

УДК 581.412: 582.893.6

ЗОНТИЧНЫЕ (UMBELLIFERAE) СРЕДЕЙ РОССИИ: БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

С.Е. Петрова

Изучены жизненные формы 59 видов зонтичных (Umbelliferae), встречающихся на территории Средней России. Возобновление симподиальное, монокарпические побеги у большинства видов полурозеточные, могут быть моно-, ди- и полициклическими, иногда с неполным циклом развития. Преобладают моноцентрические растения (50 видов). Выявлена значительная пластичность особей как по длительности жизни, так и по структурным особенностям биоморф. В целом, спектр жизненных форм среднерусских зонтичных невелик; доминируют короткокорневищная стержнекорневая и стержне-придаточнокорневая биоморфы. Основной стратегией расселения является семенное размножение, число вегетативно подвижных видов относительно мало.

Ключевые слова: Umbelliferae, жизненная форма, короткокорневищные, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, клубневые биоморфы, вегетативные малолетники, однолетники, двулетники.

В Средней России встречаются (по разным оценкам) около 59–83 видов и 41–60 родов зонтичных (Umbelliferae) (Иллюстрированный ..., 2003; Пименов, Остроумова, 2012; Маевский, 2014); крупнейшие для данной территории роды *Chaerophyllum* (6 видов) и *Bupleurum* (4–5 видов). Роль представителей этого семейства в сложении растительного покрова велика, многие виды являются важными компонентами коренных и нарушенных сообществ. Также неоспорима хозяйственная ценность зонтичных. Среди них много пищевых, эфиромасличных, лекарственных, к этому семейству относятся карантинные и смертельно ядовитые виды. Однако до сих пор, несмотря на активное изучение семейства, данные, касающиеся жизненных форм, биологии, экологии его представителей продолжают оставаться относительно скудными.

В связи с этим важной задачей является получение достоверной, лаконичной, структурированной и сравнимой информации о структурной организации растений конкретных таксонов.

Методы и материалы

Изучены жизненные формы 59 видов зонтичных. При анализе биоморф за основу брали эколого-морфологическую систему жизненных форм, разработанную И.Г. Серебряковым (1962), а также подходы В.Н. Голубева (1972). При характеристике побеговых систем использовали классификацию архитектурных моделей (моделей побегообразования) Т.И. Серебряковой (1977, 1981) и ее последователей (Чубатова, 2006), при описании

ветвления побега в области соцветия – принципы Т.В. Кузнецовой (Кузнецова, 1982, 1985; Кузнецова, Пряхина, Яковлев, 1992). В основу анализа жизненных форм зонтичных с эколого-ценотической точки зрения положена система О.В. Смирновой и др. (Ценопопуляции растений, 1976), в которой авторы выделили три типа биоморф:

- 1) моноцентрические, т.е. вегетативно-неподвижные и не разрастающиеся,
- 2) явнополицентрические, т.е. вегетативно-подвижные,
- 3) неявнополицентрические, т.е. разрастающиеся, вегетативно-слабоподвижные.

Типы поливариантности охарактеризованы в соответствии с подходами Л.А. Жуковой (Жукова, 1986, Онтогенетический атлас растений, 2013). Большинство терминов мы используем в соответствии с определениями, данными в справочнике «Биоморфология растений: иллюстрированный словарь» (2005).

Характеристика жизненных форм и местообитаний видов составлена на основании собственных многолетних наблюдений за растениями в природе и культуре (Ботанический сад МГУ), изучения гербарных сборов из разных фондохранилищ (MW, MHA, LE), а также данных из литературных источников, в первую очередь, новейшей монографии по зонтичным России (Пименов, Остроумова, 2012).

Результаты

Разнообразие жизненных форм. На основании изучения морфологического строения 59 видов

зонтичных нами разработана схема биоморфологических диагнозов, структура которых становится ясной из приведенных ниже описаний. На основании индивидуальных комплексных биоморфологических характеристик можно выделить до 23–26 типов жизненных форм. Наиболее распространены следующие:

1) вертикально короткокорневищные одноглавые стержнекорневые травянистые поликарпики или дву-многолетние монокарпики со средневысокими ди-полициклическими полурозеточными прямостоячими монокарпическими побегами, разветвленными во время цветения до 3–4-го порядка по типу метелки из открытых двойных зонтиков (10 видов);

2) вертикально короткокорневищные многоглавые стержне-придаточнокорневые травянистые поликарпики с высокими полурозеточными полициклическими прямостоячими монокарпическими побегами, во время цветения разветвленными до 3 порядка по типу метелки из открытых двойных зонтиков (9 видов). Различия между стержнекорневыми и стержне-придаточнокорневыми биоморфами заключаются в том, что у первых главный корень сохраняется и занимает лидирующее положение на протяжении всей жизни растения, у вторых он часто теряется среди мощно развитых придаточных корней, а при переходе растений к активной репродукции нередко и вовсе отмирает. При этом у стержнекорневых растений на укороченном корневище иногда также развиваются придаточные корни, но они обычно не столь крупные, иногда это групповые эфемерные корешки, ежегодно отмирающие, а затем закладывающиеся вновь.

