

УДК 581.41

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕНЕРАТИВНОЙ ГЕТЕРОДИАСПОРИИ У *FALCARIA VULGARIS* BERNH. (UMBELLIFERAE)

© 2011 С.Н. Опарина*

Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова
г. Ульяновск (Россия)

Поступила 1 марта 2011

Проведен анализ гетеромерикарпии у одного из видов семейства Umbelliferae – *Falcaria vulgaris*, выявленной впервые. Приводятся детальные сравнительно-морфологические описания макро- и микрокарпологических признаков разнотипных мерикарпиев, формирующиеся в пределах одного плода. Обсуждаются результаты экспериментов по определению различий в экофизиологии разнотипных мерикарпиев и адаптивное значение генеративной гетеродиаспории в формировании структуры популяции гетерокарпного вида.

Ключевые слова: гетеромерикарпия, *Falcaria vulgaris*.

Oparina S.N. Comparative morphological and ecological analysis of the generative heterodiaspory in *Falcaria vulgaris* Bernh. (Umbelliferae)

An analysis of heteromerocarpy was carried in one species (*Falcaria vulgaris*) of the family Umbelliferae, this species was first exposed. The detailed comparative morphological descriptions of macro- and micromorphological signs were listed in polytypic mericarpy formed within one fruit. Experiment results were discussed according to a difference determination in ecophysiology of polytypic mericarpy; adaptive importance of generative heterodiaspory was considered in a question of structure formation of this species' population.

Key words: heteromerocarpy, *Falcaria vulgaris*.

Понятие и термин «гетерокарпия» появились в научной литературе более столетия назад, знакомство же ботаников с самим явлением, когда одно растение формирует разные по внешнему виду плоды, произошло еще в XVII в. Тогда в поле их зрения попали объекты из семейства Fabaceae богатого так называемыми амфикарпными видами, развивающимися на одной особи цветки двух типов – подземные клейстогамные и надземные хазмогамные, из которых формируются часто очень непохожие по внешнему облику плоды. Позже, особенно в XIX в., неоднородность плодов регистрируется и описывается у амфикарпных видов из других семейств, таких как коммелиновые, злаковые, фиалковые, крестоцветные, сложноцветные, норичниковые, гречишные, кисличные. В 1890 г. вышла небольшая по объему, но очень информативная работа Эрнста Хута под названием «О геокарпии, амфикар-

* Опарина Светлана Николаевна, кандидат биологических наук, доцент

пии и гетерокарпии растений» (Huth, 1890), которая и ввела в широкий научный обиход само понятие «гетерокарпия». С работы Э. Хута и начинается очень активное изучение гетерокарпии, причем не только у амфикарпных растений, но и других, формирующих морфологически различные плоды в надземной сфере.

В настоящее время гетерокарпия зарегистрирована примерно в трех десятках семейств, занимающих самое разное положение в филеме покрытосеменных. Эти семейства, обладая разными типами плодов, характеризуются и многообразными формами гетерокарпии. Это и крупные семейства, такие как Asteraceae, Poaceae, Boraginaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Umbelliferae, и семейства небольшого объема, например, Cannabaceae (Опарина, 2003), Polygonaceae (Опарина, 2008) и другие. Разработка проблемы гетерокарпии в настоящее время включает в себя как традиционные направления ее изучения (регистрация новых таксонов, описание новых форм), так и новые аспекты и направления, такие как онтогенез гетероморфных плодов и гетерокарпной особи в целом, генетическая регуляция гетерокарпии, как наследственного признака вида, экспериментальная экология гетерокарпных растений, моделирование экологического поведения и репродуктивной стратегии гетерокарпного вида. Однако, долгое время само понятие «гетерокарпия» не имело четкого и однозначного определения. Лишь в 1975 году Р.Е.Левиной и В.Ф.Войтенко было предложено понимать под гетерокарпией генетически обусловленное свойство вида формировать на одной особи морфологически разнотипные диаспоры: целые плоды, части одного плода и даже соплодия (Войтенко, 1969; Левина, Войтенко, 1975). Мы принимаем данное определение с одним, на наш взгляд важным, уточнением. Само явление гетерокарпии является чисто морфологическим и в этой трактовке лишено экологического содержания. Для отражения экологической сущности данного феномена необходимо, на наш взгляд, использовать понятие «генеративная гетеродиаспория».

