JSM-6380 LA») микроскопов, документируя их фотографиями и рисунками.

Результаты исследования

Морфология перикарпия

Форма плода, его размеры и особенности поверхности. У *Uldinia* форма плода, без сомнения, необычна и заслуживает внимания. Плод состоит из двух обычно одинаковых, сильно уплощенных с боков мерикарпиев. Иногда можно отметить гетеромерикарпию, выражающуюся в меньших размерах и упрощении анатомического строения одного из мерикарпиев, а также в недоразвитии семени (оригинальные данные). Мерикарпий 4,0–4,5 мм длиной, 2,5–3,0 мм шириной; сбоку он имеет эллипсоидальные очертания, по центру заметно нитевидное боковое ребро, в верхней пятой части мерикарпия близко к подстолбию разрастающееся в длинное плоское крыло до 5 мм длиной, суженное на верхушке в крючковидное остроконечие: таких крыльев на одном мерикарпии 2, по числу боковых ребер (рис. 1, а, е). Со спинки мерикарпий сплюснутый, ланцетный, но расширенный в очертании до овального за счет крупных глохидиатных шипов (до 1,5 мм длиной), локализованных на спинном ребре и от центра ребра поочередно

направленных в разные стороны (рис. 1, а, б, е). На других ребрах, а также в межреберных участках развиваются мелкие нечасто расположенные колючкообразные выросты с загнутой верхушкой (до 0,2 мм); такие же загнутые колючки тянутся вдоль выступающих сторон уплощенных крыльев. Стилodium всегда хорошо сохраняющийся, заметный, но тонкий, равномерный по мощности на всем протяжении, до 1 мм длиной, с головчатым рыльцем (рис. 1, г, д). Колонка несвободная, не вычленяющаяся из тканей мерикарпиев как самостоятельная структура.

Анатомия перикарпия

В перикарпии *Uldinia* можно различить три гистологические зоны:

1. **Наружная эпидерма плода**, происходящая, как и у любого плода из нижней завязи, из наружной эпидермы цветочной трубки (гипантия).

2. **Сочная часть плода**, составленная из паренхимы, образованной как тканями гипантия, так и тканями внешней части карпеллы.

3. **Одревесневшая часть плода (косточка)**, образованная склеренхимой внешней зоны мезокарпического происхождения и собственно эндокарпием – производным внутренней эпидермы плодолистика (слой тангентально ориентированных узкопросветных волокон, примыкающий к спермодерме) (рис. 2, б, в, д).

1 зона. Наружная эпидерма плода (≠ экзокарпий) и субэпидермальный слой (не везде заметный) из крупных неровных в очертании клеток, прозрачный (без флобафенов).

2 зона. Неодревесневшая (сочная) часть плода (≠ мезокарпий). Флобафены во всех слоях этой зоны, а в области комиссуры – непрерывным тяжем со стороны каждого мерикарпия. В центре комиссурального участка – узкая полоска безфлобафеновой паренхимы.

3 зона. Одревесневшая часть плода (= косточка, ≠ эндокарпий) (рис. 2 б, д). Формируется не только из внутренней эпидермы плодолистика (эндокарпий), но и из одревесневающих слоев мезокарпия, т.е. имеет смешанное мезо-эндокарпическое происхождение. Волокна косточки заходят в крыло. Мощность косточки в межреберных зонах – 3 слоя (волокна внутреннего слоя ориентированы преимущественно тангентально); утолщается она к краевым ребрам, в меньшей степени к спинному ребру (волокна этих слоев ориентированы параллельно продольной оси плода). По общим очертаниям и особенностям ориентации волокон косточка *Uldinia* очень схожа с косточкой *Trachymene*.