Для большей наглядности, а также для удобства составления общей системы жизненных форм зонтичных и ориентировочной оценки соотношения разных типов из всего спектра признаков были выбраны только наиболее значимые и информативные (длительность жизни, кратность плодоношений и характер подземных органов, преимущественно подземных побегов). Выявленные типы биоморф и их соотношение у изученных видов представлены в таблице и на диаграммах (рис. 1). Схемы основных биоморф отражены на рис. 2.

Для большинства изученных видов характерна единственная модель побегообразования – симподиальная полурозеточная; надземные побеги в малом жизненном цикле имеют фазу розетки. По В.Н. Голубеву (1965), это растения с трехфазным циклом развития побегов: почка – розеточный по-

бег – ортотропный олиственный побег. У *Sanicula europaea* удлиненная часть полурозеточного побега несет всего один или два слабо расставленных листа, что отчасти приближает такую модель к розеточной с цветоносной стрелкой.

Цикличность побегов у зонтичных в разных условиях может значительно варьировать. Большая часть многолетних растений способна зацвести уже во второй вегетационный сезон (некоторые в первый год жизни), что показано на растениях при интродукции, т.е. побеги можно назвать дициклическими (или соответственно моноциклическими). Однако в природе в условиях высокой конкуренции и изменчивости экологических факторов у многих видов монокарпические побеги зацветают позже (на 3–10 год). Как правило, побеги проходят полный цикл развития от почки до цветения, однако встречаются побеги и с неполным циклом развития (*Sium latifolium*, *S. sisaroides*), не переходящие к образованию соцветий и сменяющиеся последующими вегетативными или генеративными побегами.

Редко зацветают под пологом леса побеги *Aegopodium podagraria*, они почти всегда имеют неполный цикл развития. Их терминальная почка может функционировать в течение 6–15 лет (Смирнова 1974), но, так и не дождавшись цветения, отмирает. Такая же ситуация наблюдается у дочерних розеточных особей столонообразующего *Berula erecta* в пределах северных границ ареала вида (в наших исследованиях цветение отсутствовало у особей в популяциях из Воронежской и Курской областей).

Структура цветоносной части односезонного репродуктивного побега, или синфлоресценции, у большинства изученных видов однотипна и представлена метелкой (редко тирсом). Элементарной флоральной единицей является двойной зонтик, в роде *Sanicula* – простой зонтик, а в роде *Eryngium* – головка. Некоторой оригинальностью строения отличаются виды, у которых паракладии синфлоресценции сближаются в мутовки, формируя флоральные единицы в виде тройных зонтиков (*Heracleum*, *Anthriscus sylvestris*). Нечетко выражена структура соцветия у *Trinia multicaulis*, систему ветвления здесь скорее можно назвать несовершенной, синфлоресценция напоминает собранные в метелку кисти из нестабильных двойных и простых зонтиков (Петрова, 2014). Наиболее детально такие отклонения были проанализированы Т.В. Кузнецовой (1982) с позиций теории псевдоциклов и трактовались ею как основные этапы структурных эволюционных переходов между простыми и более сложными типами соцветий.