Настоящая статья посвящена анализу генеративной гетеродиаспории одного из видов семейства Ариасеae, очень богатого гетерокарпными видами – *Falcaria vulgaris* Bernh. Выбор объекта был продиктован рядом причин. Во-первых, хотя гетерокарпия в семействе была зарегистрирована давно и в исчерпывающей морфологической классификации В.Ф.Войтенко она типифицирована как гетеромерикарпия – неоднородность частей (мерикарпиев) одного распадающегося плода (Войтенко, 1989), однако детальных ее исследований даже у выявленных таксонов, за редким исключением, не проводилось.

Во-вторых, генеративная гетеродиаспория у данного вида зарегистрирована нами впервые и ее детальное изучение важно для понимания морфологического, биологического и эволюционного значения этого феномена как в семействе Umbelliferae, так и в филеме покрытосеменных в целом.

Falcaria vulgaris – стержнекорневой двулетник, распространенный повсеместно на степных равнинах и склонах, лугах, вдоль дорог, по окраинам полей и залежам. Материалом для настоящего исследования послужили сборы *F.vulgaris* из природных популяций национального парка «Самарская лука» в окрестностях с. Ермаково.

Как у большинства зонтичных, мелкие обоеполые цветки резака собраны в соцветие сложный зонтик, парциальными соцветиями которого являются простые зонтики. Плод сухой, распадающийся на два мерикарпия, которые при созревании

висят на фуникулярных пучках на вильчато разветвленном карпофоре, за что плод получил название «вислоплодник». Генеративной диаспорой у зонтичных таким образом является мерикарпий. Брюшная сторона мерикарпия в месте отделения его от карпофора называется комиссурой.

Морфологическое изучение плодов *Falcaria vulgaris* позволило установить, что мерикарпии, формирующиеся в пределах одного плода, имеют существенные морфологические различия. Мерикарпии двух морфологических типов различаются по внешним признакам и по способности отделения от карпофора. Кроме того, гетероморфные мерикарпии характеризуются строгой топографической приуроченностью к положению в парциальном соцветии и в плоде: мерикарпии неотделяющиеся (или трудно отделяющиеся) всегда обращены наружу зонтика и занимают адаксиальное положение в плоде; легко опадающие всегда обращены внутрь и занимают в вислоплоднике абаксиальное положение. Далее разнотипные мерикарпии условно названы нами «адаксиальные» и «абаксиальные».

Морфологические различия мерикарпиев двух морфологических типов проявляются очень отчетливо.

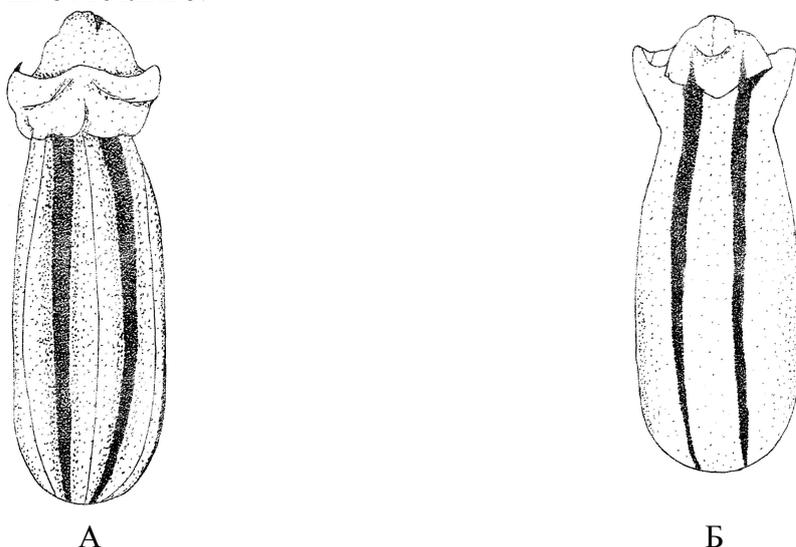


Рис. 1. Адаксиальный мерикарпий *Falcaria vulgaris*
 А. Со спинной стороны; Б. Со стороны комиссуры