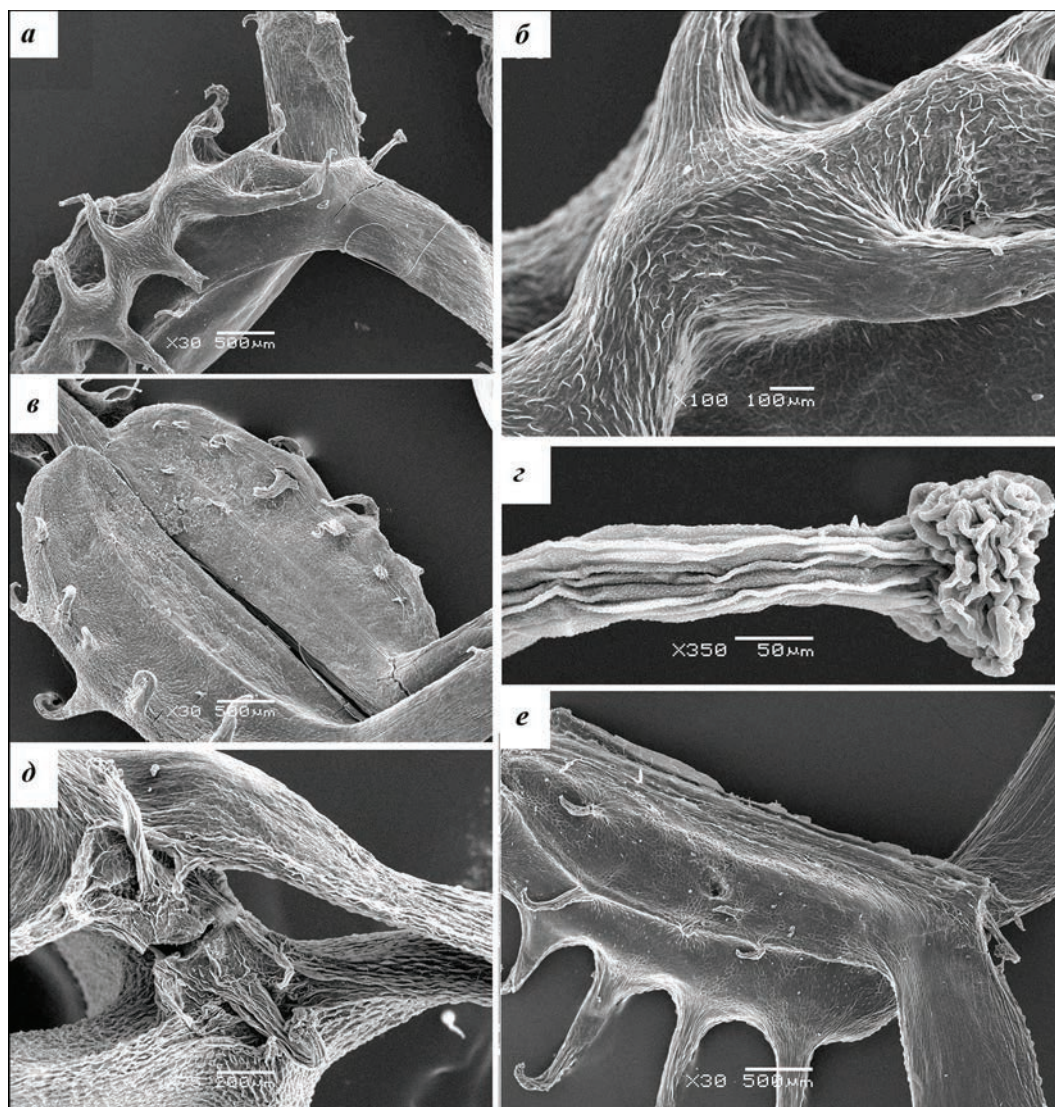


Рис. 1. *Uldinia ceratocarpa* (W.Fitzg.) N.T.Burb.: а – внешний вид плода со спинки, б – спинное ребро, в – внешний вид плода сбоку, з – стилодий, д – вид сверху на подстолбия и стилодии, е – внешний вид мерикарпия сбоку и со стороны комиссуры

Проводящая система. Ребер 5, в каждом ребре проходит не крупный, без выраженного очага дополнительного одревеснения, проводящий пучок. Пучки под краевыми ребрами значительно смещены в сторону комиссуры.

Секреторная система. Канальцы в зрелом состоянии малозаметны, чаще всего просматриваются в районе спинного ребра.

Комиссура и колонка (≠ карпофор) (рис. 2 в, з). По 2 пучка со стороны каждого мерикарпия.

Обсуждение результатов

Форма плода. Некоторые исследователи принимают этот признак за существенный, при тщательном рассмотрении способный многое дать для филогенетических построений в порядке Aphiales (Liu et al., 2006). Мы полагаем, что, хотя разнообразные внешние характеристики плодов (цвет, форму и др.) необ-

ходимо хорошо знать (к тому же они крайне важны для диагностики различных таксонов, для составления ключей и пр.), следует принимать в расчет и их значительную изменчивость. В то же время во внутренней структуре плода скрыты многие другие, гораздо более константные характеристики, значение которых для филогении гораздо существеннее – это, прежде всего, признаки внутреннего механического слоя перикарпия (Зажурило, 1936; Козо-Полянский, 1916, 1938; Бобров и др., 2009), тип кристаллизации оксалата кальция, строение проводящей и секреторной систем и т.д. (Первухина, 1950; Тихомиров, Константинова, 1995; Константинова, 2008а; Tseng, 1967). У *Uldinia* специфической формы крылья развиваются на базе боковых ребер мерикарпиев, а у видов *Trachymene* крылья обычно не выражены, однако спинные ребра могут значительно выдаваться (Henwood, Hart, 2001). Крыловидные выросты на базе боковых ребер име-