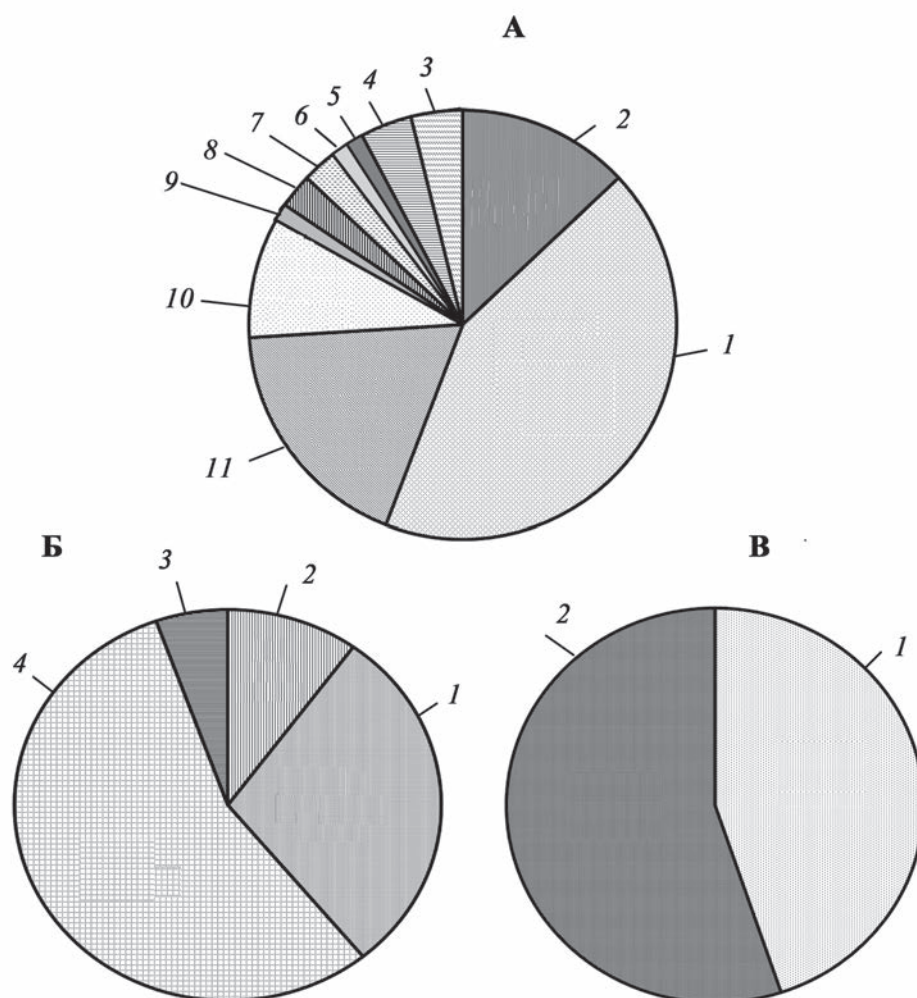


Рис. 1. Соотношение жизненных форм зонтичных: А – по структуре подземных органов (1 – короткочервищно стержнекорневые (42,9%), 2 – Стержнекорневые (13%), 3 – корнеотпрысковые (4%), 4 – почкочервищные (4%), 5 – стержнекорнеклубневые (1,3%), 6 – придаточнокорнеклубневые (1,3%), 7 – гипокотильноклубневые (2,6%), 8 – Столонообразующие (2,6%), 9 – Длиннокорневищные (1,3%), 10 – Короткочервищно придаточнокорневые (9%), 11 – Короткочервищно придаточно-стержнекорневые (18%)); Б – по длительности жизни (1 – двулетники (29%), 2 – однолетники (10%), 3 – вегетативные малолетники (6%), 4 – многолетники (55%)); В – по кратности плодоношений (1 – монокарпики (45%), 2 – поликарпики (55%))

Среди среднерусских зонтичных преобладают моноцентрические растения – 50 видов (68%); явнополицентрических – всего 9 видов (12%), неявнополицентрических – 14 видов (20%).

Как показывают наши исследования а также подтвержденные нами многочисленные литературные данные, жизненные формы изученных растений лабильны. Примерами динамической и онтогенетической поливариантности является *Angelica sylvestris* L., который может быть как монокарпиком, так и поликарпиком; *Anthriscus sylvestris* – монокарпик или клонообразующий вегетативный малолетник (Нухимовский, 1997, 2002; Голубев, 1962; Работнов, 1956); *Vupleurum multinerve* – вид, развивающийся в разных ус-

ловиях то как монокарпик, то как олигокарпик или поликарпик (Нухимовский, 1978; Волкова, 2000); *Conium maculatum* (Нухимовский, 1997) – монокарпик, способный проходить большой жизненный цикл по одно-, дву- или многолетнему циклу; земноводный *Oenanthe aquatica* – вид, образующий форму озимого однолетника, многолетнего монокарпика или вегетативно-малолетнего олигокарпика (Петрова, 2012). У представителей рода *Heracleum* одна ценопопуляция часто отличается от другой соотношением поликарпических и монокарпических особей, число поликарпиков может достигать 75–96% (Сацыперова, 1977). Примеры можно продолжить (таблица).

Морфологическая поливариантность проявляется как способ адаптации у растений в особых, как правило, непостоянных условиях развития. У обитателей песчаных субстратов (*Eryngium planum*, *E. campestre* (Нухимовский, 1997, 2002), *Cenolophium denudatum*, *Pimpinella saxifraga*, *Silaum silaus*) в результате засыпания песком ветви укороченного корневища преобразуются в удлиненные (вынужденно удлиненные), их междоузлия сильно вытягиваются и выносят почки возобновления на поверхность субстрата. Значительной вариации по длине и положению побегов подвержены растения влажных биотопов. Нередко у них изменяется весь характер побеговой системы, в частности, полурозеточная симподиальная модель может переходить в длиннопобеговую. У *Oenanthe aquatica* на базе такой поливариантности могут возникать разные жизненные формы: столонный, ползучий, замещающий вегетативный малолетник или многолетник (Hegi, 1976; Петрова, Барыкина, 2010). Таких примеров полиморфизма среди изученных видов довольно много.