Адаксиальные мерикарпии не отделяются от карпофора, или отделяются только при механическом воздействии. Их форма продолговатая, к основанию слегка расширяющаяся, выпуклая (Рис.1а). Спинная и боковые грани четко очерчены, выпуклые. В верхней части мерикарпия отчетливо видны остатки двух зубцов чашечки, расположенные напротив двух боковых ребер спинной стороны. От апикального к базальному концу спинной грани мерикарпия тянется пять ребер, слегка расширенных в средней части и сужающихся к концам. Ложбинки между ребрами широкие, составляют около половины ширины ребер, к основанию слегка расширенные. Окраска ребер светло-коричневая, ложбинок – темно-коричневая. Комиссура мерикарпия продолговатая, заметно суженная в верхней части, к середине расширяющаяся, с двумя широкими секреторными канальцами, доходящими до основания мерикарпия, в области спайки (присоединения к карпофору) – выпуклая (рис.1б).

Абаксиальные мерикарпии легко отделяются от карпофора (осыпаются). Мерикарпий имеет продолговатую форму, слегка вдавлен в средней части, к основанию сужающийся (рис. 2а,б). Мерикарпий уплощен в большей степени, чем адаксиальный, грани его сглажены; форма поперечного сечения полуовальная. В верхней его части четко просматриваются остатки подпестичного диска и трех зубцов чашечки: один напротив центрального ребра мерикарпия, проходящего вдоль спинной стороны, два – напротив боковых ребер, проходящих вдоль краев боковых сторон и примыкающих к комиссуре. Ребра шире, чем у абаксиальных мерикарпиев, но более плоские, расширенные у верхушки и заметно суженные к основанию. Ложбинки очень тонкие, нитевидные. Окраска ребер светлая, ложбинок – коричневая. В целом мерикарпий более светлый, чем адаксиальный. Комиссуральная сторона продолговатая по всей длине мерикарпия, секреторные каналы узкие, не достигающие до основания, спайка вдавленная (рис. 2б).

Количественные различия мерикарпиев приведены в таблице 1.

Из таблицы следует, что количественные различия мерикарпиев двух морфотипов касаются их толщины и веса: абаксиальные диаспоры существенно тоньше и легче адаксиальных.

Таблица 1

Сравнительная характеристика биометрических показателей гетероморфных мерикарпиев *Falcaria vulgaris* ($\bar{x} \pm m$)

Линейные размеры(мм)	Адаксиальные мерикарпии	Абаксиальные мерикарпии	Коэффициент Стьюдента
Длина	6,542±0,092	6,542±0,090	0,15
Ширина	1,24±0,025	0,716±0,022	15,9
Вес	2,76±0,035	2,24±0,040	9,8

Сравнительно-анатомическое исследование покровов разнотипных мерикарпиев *F. vulgaris* показало существование отчетливо выраженных различий в их микрокарпологической структуре.

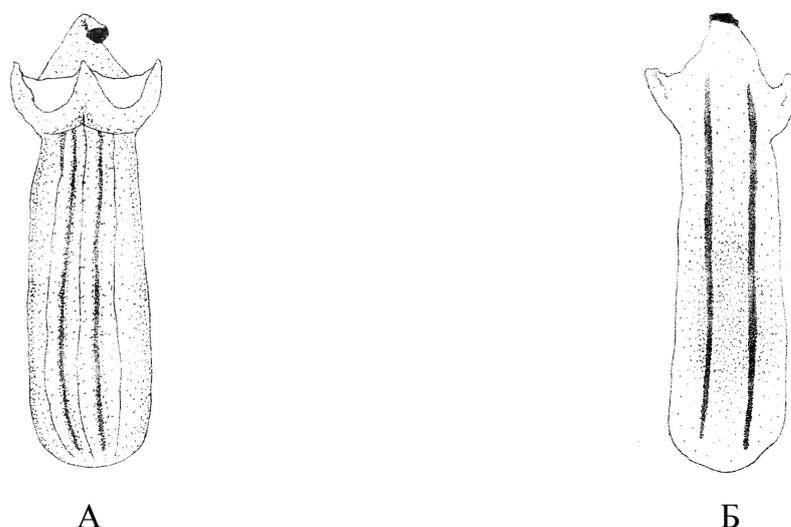


Рис. 2. Абаксиальный мерикарпий *Falcaria vulgaris*
 А. Со спинной стороны; Б. Со стороны комиссуры