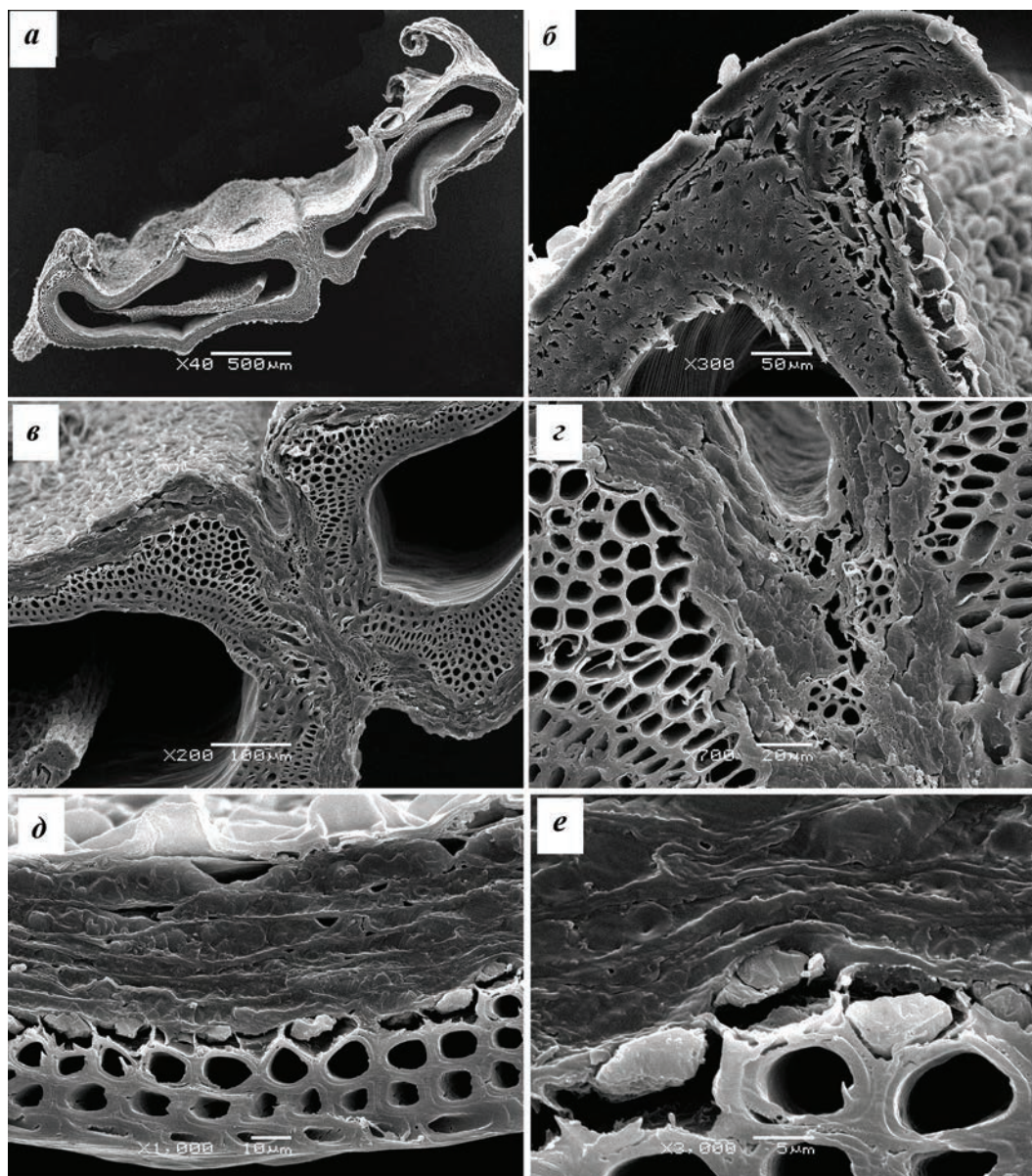


Рис. 2. *Uldinia ceratocarpa* (W.Fitzg.) N.T.Burb.: а – общий вид поперечного среза, б – поперечный срез в районе бокового ребра, в – поперечный срез в районе комиссуры, з – вентральные проводящие пучки, д – гистологическая структура перикарпия, е – кристаллоносный слой

ются среди бывших Hydrocotyloideae у *Asteriscium*, *Gymnophyton* и *Hermas* – родов, очевидно достаточно далеких от *Uldinia* в таксономическом отношении (Константинова – оригинальные данные).

Число фертильных мерикарпиев. Интересно, что среди рассматриваемых в настоящей работе трех видов рода *Trachymene* можно наблюдать постепенный переход от обычного для Зонтичных и Аралиевых с димерными плодами состояния, когда плод образован двумя фертильными мерикарпиями (*T. ceratocarpa*), один из которых в ряде случаев может отставать в своем росте и развитии от другого (начальные стадии гетеромерикарпии), через настоящую гетерокарпную структуру, где один мерикарпий, как правило, даже внешне (по размерам и харак-

теристикам поверхности) значительно отличается от другого и уже не формирует полноценное семя (*T. pilosa*, *T. incisa*, рис. 3 б, в), до облигатно псевдомономерного плода, в котором второй мерикарпий в норме останавливает свое развитие на очень ранних стадиях (*T. glaucifolia* (рис. 3, а), *T. cyanantha* (рис. 3, е)). Однако среди представителей семейства Araliaceae, в которое помещают сейчас *Trachymene*, наличие разного числа фертильных плодолистиков у близких видов одного рода отнюдь не редкость (Константинова, Ембатурова, 2002; Константинова, 2003; Константинова, 2008а). У *T. pilosa* наряду со слабо выраженной гетеромерикарпией встречаются и абсолютно нормальные димерные плоды (Hart, Henwood, 2006).