Распределение жизненных форм в связи с местообитанием растений. Изученные виды зонтичных широко освоили многие местообитания, встречающиеся на территории Средней России. В лесах (включая разные типы лесов, опушки и заболоченные участки) встречается 21 вид (таблица); у растений преобладает жизненная форма короткокорневищного поликарпика (некоторые виды могут быть как поликарпиками, так и монокарпиками), среди них придаточно-стержнекорневых и придаточнокорневых поровну, один вид имеет длиннокорневищную жизненную форму, по одному виду относятся к одно-двулетникам и вегетативным малолетникам. На разного типа лугах и лесных опушках распространено 16 видов (таблица), 10 из которых являются дву-многолетними монокарпиками (нередко при скашивании способны к регенерации и повторному цветению). Преобладающие в лесу истинные короткокорневищные многолетние поликарпики единичны на лугах, где встречаются редкие для среднерусских зонтичных биоморфы придаточнокорнеклубневых вегетативных малолетников и гипокотильноклубневых дву-многолетних монокарпиков. К обитателям степей и меловых склонов относятся 14 видов (таблица). Преобладающую группу составляют короткокорневищные стержнекорневые и стрежне-придаточнокорневые поликарпики и монокарпики, один вид корнеотпрысковый (*Falcaria vulgaris*) и один редьковидно стержнекорнеклубневой (*Trinia multicaulis*). Для четырех степных видов характерна особая струк-

тура организации побеговой системы по типу перекати-поле. Четыре вида относятся к прибрежно-водным, способным к частичному затоплению (таблица). Это столонообразующий и корнеотпрысковый вегетативные малолетники, короткокорневищный придаточнокорневой поликарпик и очень полиморфный одно-двулетник или вегетативный малолетник (*Oenanthe aquatica*). В нарушенных местообитаниях встречаются пять видов (таблица); это монокарпики, однолетники или дву-многолетники. Введенные в культуру и дичающие виды представлены разными жизненными формами (таблица): однолетниками, дву-многолетними монокарпиками или короткокорневищными стержне-придаточнокорневыми поликарпиками.

Обсуждение и заключение

Из проведенного анализа следует, что спектр жизненных форм зонтичных, встречающихся на территории Средней России, невелик. Суммарно с учетом наиболее значимых признаков (длительности жизни и характера подземных органов, преимущественно подземных побегов) выделено 14 типов биоморф. В целом, многие представители этого семейства образуют весьма целостную по структуре вегетативной сферы группу растений с хорошо приспособленным к экологическим условиям умеренного климата габитусом (короткокорневищную стержнекорневую и стержне-придаточнокорневую биоморфы представляют 47 видов из 59).

У большинства зонтичных сохраняется достаточно примитивный тип подземной сферы, в которой основную роль на протяжении всей жизни растения играет главный корень. Полученные данные о разнообразии подземных органов зонтичных позволяют предположить возможные направления трансформации этого типа в более специализированные. Здесь можно видеть обычный для многих биоморф эволюционный путь: с одной стороны, переход от стержнекорневых через кистекокорневые к корневищным, а с другой – метаморфизацию подземных органов в сторону усиления запасующих функций с образованием клубневых форм. Перечисленные трансформации, по-видимому, тесно сопряжены с экологическими и историческими условиями развития таксонов.

Для преимущественного большинства изученных видов зонтичных характерна единственная модель побегообразования – симподиальная полурозеточная, надземные побеги в малом жизненном цикле имеют фазу, в которой они представлены розеточной структурой. Не