Адаксиальные мерикарпии (рис. 3а, б). Экзокарпий состоит из одного слоя низкопризматических клеток с тонкими извилистыми боковыми и внутренними стенками. Наружные оболочки клеток более толстые, покрыты толстым слоем кутикулы. Радиальные размеры клеток – 0,5мкм, толщина кутикулы-015мкм. Мезокарпий сложен крупными, неправильной формы паренхимными клетками со слабо лигнифицированными оболочками. Оболочки тонкие, извилистые; в ложбинках находится три слоя, в ребрах – пять слоев клеток. В паренхиме ложбинок располагаются 6 крупных эфиромасличных канала: 4 со спинной стороны (2 боковых в ребрах и 2 спинных в ложбинках) и по 2 по бокам от комиссуры. В мезокарпии также находятся 5 склеренхимных зон, образованных склереидами. Зоны более или менее продолговатые, более крупные и компактные, чем у абаксиальных мерикарпиев, состоят из 4 слоев клеток. В области комиссуры располагаются 3-4 слоя мелких склереид с сильно утолщенными стенками правильной овально-ромбической формы. Толщина мезокарпия в ложбинках 1,7-1,8 мкм, в ребрах – 2,0-2,2 мкм; к комиссуре толщина и размеры клеток уменьшаются. Эндокарпий представлен по всему периметру среза кроме комиссуры сильно облитерированными, сдавленными клетками. В области комиссуры, начиная от склеренхимной зоны, клетки хорошо просматриваются, Это более или менее овальные паренхимные клетки с тонкими лигнифицированными оболочками. Эпидермальные клетки семенной кожуры более или менее прямоугольной формы с тонкими извилистыми радиальными стенками, заполнены коричневым содержимым (флабофенами). Субэпидермальные слои семенной кожуры сильно сдавлены, облитерированы.

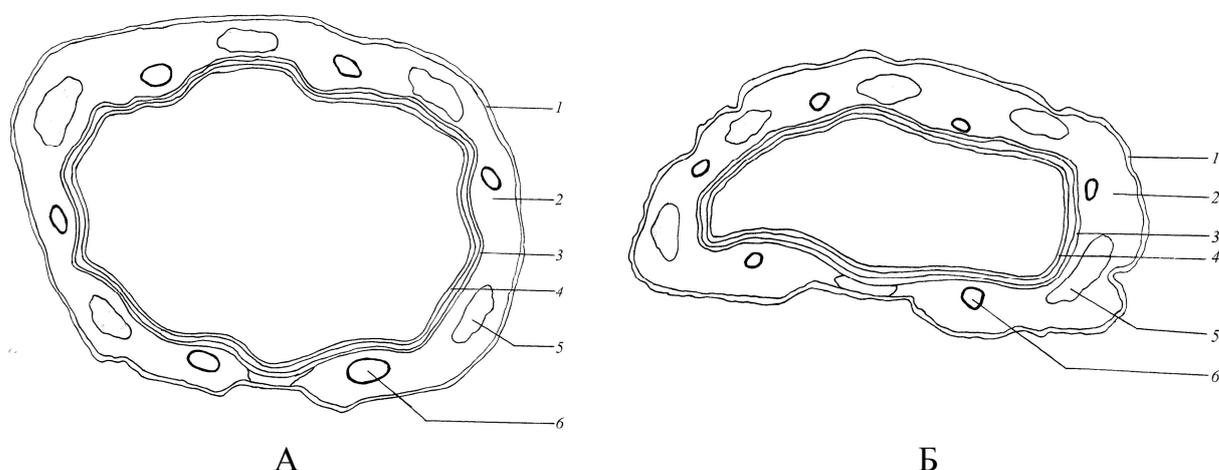


Рис. 3. Схемы поперечного строения разнотипных мерикарпиев *Falcaria vulgaris*
 А. Адаксиального; Б. Абаксиального