Особенности эпидермальных клеток. На поверхности плода *Uldinia* имеются обильные папиллы – неровности наружной клеточной стенки эпидермальных клеток, и эмергенцы – крупные выросты, в сложении которых участвуют не только эпидермальные, но и субэпидермальные слои клеток. Ни тот, ни другой признаки не являются чем-то особенным и необычным для *Trachymene* s.l. К примеру, похожие (однако все-таки отличающиеся по форме и размерам) эмергенцы отмечены и у *T. pilosa*, и у *T. glaucifolia* (рис. 3). У плодов представителей бывшего подсемейства Hydrocotyloideae похожие эмергенцы глохидиатного типа (с крючковидными острыми окончаниями) имеются также у некоторых видов родов *Bowlesia* Ruiz & Pav. (Тихомиров, Константинова, 1996) и *Drusa* DC. (Тихомиров, Константинова, 1997), не являющихся приближенными к кругу родства рода *Trachymene*, а также у многих таксономически далеких теперь от *Trachymene* (Araliaceae) Ариáceе–Ариоидеае (Plunkett et al., 2004). С нашей точки зрения, этот признак также лучше не рассматривать как первостепенно значимый для филогенетических

реконструкций, так как проявляется он, очевидно, в связи с условиями эпизоохорного распространения, и следовательно, возникал в эволюции многократно.

Дубильные вещества в перикарпии. Разнообразные дубильные вещества нередко встречаются в плодах представителей порядка Ариа́лес, главным образом среди представителей семейства Зонтичные. Среди родов бывшего подсемейства Hydrocotyloideae их можно отметить именно в перикарпии различных видов *Hydrocotyle* (Konstantinova, Yembaturova, 2010b) и *Trachymene* (Тихомиров, Константинова, 1995; Константинова, оригинальные данные). По мнению Л.В. Климочкиной, «в отличие от Saniculoideae и Ариоидеае у видов *Hydrocotyle* мы встречаемся с двумя видами секреторной деятельности, выраженной в накоплении смол в специальных вместилищах (реберные смоляные ходы) и в накоплении танинов в клетках перикарпия плода» (Климочкина, 1950, с. 226). В любом случае этот признак действительно хорошо отграничивает роды *Hydrocotyle* и *Trachymene* от всех других Hydrocotyloideae в бывшем понимании этой группы, но отделяет их также и

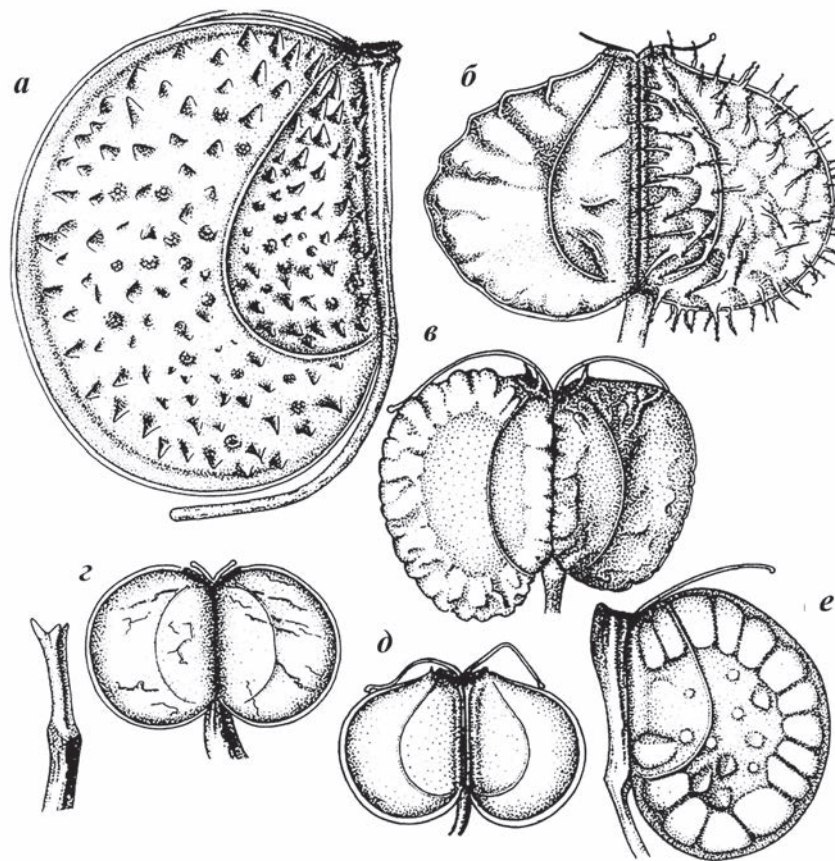


Рис. 3. Внешний вид плодов видов рода *Trachymene* Rudge: а – *T. glaucifolia* Benth.; б – *T. pilosa* Sm.; в – *T. incisa* Rudge; г – *T. tripartita* Hoogland; д – *T. procumbens* (F. Muell.) Benth.; е – *T. cyanantha* Boyland

от большинства видов *Araliaceae*. Более характерно содержание дубильных веществ в наружных слоях перикарпия для плодов представителей *Araliaceae* (Константинова, 2008б). Содержание дубильных веществ в перикарпии также сближает *Uldinia* с *Trachymene*. И хотя в клетках экзокарпия *Uldinia* и *T. pilosa* (в отличие от *T. glaucifolia*) таннинов и флобафенов не обнаружено, сочные слои перикарпия пропитаны ими практически полностью.