Основные биоморфологические типы зонтичных

Кратность плодоношения, длительность жизни Структура подземной сферы и органов вегетативного размножения	Поликкарпика		Моноккарпика		
	Многолетники	Вегетативные малолетники	Многолетники	Двулетники	Однолетники (*озимые)
1	2	3	4	5	6
Стержнекорневые					<i>Vupleurum rotundifolium</i> (сп)
					<i>Coriandrum sativum</i> (к)
					<i>Targenia latifolia</i> (сп)
		<i>Eryngium campestre</i> (ст)			* <i>Aethusa cynapium</i> (сп)
		<i>E. planum</i> (ст)			<i>Caucalis platycarpus</i> (сп)
		<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)			<i>Chaerophyllum temulum</i> (л)
		<i>Heracleum sibiricum</i> (л, лг)			* <i>Torilis japonica</i> (л)
		<i>H. sosnowskyi</i> (лг)		<i>Angelica archangelica</i> (лг)	
		<i>Kadenia dubia</i> (л)		<i>A. sylvestris</i> (л)	
		<i>Seseli annuum</i> (ст)		<i>Anthriscus sylvestris</i> (л, лг)	
Короткокорневые				<i>Bupleurum multinerve</i> (ст)	
		<i>Pimpinella saxifraga</i> (лг)		<i>Carum carvi</i> (лг)	
		<i>Xanthoxylum alsaticum</i> (ст)			* <i>Conium maculatum</i> (сп)
				<i>Daucus carota</i> (лг)	
				<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)	
				<i>Foeniculum vulgare</i> (к)	
				<i>Heracleum sibiricum</i> (л, лг)	
			<i>H. sosnowskyi</i> (лг)		

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6
Короткокорне- вищные			<i>Laserpitium prutenicum</i> (л)		
			<i>L. hispidum</i> (л)		
			<i>Kadenia dubia</i> (л)		
			<i>Ostericum palustre</i> (лр)		
			<i>Pastinaca sativa</i> (лр)		
			<i>Petroselinum crispum</i> (к)		
			<i>Pimpinella saxifraga</i> (лр)		
			<i>Macroselinum latifolium</i> (ст)		
			<i>Seseli annuum</i> (ст)		
			<i>S. libanotis</i> (лр)		
Короткокорне- вищные		<i>Oenanthe aquatica</i> (лр-в)	<i>Xanthoselinum alsaticum</i> (ст)	<i>Oenanthe aquatica</i> (лр-в)	
	<i>Virpleurium falcatum</i> (ст)				
	<i>B. multinerve</i> (ст)				
	<i>Cenolophium denudatum</i> (лр)				
	<i>Cervaria rivinii</i> (л)				
	<i>Laser trilobum</i> (л)				
	<i>Laserpitium latifolium</i> (л)				
	<i>Levisticum officinale</i> (к)				
	<i>Oreoselinum nigrum</i> (л)				
	<i>Peucedanum ruthenicum</i> (ст)				
	<i>Pimpinella tragium</i> (ст)				
	<i>Selinum carvifolia</i> (л, лр)				

1	2	3	4	5	6	
Стержне-придаточно-корневые	<i>Seseli tortuosum</i> (ст)					
	<i>Silaum silaus</i> (ст) <i>Thyselium palustre</i> (л)					
Короткокорневищные	<i>Vupleurum aureum</i> (л)	<i>Cicuta virosa</i> (пр-в)				
	<i>Chaerophyllum aromatisatum</i> л	<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)	<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)			
	<i>C. aureum</i> (л)					
	<i>C. hirsutum</i> (л)					
	<i>Cicuta virosa</i> (пр-в)					
	<i>Conioselinum tataricum</i> (л, лг)					
	<i>Sanicula europaea</i> (л)					
	<i>Aegorodium podagraria</i> (л)					
	Длиннокорневищные		<i>Berula erecta</i> (пр-в)			
			<i>Oenanthe aquatica</i> (пр-в)			
Столonoобразующие			<i>Chaerophyllum bulbosum</i> (лг)			
Гипокопильно клубневые			<i>C. prescottii</i> (лг)			
		<i>Sium sisaroidesum</i> (лг)				
Придаточно-корнеклубневые			<i>Trinia multicaulis</i> (ст)			
Стержнекорнеклубневые		<i>Sium latifolium</i> (пр-в)				
		<i>S. sisaroidesum</i> (лг)				
		<i>Falcaria vulgaris</i> (ст)				
Почкокорневые (Замещающие)	<i>Kadenia dubia</i> (л)	<i>Kadenia dubia</i> (л)				
		<i>Sium latifolium</i> (пр-в)				
Корнеотпрысковые						

Обозначения: л – лесное и опушенное растение, лг – луговое растение, пр-в – прибрежно-водное растение, ст – степное растение, ср – сорняк.