Абаксиальные мерикарпии (рис. 4а, б). Экзокарпий образован клетками более или менее округлой или продолговатой формы, вытянутыми радиально. Внутренние и боковые оболочки клеток слабо извилистые, наружные – толстые, покрыты слоем кутикулы толщиной 0,1 мкм. Радиальные размеры клеток составляют 0,4 мкм. Мезокарпий построен из крупных более или менее овальных клеток с тонкими, извилистыми, слаболигнифицированными оболочками. Они мельче, чем у абаксиальных мерикарпиев. Спинные ребра сложены 3-5 слоями клеток, ложбинки над склеренхимной зоной – 1-2 слоями. Склеренхимная зона представлена остров-

ками склереид, расположенными, в основном, в области ложбинок; только в комиссуральной части эти островки заходят в ребра. Склереиды мелкие, с сильно утолщенными стенками, овальной формы. На спинной грани, как и в области комиссуры, 3-4 слоя таких склереид. Эфиромасличных ходов б: 2 с двух сторон от комиссуры и 4 на спинной стороне, приблизительно приуроченных к ложбинкам. Эндокарпий везде, кроме комиссуры, представлен сильно сдавленными облитерированными клетками. В зоне комиссуры расположены 2-3 слоя склереид и 1 слой более мелких, чем у абаксиальных мерикарпиев, но аналогичных по форме, клеток. Структура семенной кожуры такая же, как у абаксиальных мерикарпиев, но несколько тоньше.