Кристаллоносный слой. Оксалат кальция кристаллизуется в плодах представителей порядка *Ariales* либо в виде монокристаллов, находящихся в подавляющем большинстве случаев в примыкающем к косточке слое, так что некоторые авторы даже включали его в состав механической зоны перикарпия (Климочкина, 1950; Lowry, 1986), либо в виде друз, рассеянных, как правило, в толще обводненной части перикарпия. Наличие монокристаллов характеризует представителей бывшего *Hydrocotyloideae*, а друзы преимущественно встречаются в перикарпии остальных *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Araliaceae* (Константинова, 2008а). Некоторые *Araliaceae* характеризуются ромбическими монокристаллами (Константинова, 2008б), поэтому включение *Hydrocotyle* и *Trachymene* в состав *Araliaceae* (Chandler, Plunkett, 2004; Plunkett et al., 2004) не вносит сколько-нибудь значительный диссонанс в эту систему взглядов. Присутствие обоих типов кристаллов в перикарпии одного и того же вида, как у *Schefflera actinophylla* Harms – скорее исключение из правил, чем само правило (Konstantinova, Suchorukow, 2010а). По нашему глубокому убеждению, если на данной стадии развития плода того или иного представителя порядка в его перикарпии можно наблюдать кристаллы, важно отметить именно тип отложения оксалата кальция. Наличие монокристаллов ромбической формы во внутреннем слое сочной части мезокарпия у *Uldinia* (рис. 2, д, е) – черта, сближающая этот род как с другими видами *Trachymene*, так и с бывшими *Hydrocotyloideae* в целом. Признак характерен для подавляющего большинства изученных представителей разных родов этого не существующего уже более в современной системе таксона (Rompel, 1985; Тихомиров, Константинова, 2000).

Особенности проводящей и секреторной систем. Проводящая система *Trachymene* и *Uldinia* упорядоченного реберного типа, характерного для *Araliaceae*, в том числе и для бывшего *Hydrocotyloideae*, но совершенно несвойственная большинству представителей *Araliaceae*, в составе которых и *Uldinia*, *Trachymene* и *Hydrocotyle* оказались в настоящее время (Chandler, Plunkett, 2004). Секреторные каналы у *Uldinia*, *Trachymene* и *Hydrocotyle* строго приуро-

чены к проводящим пучкам, неветвящиеся, в зрелом плоде часто незаметные, подвержены облитерации. Деградация секреторной системы к моменту созревания семян и плодов – широко распространенная у покрытосеменных (в частности у Зонтичных) тенденция (Тамамшян, 1947). У подавляющего большинства *Araliaceae* (исключение составляет, как это ни парадоксально, сам род *Aralia* (Константинова, 2009)) и проводящая, и секреторная системы гораздо менее упорядочены и иначе организованы (Константинова, 2008а).

Механические ткани в неодревесневшей части плода. В перикарпии *Uldinia* и *T. pilosa* не отмечено никаких дополнительных комплексов механических тканей, кроме волокон, образующих саму косточку. Однако нельзя не отметить, что механические элементы в перикарпии *Ariales* (главным образом представителей семейства *Araliaceae*) очень разнообразны и род *Trachymene* в этом отношении – не исключение. Так, в перикарпии *T. glaucifolia* обильно развиты комплексы клеток-гидроцитов.

Особенности косточки. В мерикарпиях *Uldinia* волокна внешней зоны косточки ориентированы параллельно продольной оси, а волокна внутренней зоны (представленной единственным слоем) – перпендикулярно последней, т.е. тангентально. Та же картина наблюдается и в строении косточки *T. pilosa*. Однако в мерикарпиях *T. glaucifolia* (а также *T. cyanantha* – оригинальные данные) косточка на всем своем протяжении составлена только тангентально ориентированными волокнами, к которым в районах спинного и краевых ребер примыкают дополнительные группы механической ткани, волокна которой вытянуты в противоположном, продольном направлении. Эти группы позже возникают в процессе развития плода и приобретают значительно более интенсивную окраску при проведении реакции с флороглюцином и соляной кислотой. Такие же точно группы наблюдаются и у *Uldinia*, и у *T. pilosa*, с той лишь разницей, что у двух последних видов волокна окружающей семенную полость косточки ориентированы не в одном (как у *T. glaucifolia*), а в двух взаимоперпендикулярных направлениях.

Вентральные проводящие пучки (колонка или карпофор). Вопрос наличия/отсутствия колонки у *Uldinia* – один из ключевых вопросов, до сих пор не получивший окончательного решения. У разных видов рода *Trachymene* встречаются разные типы свободной, т.е. самостоятельно вычлняющейся из окружающих тканей плодолистиков колонки (Тихомиров, Константинова, 1995). Так, свободная, четырехраздельная в верхней части колонка, способствующая

механическому разделению мерикарпиев, к примеру, встречается у *T. tripartita* (Константинова, оригинальные данные, рис. 3, з) или у *T. scapigera* (Hart, Henwood, 2006). Более совершенная с точки зрения обеспечения баллистохории структура имеет место у *T. cussonii* (Montrouz.) V.L. Burt: оба мерикарпия этого вида при созревании повисают на раздвоенной в верхней части колонке, как у типичных *Apioidae* (Hart, Henwood, 2006). Имеются виды, для которых можно отметить потенциально свободную к вычленению, но в норме не обособляющуюся колонку, анатомически представленную окруженным мелко-клеточной паренхимой механическим стереомом (*T. composita*, *T. pilosa*, *T. incisa* – Константинова, оригинальные данные). Также необходимо отметить, что у видов *Trachymene* с облигатной гетеромерикарпией, где в норме остается и развивает семя лишь один из мерикарпиев, образованный на базе вентральных проводящих пучков и представляющий колонку мощный склеренхимный тяж служит продолжением плодоножки (*T. glaucifolia*, *T. cyanantha*, рис. 3, а, е).