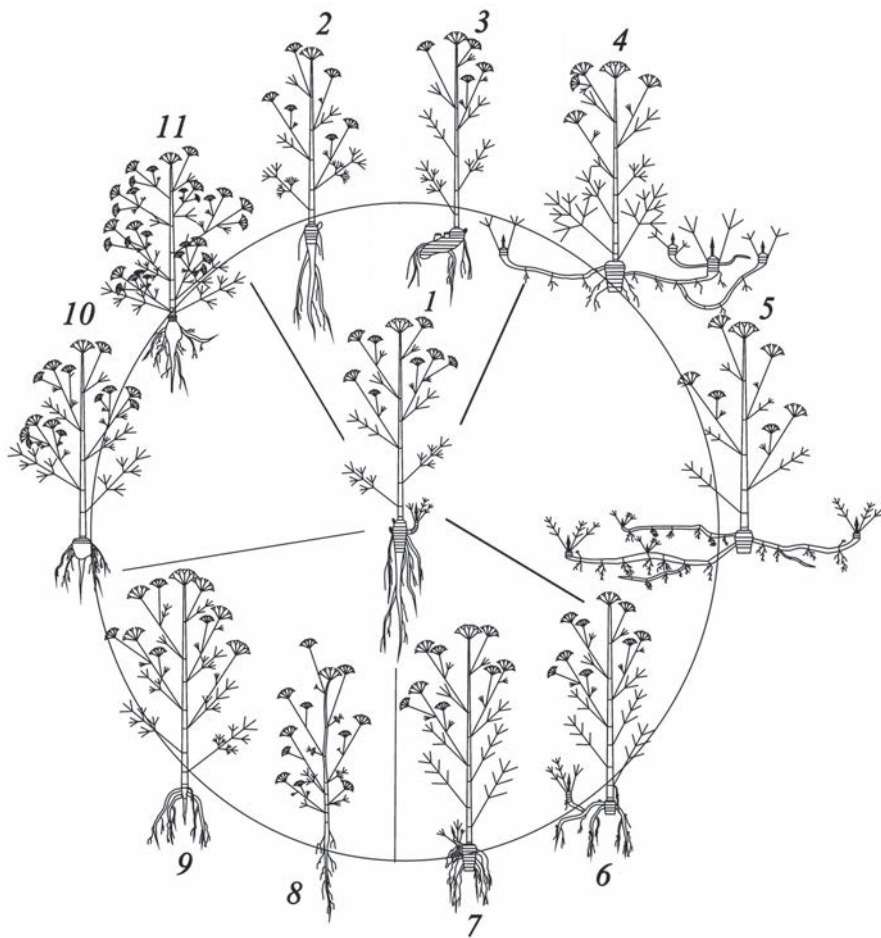


Рис. 2. Схемы жизненных форм зонтичных: 1 – короткокорневищные придаточно-стержнекорневые поликарпики, 2 – короткокорневищные стержнекорневые поликарпики (монокарпики), 3 – короткокорневищные придаточнокорневые поликарпики, 4 – длиннокорневищные поликарпики, 5 – столонообразующие вегетативные малолетники, 6 – корнеотпрысковые вегетативные малолетники, 7 – придаточнокорнеклубневые замещающие вегетативные малолетники, 8 – стержнекорневые однолетники, 9 – придаточно-стержнекорневые однолетники, 10 – гипокотильноклубневые дву-многолетние монокарпики, 11 – стержнекорнеклубневые дву-многолетние монокарпики

удивительно, что именно эта модель является наиболее распространенной. В условиях умеренного климата с продолжительным зимним периодом размещение листьев в виде приземной розетки имеет положительное биологическое значение, оно не только обеспечивает благополучную перезимовку, но и способствует лучшему использованию тепла воздуха и почвы (Тюрина, 1978). Считается, что способность растений располагать свои жизненно важные части ближе к почве или под ее укрытием (геофилия) выработалась и наследственно закрепилась как биологическая особенность видов в суровых условиях, и в конце концов явилась определяющим структурно-биологическим признаком в эволюции покрытосеменных растений в целом (Тюрина, 1978).

Анализ распределения жизненных форм в связи с местообитаниями видов позволяет при сопоставлении полученных результатов с тем, что обычно наблюдается у других цветковых растений, сделать ряд заключений. Известно, что в эволюции многих травянистых многолетников обычно проявляются две противоположные экологические тенденции (Серебряков, 1962):

1) усиление вегетативного размножения с образованием различных специализированных органов такого размножения при сокращении жизни побегов материнского растения (образование вегетативных малолетников по Высоцкому, 1915, Любарскому, 1967);

2) ослабление вегетативного размножения и возобновления после плодоношения с образова-

нием олигокарпиков и монокарпиков, вплоть до однолетников. Обе тенденции экологически связаны с ухудшением условий произрастания, но вторая из них, несомненно, коррелирует с усилением аридности климата.