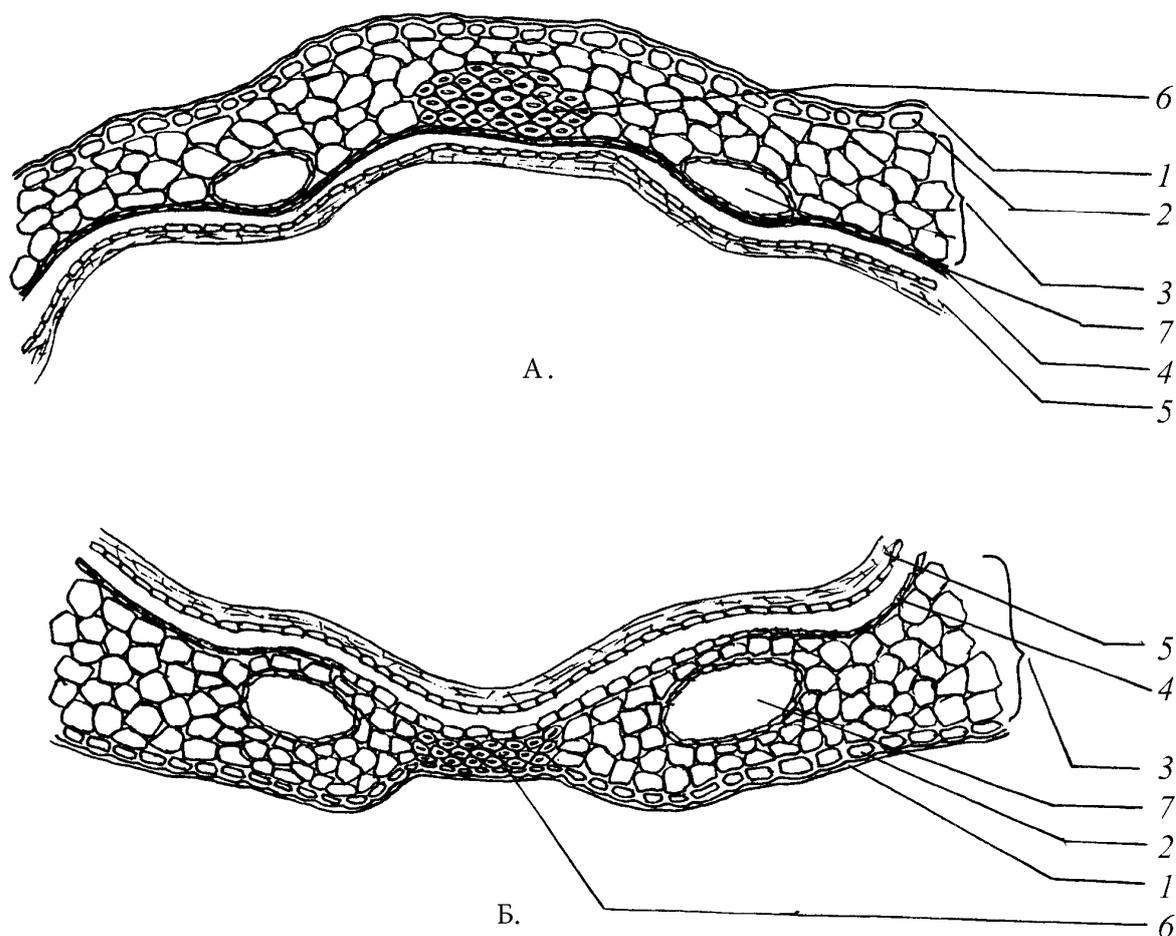


Рис. 4. Анатомическое строение покровов адаксиального мерикарпия *Falcaria vulgaris*

А. Со спинной стороны; Б. В области комиссуры

1. Кутикула; 2. Экзокарпий; 3. Мезокарпий; 4. Эндокарпий; 5. Семенная кожура;
6. Склеренхимная зона; 7. Эфирномасличный канал.

Анализ полученных данных показывает, что различия в структуре покровов касаются: а) общей толщины перикарпия и его отдельных слоев. Адаксиальные мерикарпии в целом имеют более толстые перикарпии, чем абаксиальные; б) ради-

альных размеров клеток экзокарпия: у адаксиальных они больше, чем у абаксиальных; в) толщины наружной кутикулы. Адаксиальные мерикарпии покрыты более толстым слоем, чем абаксиальные; г) структуры комиссуральной зоны: адаксиальные содержат на 1-2 слоя склереид больше, чем абаксиальные и они крупнее; д) толщины семенной кожуры: у адаксиальных она несколько толще, чем у абаксиальных.