Следует ли признавать колонкоподобную структуру *Uldinia* за настоящую колонку, сравнимую с колонками других видов *Trachymene*? По данным W.L. Theobald (1967), в основании плода *Uldinia* после распада мерикарпиев сохраняются небольшие участки ткани от плодоножки. Эти остатки представлены удлинением лигнифицированной сердцевинной плодоножки внутрь основания мерикарпиев. W.L. Theobald подчеркивает, что в образовании этой структуры никак не задействованы проводящие пучки комиссуры. Сам он говорит об отсутствии карпофора у *Uldinia*, однако другие исследователи, принимая в расчет его результаты, делают на их основании совершенно иные выводы. Так, G.J. Keighery и B.L. Rye (1999), сравнивая *Uldinia* с видами *Trachymene*, ведут разговор о редукции карпофора *Uldinia* до сильно уплощенной ломкой структуры и трактуют *T. ceratocarpa* как носителя крайнего состояния признака редукции карпофора в роде *Trachymene* (крайний член редукционного ряда). Очевидно, что констатация самого факта отсутствия признака или факта его отсутствия в результате редукции – утверждения, по сути, совершенно разные (редукцию надо хотя бы постараться продемонстрировать, чего авторы, к сожалению, даже не пытаются сделать (Keighery, Rye, 1999)). Однако в данном случае, как нам представляется, решение этого спорного вопроса очевидно. Многочисленными исследованиями разных лет было доказано, что колонка (карпофор) у представителей семейства *Apiales* большей частью образована тканями краев плодolistиков с их вентральными проводящими пучками и является определенно осевой структурой лишь в ос-

новании (Каден, Тихомиров, 1954; Тихомиров, 1958а, 1958б; Jackson, 1933). Взгляды на осевое происхождение колонки (Liu et al., 2012), легализующие широко употребляемый в зарубежной литературе термин «карпофор», к сожалению, связаны с недостаточным знакомством авторов с обширной карпологической литературой. Следовательно, если карпофороподобная структура *T. ceratocarpa* в отличие от колонок (карпофоров) других видов *Trachymene* не включает в себя вентральные проводящие пучки мерикарпиев (Hart, Henwood, 2006), то и колонкой (карпофором) она называться ни в коем случае не должна. На основании наших исследований мы можем говорить о том, что у *Uldinia* присутствует настоящая колонка, но она несвободна, не вычленяется и представлена четырьмя пучками (рис. 2, в), по два от каждого мерикарпия – картина, достаточно широко распространенная в порядке *Apiales* в целом и в семействе *Araliaceae* в частности.

Заключение

В результате этого исследования мы пришли к выводу, что *Trachymene ceratocarpa* (*Uldinia ceratocarpa*) – вид, существенно отличающийся от других видов *Trachymene* по морфологии плода. Специфические выросты – крылья, сформированные у *Uldinia* на базе боковых ребер, не имеют аналогов среди *Trachymene*. Крупные глохидиатные шипы, несколько похожие на глохидии *Drusa* (Тихомиров, Константинова, 1995), но не полностью подобные им, также отличают *Uldinia* от других видов *Trachymene*. Эти крючковидно загнутые на верхушке эмергенцы говорят об эпизоохории (Keighery, Rye, 1999).

Тем не менее *Uldinia* очень близка видам *Trachymene* по анатомической структуре перикарпия, и наибольшее сходство она, действительно, проявляет с видами секции *Dimetopia* (в особенности *T. pilosa*), куда ее по внешним морфологическим признакам и относили авторы этой секции G.J. Keighery и B.L. Rye. Практически ни один анатомический признак строения плода, значимый с филогенетической точки зрения, не может четко разграничить *Uldinia* и *T. pilosa*. Потому мы можем прийти к заключению, что и анатомически эти виды очень близки. Как видно из таблицы, гораздо больше различий имеется между *Uldinia*, *T. pilosa*, с одной стороны, и *T. glaucifolia*, с другой.

Таким образом, *Uldinia* – звено из круга родства *Trachymene*. *Uldinia* несомненно ближе роду *Trachymene*, чем всем остальным представителям *Apiales*. Вопрос о том, будем ли мы понимать *T. ceratocarpa* как один из видов *Trachymene* s.l. или как отдельный монотипный род *Uldinia ceratocarpa* на основании особенностей формы плода, специфици-

Основные карпологические различия между *Uldinia*, *T. pilosa* и *T. glaucifolia*