Обе тенденции можно наблюдать и у зонтичных, хотя выражены они незначительно. Вторая тенденция в ее крайних проявлениях (образование константных однолетников) почти вовсе не наблюдается среди среднерусских зонтичных, живущих в условиях умеренного климата; на территории Средней России однолетниками являются в основном заносные зонтичные средиземноморского происхождения. Промежуточный этап – образование монокарпиков – очень широко распространен среди зонтичных, переход от поликарпиков к монокарпикам вообще типичен для этого семейства. Вероятно, изначально переход к монокарпичности совершался в условиях, наиболее благоприятствующих формированию генеративных органов (в сухих и относительно жарких областях или в открытых ценозах), при этом обильное плодоношение подавляло жизнедеятельность почек, остающихся вегетативными (Зозулин, 1959). Действительно, среди луговых и степных видов зонтичных монокарпиков больше, чем среди лесных. Однако в условиях сезонного относительно влажного климата северных областей Средней России с преобладанием лесных и пойменно-луговых формаций в некоторых таксонах, на наш взгляд, возможен и обратный переход от монокарпиков к поликарпикам, так что этот процесс у зонтичных не является однонаправленным. Под пологом леса, в густом травостое условия лимита эффективного света более благоприятствуют растениям с жизненным циклом, в котором есть инвестиции в вегетативную биомассу, чем растениям, у которых отмечается взрывной монокарпизм (Thomas, Thomas, Ougham, 2000).

Первая тенденция, т.е. усиление вегетативного разрастания и размножения, которая гораздо чаще бывает связана с холодным климатом и избыточным увлажнением, с созданием условий типа олиготрофных болот и тундр, отчетливо наблюдается в семействе зонтичных у растений влажных биотопов, в частности, у вегетативных малолетников, которые наиболее многочисленны среди прибрежно-водных видов. При обитании на подвижном субстрате вегетативно-подвижными становятся *Cenolophium denudatum* и *Silaum silaus*, у которых в данных условиях развиваются вынужденно удлиненные ветви корневищ. Стабильно вегетативно подвижных растений, явных полицентриков,

очень мало (всего 9 явнополицентрических видов по сравнению с 50 моноцентрическими). У зонтичных основной стратегией самоподдержания популяций, а также расселения в новые биотопы является семенное размножение. Вероятно, для зонтичных принципиальным является накопление разнообразных рекомбинаций, создающих генетическое разнообразие популяций и повышающих приспособленность особей, а также дискретное распространение диаспор (это возможно при условии, что селективной единицей является меристема зародыша семени).

В результате проведенного анализа выявлена значительная лабильность жизненных форм, способствующая успешному существованию зонтичных (иногда в качестве доминантов или содоминантов) в разных типах сообществ, конкурентоспособности и эффективному распространению. У зонтичных можно наблюдать все переходы от многолетних поликарпиков к типичным однолетникам, а также повторные возвраты к многолетности, причем не только на примере разных видов, но иногда и на примере одного вида. Аналогичное непостоянство отмечается у многих растений в строении подземных органов. Имеется некий биоморфологический континуум, т.е. жизненные формы большинства изученных видов лабильны. Один и тот же вид в разных частях своего ареала или в разных экологических условиях нередко принимает различные жизненные формы, иногда значительно отличающиеся друг от друга. Таким образом, в общей классификации особи одного вида могут попадать в разные категории биоморф. Это хорошо видно из таблицы, в которой один и тот же вид отмечен сразу в нескольких графах. Наибольшее адаптивное значение для ценопопуляций зонтичных имеет временная, динамическая и морфологическая поливариантность.

В принципе вариабельность длительности жизни у зонтичных не является чем-либо уникальным, она отмечена для большого числа видов из разных семейств (Работнов, 1946; Krumbiegel, 1999). В ряде работ по поиску исходной жизненной формы в различных семействах цветковых растений с помощью молекулярных методов показана возможность многократных переходов от однолетности к многолетности и обратно. Сходные данные по преобразованию однолетников в многолетники дают и эксперименты по скрещиванию разных по длительности жизни близкородственных видов. Эти результаты подтверждают то, что однолетность и многолетность – циклические состояния, повторяющиеся снова и снова в эволюции разных

таксонов и что под направленным отбором склонность к генерации того или иного фенотипа может быть реализована без помощи масштабных генетических инноваций (Thomas, Thomas, Ougham, 2000).

Обнаруженная в семействе зонтичных относительная легкость переходов от многолетних поликарпиков к монокарпикам и далее однолетникам, а также легкость всех возможных возвратов определяется, с нашей точки зрения, в первую очередь наличием резерва возобновления в виде пазушных почек и быстрой регенерацией, иногда не традиционной, при действии неблагоприятных условий. При любых повреждениях (вытаптывание и поедание травоядными, скашивание побегов) растения могут возобновляться с помощью почек, которые просыпаются или новообразуются и дают побеги замещения (Нухимовский, 1997). Это подтверждается множеством наблюдений за разными видами: *Seseli libanotis* (Былова,

Тихомиров, 1978), представители родов *Eryngium* (Василевская, Бирюлева, 1973), *Angelica* (Пименов, 1968) и др.