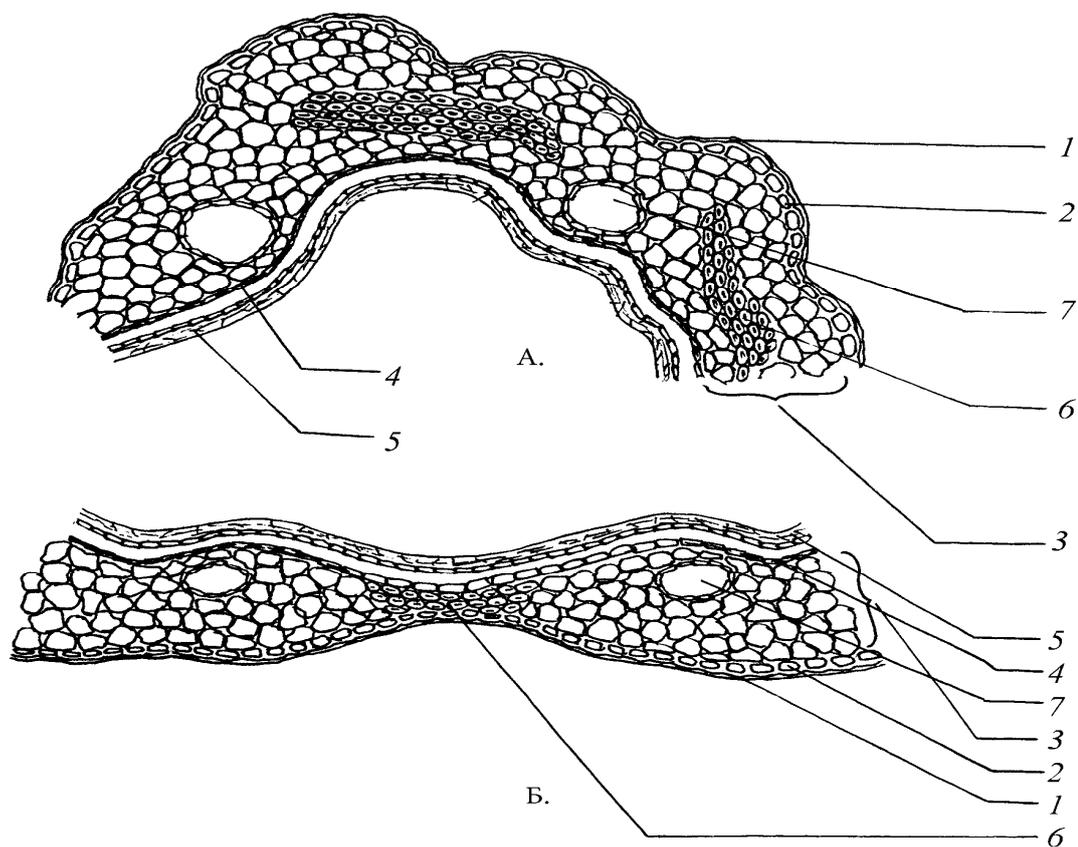


Рис. 5. Анатомическое строение покровов абаксиального мерикарпия *Falcaria vulgaris*

А. Со спинной стороны; Б. В области комиссуры
Обозначения как на рис. 4.

Макро- и микрокарпологические различия гетероморфных мерикарпиев *F.vulgaris* сопровождаются их физиологическими различиями. Экспериментальное изучение их покоя и прорастания проводилось в лабораторных условиях. Учитывались следующие показатели: всхожесть семян из разнотипных мерикарпиев свежесобранных и после шести месяцев сухого хранения, скорость и период прорастания, а также влияние на прорастание холодной стратификации и светового фактора. Обобщенные результаты опытов по проращиванию свежесобранных разнотипных мерикарпиев *F.vulgaris* представлены в таблице 2.

Свежесобранные мерикарпии обоих морфотипов, как следует из таблицы, при нормальных условиях ($t = 20^{\circ} \text{C}$, переменное освещение) не прорастают совсем. Темнота несколько стимулирует выход из состояния покоя семян из абаксиальных мерикарпиев, семена их адаксиальных мерикарпиев к действию света индифферентны. По отношению к температурному фактору семена из абаксиальных и адак-

сиальных мерикарпиев ведут себя по-разному. Для абаксиальных оптимальной для прорастания оказались температуры холодной стратификации в пределах 5-10° С, для адаксиальных – 0-5° С.

Таблица 2

Прорастание разнотипных мерикарпиев *Falcaria vulgaris* свежесобранных

Условия	Число мерикарпиев (шт)	Всхожесть %	
		Адаксиальные	Абаксиальные
Переменное освещение, t = 20° С	40	–	–
Темнота, t = 20° С	40	-	2,5
t = 5 - 10° С	40	-	10
t = 0 – 5° С	40	2,5	7,5

После шести месяцев сухого хранения при нормальных условиях прорастают только семена из абаксиальных мерикарпиев: начало выхода из состояния покоя у них фиксируется на 4 день и в течение 8 дней всхожесть достигает 17,5 %. Оба температурных режима холодной стратификации подавляют прорастание этих семян. Семена из адаксиальных мерикарпиев после шестого месяца сухого хранения не прорастали ни при каких условиях. Показатели прорастания семян из гетероморфных мерикарпиев после 6 месяцев сухого хранения приведены в таблице 3.

Таблица 3

Прорастание разнотипных мерикарпиев *Falcaria vulgaris* после шести месяцев сухого хранения

Условия	Число мерикарпиев (шт.)	Всхожесть (%)	
		Адаксиальные	Абаксиальные
Переменное освещение, t = 20° С	40	-	17,5
Темнота, t = 20° С	40	-	5
t = 5 - 10° С	40	-	-
t = 0 - 5° С	40	-	-

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о существовании глубоких экофизиологических различий гетероморфных мерикарпиев по глубине покоя, всхожести, динамике выхода из покоя. Адаксиальные мерикарпии характеризуются, в целом, более глубоким органическим покоем, чем абаксиальные. Кроме того, семена из разнотипных мерикарпиев по-разному реагируют на световой и температурный факторы.

Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод о том, что у *F. vulgaris* в пределах одного плода формируются генеративные диаспоры, разные по уровню морфологической специализации. Один из мерикарпиев представляет собой диаспору исходного типа, второй – более специализирован, несет в своих структурах признаки вторичности и является дериватом исходного типа. Исходным типом в нашем случае являются абаксиальные (отделяющиеся) мерикарпии; адаксиальные (неотделяющиеся) – их дериваты. В этом нас убеждают следующие

факты: во-первых, в трибе *Ariceae*, к которой принадлежит род *Falcaria* плод – типичный вислоплодник, поэтому логично предположить, что неотделяющиеся от карпофора мерикарпии вторично утрачивают способность к отделению. Во-вторых, в комиссуре мерикарпиев обоих морфотипов находятся островки склерейд, представляющие собой защитный слой, предохраняющий ткани покровов от разрушения при отделении мерикарпия от карпофора. У отделяющихся абаксиальных мерикарпиев они выполняют эту функцию, у неотделяющихся адаксиальных являются рудиментарными. В-третьих, мезокарпий адаксиальных мерикарпиев более дифференцирован, его склеренхимные зоны очерчены четче и они более крупные и компактные, чем у абаксиальных.

Изучение генеративной гетеродиаспории в разных таксонах покрытосеменных позволило выявить следующую общую закономерность: огромным биологическим преимуществом гетерокарпных видов перед гомокарпными является формирование на одной особи генеративных диаспор, различающихся по способу диссеминации. В этом отношении *F. vulgaris* не является исключением. В пределах одного плода-вислоплодника у него формируются как легкоопадающие, барохорные мерикарпии, занимающие абаксиальное положение в плоде и обращенные в парциальном соцветии внутрь, так и адаксиальные, не отделяющиеся от карпофора, обращенные в соцветии наружу и попадающие в почву только при обламывании побегов материнского растения. Первые обладают более тонкими покровами, менее глубоким покоем и более подвижной физиологией, чем адаксиальные и призваны обеспечивать экспансию вида и освоение им новых мест обитания. Адаксиальные мерикарпии, напротив, образуют ателехорную сферу плода, препятствующую дальнему разносу генеративных диаспор. Они обеспечивают воспроизведение вида на месте произрастания материнского растения при уже освоенных параметрах экологических факторов. Этому, по-видимому, способствует и положение этих диаспор в соцветии и плоде («наружу»), так как веточки материнского растения могут легко обламываться животными или человеком. Кроме того, обладая глубоким органическим покоем, эти диаспоры создают семенной запас в почве (т.н. «почвенные банки»), постепенно, в течение многих лет выходят из покоя и, в конечном счете, влияют на фенотипическую и генотипическую структуру популяции гетерокарпного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Войтенко В.Ф. Опыт изучения гетерокарпии в семействе крестоцветных (*Brassicaceae* Vorn.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 23 с. – **Войтенко В.Ф.** Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 281-297.

Левина Р.Е., Войтенко В.Ф. Гетерокарпия или разноплодие // Природа. 1975, № 5. С. 87-95.

Опарина С.Н. Сравнительно-морфологический анализ гетерокарпии у *Cannabis ruderalis* Janisch. (*Cannabaceae*) // Растительный мир Среднего Поволжья. Ульяновск, 2003. Вып. 12. С.143-151. – **Опарина С.Н.** Гетерокарпия у *Polygonum aviculare* L. (*Polygonaceae*) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Материалы международ. конф., посвящ. памяти Р.Е. Левиной. Ульяновск, 2008. С. 160-166.

Huth E. Ueber geocarpe, amphicarpe und heterocarpe Pflanzen // Samml. Naturwis. Vortr., 1890. Bd. 3, № 10. S. 1-32.