	<i>Uldinia</i>	<i>Trachymene pilosa</i>	<i>Trachymene glaucifolia</i>
Редукция одного из двух мерикарпиев	начальная стадия гетеромерикарпии	в большинстве случаев хорошо выраженная гетеромерикарпия	псевдомонокарпия
Форма плода: наличие дополнительных выростов – крыльев	+	–	спинное ребро как крыло
Папиллы, трихомы, эмергенцы	эмергенцы (длинные гладкие по всей длине выросты с крючковидно загнутой верхушкой) +, крючковидные трихомы +, папиллы, +	эмергенцы (длинные выросты с загнутыми вниз многочисленными крючковидными окончаниями) +, трихомы – , папиллы +	эмергенцы (железистые волоски с многоклеточной в основании ножкой), трихомы –, папиллы –
Содержание флобафенов в наружной эпидерме плода	–	–	+
Флобафены в неодревесневшей паренхиме	+	+	+
Косточка в центральной части плода	2 типа ориентации волокон	2 типа ориентации волокон	1 тип ориентации волокон
Гидроцитная паренхима	–	–	+ в основании шипов и в наружных слоях перикарпия, обильно
Колонка	4 пучка (по 2 от каждого мерикарпия)	4 пучка (по 2 от каждого мерикарпия)	склеренхимный тяж на базе 4 пучков

ческих крыловидных выростов, особенностей эмергенцев, а также особым образом разрастающейся в основании мерикарпиев плодоножки, как и всегда в подобных случаях решается авторами субъективно и не представляется нам важным для выработки аргументированных представлений о структуре системы *Apiales*. Что же касается предполагаемого родства *Trachymene* и *Uldinia* с родом *Klotzschia* (Hеnwood, Hart, 2001), необходимо отметить, что данные сравнительного морфолого-анатомического исследования плодов не могут полностью подтвердить эту точку зрения. Так, наши карпологические исследования всех трех образующих род *Klotzschia* видов показали, что им свойственна плоская широкая комиссуральная поверхность (для сравнения: узкая у *Trachymene*

и *Uldinia*), неупорядоченные реберные и межреберные каналы, организованные по характерному для *Araliaceae* типу «scattered canals» (четко приуроченная к проводящим пучкам секреторная система, построенная по *Apiaceae*-типу у *Trachymene* и *Uldinia*), а в случае развития крыловидных выростов, как у *K. glaziovii*, эти выросты формируются на базе краевых (не боковых, как у *Uldinia*) ребер.

Анализ карпологических данных показывает, что наибольшую таксономическую близость *Trachymene* и *Uldinia* демонстрируют по отношению к роду *Hydrocotyle* (Константинова, 2008b; Konstantinova, Yembaturova, 2010b), что вполне согласуется с данными геносистематики (Nicolas, Plunkett, 2009).

Автор благодарит сотрудников NSW (Сидней, Австралия), предоставивших нам возможность исследовать плоды *Uldinia certocarpa*. Автор выражает также глубочайшую признательность коллегам из Австралии – Dr. Val Stajsic (Национальный