Высокая регенерационная способность и возможность превращения клеток в меристематические очаги обеспечивает не только активное почкозаложение, но и высокую корнеродную способность, определяющую многие формы поливариантности.

Различия в темпах большого жизненного цикла у особей внутри одного и того же вида связаны как с экологическими условиями местообитаний, так и с внутренними причинами и во многом обусловлены неоднородностью репродуктивных зачатков, в первую очередь, семян (Ермакова, 2003; и др.). Структурный полиморфизм связан со свойством метамерности, присущим всем растениям. Видоизменяя, удлиняя и надстраивая отдельные блоки тела, растения адаптируются к конкретным условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылёв, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. Учеб. пособие. М., 2005. 256 с.
- Былова А.М., Тихомиров В.Н. Жабрица порезниковая / Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М., 1978. С. 152–166.
- Василевская В.К., Бирюлева Э.Г. Морфологическое и анатомическое строение контрактильных корней некоторых растений семейства зонтичных // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 57–64.
- Волкова Л.В. Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 1–11.
- Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. 1915. Т. 8. № 10–11. С. 1113–1443.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж, 1962. 511 с.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.
- Голубев В.Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 72–80.
- Ермакова И.М. Тмин обыкновенный / Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М., 2003. С. 114–139.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114.
- Зозулин Г.М. Подземные части основных видов растений ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросом формирования растительного покрова // Тр. Центрально-черноземного заповедника. Курск, 1959. Вып. 5. С. 3–315.
- Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. Т. 2. М., 2003. 656 с.
- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий сем. Зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 280 с.
- Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 2 Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 92–105.
- Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
- Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, 1967. 182 с.
- Маевский П.Ф. Флора Средней полосы европейской части России. М., 2014. 635 с.
- Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях произрастания. Сообщение 4. *Vupleurum multinerve* DC. // Растительные ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 1. С. 37–46.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 629 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2: Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 860 с.
- Петрова С.Е. Биоморфология прибрежно-водных зонтичных (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Koch, *Cicuta* L., *Oenanthe* L.) // Леонид Васильевич Кудряшов. Сб. статей. М., 2012. С. 129–140.
- Петрова С.Е. Онторморфогенез и анатомия двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 3. С. 53–61.
- Петрова С.Е., Барыкина Р.П. Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 5. С. 11–19.
- Пименов М.Г. Особенности возобновления дальневосточных видов рода *Angelica* L. // Тр.

- ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 5. Растительное сырье. 1968. Вып. 13. С. 123–128.
- Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М., 2012. 477 с.
- Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 91–98.
- Работнов Т.А. *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.;Л., 1956. Т. 3. С. 102–104.
- Сацыперова И.Ф. Особенности онтогенеза у видов *Heraclium* L. флоры СССР // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 435–449.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.
- Смирнова О.В. Сныть обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М., 1974. С. 131–141.
- Тюрина Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск, 1978. 240 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.
- Чубатова Н.В. Морфология вегетативных органов цветковых растений // Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Ч. 3 / Под ред. А.К. Тимониной. М., 2006. 114 с.
- Hegi G. *Ilustrierte Flora von Mittel-Europa*. Munchen, 1926. Bd 2. 1562 S.
- Krumbiegel A. Growth form of biennial and pluriennial vascular plants in central Europe // Nord. Journ. Bot. 1999. Vol. 19, N 2. P. 217–226.
- Thomas H., Thomas H.M., Ougham H. Annuality, perenniality and cell death // Journ. Exper. Bot. 2000. Vol. 51. N 352. P. 1781–1788.

Поступила в редакцию 07.05.15

UMBELLIFERAE OF MIDDLE RUSSIA: BIOMORPHOLOGICAL ANALYSIS

S.E. Petrova

The biomorphs of 59 Apiaceae species were studied. Semirosotte sympodial architecture model of shoot system is typical for majority of species. Monocarpic shoots may be mono-, di- or polycyclic, sometimes they have incomplete development cycle. Among studied species 50 are monocentric plants, 14 – implicitly polycentric and only 9 – polycentric. The life forms of many species are variable. A sort of biomorphological continuum is observed. In whole, studied Apiaceae form a highly integrated in structure of the vegetative sphere, stable and well adapted to the environmental conditions of temperate climate group of plants.

Key words: Umbelliferae, life form, short rhizomatous, long rhizomatous, stoloniferous, tuberous biomorphs, root suckers, pseudoannuals, annuals, biennials.

Сведения об авторе: Петрова Светлана Евгеньевна – сотр. кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (petrovasveta@list.ru).