гербарий Виктории Королевского Ботанического сада г. Мельбурн), а также Prof. Murray Henwood (Лаборатория систематики растений Университета г. Сидней) за помощь в поиске необходимых литературных источников.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-01298)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы микротехнических исследований в ботанике. М., 2004. 127 с.
- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009. 400 с.
- Каден Н.Н., Тихомиров В.Н. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 3. С. 79–83.
- Климочкина Л.В. О типе структуры плода рода *Hydrocotyle* // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 7. Вып. 1. С. 219–227.
- Константинова А.И. Основные карпологические признаки, используемые для систематики Araliaceae // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Мат-лы междунар. конф., посв. памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сб. науч. статей: Ульяновск, 2008а. С. 198–203.
- Константинова А.И. Вероятные филогенетические связи рода *Harmsiopanax* (Araliaceae) на основании данных сравнительной карпологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008б. Т. 113. Вып. 2. С. 45–52.
- Константинова А.И. *Aralia* L. и *Pentapanax* Seem. (Araliaceae): вклад сравнительной карпологии в построение системы // Проблемы современной дендрологии. Мат-лы Междунар. науч. конф., посв. 100-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР П.И. Лапина (30 июня–2 июля 2009 г., Москва). М., 2009. С. 619–622.
- Первухина Н.В. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода зонтичных // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1950. Сер. 7. Вып. 1. С. 82–120.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Тамамиян С.Г. К карпологической характеристике рода *Austrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Saucalinae* и *Daucinae* // Сов. бот. 1947. Т. 15. № 4. С. 199–212.
- Тихомиров В.Н. Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом о её морфогенетической природе // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1958а. № 1. С. 129–138.
- Тихомиров В.Н. Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1958б. № 3. С. 124–129.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. О филогенетическом значении некоторых признаков строения плода Umbelliferae-Hydrocotyloideae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 61–73.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Материалы к карпологии Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): плоды некоторых видов рода *Bowlesia* Ruiz et Pavon // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 6. С. 53–66.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Мат-лы к карпологии Bowlesiinae (Umbelliferae-Hydrocotyloideae): плоды *Drusa glandulosa* (Poir.) Bornm. и некоторых видов рода *Homalocarpus* Hook. et Arn. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 1. С. 45–52.
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Семейство Apiaceae (Umbelliferae) // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6: Двудольные. Rosidae II. С. 342–360.
- Chandler G.T., Plunkett G.M. Evolution in Apiales: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 144. P. 123–147.
- De Candolle A.P. *Umbelliferae* // A.P. de Candolle. Prodrum Systematis naturalis Regni Vegetabilis. 1830. Vol. 4. P. 55–250.
- Hart J.M., Henwood M.J. A revision of Australian *Trachymene* (Apiaceae: Hydrocotyloideae) // Austral. Syst. Bot. 2006. Vol. 19. P. 11–57
- Henwood M.J., Lu-Irving P., Perkins A.J. Can molecular systematics provide insights into aspects of the reproductive biology of *Trachymene* Rudge (Araliaceae)? // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. N 1. P. 1–26
- Henwood M.J., Hart J.M. Towards an understanding of the phylogenetic relationships of Australian Hydrocotyloideae (Apiaceae) // Edinb. J. Bot. 2001. Vol. 58. N 2. P. 269–289.
- Jackson G. A study of the carpophore of the Umbelliferae // Amer. Journ. of Botany. 1933. Vol. 20. N 2. P. 121–144.
- Keighery G.J., Rye B.L. A taxonomic revision of *Trachymene* sect. *Dimetopia* (Apiaceae) // Nuytsia. 1999. Vol. 13. N 1. P. 33–59.
- Konstantinova A.I., Suchorukow A.P. Die Karpologie der asiatischen Schefflera-Sippen im Zusammenhang mit Systematik und Phylogenie // Ann. Nat. Mus. Wien. 2010a. 111 B. P. 149–170.
- Konstantinova A.I., Yembaturova E.Yu. Structural traits of some species of *Hydrocotyle* (Araliaceae) and their significance for constructing the generic system // Plant Div. Evol. 2010b. Vol. 128. N 3–4. P. 329–346.
- Konstantinova A.I., Yembaturova E.Yu. The family Myodocarpaceae: looking at the system from the standpoint of comparative carpology // Plant Div. Evol. 2010c. Vol. 128. N 3–4. P. 347–367.
- Liu M. A taxonomic evaluation of fruit structure in the family Apiaceae // PhD thesis. 2004. Rand Afrikaans University, Johannesburg, South Africa.
- Liu M., Plunkett G.M., Lowry II P.P., van Wyk B.-E., Tilney P.M. The taxonomic value of fruit wing types in the order Apiales // Am. J. Bot. 2006. Vol. 93. N 9. P. 1357–1368.
- Liu M., Plunkett G.M., van Wyk B.-E., Tilney P.M., Lowry II P.P. The phylogenetic significance of the carpophore in Apiaceae // An. Bot. 2012. Vol. 110. P. 1531–1543.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. The demise of subfamily Hydro-

- cotyloideae (Apiaceae) and the realignment of its genera across the whole order Apiales // *Molec. Phylogenet. Evol.* 2009. Vol. 53. P. 134–151.
- Norman C. New *Trachymene* from Timor // *J. Bot. (L.)*. 1931. Vol. 69. P. 287–288.
- Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry II P.P., Pinney S.M., Sprenkle T.S. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // *S. Afr. J. Bot.* 2004. Vol. 70. P. 371–381.
- Rompel J. Krystalle von Calciumoxalat in der Fruchtwand der Umbelliferen und ihre Verwerthung für die Systematic // *Sitzber. Acad. Wiss. Wien Math.-Nat. Kl.* 1985. Bd 104. Hf. 1. P. 417–476.
- Rye B.L. A taxonomic revision of the many-flowered species of *Trachymene* (Apiaceae) in Western Australia // *Nuytsia*. 1999. Vol. 13. N 1. P. 193–232.
- Theobald W.L. Anatomy and systematic position of *Uldinia* (Umbelliferae) // *Brittonia*. 1967. Vol. 19. P. 165–173.

Поступила в редакцию 10.06.14

THE SYSTEMATIC POSITION OF *ULDINIA CERATOCARPA* (*TRACHYMENE CERATOCARPA*) IN THE ORDER APIALES BASED ON THE ANALYSIS OF COMPARATIVE CARPOLOGICAL DATA

A. I. Konstantinova

Morphological and anatomical details of mature fruits of an Australian species *Uldinia ceratocarpa* (*Trachymene ceratocarpa*) are presented; the absence of a free (originating and separating from the mericarp tissue) column is demonstrated. Traits of *Uldinia*'s difference from *Trachymene* species are indicated, such as: peculiar fruit shape, wing-like projections of particular kind, emergence structure as well as the fruit stalk (pedicel), enhanced at the mericarps' base imitating the missing free column. It is pointed out that our data may fail to confirm the concept of *Trachymene* and *Uldinia*'s close relation to the genus *Klotzchia* (Henwood, Hart, 2001). It is revealed that the genus, to which *Trachymene* (and therefore, *Uldinia*) appears to be the closest taxonomically, is *Hydrocotyle*. This statement is in no contradiction with the results of contemporary research in molecular phylogeny (Nicolas, Plunkett, 2009).

Key words: Araliaceae, *Trachymene*, *Uldinia*, carpology, fruit morphology and anatomy, papillae, emergence, pericarp, secretory and vascular system, ventral vascular bundles, commissure, column (carpophores).

Сведения об авторе: Константинова Александра Игоревна – ст. препод. кафедры высших растений МГУ, кан. биол. наук (al-konst@mail.ru).